

THE UNIVERSITY OF KANSAS
PALEONTOLOGICAL CONTRIBUTIONS

March 7, 1969

Paper 38

***AETHOCRINUS MOOREI* UBAGHS, N. GEN., N. SP.,
LE PLUS ANCIEN CRINOÏDE DICYCLIQUE CONNU**

GEORGES UBAGHS
Université de Liège, Liège, Belgique

ABSTRACT

Aethocrinus moorei UBAGHS, n. gen., n. sp. (Lower Ordovician, France) is the oldest known dicyclic crinoid. It is a cladid inadunate of the suborder Dendrocrinina and the nominate genus of a new family, Aethocrinidae. It shows, along with many primitive characters, two very unusual features: the pentameres of its quinquepartite stem have the same orientation as the infrabasals, and its radials are not in a line with the first brachials but alternate with them. It yields significant information on several important morphological problems and on the origin of crinoids. It does not support the derivation of Asterozoa from primitive crinoids.

INTRODUCTION

Ramseyocrinus cambriensis (HICKS) passe couramment pour le plus ancien crinoïde connu. Il provient des Porth Gain Beds de l'île de Ramsey et de la région voisine du Pays de Galles (Angleterre). Ces couches, considérées par HICKS (1873) comme Trémadociennes, appartiennent en réalité à l'Arénigien inférieur (PRINGLE, 1930). Quant au crinoïde, c'est un Inadunata monocyclique de l'ordre des Disparida, voisin d'*Eustenocrinus*, ainsi que l'a récemment montré BATES (1968).

Aethocrinus moorei UBAGHS, n. gen., n. sp., décrit ci-après, est aussi un Inadunata, mais un Inadunata dicyclique, de l'ordre des Cladida. Ses restes ont été recueillis sur le versant méridional de la Montagne Noire (France), dans des formations dont l'âge, d'après THORAL (1935a, 1935b), s'étendrait du Trémadocien supérieur à l'Arénigien inférieur. L'âge Arénigien inférieur semble bien établi, notamment par l'étude des graptolithes (Zone à *Didymograptus extensus*). En revanche, la présence du Trémadocien supérieur n'est point certaine, car le niveau attribué à cette partie d'étage pourrait déjà ressortir à l'Arénigien (SDZUY, 1958). La solution apportée à ce pro-

blème permettra de décider si *Aethocrinus* précède ou non dans le temps *Ramseyocrinus*. De toute manière, il paraît au moins aussi ancien que lui.

Mais l'intérêt de ce crinoïde n'est pas seulement d'ordre chronologique. Il réside encore, et surtout, dans le caractère apparemment très primitif de son organisation. Bien qu'il soit déjà nettement engagé dans la voie propre aux Cladida et qu'il démontre par là que l'origine des crinoïdes appartient à un passé beaucoup plus lointain, il suggère des solutions possibles à des problèmes fondamentaux, tels que les rapports de la dicyclie à la monocyclie et la signification morphologique des constituants principaux de la thèque et de la tige. Il permet aussi d'entrevoir certains des traits de la souche des crinoïdes.

REMERCIEMENTS

Les matériaux de cette étude m'ont été obligeamment prêtés par M. J. AVIAS, professeur à l'Université de Montpellier, M. L. DAVID, professeur à l'Université de Lyon, M. l'abbé R. COURTESOLE, professeur au Collège St.-Stanislas,

à Carcassonne, et MM. GERARD et GILBERT GRIFFE, tous deux de Carcassonne.

Le Dr. R. C. MOORE a bien voulu accepter de publier mon travail, pour la réalisation duquel le Fonds national de la Recherche scientifique de Belgique m'a accordé un subside.

M. L. ROUFFIN est l'auteur des photographies et Mme M. MASSON, celui des dessins et du montage des planches et des figures.

Que toutes ces personnes et institution veuillent bien trouver ici l'expression de ma profonde et sincère gratitude.

DESCRIPTION SYSTEMATIQUE

Classe CRINOIDEA Miller, 1821

Sous-classe INADUNATA Wachsmuth & Springer, 1881

Ordre CLADIDA Moore & Laudon, 1943

Sous-ordre DENDROCRININA Bather, 1899

Famille AETHOCRINIDAE Ubaghs, n. fam.

Diagnose.—Cladida dont la tige est partagée dans sa longueur en cinq secteurs perradiaux par des sutures interradales et dont les radiales hexagonales alternent plus ou moins avec les brachiales fixées. *Ordovicien inférieur*.

Remarque.—De cette famille on ne connaît présentement qu'un seul genre et qu'une seule espèce, *Aethocrinus moorei* UBAGHS, n. gen., n. sp., décrit ci-après. Les raisons pour lesquelles je propose une famille nouvelle seront exposées plus loin.

Genre AETHOCRINUS Ubaghs, n. gen.

Dénomination.—Le nom proposé dérive de l'adjectif grec *aèthès*, qui signifie inaccoutumé, nouveau, étrange, et du substantif grec *crinon*, qui veut dire lis.

Espèce type.—*Aethocrinus moorei* UBAGHS, n. sp.

Diagnose.—Capsule dorsale conique et étroite, de même diamètre à la base que la tige au sommet, composée de 5 infrabasales, 5 basales, 5 radiales, 2 brachiales fixées par rayon, de 1 à 3 interradales par interrasyon et de 4 à 5 anales; anale X entre les radiales C et D, reposant sur la basale postérieure; interradales au niveau du second rang de brachiales fixées, sauf dans l'interrasyon AB où une interradielle supplémentaire s'insère dans le premier cercle des brachiales fixées et repose sur les radiales adjacentes; radianale non différenciée; tegmen relativement élevé, apparemment souple,

formé d'une mosaïque de petits ossicules irréguliers, et surmonté par un sac anal conique; bouche et partie tegminale des ambulacres superficielles; bras unisériés, isotomes, au nombre de 5, plus étroits que les brachiales fixées qui les portent; primibrachiales et secundibrachiales nombreuses; tige de section transversale pentalobée, à vaste cavité axiale, composée de pentamères irréguliers, alternant plus ou moins d'un secteur à l'autre; synostoses lâches entre brachiales et entre columnales; ornementation de la capsule dorsale et de la tige faite de grosses nervures. *Ordovicien inférieur*, France.

AETHOCRINUS MOOREI Ubaghs, n. gen., n. sp.

THORAL, 1935b, Crinoïde indéterminé, p. 89, pl. VII, fig. 11¹

Dénomination.—L'espèce est dédiée à R. C. MOORE, en témoignage d'admiration et de respect pour son oeuvre scientifique.

Holotype.—Université de Lyon, no. 624, collection LIGNIERES. Ce spécimen, quelque peu écrasé, est représenté Pl. I, fig. 1a-1b et Fig. 5-6.

Diagnose.—La diagnose du genre peut servir de manière provisoire à caractériser l'espèce.

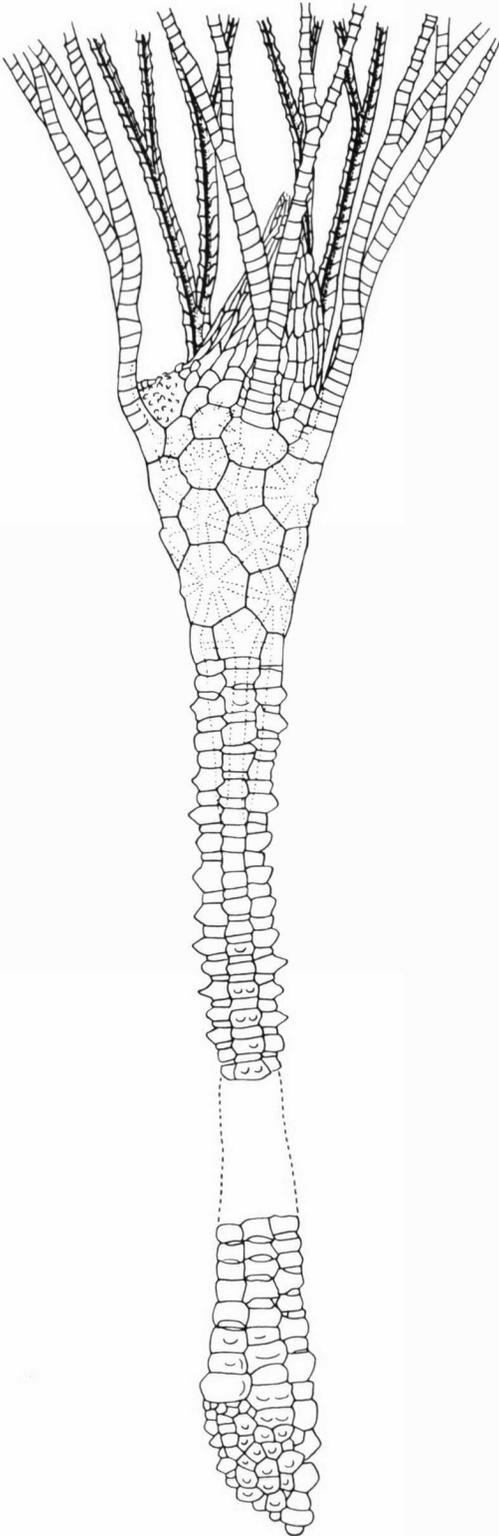
Localité type.—Félines (Hérault), France.

Horizon type.—Ordovicien inférieur.

Matériaux d'étude.—Ils comportent les restes de 33 individus, conservés à l'état de moule dans des nodules de grès très fin ou de microquartzite et appartenant aux institutions ou personnes suivantes: Université de Lyon, laboratoire de Géologie (no. 509, 559, 574, 591, 598, 601, 622, 624, 634); Université de Montpellier, laboratoire de Géologie (3 individus sans numéro); MM. COURTESOLE et GÉRARD GRIFFE, à Carcassonne, collection privée (8 individus sans numéro); M. GILBERT GRIFFE, à Carcassonne, collection privée (13 individus sans numéro).

Aucun individu n'est complet. Beaucoup manifestent les effets de la putréfaction, car leurs pièces squelettiques sont quelque peu disloquées. Cependant, malgré la fragilité de leurs connexions anatomiques, les plaques sont souvent restées jointives, ce qui suppose un enfouissement sur place ou à faible distance du lieu de vie, un milieu calme et un

¹ La pièce décrite et figurée par THORAL n'est pas, comme il le croyait la partie supérieure d'un calice surmontée par un tube anal, mais une portion de tige. Le caractère inhabituel de celle-ci permet de comprendre l'erreur commise.



enrobage rapide par le sédiment après la mort des organismes.

Provenance.—Tous les individus examinés ont été recueillis sur le versant méridional de la Montagne Noire, à Caunes-Minervois, dans le département de l'Aude, et à Cassagnoles, Félines, St. Chinian, dans le département de l'Hérault, ou dans les environs de ces localités.

Aethocrinus moorei appartient à la faune des nodules siliceux de l'Ordovicien inférieur décrite par THORAL (1935b). Ses restes, à en croire les indications fournies par les étiquettes des collections, se rencontrent dans deux niveaux reconnus par cet auteur (1935a): celui à *Symphisurus angustatus sicardi* et à *Asaphus barroisi* et celui à *Miquelina miqueli* (= *Taihungshania miqueli*), respectivement attribués par THORAL au Trémadocien supérieur et à l'Arénigien inférieur. Comme je l'ai dit plus haut, s'il paraît établi que le second de ces niveaux, celui à *Taihungshania miqueli*, appartient à l'Arénigien inférieur, le rattachement du premier au Trémadocien supérieur reste douteux (Sdzuy, 1958). De surcroît, la provenance exacte des fossiles est souvent rendue incertaine par la complexité tectonique de la région, l'insuffisance des données relatives à la localisation précise des gisements, et la manière dont se présentent les nodules, rarement prélevés en place, mais généralement recueillis à la surface du sol. Toutes ces raisons invitent à la prudence et justifient que ces niveaux soient simplement rapportés à l'Ordovicien inférieur, en entendant par là qu'ils remontent au moins à l'Arénigien inférieur.

DESCRIPTION D'AETHOCRINUS

ORGANISATION GÉNÉRALE

Le corps d'*Aethocrinus*, comme celui de presque tous les crinoïdes, comprend une tige, une thèque, et des bras (Fig. 1).

Les bras, longs et grêles, se divisent au moins deux fois par isotomie; on en compte 5 et ils sont unisériés.

La tige, de longueur inconnue, s'élargit vers le haut jusqu'à présenter au sommet un diamètre égal à celui de la thèque à son origine; vers le bas, elle se termine par une masse renflée, comportant un grand nombre de plaquettes irrégulières. Cinq sutures interradianales la partagent sur toute sa hauteur en autant de secteurs; ceux-ci sont formés de pentamères alternativement hauts et bas, qui se correspondent imparfaitement d'un secteur à l'autre. Comme *Aethocrinus* est dicyclique, il résulte de ces dispositions que les pentamères ont la même orientation que les infrabasales; ce

FIG. 1. Reconstitution d'*Aethocrinus moorei* UBAGHS, n. gen., n. sp. $\times 1.5$.

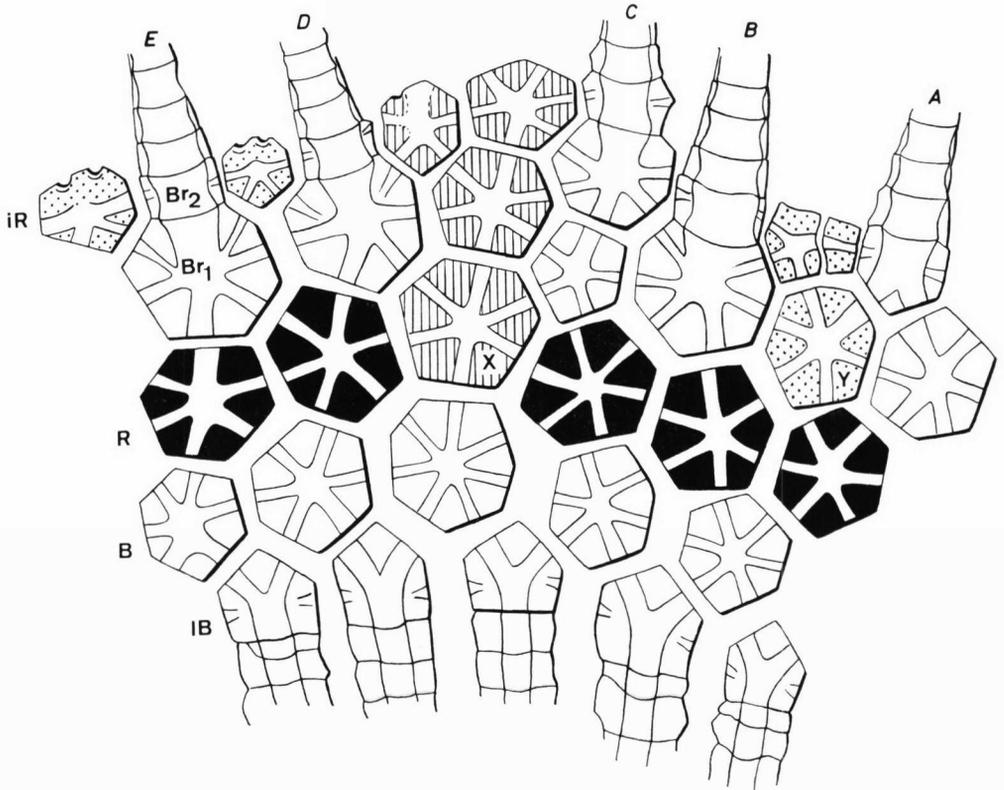


FIG. 2. *Aethocrinus moorei* UBAGHS, n. gen., n. sp., de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire, France.

Composition de la capsule dorsale, de la partie proximale de la tige et de la base des bras (en noir, radiales; en hachures verticales, anales; en pointillé, interradianales). [Abréviations: A, B, C, D, E, rayons désignés d'après le

système de CARPENTER. B, basale; Br₁, Br₂, première et deuxième brachiales fixées; IB, infrabasale; iR, interradiale; X, anale proximale; Y, interradianale supplémentaire de l'interrayon AB.]

caractère, à ma connaissance, n'a jamais encore été signalé chez les crinoïdes. De grosses nervures longitudinales, perradianales comme les secteurs, soulèvent la surface de la tige et donnent une forme pentalobée à sa section transversale; en se rapprochant de la thèque, elles se rétrécissent et se poursuivent par le réseau de nervures qui ornent la capsule dorsale.

La thèque est clairement divisée en une capsule dorsale et un tegmen. Le tegmen, que surmonte un sac anal conique, paraît formé d'un tégument souple, renforcé d'ossicules irréguliers dont la taille réduite contraste avec celle, relativement grande, des plaques de la capsule dorsale. Le tegmen s'élève jusqu'à une certaine hauteur le long des bras; les ambulacres et la bouche paraissent superficiels, comme chez un crinoïde actuel.

La capsule dorsale comprend 5 cercles de plaques (Fig. 2, 3). D'un cercle à l'autre, ces

plaques alternent, se superposent ou occupent des positions intermédiaires. Les cercles ne sont pas réguliers, parce que, dans chacun d'eux, les centres de leurs éléments ne se placent pas à un même niveau; les uns sont plus hauts, les autres plus bas. Les deux premiers cercles forment la base—base dicyclique, composée de 5 infrabasales et 5 basales. Le troisième présente 6 plaques: 5 radiales et une anale. Le quatrième en compte 7: 5 brachiales fixées, une anale et une interradianale (marquée Y) (Fig. 2). Le cinquième en possède 10 ou 11: 5 brachiales fixées (de deuxième rang), 2 anales, 3 ou 4 interradianales. Il convient de souligner que si les radiales se placent sur les mêmes méridiens que les infrabasales, elles sont généralement décalées par rapport aux brachiales fixées, au point d'alterner avec celles-ci, comme elles alternent avec les basales. Ainsi, topographiquement, les radiales, à l'encontre de ce que

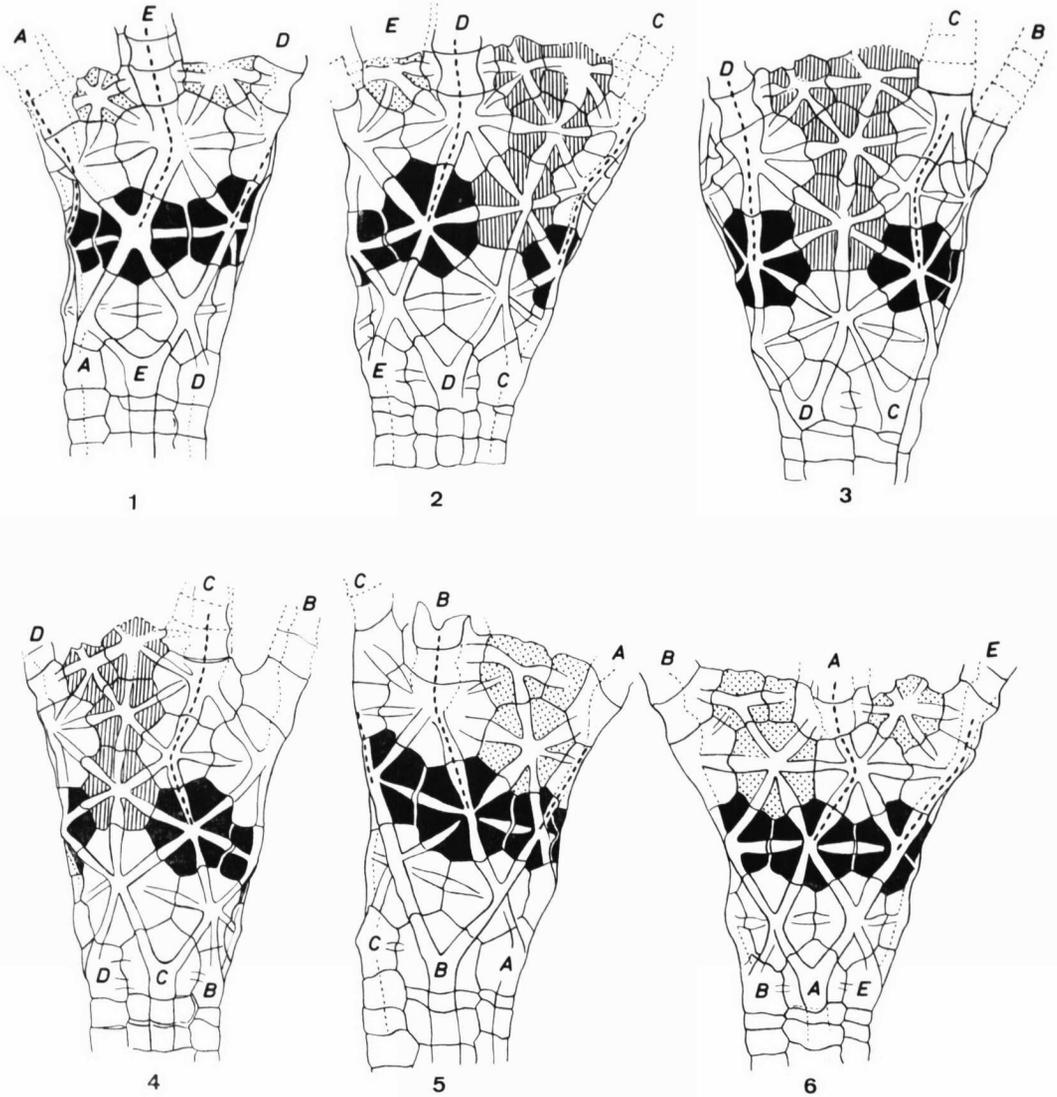


FIG. 3. Vues de la capsule dorsale d'*Aethocrinus moorei* UBAGHS, n. gen., n. sp.

Dessins à la chambre claire du spécimen ayant servi de modèle à la Fig. 2 (ci-contre) (voir Pl. 1, fig. 2), tous $\times 4$.

1, 2, 4, 5, 6. Vues suivant chacun des rayons.

3. Vue suivant l'interrayon CD.

[Mêmes conventions et abréviations que dans la figure précédente.]

montrent tous les autres crinoïdes, ne sont pas les plaques les plus proximales des rayons. Ce sont les brachiales fixées de premier et parfois de deuxième rang que l'on trouve à la base de ceux-ci.

La symétrie dominante d'*Aethocrinus* est pentaradiaire. Mais deux éléments dans la composition de la capsule dorsale la rendent imparfaite. Ce sont la présence de plaques anales et

celle d'une interradiaire supplémentaire (désignée par la lettre Y dans les figures). La présence de plaques anales permet de définir un premier plan de symétrie bilatérale qui passe par le rayon A et le milieu de l'interrayon CD (nomenclature des rayons et des interrays d'après CARPENTER); c'est le plan fondamental des crinoïdes, dit, pour cette raison, plan crinoïdien. La présence de la

plaque Y définit un second plan passant par le rayon *D* et le milieu de l'interrayon *AB*; il joue un rôle considérable chez certains crinoïdes disparides, les Heterocrinida, ce qui lui vaut le nom de plan hétérocrinidien. Il est évident que l'influence du premier est ici prépondérante. Elle se manifeste notamment par le fait que les radiales, sauf celle correspondant au rayon *A* et qui se trouve dans l'axe de ce rayon, sont toutes déplacées vers l'interrayon qui les précède immédiatement, lorsque, à partir du rayon *A*, on se porte vers l'interrayon *CD* en contournant la thèque soit par la droite soit par la gauche (Fig 2, 3).

TIGE

Aucun des spécimens examinés ne la montre complète. Sa longueur reste donc indéterminée. Le plus long tronçon observé (Pl. 2, fig. 1) mesure 50 mm. de long et, comme sa terminaison distale ne manifeste aucune tendance à s'élargir, on peut présumer qu'elle se poursuivait encore sur une certaine distance.

Cinq sutures interradianes la partagent dans toute son étendue. Elles ont donc même orientation que les sutures reliant entre elles les infrabasales et en quelque sorte les prolongent vers le bas. A mi-distance entre les sutures courent 5 puissantes nervures longitudinales qui, ayant même orientation que les infrabasales qu'elles supportent à leur sommet, sont donc perradianes. Dans la partie de la tige immédiatement sous-jacente à la thèque, ces nervures, relativement étroites, sont séparées les unes des autres par des surfaces déprimées à fond plat, deux fois plus larges ou même davantage que les nervures (Fig. 4, 1, 2). En direction distale, les nervures s'élargissent et, par conséquent, les surfaces intermédiaires se rétrécissent et deviennent de plus en plus concaves, puis anguleuses; à moins de 20 mm. du calice, elles disparaissent et les nervures se touchent latéralement (Fig. 4, 3).

A sa jonction avec la thèque, le diamètre de la tige du spécimen figuré (Pl. 2, fig. 1) mesure 10.1 mm. et, 50 mm. plus bas, 6 mm. Il n'est pas possible de préciser à quel niveau et jusqu'à quel point le pédoncule cesse de s'amenuiser; mais, à une certaine distance de son extrémité distale, il s'élargit de nouveau (Pl. 2, fig. 2a,b) pour se terminer par une portion renflée comme une massue, que nous décrirons plus loin.

Dans chacun des secteurs verticaux délimités par les sutures longitudinales les pentamères al-

ternent en hauteur de manière assez régulière. La hauteur respective des pentamères hauts et bas peut être estimée en moyenne à 2.5 mm. et 1.05 mm. dans la région proximale (Pl. 2, fig. 1; Fig. 4, 1) et à 1.8 mm. et 1.14 mm. dans la région distale (Pl. 2, fig. 2a,b; Fig. 4, 7). Ce caractère n'est pas le seul à les différencier. En général, les pentamères hauts présentent un relief plus accusé et surtout leur largeur reste toujours égale à celle du secteur vertical dont ils relèvent, tandis que souvent les pentamères bas sont moins larges que ce secteur; dans ce cas, 2 pentamères hauts successifs se rejoignent de chaque côté d'un pentamère bas et l'entourent.

Même dans la région distale, les pentamères d'un secteur n'alternent pas régulièrement avec ceux des secteurs adjacents; leurs bords latéraux comportent généralement un côté plus long et un côté plus court. Lorsqu'un pentamère haut rencontre latéralement un pentamère bas, son contour acquiert un ou deux côtés de plus; lorsqu'au contraire c'est à un autre pentamère haut qu'il correspond, il présente un côté en moins. On peut ainsi compter de 4 à 8 côtés dans un pentamère. Il convient de remarquer que les centres des pentamères adjacents ne se trouvent pas au même niveau, ce qui entraîne un certain décalage des éléments des secteurs les uns par rapport aux autres, décalage qui, comme nous le verrons, se répercute jusque dans les parois de la thèque.

L'ornementation de la tige varie d'un individu à l'autre. Chez certains, la même ornementation que celle de la thèque se retrouve dans la région proximale de la tige (Pl. 2, fig. 1); outre les fortes nervures longitudinales déjà signalées, des nervures secondaires relient entre eux les pentamères des secteurs adjacents, en recoupant perpendiculairement les sutures. A cette ornementation relativement grossière, il s'en ajoute généralement une plus fine, portée par les parties en relief et consistant en vermiculures ou en petites crêtes disposées en réseau (Pl. 1, fig. 5; Fig. 4, 1). Cette ornementation fine disparaît rapidement en direction distale et la surface des pentamères devient lisse ou finement grenue (Pl. 2, fig. 1, 2a,b). Dans d'autres cas, c'est la tige tout entière qui présente cet aspect.

En général, avons-nous vu, les pentamères hauts accusent un relief accusé (Pl. 2, fig. 1). Ils prennent la forme de bosses arrondies ou de cônes ou ils portent une crête transversalement allongée, simple ou partagée en deux ou plusieurs pointes.

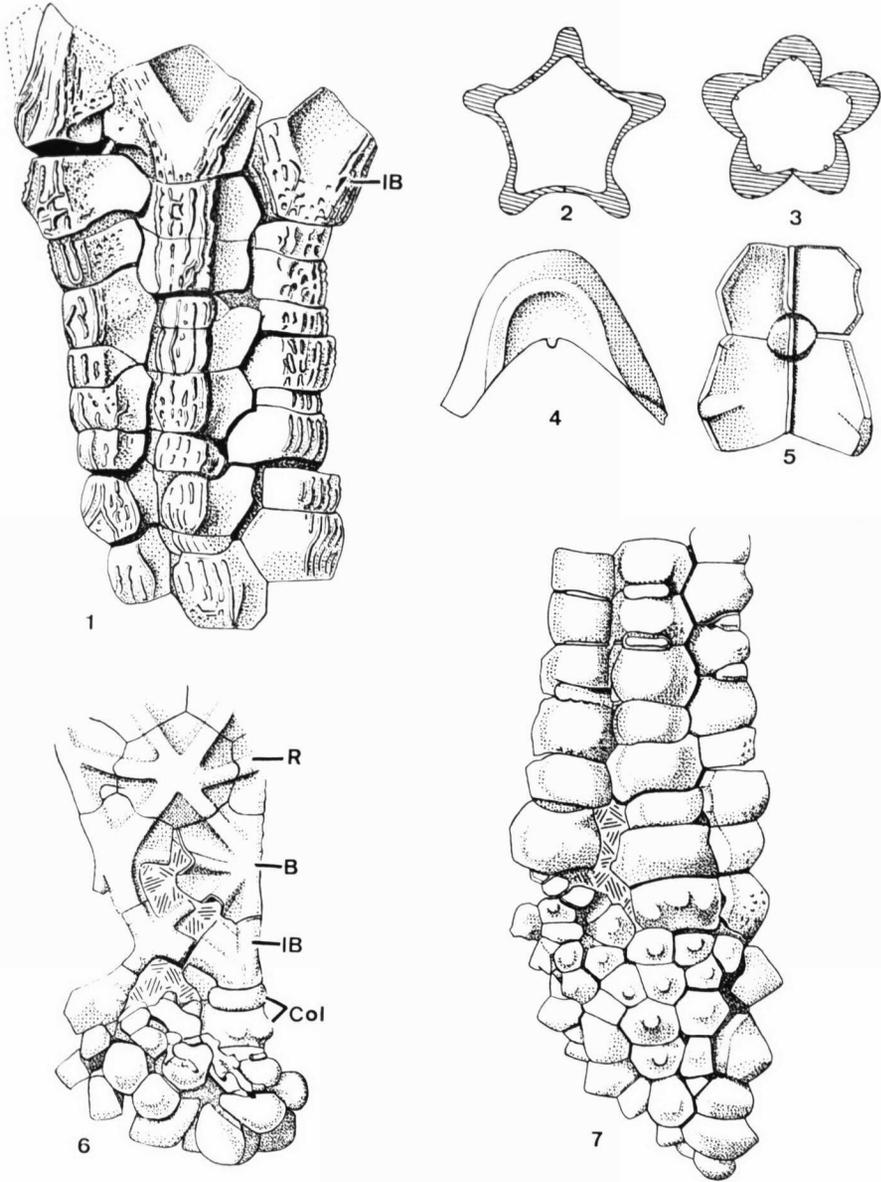


FIG. 4. Morphologie de la tige d'*Aethocrinus moorei* UBAGHS, n. gen., n. sp.

1. Portion proximale de la tige et infrabasales, $\times 10$ (voir Pl. 1, fig. 5).
2. 3. Sections transversales de la tige, respectivement à 3.5 mm. et 33.5 mm. sous la thèque, $\times 3$ (voir Pl. 2, fig. 1).
4. Face distale d'un pentamère, montrant l'articulation la reliant au pentamère précédent, $\times 10$ (voir Pl. 2, fig. 2a,b).
5. Côté interne de trois pentamères, $\times 5$ (voir Pl. 2, fig. 2a,b).
6. Individu anormal, dont la tige est réduite à un moignon contourné, $\times 3$ (Coll. Gilbert Griffe, nord-ouest de Camplong, près de Félines, Hérault, France).
7. Terminaison distale de la tige, $\times 3$ (voir Pl. 2, fig. 2a).

Dans un cas (Pl. 2, fig. 3a,b)—il s'agit d'une portion distale de grande taille, probablement âgée—ils montrent une ou plusieurs rangées de grosses pustules arrondies, parfois déprimées au sommet. On remarquera chez ce même spécimen l'existence de nervures secondaires, semblables à celles de la région proximale et reliant entre eux les pentamères des secteurs adjacents. Enfin, la surface de certains pentamères bas est comme gaufrée.

Les parois de la tige, très minces (0.3 à 0.4 mm.) le long des sutures interradiales, s'épaississent fortement (1.0 à 1.2 mm.) au niveau des nervures perradiales (Fig. 4,2,3). Les sutures ne sont pas crénelées et les joints d'articulation, peu ou point différenciés. La face proximale et la face distale des pentamères portent en leur milieu une concavité (Fig. 4,4); les vides ainsi laissés entre les pentamères successifs logeaient, chez l'organisme vivant, des coussinets ligamentaires conférant à la tige un certain degré de flexibilité. Ce type d'articulation que, faute d'un terme plus approprié, j'appellerai *synostose lâche* (*loose synostosis*) se retrouve, chose curieuse, dans les bras (Fig. 8,6-9).

Le canal axial, très large (Fig. 4,2,3), communique sans restriction apparente avec la cavité de la thèque (Pl. 1, fig. 6). Son diamètre vaut plus de la moitié de celui de la tige, et cette proportion ne se modifie guère lorsqu'on parcourt la tige dans sa longueur. Ses parois, sur toute leur hauteur, portent 5 cannelures peu profondes, correspondant aux 5 nervures principales de la surface externe, donc aux pentamères; ces cannelures sont donc perradiales. Le fond de chacune

d'elles, à partir d'une certaine distance de la thèque, est divisé en 2 parties égales par une partition longitudinale peu élevée, comme si les structures molles logées dans les cannelures étaient doubles (Pl. 1, fig. 6; Pl. 2, fig. 2b; Fig. 4,5).

La partie terminale de la tige (Pl. 2, fig. 2a,b, 3a,b; Fig. 4,7) se caractérise par l'élargissement progressif du diamètre, l'épaississement des parois et surtout l'apparition d'un grand nombre de petites plaques convexes ou plus souvent coniques, irrégulières de forme, de taille et d'arrangement, et dont la présence rompt l'ordonnance des parties supérieures de l'organe. Ces menus éléments forment une masse d'aspect mamelonné, ordinairement plus étendue sur une des faces de la tige que sur les autres, et dont la fonction possible était d'alourdir la portion distale du pédoncule pour l'ancrer, au moins temporairement, dans les sédiments, probablement vaseux, du fond.

On peut se demander si cette structure terminale est primaire ou si, au contraire, elle résulte d'une prolifération secondaire de plaquettes pour réparer une rupture du pédoncule. Cette seconde interprétation semble trouver un certain appui dans le fait qu'un spécimen (Fig. 4,6) dont la tige fut apparemment brisée au sommet ne présente qu'un moignon contourné de tige où l'on distingue encore, parmi un amas désordonné de plaquettes, quelques pentamères régulièrement formés. Il se peut donc que cette structure soit secondaire. Encore devait-elle être fréquente et peut-être normale pour l'espèce, car aucun autre type d'appareil fixateur ne figure parmi les pièces conservées.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 1

Aethocrinus moorei UBAGHS, n. gen., n. sp., photographies de moulages au latex, blanchis par des vapeurs de chlorure d'ammonium.

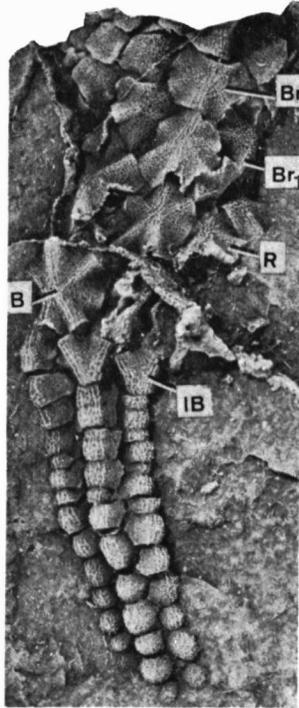
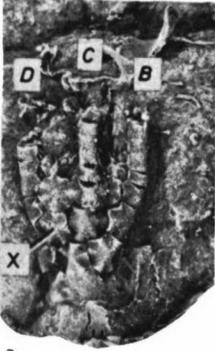
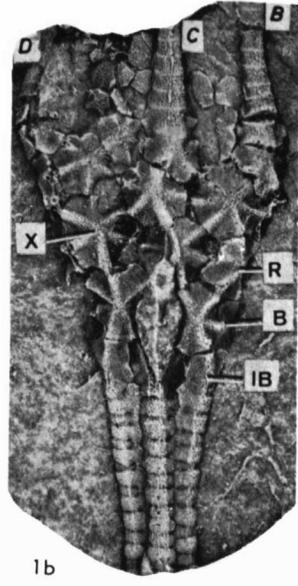
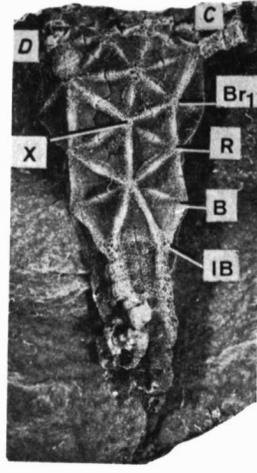
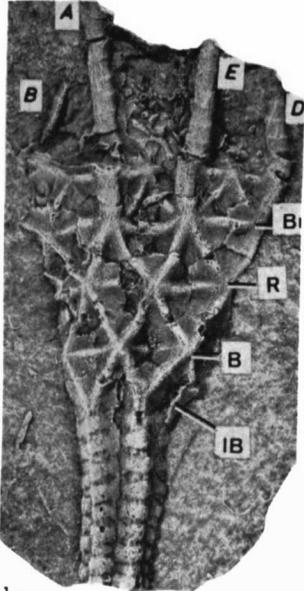
FIGURE

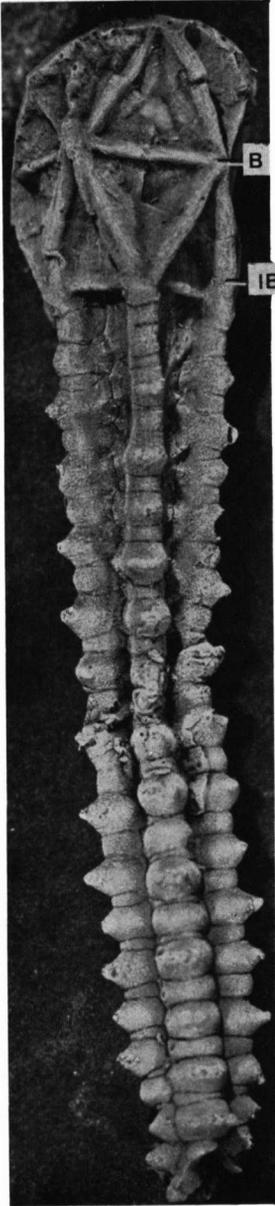
- 1a,b. Vues opposées de l'holotype (spécimen légèrement écrasé), $\times 2.5$.—Univ. Lyon no. 624. Félines (Hérault), France (voir Fig. 5 et 6).
2. Thèque ayant conservé sa forme originale, $\times 2.5$.—Univ. Lyon no. 622, St. Chinian (Hérault), France (voir Fig. 2 et 3).
3. Spécimen de petite taille, $\times 2.5$.—Univ. Lyon no. 574, Félines (Hérault), France.
4. Le plus petit spécimen examiné, $\times 2.5$.—Coll. Courtessole et Griffe, nord-ouest de Félines (Hérault), France.

5. Passage de la tige à la thèque (plaques plus ou moins disjointes), $\times 3$.—Coll. Courtessole et Griffe, est de Ventajou, près de Félines (Hérault), France (voir Fig. 4,1).

6. Prolongement de la cavité de la thèque par celle de la tige, $\times 3$.—Univ. Lyon no. 591, St. Chinian (Hérault), France.

[Abréviations: A, B, C, D, E, rayons désignés suivant le système de CARPENTER.—B, basale; Br₁, Br₂, première et deuxième brachiales fixées; IB, infrabasale; R, radiale, X, anale proximale.]

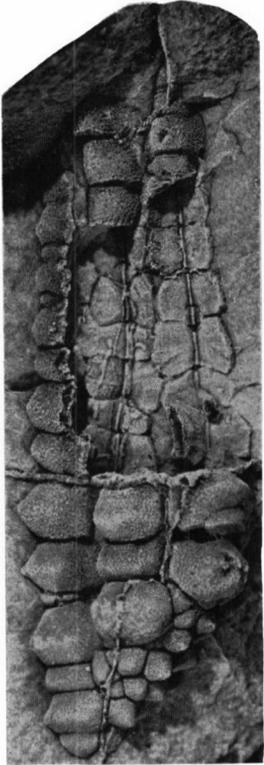




1



2a



2b



3a



3b

THEQUE

FORME ET DIMENSIONS DE LA CAPSULE DORSALE

La capsule dorsale a la forme d'un cône élevé et étroit, régulièrement évasé vers le haut (Pl. 1, fig. 1a,b, 2; Fig. 1, 3, 5). Sa surface extérieure prolonge celle de la tige, comme elle tend à se poursuivre par la courbe enveloppe des bras. Chez un spécimen, peu déformé et de taille moyenne (Pl. 1, fig. 2; Fig. 3), le diamètre, de 5 mm. à la base, en vaut 10 mm. au sommet, tandis que la hauteur, mesurée le long des parois latérales depuis l'extrémité supérieure de la tige jusqu'au bord distal de l'interradiale *AE*, est de 13 mm. Cette dimension est de 15 mm. dans l'un des plus grands individus observés (Univ. Lyon no. 624) et seulement de 5.5 mm. dans le plus petit qui nous soit parvenu (Pl. 1, fig. 4).

INFRABASALES

Les infrabasales ont la même orientation que les pentamères de la tige (Fig. 2, 3, 4, 5, 6). Elles ne diffèrent de ceux qu'elles surmontent immédiatement que par leur forme pentagonale ou subpentagonale, leur hauteur plus grande, et la disposition en Y de la forte nervure médiane qui soulève leur surface (Fig. 5, 6). Comme dans les pentamères, leurs bords inférieurs ne se disposent pas sur une même horizontale, mais à des niveaux différents. Il en résulte que la plupart d'entre elles présentent vers le bas un ou deux petits côtés latéraux supplémentaires par lesquels elles entrent en contact avec les pentamères des secteurs adjacents. Ce décalage des infrabasales les unes par rapport aux autres se transmet, comme nous allons le voir, aux plaques des cercles suivants. Notons enfin que les infrabasales témoignent d'une assez grande variabilité en hauteur et en largeur; en moyenne, leur hauteur représente environ le cinquième de celle de la capsule dorsale.

BASALES

Les basales sont plus grandes que les infrabasales et, parmi elles, la postérieure (*CD*) se montre généralement la plus développée (Fig. 2, 3, 5, 6). Toutes sont hexagonales, à l'exception de la postérieure qui, tronquée au sommet par l'anale *X*, présente 7 côtés. Leurs centres n'atteignent pas tous la même hauteur, en sorte qu'un certain décalage mutuel s'observe dans leur disposition. Aussi les nervures qui les réunissent sont-elles loin d'offrir une horizontalité parfaite.

RADIALES

Avec les premières brachiales fixées et les plaques anales, les radiales sont les plus grands éléments de la thèque (Fig. 2, 3, 5, 6). Elles se font surtout remarquer par leur forme hexagonale, provenant de ce que les plaques du cercle suivant (premières brachiales fixées et interr radiale *Y*) (Fig. 7, 1, 3, 4) alternent avec elles ou du moins sont décalées par rapport à elles. En revanche, chacune se place sur le même méridien que l'infrabasale correspondante. Comme ceux des infrabasales et des basales, leurs centres ne se placent pas strictement au même niveau, mais à des hauteurs quelque peu différentes. Fait curieux et sur lequel nous reviendrons, leur bord distal ne montre aucune facette articulaire. Enfin, la radiale *C* est en tout point semblable aux autres; il n'y a donc pas de radianale.

BRACHIALES FIXÉES

Deux brachiales par rayon sont incorporées à la capsule dorsale (Fig. 2, 3, 5, 6). La première présente 7 côtés, mais celles des rayons *A* et *C* en possèdent 5 ou 6. Cela tient aux relations particulières de ces plaques avec les éléments voisins. La présence de l'interradiale supplémentaire *Y* dans l'interrayon *AB* au niveau des brachiales de premier rang a pour effet de repousser en dehors de

EXPLICATION DE LA PLANCHE 2

Aethocrinus moorei UBAGHS, n. gen., n. sp., photographies de moulages au latex, blanchis par des vapeurs de chlorure d'ammonium.

FIGURE

- 1. Tige et portion proximale de la thèque, $\times 2.5$.—Coll. Courtessole et Griffe, est de Caunes-Minervois (Aude), France.
- 2a,b. Vues opposées de la portion distale d'une tige; la fig. 2b montre une partie de la cavité interne, $\times 2.5$.—

Coll. Courtessole et Griffe, environs de Félines (Hérault), France (voir Fig. 4.7).

- 3a,b. Vues opposées de la portion distale d'une tige apparemment âgée, $\times 2.5$.—Univ. Lyon no. 590, St. Chinian (Hérault), France.

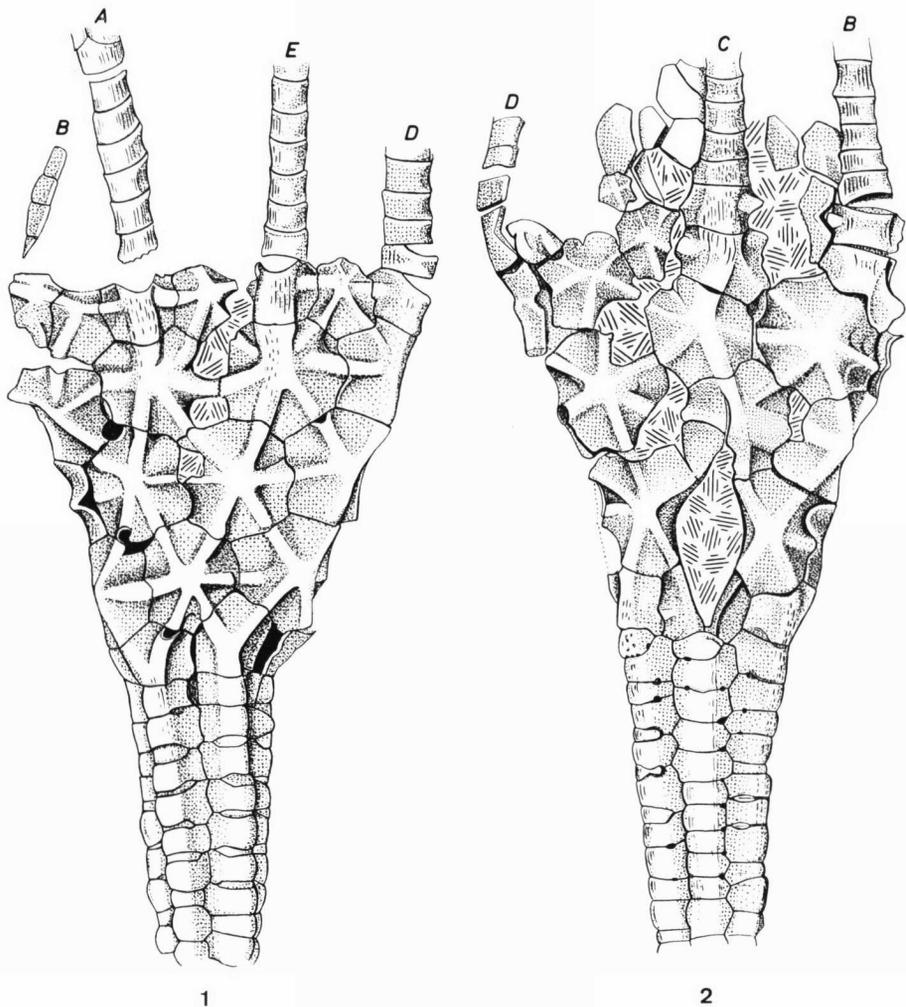


FIG. 5. *Aethocrinus moorei* UBAGHS, n. gen., n. sp.

Holotype, $\times 4$ (voir Pl. 1, fig. 1a,b; Fig. 6 ci-contre).

[Abréviations: A, B, C, D, E, rayons désignés d'après le système de CARPENTER.]

l'axe du rayon *A* la première brachiale de ce rayon (Fig. 3,6); déjà décalée par rapport à la radiale sous-jacente (caractère qu'elle partage avec la plaque correspondante des autres rayons), elle l'est aussi par rapport à la brachiale qui la suit. Quant à la première brachiale fixée du rayon *C* (Fig. 3,3,4), remarquable par sa petite taille, elle s'appuie à la fois sur l'anale *X* et sur la radiale *C*; dans les autres rayons, la première brachiale repose sur deux radiales auxquelles elle est unie par des joints obliques.

La deuxième brachiale fixée est nettement plus petite que la première. Elle montre 6 ou 7 côtés.

Souvent son bord proximal est oblique (Fig. 3,1,4,6), parce que la plaque qui précède se trouve plus ou moins en dehors de l'axe du rayon ou du bras correspondant.

Ce sont les brachiales fixées, et non les radiales, qui portent les facettes par lesquelles les bras s'articulent à la thèque. Leur présence se manifeste à l'extérieur par un renflement du bord de la suture distale, caractère qui s'observe tantôt à partir de la première brachiale fixée, tantôt à partir de la seconde. La facette articulaire n'occupe qu'une partie du bord distal de la plaque qui la porte (Fig. 8,6). Sa surface est concave, sans

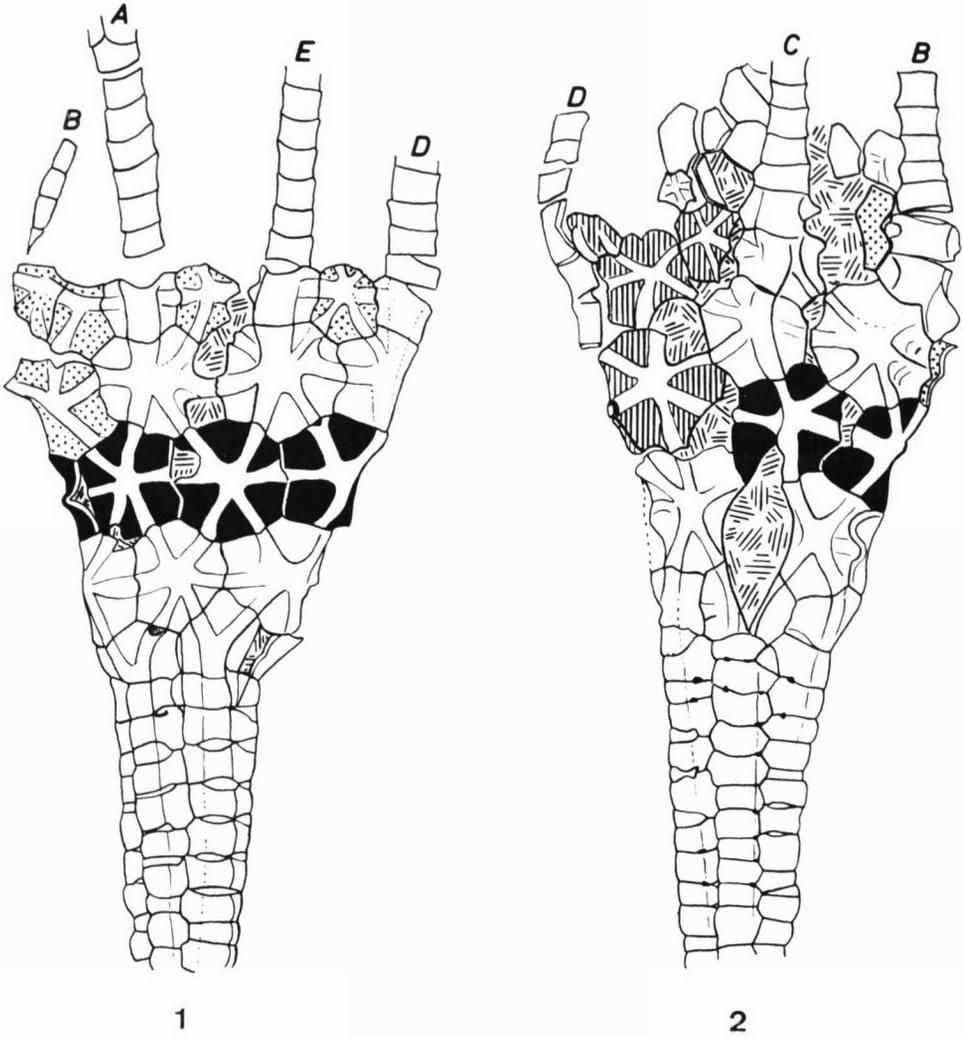


FIG. 6. *Aethocrinus moorei* UBAGHS, n. gen., n. sp.

Holotype, $\times 4$ (voir Fig. 5 ci-contre).

[En noir, radiales; en hachures verticales, anales; en

pointillé, interradales; mêmes abréviations que dans la figure précédente.]

aucune indication de ride fulcrale. Son bord externe est incurvé, son bord interne, droit et marqué en son milieu par une encoche arrondie peu profonde. Son axe transversal est horizontal et son axe dorsiventral incline légèrement vers l'extérieur. C'est une articulation très simple, purement ligamentaire, du type des synostoses lâches comme les articulations de la tige.

INTERRADIALES

Chacun des interrays, sauf le postérieur (*CD*) et l'interrayon *AB*, comporte généralement

une interradiale. Celle-ci peut cependant faire défaut (Fig. 2; 3, interrayon *BC*; 7, 1, 3, interrayon *BC*). Ces plaques sont de taille moyenne. Chacune s'appuie sur deux brachiales fixées de premier rang et se trouve donc placée, de ce fait, au niveau des brachiales fixées de second rang. Elles participent avec celles-ci à la formation du bord supérieur de la capsule dorsale. A leur bord distal s'attachent le tégument du tegmen (Pl. 3, fig. 2, 3; Fig. 7, 3, 4) ou les plaques du sac anal (Pl. 1, fig. 1b, interrayon *BC*; Fig. 5, 2, interrayon *BC*). Dans le premier cas, ce bord distal porte de

petites encoches caractéristiques; dans le second, il recoupe transversalement des nervures qui se prolongent sur les plaques proximales du sac anal.

L'interrayon *AB* se distingue des autres par la présence d'une plaque supplémentaire (conventionnellement désignée par *Y*), insérée dans le cercle des brachiales fixées de premier rang et reposant sur deux radiales; c'est un élément relativement grand, à 6 ou 7 côtés (Fig. 2, 3, 5, 6, 7). Une ou deux petites plaques la surmontent, à hauteur des brachiales de second rang.

ANALES

On compte 4 ou 5 plaques anales dans l'interrayon postérieur (*CD*). La plus proximale, l'anelle *X*, s'appuie sur la basale postérieure à laquelle elle relie un joint horizontal ou légèrement oblique; elle se trouve donc entre les radiales *C* et *D*, bien que placée à un niveau plus élevé que ces dernières; elle est bien développée et présente 6 côtés (Pl. 1, fig. 2; Fig. 2, 3, 5, 6, 7). Une deuxième grande plaque lui succède, séparée de la première par une suture horizontale ou oblique. Ce second élément, plus ou moins logé entre le premier et le deuxième cercle de brachiales fixées, est surmonté par deux ou trois autres, plus petits, qui, à leur tour, supportent les premières plaques du sac anal.

ORNEMENTATION DE LA CAPSULE DORSALE

La surface extérieure de la capsule dorsale est découpée par tout un réseau de nervures rayonnantes (Pl. 1, fig. 1a,b; Pl. 3, fig. 1a,b, 2, 3; Fig. 5, 7,2,3,4). En général, chaque plaque en comporte autant que de côtés. Perpendiculaires aux sutures, elles rejoignent, au travers de celles-ci, des nervures semblables portées par les plaques adjacentes. Elles ne sont pas également développées. Les plus puissantes émanent des bras.

Parvenues au niveau des brachiales fixées, elles deviennent plus étroites, se bifurquent, traversent successivement les cercles inférieurs et se croisent au centre de leurs plaques, pour finir par se réunir 2 par 2 sur les infrabasales et y constituer 5 gros troncs—amorces de ceux qui, le long de la tige, descendent jusqu'à l'extrémité distale de celle-ci.

En plus de ces nervures de premier ordre, apparemment destinées à transmettre à la tige la plus grande partie des efforts résultant des mouvements—spontanés ou passifs—des bras, il en existe de moins développées qui renforcent la liaison des plaques d'un même cercle ou unissent obliquement les éléments des rayons à ceux des interrayers. Ainsi se trouvaient réparties à l'ensemble de la capsule dorsale les pressions et tractions mécaniques auxquelles était soumis l'organisme tout entier.

Là où elles sont les plus saillantes, c'est-à-dire au niveau des sutures, les nervures présentent une section transversale en forme d'U. Près du centre des plaques, leurs flancs tendent à diverger à la manière des branches d'un V. Leur dos est arrondi, plus rarement anguleux. Il est couvert de fines stries longitudinales, de vermiculures ou de ponctuations dessinant un réseau plus ou moins grossier. Cette ornementation s'atténue et même disparaît tout à fait dans les parties déprimées, comprises entre les nervures et dont le fond s'enfonce vers les angles des plaques.

MODE D'UNION DES PLAQUES DE LA CAPSULE DORSALE

Les plaques de la capsule dorsale, très minces sur leurs bords, plus épaisses en leur milieu, sont unies entre elles par des joints extrêmement

EXPLICATION DE LA PLANCHE 3

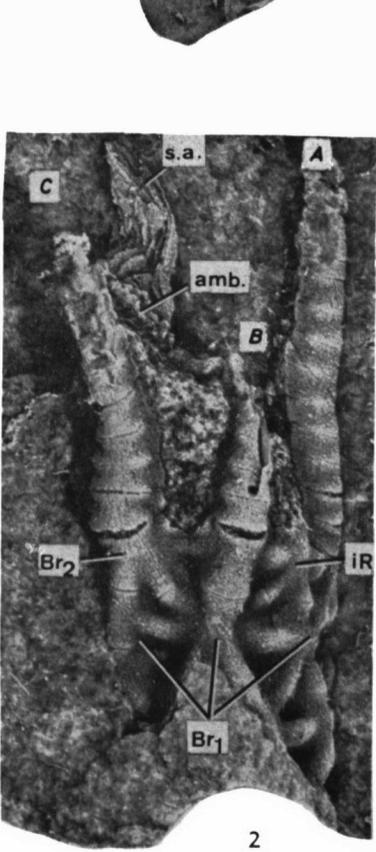
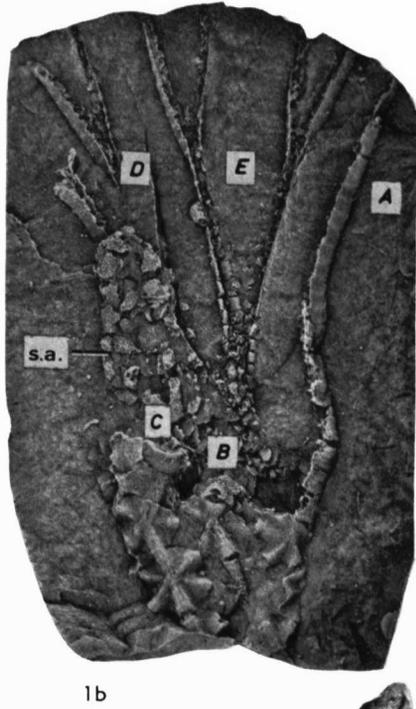
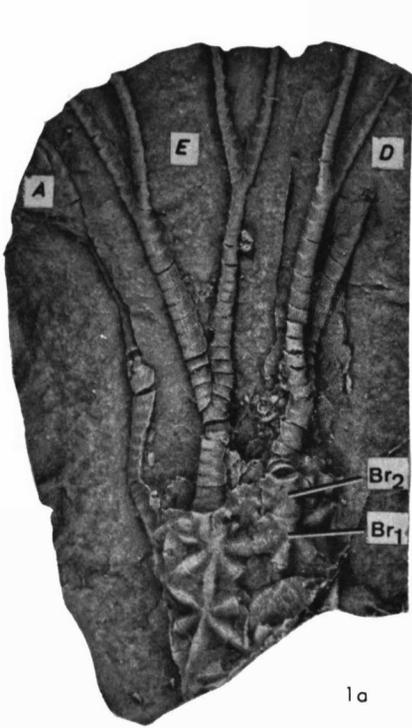
Aethocrinus moorei UBAGHS, n. gen., n. sp., photographies de moulages au latex, blanchis par des vapeurs de chlorure d'ammonium.

FIGURE

- 1a,b. Vues opposées d'une portion de la thèque et de la couronne d'un même individu; des bras *B* et *C*, il ne subsiste que la base, $\times 2$.—Coll. Courtessole et Griffe, Ventajou près de Félines (Hérault), France (voir Fig. 8,1,2,4,6).
2. Portion distale de la thèque, avec tegmen et sac anal, en vue latérale, $\times 4$.—Coll. Gilbert Griffe, nord-ouest de Camplong, près de Félines (Hérault), France (voir Fig. 7).

3. Portion distale de la thèque et sac anal, $\times 4$.—Coll. Gilbert Griffe, Ventajou, près de Félines (Hérault), France.

[Abréviations: *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, rayons désignés suivant le système de CARPENTER.—*amb*, ambulacre; *B*, basale, *Br*₁, *Br*₂, première et deuxième brachiale fixée; *iR*, interr radiale; *R*, radiale; *s.a.*, sac anal).



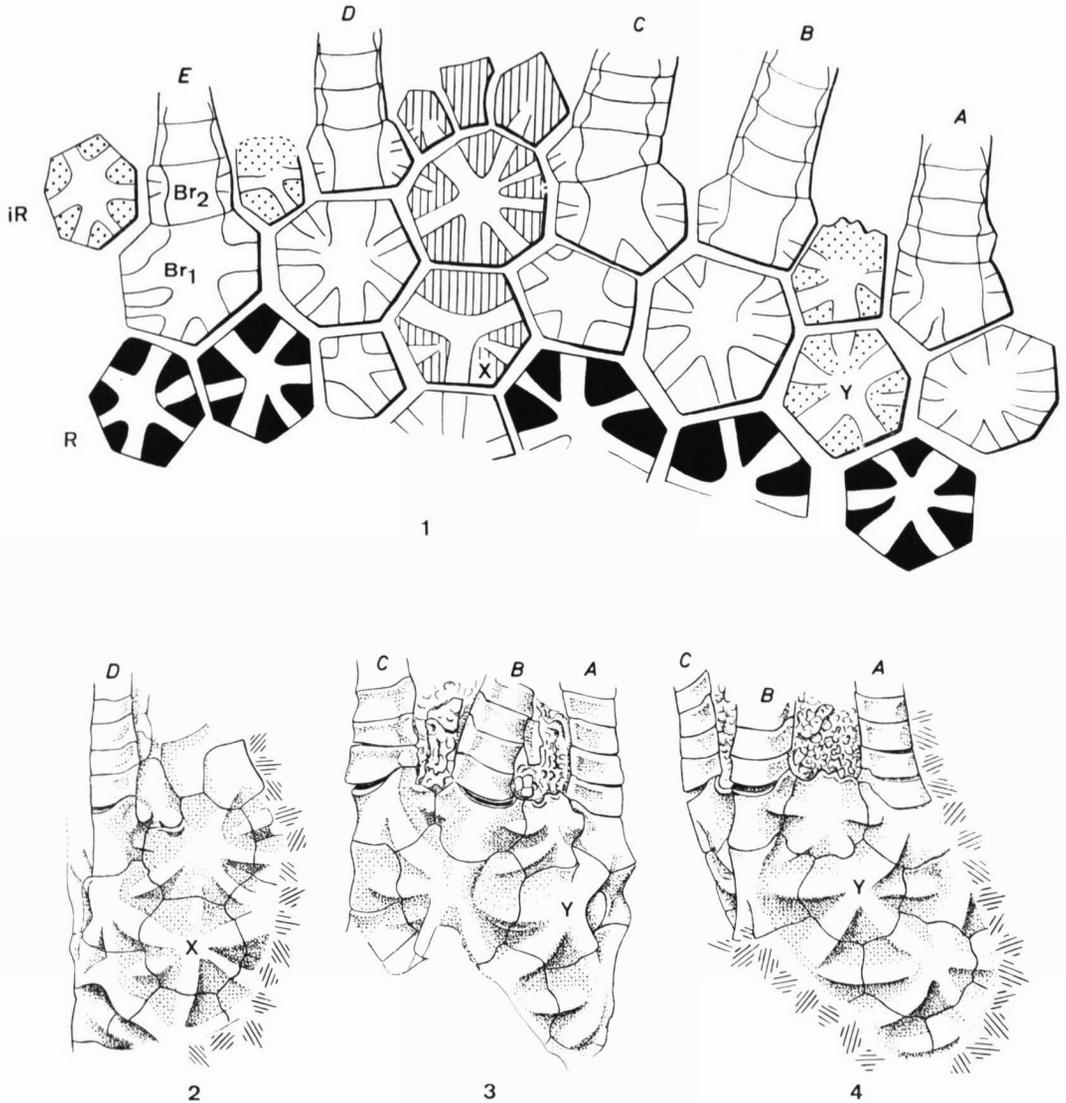


FIG. 7. Morphologie de la capsule dorsale d'*Aethocrinus moorci* UBAGHS, n. gen., n. sp.

1. Composition de la capsule dorsale, moins la base, d'après un spécimen de la collection Gilbert Griffe (voir Pl. 3, fig. 2).
 2. Détail de l'interrayon CD, $\times 4$ (même spécimen).

3. Détail du rayon B et des interrays BC et AB, $\times 4$ (même spécimen).
 4. Détail de l'interrayon AB, $\times 4$ (même spécimen). [Mêmes lettres et conventions que dans Fig. 2 et 3.]

étroits (0.1 mm.). Aucun épaissement ne souligne les nervures—simples plis de la paroi, servant sans nul doute à raidir celle-ci. En particulier, on ne trouve rien qui pourrait suggérer la présence de facettes articulaires, pas même au niveau des radiales ni parfois des brachiales fixées de premier rang. De telles facettes n'existent qu'à

la base et au sommet de la thèque: à la base, sur la face proximale des infrabasales, pour assurer la liaison avec la tige; au sommet, sur le bord distal des brachiales fixées de premier ou de deuxième rang, pour servir de support aux bras libres. Comme je l'ai dit déjà, ces facettes sont de même type (synostoses lâches).

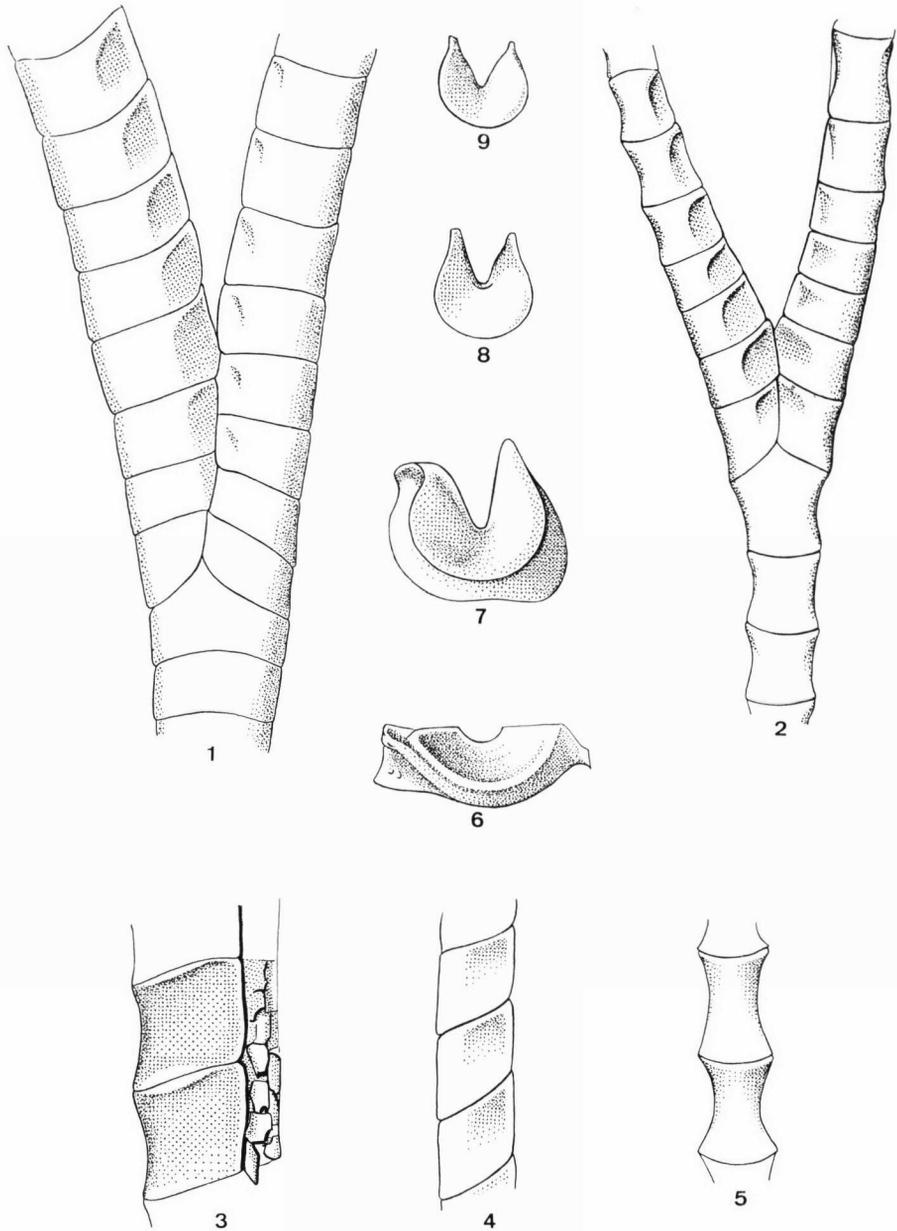


FIG. 8. Morphologie des bras d'*Aethocrinus moorei* UBAGHS, n. gen., n. sp. (toutes les figures $\times 10$).

- 1, 2. Première et deuxième bifurcations, face dorsale (voir Pl. 3, fig. 1a).
 3. Primibrachiales, face latérale, avec plaquettes de recouvrement (Coll. Gilbert Griffe).
 4. Secundibrachiales, face latérale (même spécimen que dans fig. 1 et 2).
 5. Secundibrachiales, face dorsale (Coll. Gilbert Griffe).
 6. Deuxième brachiale fixée, face distale (même spécimen que dans fig. 1, 2 et 4).
 7. Primibrachiale, face distale (Coll. Gilbert Griffe).
 8, 9. Secundibrachiales, face distale (même spécimen que dans fig. 5).

TEGMEN

La plus grande partie du tegmen est occupée par le sac anal. Cette protubérance, en forme de pain de sucre, coiffe la partie droite de la voûte, c'est-à-dire celle limitée par les rayons *A* et *D* et comprenant les rayons *B* et *C* (Pl. 3, fig. 1b, 2, 3). Le rayon *C* lui sert de support principal, le bras *B*, de support accessoire. Huit ou 9 brachiales du premier et 4 ou 5 du second, sont attachées ou incorporées à ses parois. Les autres bras, et en particulier les bras *A* et *E*, n'interviennent pas dans cette action ou (bras *D*) y participent dans une faible mesure.

Le sac anal atteint communément le niveau de la vingtième brachiale. Sa large base s'appuie sur les plaques anales, les interradianales *BC* et *AB* et sur le tegmen. Les plaques qui succèdent directement aux anales et aux interradianales sont polygonales, agencées en façon de pavement et reliées par des sutures aux brachiales adjacentes; elles portent encore des nervures, brèves et atténuées. Celles qui les surmontent ou qui s'élèvent à partir du tegmen présentent des contours arrondis, ovalaires ou en amande. Elles sont imbriquées. Leur grand axe dirigé vers le sommet de l'organe atteint communément 1.5 à 2.0 mm. et leur petit axe, 0.8 à 1.1 mm. Leur surface externe, légèrement bombée et réticulée, ne porte jamais de nervures. Les plus distales, très étroites et très nombreuses, pressées les unes contre les autres, s'élèvent en une pyramide terminale à l'apex de laquelle s'ouvrirait sans doute l'anus.

Le reste du tegmen reste mal connu. Un spécimen (Pl. 3, fig. 2; Fig. 7,3,4) le révèle composé d'un tégument souple, renforcé de petits granules calcaires irréguliers, aux formes indécises, rattaché à la base des bras jusqu'à la hauteur de leur cinquième ou sixième segment (de leur neuvième dans le bras *C*). A ce niveau, une ride formée par le tégument et bordée, semble-t-il, de plaquettes alternes se détache de chacun d'eux et se dirige vers un point plus ou moins central. Ces rides représentent, selon toute vraisemblance, les ambulacres et leur point de convergence ne peut marquer que la bouche. Bouche et ambulacres seraient donc superficiels et ne laisseraient pas de rappeler la disposition que l'on observe chez les Articulata. Mais l'état de conservation ne permet pas de décider si, comme chez ces derniers, la bouche était découverte ou, au contraire, dissimulée sous un pavement protecteur. Aucune trace de plaques orales n'a été relevée.

BRAS

Aucun spécimen ne montre des bras complets. Leur longueur est supérieure au double de la hauteur de la thèque, sans qu'on puisse estimer de combien elle la dépassait. Relativement robustes à la base, les bras s'effilent de manière progressive en direction distale, du moins lorsqu'on considère leur diamètre transversal. Chez le spécimen figuré (Pl. 3, fig. 1a,b), cette dimension, de 1.8 mm. au niveau de la septième primibrachiale, n'est plus que de 0.6 mm. à hauteur de la sixième tertibrachiale. Le diamètre dorsiventral diminue moins, car, de 1.1 mm. à l'origine, il vaut encore 0.8 mm. dans la plus distale des brachiales qui soit conservée.

Les bras sont au nombre de 5. Chacun subit au moins 2 divisions isotomiques. Ces bifurcations se placent à de longs intervalles, en sorte que chaque série de brachiales comporte un nombre élevé d'éléments: 8 à 12 primibrachiales, 11 à 15 secundibrachiales et au moins 10 tertibrachiales. Les branches produites par une division font entre elles un angle peu ouvert (20° à 30°). Elles demeurent d'ailleurs soudées par leurs premiers segments (3 ou 4 dans le cas des secundibrachiales, 2 dans celui des tertibrachiales) avant de se séparer (Fig. 8,1,2). Remarquons qu'immédiatement après une division, les plans axiaux dorsiventraux des branches issues de cette division sont disposés obliquement par rapport au plan axial du bras; puis les branches subissent une torsion progressive par laquelle les branches retrouvent une orientation semblable à celle de la série brachiale qui les précède.

Les bras sont parcourus dans leur longueur par une gouttière ventrale profonde, de section transversale en V (Fig. 8,7-9). Des plaquettes de recouvrement au nombre de 3 ou 4 paires par segment semblent avoir protégé les parties molles que renfermaient les gouttières (Fig. 8,3).

Les brachiales sont allongées. Leur longueur absolue tend même à s'accroître en direction distale: de 0.7 à 0.8 mm. dans les primibrachiales, elle est de 0.9 à 1.0 mm. dans les secundibrachiales et de 1.0 à 1.1 mm. dans les tertibrachiales (spécimen figuré). Mais c'est surtout le rapport de leur longueur à leur largeur qui augmente, puisqu'il passe de 0.5 dans les primibrachiales à 1 environ dans les secundibrachiales et à 1.5 dans les tertibrachiales. Leur face, dorsale est arrondie. Leurs faces latérales, légèrement à franchement

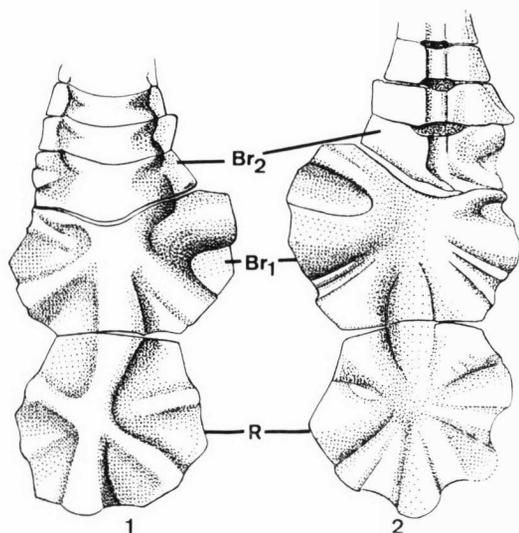


FIG. 9. Portion proximale d'un rayon d'*Aethocrinus moorei* UBAGHS, n. gen., n. sp., $\times 8$ (Coll. Gilbert Griffe).

1. Face externe. A remarquer que la première brachiale est sur la même ligne que la radiale sous-jacente, que la taille de la radiale est relativement petite et que les premières plaques du bras portent des expansions latérales qui les rattachent aux interradiales et aux plaques du sac anal.
2. Face interne, montrant notamment la gouttière longitudinale et les vides elliptiques au niveau de chaque suture.

[Abréviations: Br₁, Br₂, première et deuxième brachiale; R, radiale.]

concaves, se renflent le long des sutures d'une manière plus ou moins marquée selon les individus (Fig. 8,5). Les sutures, très simples, inclinent légèrement vers la face dorsale (Fig. 8,3,4). Du côté opposé, au fond de la gouttière ventrale, leurs lèvres s'écartent pour laisser entre elles un vide elliptique (Fig. 9,2). Ce vide résulte de ce que les faces proximales et distales des brachiales sont creusées en entonnoir (Fig. 8,7-9). Il s'y logeait des coussinets ligamentaires dont la présence conférerait aux bras la souplesse nécessaire. Ce type d'articulation, simple et primitif, est une synostose lâche.

L'ornementation fine des bras est semblable à celle du reste du corps. Elle consiste en fines stries longitudinales, en vermiculures ou en une réticulation plus ou moins grossière. Elle s'atténue au point de disparaître sur les flancs. Par ailleurs, les bras sont comme le prolongement des nervures principales de la thèque. Dans les brachiales proximales, elles n'atteignent pas toute la largeur

des brachiales, mais elles n'en soulèvent que la partie médiane (Fig. 5,2, rayon C; 7,1,3; 9,1).

POSITION SYSTEMATIQUE

Aethocrinus est un crinoïde car 1) il possède des bras (et non des brachioles), et 2) sa thèque est distinctement partagée en une partie aborale (capsule dorsale) et une partie adorale (tegmen).

Par deux caractères, il s'oppose à tous les autres crinoïdes connus. Ce sont l'orientation perradiale des pentamères de la tige alors qu'il est dicyclique et la disposition alterne des radiales par rapport aux brachiales fixées. Examinons ces deux points.

L'orientation perradiale des pentamères de la tige et, partant, l'orientation interrادية des sutures longitudinales de la tige constituent deux dérogations nouvelles à la loi de WACHSMUTH et SPRINGER. Celle-ci, il est vrai, en admettait déjà plusieurs, car, sur les sept caractères qui lui sont en principe soumis (BATHER, 1900, p. 106), quatre seulement, chez les crinoïdes dicycliques, n'en paraissent souffrir aucune: 1) la position interrادية des pentamères, 2) la position perradiale des sutures verticales, 3) la position perradiale des cirrhes, et 4) la position perradiale des cordes axiales. *Aethocrinus* nous apprend donc que les caractères 1) et 2) peuvent aussi faire exception à la règle.

On conçoit mal comment les sutures longitudinales de la tige, d'interradiales qu'elles sont chez notre crinoïde, auraient pu devenir perradiales chez d'autres. Il semble donc qu'*Aethocrinus* ne soit pas la souche des crinoïdes à tige quinquepartite, du moins de ceux que l'on connaît. Mais rien n'interdit de penser qu'il puisse être l'ancêtre de formes à coloniales entières. En effet, les pentamères, après s'être disposés en cercles horizontaux, ont pu se souder, les sutures longitudinales disparaître, les angles extérieurs s'atténuer, les angles rentrants se combler et même faire place à des angles extérieurs, mais cette fois interradiales, pour peu que la sécrétion stéréomique se soit poursuivie. De tels processus ont fait l'objet d'une étude récente (STUKALINA, 1967, fig. 6, p. 205). Il apparaît par conséquent que l'orientation perradiale des pentamères d'*Aethocrinus* ne suffit pas à justifier que ce crinoïde soit placé à part, sur quelque voie sans issue, mais indique seulement qu'il doit être tenu séparé des formes dicycliques dont la tige comporte des sutures longitudinales perradiales.

Considerons maintenant le problème posé par la disposition alterne des radiales par rapport aux brachiales fixées. Ce caractère ne semble pas, lui non plus, constituer un obstacle insurmontable à un rapprochement avec d'autres crinoïdes, car il suffirait que les brachiales fixées se déplacent latéralement de quelques degrés pour qu'elles en viennent à reposer verticalement sur les radiales. C'est d'ailleurs ce qui paraît déjà réalisé dans certains rayons chez quelques individus (Fig. 9). C'est aussi ce qui a dû se produire chez *Ottawacrinus* au niveau des radiales, puisque deux d'entre elles s'alignent sur des basales, et c'est encore ce qui paraît en voie de réalisation chez les Paractocrinidae, ce petit groupe de Crinozoa décrit par JAEKEL (1918, p. 25). Le phénomène est donc possible, et son action se serait-elle étendue à tous les rayons d'*Aethocrinus* que la constitution de la capsule dorsale de celui-ci serait presque semblable à celle de *Grenprisia*, d'*Ottawacrinus*, ou d'autres Inadunata dicycliques ordoviciens.

Passons maintenant à l'examen d'autres caractères. Le partage de la tige en cinq secteurs et, dans chaque secteur, le décalage des pentamères par rapport à ceux des secteurs adjacents se retrouvent chez *Ottawacrinus* et dans des genres fondés sur des columnales (STUKALINA, 1967, p. 202). Les lobes du canal axial sont placés au milieu des pentamères, et non entre ceux-ci, au niveau des sutures, tandis que les sutures verticales reliant les pentamères correspondent aux angles rentrants, c'est-à-dire à ce qui seraient les côtés dans les tiges à canal axial pentagonal. Par ces traits, la tige d'*Aethocrinus* rappelle celle de *Grenprisia billingsi* (SPRINGER) et d'autres formes connues seulement par des columnales et dont STUKALINA (1967, p. 205) a récemment fourni la liste.

Thèque et tige entretiennent chez *Aethocrinus* des relations très étroites. Celles-ci se manifestent dans 1) la forme conique de la thèque qui prolonge vers le haut l'évasement proximal de la tige, 2) le fait qu'à leur jonction la thèque et la tige ont le même diamètre, 3) l'identité d'ornementation des plaques de la capsule dorsale et des columnales, 4) l'identité d'orientation des infrabasales et des pentamères et celle des sutures entre les infrabasales et entre les secteurs verticaux de la tige, 5) la disposition irrégulière des pentamères et des plaques de la thèque, 6) la similitude des articulations entre brachiales et columnales, et 7) le prolongement pratiquement sans restriction de la cavité de la thèque par celle de la tige.

Aucun de ces caractères n'est en soi tout à fait propre à la forme étudiée. Pris collectivement, ils accusent l'archaïsme remarquable de celle-ci, mais ils ne témoignent pas en faveur d'affinités particulières; on les retrouve dans des familles très différentes, voire chez des représentants d'autres classes.

La présence d'interradiales rapproche *Aethocrinus* de *Cupulocrinus*, de quelques Dendrocrinidae ordoviciens et bien entendu des Flexibilia et des Camerata. C'est un autre trait primitif. Dans l'interrayon *AB*, il existe même une interradiale supplémentaire qui pénètre entre les brachiales fixées de premier rang et repose sur les radiales adjacentes. Ce pourrait être le reste d'un état antérieur où la thèque comportait un plus grand nombre de plaques. Cette particularité permet en outre de définir un plan de symétrie bilatérale passant par cet interrayon et le rayon *D*, plan qui, rappelons-le, joue un grand rôle dans l'organisation des Disparida hétérocrinides.

Comme on le voit, l'examen de tous les caractères précédents ne révèle rien de précis quant à la position taxonomique d'*Aethocrinus*, qui paraît posséder un nombre élevé de traits collectifs, et se montre par là extrêmement primitif. Mais d'autres caractères sont plus significatifs.

Ainsi les plaques anales sont disposées essentiellement comme celles de *Cupulocrinus*, *Dendrocrinus*, *Grenprisia*, *Ottawacrinus*, etc. De même aussi que dans certains de ces genres, la radiale *C* ne se distingue pas des autres; elle représente l'état primitif de la radiale, tel que cette plaque se présentait avant toute différenciation ou migration. Un sac anal relativement grand occupe une grande partie du tegmen. Celui-ci est mince et flexible et, semble-t-il, dépourvu d'orales; s'il en possédait, ces plaques ne pouvaient être que peu apparentes. Les brachiales libres sont peu distinctes des brachiales fixées, en sorte que le passage de la thèque aux bras est progressif. Le nombre des primibrachiales est particulièrement élevé. Tous ces caractères concourent à démontrer qu'*Aethocrinus* est un Inadunata dicyclique de l'ordre des Cladida et du sous-ordre des Dendrocrinina, car rien dans la diagnose de celui-ci ne permet de l'en exclure.

On pourrait peut-être, il est vrai, découvrir dans la nature de son tegmen, l'existence de ses interradiales bien développées et le mode d'union assez lâche de ses brachiales la manifestation de quelque parenté avec les Flexibilia. On ne saurait cependant le rattacher à ce groupe, car la présence

de cinq infrabasales, le grand nombre des primibrachiales, la construction du sac anal, le défaut d'incurvation dorsale des sutures brachiales, la forme pentalobée de la section transversale de la tige et la division des columnales en pentamères sont tous caractères étrangers aux Flexibilia. Il n'en reste pas moins que, ceux-ci tirant probablement leur origine des Cladida ou descendant des mêmes ancêtres, *Aethocrinus* leur ressemble par certains traits, ce qui ne peut surprendre.

A tout bien considérer, c'est, semble-t-il, des Dendrocrinidae que se rapproche le plus notre crinoïde. La diagnose de cette famille (MOORE, 1962, p. 37) lui est même en grande partie applicable. Il en diffère cependant par les deux caractères évoqués au début de cette discussion: l'orientation perradiale des pentamères et la disposition alterne des radiales par rapport aux brachiales. Même si la signification taxonomique de ces deux caractères reste incertaine, ils paraissent suffisants pour justifier que leur possesseur soit rangé dans un genre distinct, voire, au moins provisoirement, dans une famille à part. Ils ne peuvent cependant s'opposer à ce que cette famille soit placée dans les Cladida Dendrocrinina, car trop de traits unissent *Aethocrinus* à des représentants typiques de ce groupe.

CONSIDERATIONS GÉNÉRALES

L'organisation d'*Aethocrinus* laisse le choix entre deux possibilités: ou bien cette organisation est tout à fait aberrante, c'est-à-dire propre à une lignée collatérale, disparue sans laisser de descendance connue; ou bien elle représente, au moins dans une certaine mesure, un stade déterminé de l'histoire des Inadunata dicycliques. Dans le premier cas, *Aethocrinus* serait une sorte d'exception, dépourvue de signification phylogénétique; dans le second, au contraire, il revêtirait un intérêt certain, puisqu'il est le plus ancien des crinoïdes dicycliques et, singulièrement, des Cladida. On ne peut évidemment écarter la première supposition de façon absolue. Mais la seconde paraît plus probable, étant donné que notre crinoïde—nous l'avons vu—partage nombre de traits avec divers genres ordoviciens. Même s'il n'est l'ancêtre d'aucun d'eux, il semble s'intégrer dans le processus évolutif général qui a conduit à leur individualisation. C'est donc sur cette base, qui comporte—il est nécessaire de le

souligner—une part d'hypothèse, que nous fonderons notre argumentation.

Mais, quelque primitif qu'il soit, *Aethocrinus* est déjà engagé dans une voie bien déterminée: il est, comme nous venons de le voir, un authentique Cladida. Il convient dès lors de se garder d'étendre les homologues suggérées par sa structure aux autres crinoïdes et en particulier aux Inadunata monocycliques, dont les relations phylétiques avec les Cladida restent obscures. Les premiers représentants de ces deux groupes ne s'avèrent-ils pas déjà extrêmement différents? C'est donc dans le cadre systématique bien délimité des Inadunata dicycliques que j'entends aborder la discussion et n'en étendre les conclusions aux autres crinoïdes qu'avec prudence.

Les points suivants seront envisagés: 1) la signification morphologique des basales et des infrabasales et leurs rapports mutuels, 2) la signification morphologique des radiales, 3) celle des interradianes et des anales, et 4) le problème de l'origine des crinoïdes.

INFRABASALES ET BASALES, DICYCLIE ET MONOCYCLIE

D'après JAEKEL (1918, p. 20), les infrabasales des pentacrinoïdes (groupe, dans la terminologie de JAEKEL, comprenant tous les crinoïdes, et donc les Cladida, à l'exception des Camerata) proviendraient de la différenciation des pièces squelettiques proximales de la tige. Les caractères des infrabasales d'*Aethocrinus* semblent à première vue confirmer cette hypothèse. Ces plaques rappellent en effet les pentamères sous-jacents par leur orientation, leur disposition irrégulière, leur taille, et leur ornementation. Elles établissent une sorte de transition entre la thèque et la tige. Pourtant rien ne prouve qu'elles faisaient partie de la tige à l'origine. Leurs caractères internes et la présence à leur niveau de la première bifurcation des nervures de raidissage des parois thécales, nervures dont le dessin reproduit le tracé des cordes du système nerveux aboral, suggèrent qu'elles entouraient l'organe cloisonné et qu'elles avaient la même orientation que les lobes de cet organe. Elles appartenaient donc morphologiquement à la thèque. Leur ressemblance avec les pentamères s'explique en réalité par les rapports étroits, évoqués plus haut, entre la thèque et la tige. Celle-ci n'est que le prolongement de celle-là. Rien d'étonnant dès lors que chez une forme aussi archaïque

qu'*Aethocrinus* la distinction entre les deux régions du corps apparaisse moins tranchée que chez les autres crinoïdes. Pour découvrir un stade plus primitif encore, il faudrait remonter à une forme telle que *Gogia*,¹ cet éocrinioïde du Cambrien moyen, dont la tige—simple appendice de la partie aborale du corps—possède un revêtement squelettique qui, chez certaines espèces, continue insensiblement celui de la thèque (ROBISON, 1965).

Mais revenons aux conceptions de JAEKEL. Pour lui, l'adjonction d'un cercle de columnales à une thèque primitivement monocyclique créerait l'état dicyclique propre à de nombreux Inadunata. On ne voit cependant pas comment ce processus aurait pu modifier l'orientation des lobes de l'organe cloisonné et des cordes axiales de la tige, qui d'interradiaux chez les monocycliques auraient dû devenir perradiaux chez les dicycliques. Cette interprétation ne résout donc pas le problème des rapports phylétiques entre ces deux grandes catégories de crinoïdes.

Mais *Aethocrinus* suggère une autre possibilité, déjà envisagée par BATHER (1890, 1900, 1913), mais critiquée et finalement rejetée par lui. Suivant cette conception, tandis que la base conserverait une seule et même orientation, celle qu'elle a chez les dicycliques, les radiales, les bras, et le tegmen subiraient une rotation de 36° pour atteindre le stade monocyclique. Il en résulterait que les infrabasales des dicycliques seraient homologues aux basales des monocycliques, que les basales des dicycliques le seraient aux radiales (inferradiales) des monocycliques et que les radiales des dicycliques correspondraient aux premières brachiales (superradiales) des monocycliques.² Ainsi serait respectée la corrélation qui semble exister entre les lobes de l'organe cloisonné et le cercle basilaire de plaques thécales, corrélation plus importante au point de vue morphologique que les simples rapports topographiques des éléments.

Or que révèle *Aethocrinus*? Il montre que ses radiales alternent avec ses brachiales fixées et que même celles-ci sont loin d'être rigoureusement alignées, ce qui implique que, si de cette disposition dérive celle des autres Cladida, les brachiales fixées de ceux-ci ont subi, au cours de l'évolution,

un déplacement latéral qui les a placées au-dessus des radiales. Chez *Ottawacrinus* le phénomène de rotation paraît avoir été plus loin encore, car deux radiales (*B* et *C*) surmontent verticalement deux basales. Ce mouvement aurait-il affecté toutes les radiales par rapport aux basales supposées fixes que ce crinoïde serait devenu monocyclique ou du moins impossible à distinguer d'un crinoïde monocyclique.¹ Quant à l'anale *X* qui, chez *Aethocrinus* et *Ottawacrinus*, suit la basale postérieure et est comprise entre les radiales *C* et *D*, elle ne pourrait en raison du rapprochement de ces radiales par-dessous que reposer sur elles ou sur l'une d'elles. En somme la structure de la capsule dorsale deviendrait comparable à celle, par exemple, d'*Iocrinus* ou d'*Heterocrinus*.

Bien entendu toutes ces considérations ne sont que théoriques. Les chaînons manquent pour relier *Aethocrinus* ou *Ottawacrinus* à l'un quelconque des monocycliques. Mais l'organisation de ces crinoïdes² laisse entrevoir que, si des changements d'orientation se sont produits dans la thèque des crinoïdes, c'est plus probablement à partir de la partie distale que de la partie proximale de celle-ci qu'ils ont dû avoir lieu.

SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE DES RADIALES

Les plaques d'*Aethocrinus* que nous avons appelées radiales parce qu'elles succèdent aux basales diffèrent des plaques de ce nom chez les autres crinoïdes par le fait que, si elles se placent sur les mêmes méridiens que les infrabasales, elles se trouvent décalées de plusieurs degrés par rapport aux brachiales. Il en résulte que, par leurs contours hexagonaux et le défaut d'une facette articulaire sur leur bord supérieur, elles rappellent davantage les basales que les radiales.

Remarquons tout d'abord que cette situation n'est pas toujours aussi tranchée qu'il le paraît à première vue. Chez certains spécimens, l'une ou l'autre de ces plaques, comme toute radiale typique, se place à la base du rayon auquel elle ressortit ou, en tout cas, entretient avec ce rayon des rapports topographiques plus étroits qu'avec les rayons adjacents (Fig. 9). La continuité et la puissance des nervures indiquent généralement

¹ En prenant ce genre pour exemple, je n'entends pas le désigner comme un ancêtre possible des crinoïdes, mais comme une illustration d'un stade hypothétique dans l'histoire pré-ordovicienne de ces échinodermes.

² Ces homologues, déjà proposées par WALTHER (1886), furent contestées par BATHER pour la raison principale que chez *Ottawacrinus* les inferradiales coexistent avec les basales et, par conséquent, ne peuvent leur être éyuivalentes.

¹ Dans ce cas, l'objection de BATHER rappelée dans la note infrapaginale précédente tomberait, car comment chez un crinoïde ayant subi ces transformations pourrait-on reconnaître les basales des inferradiales?

² Et celle des Paractocrinidae, de l'Ordovicien de la Baltique, dont les plaques, d'un cercle à l'autre, sont décalées de la largeur d'une demi-plaque (JAEKEL, 1918).

les mêmes relations privilégiées (Fig. 3). D'autre part, au niveau des brachiales fixées, dont l'appartenance aux rayons n'est pas douteuse, la superposition des éléments est loin d'être toujours parfaite (Fig. 3, 6, 7); il s'y produit souvent des déviations de l'axe des rayons qui, pour être moins accusées que celles manifestées à hauteur des radiales, paraissent de même nature. Ces déviations sont peut-être imputables, du moins en partie, à la présence, dans les parois de la capsule dorsale, des plaques anales et des interradianes, qui pour se loger ont dû repousser les éléments voisins vers la gauche ou la droite. Mais pareille explication ne peut rendre compte des particularités offertes par les radiales d'*Aethocrinus*, à savoir leur position typiquement alterne par rapport aux brachiales fixées de premier rang et l'absence de facette articulaire sur leur bord distal. Pour pénétrer la signification de ces caractères, il convient, semble-t-il, de faire appel à des causes plus profondes.

Les radiales d'*Aethocrinus* apparaissent tout d'abord comme **des éléments propres à la thèque**, et non point comme des plaques brachiales secondairement incorporées à celle-ci. Rien dans leur morphologie et leur arrangement ne confirme la conception si répandue que "the radials probably belong to the arm skeleton and are not calyx plates phylogenetically" (HYMAN, 1955, p. 57). C'est tout le contraire que suggère *Aethocrinus*.¹ Ses radiales occupent en effet la position des plaques dites latérales chez des éocrinoides tels que *Lichenoides*, *Macrocystella*, *Rhopalocystis*, ou des cystoïdes comme *Cheirocrinus*, ou encore celle des plaques d'*Hemicosmites* appelées radiales par BATHER (1900) en raison de leurs analogies avec les plaques de même nom chez les crinoïdes. Sans doute, n'est-il pas prouvé que ces éléments divers sont homologues. Mais on peut voir dans la similitude de leur agencement l'effet de tendances évolutives analogues. A partir d'états primitifs, illustrés par exemple par les éocrinoides mésocambriens *Acanthocystites*, *Akidocrinus*, ou *Gogia*, dont la thèque comporte des plaques

nombreuses arrangées sans ordre déterminé, les plaques dénommées ici latérales et là radiales se seraient peu à peu différenciées et auraient acquis leur ordonnance définitive. Les radiales d'*Aethocrinus*, qui ne remplissent pas encore leur rôle de support des rayons, seraient sur le chemin d'une telle réalisation. En cela résiderait la signification phylogénétique de la disposition alterne des radiales de ce crinoïde. Telle est du moins l'hypothèse de travail que me paraît suggérer ce caractère particulier.

Passons maintenant à l'examen d'un deuxième point: le défaut de facette articulaire sur le bord distal des radiales. Comme, dans tous les rayons, la première facette apparaît au niveau des brachiales fixées, on peut se demander si chaque radiale et la brachiale qui la suit immédiatement ne constituent pas une unité morphologique équivalente à une radiale composée, c'est-à-dire formée d'une inferradiale et d'une superradiale, l'inferradiale correspondant à la plaque que nous considérons comme la radiale et la superradiale à celle que nous appelons première brachiale. Dans ce cas *Aethocrinus* présenterait une organisation très semblable à celle d'*Ottawacrinus*, si du moins nous adoptons l'interprétation que BATHER (1913) fut le premier à proposer pour ce fossile. Mais cette interprétation est-elle acceptable? Examinons en d'abord les fondements et voyons ensuite ce qu'il en subsiste lorsqu'on compare *Ottawacrinus* à *Aethocrinus*.

Les arguments invoqués par BATHER sont au nombre de trois: 1) Dans chaque rayon d'*Ottawacrinus*, la deuxième plaque est aussi large que la première à la ligne de jonction de ces deux plaques; 2) leur union le long de la suture qui les réunit semble plus intime que celle le long des sutures suivantes; 3) dans la plupart des rayons, la réduction de largeur vers le haut de la troisième plaque (regardée par BATHER comme la première primibrachiale) est plus rapide que celle affectant les deux premières plaques (tenues respectivement pour la superradiale et l'inferradiale).

Ces arguments, déjà par eux-mêmes, paraissent faibles. En premier lieu, l'articulation reliant la première à la deuxième plaque des rayons n'ayant jamais été observée, on ne peut tirer, du seul examen de la suture qui lui correspond, des informations sûres quant à sa nature. En second lieu, les différences relevées dans la forme et la largeur des plaques, ainsi que dans l'aspect des sutures s'expliquent aussi bien par le fait que les

¹ Remarquons que même si les radiales ont pris naissance dans les parois de la capsule dorsale, comme le montre d'ailleurs l'ontogénèse des Comatulides, elles peuvent être homologues aux brachiales, car les unes et les autres font partie du squelette aboral et participent aux mêmes gradients morphogénétiques. Le fait que les radiales d'*Aethocrinus* ne se trouvent pas à la base des bras résulte peut-être de ce que l'action des facteurs qui déterminent ces gradients était encore imparfaitement localisée. Dans cette perspective, la nomenclature élaborée pour distinguer les plaques proximales des rayons chez les Inadunata paraît aussi inutilement compliquée que semblent hasardeuses les homologues fondées sur des rapports purement topographiques.

deux premières plaques des rayons sont incorporées à la thèque, tandis que la troisième et les suivantes ne le sont point. Les conditions mécaniques imposées à ces divers éléments n'étant pas les mêmes, on ne peut que s'attendre à trouver ceux-ci dissemblables au moins par certains aspects.

Mais les arguments de BATHER deviennent difficilement recevables lorsqu'on les confronte à ceux tirés de l'examen d'*Aethocrinus*. Chez ce dernier, en effet, rien ne suggère que la première et la deuxième plaque des rayons soient associées de manière particulière. Au contraire, ces plaques, qui ne sont même pas alignées, constituent des entités tout à fait distinctes. Quant au fait que des facettes articulaires ne se développent qu'au niveau des plaques de deuxième ou même de troisième rang dans les rayons, l'explication en est simple: elle réside dans la faible participation des radiales au support des bras. De surcroît, il existe des articulations semblables à celles des brachiales entre les columnales, ce qui prouve le peu de valeur morphologique qu'il convient d'attribuer à la présence ou à l'absence d'un caractère aussi lié aux exigences fonctionnelles locales.

Si donc les radiales d'*Aethocrinus* sont simples, ne serait-il pas plus logique, et sans doute plus conforme à la réalité, d'admettre, comme BATHER lui-même le proposa dès 1890 (p. 334), que celles d'*Ottawacrinus* le sont aussi? De cette façon, ce crinoïde cesserait de faire exception parmi les Inadunata dicycliques et l'hypothèse formulée par MOORE (1962, p. 23) que les radiales indivises qui prévalent chez ces crinoïdes se seraient formées par fusion de deux plaques radiales primitivement distinctes—un phénomène dont l'existence chez les Cladida, il faut le reconnaître, reste à prouver—pourrait être avantageusement abandonnée.

Un troisième aspect des radiales d'*Aethocrinus*, d'ailleurs en rapport avec ce qui précède, mérite de retenir l'attention. Il consiste en ceci que la radiale *C* ne se distingue en rien des autres radiales. Manifestement cette plaque et celle qui la suit sont respectivement homologues aux plaques occupant la même position dans les autres rayons, c'est-à-dire la radiale et la première brachiale. Il n'existe par conséquent aucune raison objective pour admettre que la rayon *C* débute par une radiale composée ni que celle-ci corresponde à une inferradiale. La radiale *C* a la valeur d'une radiale entière. La même remarque vaut pour *Ottawacrinus*, ainsi que BATHER l'a admis à plusieurs reprises (1890, p. 334; 1900, p.

178; 1913, p. 8). Ces genres n'ont donc pas de radianale à proprement parler, en ce sens que leur radiale *C*, destinée à devenir la radianale chez les Cladida ultérieurs, n'a encore subi aucun début de différenciation ni amorcé aucun déplacement vers l'interrayon postérieur. Ils représentent donc le stade le plus archaïque que l'on connaisse dans l'évolution de cette plaque et, partant, montrent clairement ses véritables relations. Or celles-ci imposent la conclusion suivante: **si, au cours de la phylogénèse, la radiale C en vint à émigrer vers l'interrayon postérieur, le seul élément qui ait pu prendre sa place et remplir ses fonctions fut évidemment la première brachiale du rayon C.** Le caractère encore indéterminé des plaques des rayons d'*Aethocrinus* et sans doute de tous les Cladida archaïques a dû rendre possibles de telles transformations.¹

Il reste à envisager une question de nomenclature. Par quels termes convient-il de désigner les plaques proximales du rayon *C* chez les Cladida? Chez *Aethocrinus*, *Grenprisia*, et *Ottawacrinus*, aucun problème ne se pose: ce rayon, comme tous les autres, débute par une radiale, suivie d'une première brachiale. Dans les genres où la radiale *C* se distingue suffisamment des autres radiales par sa forme ou (et) sa position pour mériter un autre nom, elle devient la radianale, terme qui évoque son origine et sa fonction, tandis que la plaque suivante, en dépit de son origine, mais en raison de sa fonction, reçoit l'appellation de radiale. Ces dénominations sont conformes à celles en usage chez les Flexibilia et les Comatulida. Elles ne prêtent pas à confusion et ne suggèrent pas une assimilation, possible mais non démontrée, avec les deux éléments—l'inferradiale et la superradiale—par lesquels débute certains et parfois tous les rayons de nombreux Disparida.

INTERRADIALES ET ANALES

L'idée autrefois répandue que la capsule dorsale des Inadunata ne s'étendit jamais au-delà

¹ Celles-ci paraissent se manifester encore dans l'ontogénèse des Comatulida: la plaque qui devient l'anale de ces crinoïdes fait son apparition dans le radius *C* à la manière d'une radiale; elle est ensuite repoussée vers l'interrayon *CD* par une seconde plaque qui se forme à son côté, prend peu à peu sa place, assume ses fonctions et devient la radiale définitive. Ces faits, établis par CLARK (1912, 1915) et confirmés depuis par SPRINGER (1920), MORTENSEN (1920), JOHN (1938), etc., ont fait l'objet d'interprétations diverses quant aux homologues de ces plaques (voir BATHER, 1918; MORTENSEN, 1920; PHILIP, 1964; etc.). Je pense qu'une solution simple et conforme à l'enseignement de la paléontologie consisterait à considérer l'anale des comatulides comme morphologiquement équivalente à la radiale *C* des Cladida et des Flexibilia et de tenir la plaque qui la remplace pour la première brachiale du même rayon.

des radiales semble infirmée par *Aethocrinus* et d'autres représentants archaïques de cet ordre (*Cupulocrinus*, *Grenprisia*, *Ottawacrinus*) qui, comme les Flexibilia et les Camerata, bien qu'à un moindre degré, possèdent des brachiales fixées et certains, des interradales plus ou moins développées. La présence dans l'interrayon *AB* d'*Aethocrinus* d'une plaque supplémentaire (*Y*) insérée dans le cercle des brachiales fixées de premier rang suggère même l'existence d'un état antérieur où la capsule dorsale comprenait un nombre encore plus grand de plaques.

Par ailleurs, la construction de cet interrayon ne laisse pas de rappeler celle de l'interrayon postérieur (*CD*), dont l'origine des éléments, en particulier celle de l'anale *X*, a fait l'objet d'interprétations très diverses. La situation et les caractères de cette plaque chez une forme aussi ancienne et archaïque qu'*Aethocrinus* invite à penser qu'elle a dû prendre naissance dans les parois de la capsule dorsale, comme les autres interradales et singulièrement la plaque *Y*, mais à un niveau plus inférieur encore, c'est-à-dire entre les radiales et en contact avec les basales. Elle aurait ensuite émigré vers le haut, selon un processus maintes fois décrit, jusqu'à disparaître ou se confondre parmi les éléments du tegmen.¹

Au point de vue morphologique, l'anale *X* et les autres plaques de l'interrayon postérieur auraient donc la signification et la valeur d'interradales. Ceci n'implique pas qu'elles sont d'une autre nature que les plaques du sac anal, en ce sens que la formation de toutes ces plaques plus moins disposées en séries verticales est sous le contrôle des mêmes gradients morphogénétiques, comme sont sous la dépendance des mêmes facteurs brachiales fixées et brachiales libres. Mais cela veut dire qu'ayant apparu dans la capsule dorsale, elles en furent éliminées peu à peu, et non point, ainsi qu'on l'a prétendu, qu'elles y furent secondairement introduites.

LE PROBLÈME DE L'ORIGINE DES CRINOÏDES

Si primitif (ou aberrant?) qu'il soit, *Aethocrinus* est, nous l'avons vu, un authentique crinoïde. Il possède d'autre part les attributs essentiels des Inadunata dicycliques ou Cladida et se montre très différent des premiers repré-

sentants des Disparida, Hybocrinida, Flexibilia, et Camerata, dont les restes se rencontrent à partir de l'Ordovicien inférieur ou moyen. L'origine des crinoïdes et l'individualisation des principales divisions de cette classe remontent par conséquent à une époque antérieure à l'Ordovicien.

L'organisation d'*Aethocrinus moorei* et celle de *Ramseyocrinus cambriensis*, redécrit récemment par BATES (1968), offrent un frappant contraste. L'opposition entre ces deux types d'Inadunata archaïques—l'un dicyclique (Cladida), l'autre monocyclique (Disparida)—est même beaucoup plus accusée qu'entre premiers Cladida et premiers Flexibilia. D'une manière provisoire, on peut donc accorder à ces groupes—Disparida, Cladida, et Flexibilia—qui occupent des niveaux taxonomiques différents, une importance phylogénétique égale.

Passons maintenant à un autre aspect de la question. *Aethocrinus* étant le plus ancien des crinoïdes dicycliques et partant des Cladida, et peut-être de tous les crinoïdes, on peut en attendre qu'il jette quelque lumière sur les ancêtres de ce type d'échinodermes. Dans la recherche de ces ancêtres, les éocrinoïdes peuvent aussi jouer un rôle dans la mesure où l'on découvre en eux l'expression de tendances évolutives communes aux diverses classes de Crinozoa, mais dans cette mesure seulement, car les éocrinoïdes tels que nous les connaissons ne renferment pas la souche des crinoïdes (UBAGHS, 1968, p. 476).

Ces deux sources d'information—*Aethocrinus* et les éocrinoïdes—permettent d'imaginer l'existence à l'origine d'une forme allongée, semblable par exemple à *Gogia*, dont le corps comprendrait une thèque, prolongée du côté aboral par un appendice plus ou moins distinct et pourvue, du côté adoral, d'organes destinés à capturer la nourriture.

A ce stade primitif, et naturellement hypothétique, la thèque et la tige devaient passer de l'une à l'autre par une transition insensible et compter dans leurs parois un grand nombre de plaques, disposées sans ordre déterminé. Puis—et cela constituerait un deuxième stade—cette enveloppe squelettique indifférenciée se serait peu à peu transformée selon des processus¹ suggérés aussi bien par *Aethocrinus* et d'autres crinoïdes ordoviciens que par certains éocrinoïdes comme *Rhopalocystis* de l'Ordovicien inférieur (Trémadocien supérieur) du Maroc (UBAGHS, 1963).

¹ Il se peut que l'anale *X* soit représentée par une des interradales qui apparaissent de manière transitoire dans le développement de certains Comatulides.

¹ Ceux-là mêmes considérés sans les rubriques précédentes.

L'évolution de la tige chez les crinoïdes a été maintes fois retracée et, récemment encore, par STUKALINA (1967): il est inutile d'y revenir. Celle de la thèque semble avoir été plus complexe, car différente suivant les régions de l'organisme. Autour du pôle aboral, les plaques se sont mises en cercle pour constituer la base; elles ont acquis une disposition alterne comme les briques d'un mur et celles du cercle proximal ont très tôt manifesté une tendance à se souder, tout cela sans doute pour des raisons mécaniques (YAKOVLEV, 1954).

Dans la partie qui surmonte la base, la tendance des plaques fut de se disposer, non plus en cercles, mais en rangées verticales ou plutôt divergentes vers le haut. Bien entendu, ces deux régions ne furent pas dès le départ clairement délimitées. Une zone de transition a dû se marquer entre elles, dont la trace paraît précisément se retrouver au niveau des radiales chez *Aethocrinus*, des latérales chez *Rhopalocystis*, plaques qui ne participent plus à la constitution de la base, mais qui n'interviennent encore qu'en partie dans le support des rayons. C'est donc au-dessus des radiales ou des latérales que s'est d'abord affirmée la tendance à former des rangées divergentes. Chez *Rhopalocystis*, son action s'est arrêtée à la limite supérieure de la thèque. Chez *Aethocrinus* et tous les crinoïdes elle s'est poursuivie au-delà de cette limite sous la forme de cinq évaginations ou bras —un par rayon—soutenus par des plaques en continuité directe avec celles des parois latérales de la thèque. Tel est le caractère propre des crinoïdes, ce en quoi ils diffèrent fondamentalement des éocrinoides et des autres Crinozoa. Chez *Aethocrinus* et quelques autres Inadunata archaïques, comme chez la plupart des Camerata et des Flexibilia, la partie proximale des bras faisait encore partie de la thèque; chez leurs descendants, les parties primitivement fixées (sauf les radiales) sont devenues libres, mais, qu'elles soient libres ou fixées, les plaques des rayons ont évidemment

toutes la même valeur morphologique, car elles relèvent des mêmes gradients morphogénétiques.

Aucun fossile pré-ordovicien n'a encore été signalé qui soit sur la voie de telles transformations. *Aethocrinus* et *Ramseyocrinus* en sont les deux plus anciens témoins connus. Certes, plusieurs éocrinoides (*Ascocystites*, *Palaeocystites*, *Pareocrinus*, *Rhopalocystis*) ont les plaques thécales ainsi disposées que sur une hauteur plus ou moins considérable elles ne forment pas des cercles mais des colonnes ou des zones allongées suivant les méridiens. Mais ces éocrinoides ne possèdent pas de bras au sens crinoïdien du terme. La plupart sont d'ailleurs plus récents qu'*Aethocrinus*, en sorte qu'ils ne peuvent appartenir à la lignée ancestrale des crinoïdes. Tout au plus, le caractère morphologique sur lequel nous venons d'insister suggère-t-il qu'ils participent à un héritage commun. Les véritables précurseurs des crinoïdes restent à découvrir.

Remarquons pour terminer qu'*Aethocrinus* provient des mêmes couches géologiques que celles renfermant les plus anciens restes connus d'Asterozoa (*Ampullaster*, *Chiniamaster*, *Villebrunaster*, *Pradesura*). Or combien profond paraît l'hiatus le séparant de ceux-ci et en particulier des somastéroïdes, puisqu'on ne découvre en lui aucune trace de ces axes de croissance transverses, dont, selon les conceptions de FELL (1962, 1963), les pinnules des crinoïdes et les métapinnules des somastéroïdes seraient l'expression morphologique. En réalité, il semble que les somastéroïdes, considérés comme les plus primitifs des Asterozoa et comme renfermant la souche des astéroïdes et des ophiuroïdes, offrent plus d'analogies avec les Comatulides, c'est-à-dire les plus spécialisés et les derniers apparus des crinoïdes, qu'avec les premiers et les plus archaïques représentants de ceux-ci. Cette observation mérite peut-être d'être versée au dossier d'une récente controverse (BOLKER, 1967; FELL, 1965; MADSEN, 1962; PHILIP, 1965).

SUMMARY

Aethocrinus moorei UBAGHS, n. gen., n. sp., from the Lower Ordovician of France, is the oldest known dicyclid crinoid. It is as old as *Ramseyocrinus cambriensis* (HICKS) from the lower Arenigian of England, considered to be the oldest crinoid, or perhaps older. It is a cladid

inadunate of the suborder Dendrocrinina and the nominate genus of a new family Aethocrinidae, presently monotypical.

It is distinguished by two features never met, or at least never described, in any crinoid: 1) the pentameres of its quinquepartite stem have the

same orientation as the infrabasals (i.e., they are perradial); 2) its radials are not in line with the first brachials, but alternate with them.

Its primitiveness is ascertained by many characters, among which are 1) quinquepartition of the stem, accompanied by irregular interlocking of pentameres of one vertical section with those of adjacent ones; 2) irregular arrangement of plates in the thecal circlets; 3) presence of the same ornamentation in the stem and dorsal cup; 4) simplicity and similitude of the articulations (loose synostosis) between columnals and brachials; 5) merging of the dorsal cup into the stem and of the thecal cavity into the axial canal of the column; 6) existence of well-developed interradians and of two fixed brachials in each ray; 7) nature of the anal plates; 8) lack of a radianal, indicating that the *C* radial is not differentiated; 9) large number of primibrachs; and 10) simple isotomous branching of the arms.

Aethocrinus, because it seems to be so archaic, is thought to yield information on important problems of crinoid morphology, as well as on origin of the class. 1) The alternate arrangement of radials and first primibrachs suggests that the passage from dicyclic to monocyclic crinoids could have been accomplished by change of orientation, not in proximal but in middle and distal parts of the theca. 2) The radials, primibrachs *I*, interradians, and anal plates probably belong to the calyx skeleton phylogenetically (i.e., they have been differentiated from the primitive skeletal covering of the theca); in inadunates, as well as in flexibles and camerates, they are to be considered as original components of the thecal wall. 3) The lowest (anal *X*) and other plates of

the posterior interray show such striking analogies with plates of the *AB* interray, that they may be regarded as slightly modified interradians. 4) The first (lowest plate) of the *C* ray appears strictly homologous with the radials and the second plate with the proximal brachial; when in further evolution the *C* radial migrated toward the posterior interray, its place was taken and its function was assumed by the next plate, that is to say, the first brachial of the same ray; the ontogeny of the so-called anal plate in comatulids could be interpreted according to the same homologies. 5) A comparison of *Aethocrinus* with *Ottawacrinus* tends to indicate that the latter has no more compound radials than any other dicyclic inadunates.

Now it is important to remark that even if originally the radials, first brachials, interradians, and anals were incorporated in the dorsal cup they may still be serially homologous: the radials and fixed brachials with the free brachials, the interradians with the plates of the perisomic skeleton, and the anals with the tube plates. In crinoids no morphologically valid distinction separates elements belonging to the theca or to the arms, to the dorsal cup or to the tegmen.

Aethocrinus shows that the ancestry of crinoids must belong to the remotest past. It does certainly not descend from any known Cambrian eocrinoid. On the other hand, although its remains have been found in the same beds as those containing the earliest Somasteroidea, it does not invite close comparison with them, as one should have expected if Asterozoa were derived from Crinoidea or from pelmatozoans allied to the Crinoidea.

REFERENCES

- BATES, DENIS E. B.
 (1) 1968, *On "Dendrocrinus cambriensis Hicks," the earliest known crinoid*: Paleontology, v. 11, p. 406-409, pl. 76.
- BATHER, F. A.
 (2) 1890, *British fossil crinoids*: Ann. & Mag. Nat. Hist., ser. 6, v. 5, p. 306-334, pl. 14.
 (3) 1900, *The Crinoidea*: in A treatise on zoology, E. R. Lankester (ed.), pt. 3, p. 94-204, fig. 1-127, Adam & Charles Black (London).
 (4) 1913, *The Trenton crinoid, Ottawacrinus W. R. Billings*: Canada Geol. Survey, Victoria Memorial Mus., Bull. 1, p. 1-10, pl. 1.
 (5) 1918, *The homologies of the anal plate in Antedon*: Ann. & Mag. Nat. Hist., ser. 9, v. 1, p. 294-302.
- BOLKER, H. I.
 (6) 1967, *Phylogenetic relationships of echinoderms: Biochemical evidence*: Nature, v. 213, no. 5079, p. 904-905, 1 fig.
- CLARK, A. H.
 (7) 1912, *The homologies of the so-called anal and other plates in the pentacrinoïd larvae of free crinoids*: Jour. Washington Acad. Sci., v. 2, p. 309-314.
 (8) 1915, *A monograph of the existing crinoids. I. The comatulids*: U.S. Natl. Mus., Bull. 82 (1), vi + 406 p., 17 pl.

FELL, H. B.

(9) 1962, *A living somasteroid, Platasterias latiradiata* Gray: Univ. Kansas Paleont. Contrib., Echinodermata Art. 6, p. 1-6, pl. 1-4.

(10) 1963, *The phylogeny of sea-stars*: Royal Soc. London, Philos. Trans., ser. B, v. 246, p. 381-435, pl. 50-51.

(11) 1965, *Ancestry of sea-stars*: Nature, v. 208, p. 768-769.

HICKS, H.

(12) 1873, *On the Tremadoc Rocks in the neighbourhood of St. David's, South Wales, and their fossil contents*: Quart. Jour. Geol. Soc., v. 29, p. 39-52, pl. 3-5.

HYMAN, L. H.

(13) 1955, *The invertebrates: Echinodermata. The coelomate Bilateralia*: v. 4, vii + 763 p., 280 fig., McGraw-Hill (New York, Toronto, London).

JAEKEL, OTTO

(14) 1918, *Phylogenie und System der Pelmatozoen*: Palacont. Zeitschr., v. 3, p. 1-128, fig. 1-114.

JOHN, D. DILWYN

(15) 1938, *Crinoidea*: Discovery reports, v. 18, p. 121-222, pl. 3-6.

MADSEN, F. J.

(16) 1966, *The Recent sea-star Platasterias and the fossil Somasteroidea*: Nature, v. 209, no. 5030, p. 1367, 2 fig.

MOORE, R. C.

(17) 1962, *Ray structures of some inadunate crinoids*: Univ. Kansas Paleont. Contrib., Echinodermata Art. 5, p. 1-47, pl. 1-4.

MORTENSEN, TH.

(18) 1920, *Studies in the development of crinoids*: Depart. Marine Biol., Carnegie Inst., v. 16, p. 1-94, pl. 1-28.

PHILIP, G. M.

(19) 1964, *Australian fossil crinoids. I, Introduction and terminology for the anal plates of crinoids*: Proc. Linn. Soc. New South Wales, v. 88, p. 259-272.

(20) 1965, *Ancestry of sea-stars*: Nature, v. 208, no. 5012, p. 766-768, 2 fig.

PRINGLE, J.

(21) 1930, *The geology of Ramsey Island (Pembrokeshire)*: Proc. Geol. Assoc. London, v. 41, p. 1-31, pl. 1-3.

ROBISON, R. A.

(22) 1965, *Middle Cambrian eocrinoids from western North America*: Jour. Paleontology, v. 39, p. 355-364, pl. 50-52.

SDZUY, KLAUS

(23) 1958, *Fossilien aus dem Tremadoc der Montagne Noire*: Senckenbergiana Lethaea, v. 39, p. 255-285, 3 pl.

SPRINGER, FRANK

(24) 1920, *The Crinoidea Flexibilia*: Smithsonian Inst., Pub. 2501, p. 1-486, pl. A-C, 1-76.

STUKALINA, G. A.

(25) 1967, *O taksonomicheskih priznakakh segmentirovannykh stebly morskih lily*: Biostratigraficheskiy Sbornik, v. 3, p. 200-205. (*Sur les caractères taxonomiques des tiges segmentées de crinoïdes.*)

THORAL, MARCEL

(26) 1935a, *Contribution à l'étude géologique des Monts de Lacaune et des terrains cambriens et ordoviciens de la Montagne Noire*: p. 1-318, Béranger (Paris, Liège).

(27) 1935b, *Contribution à l'étude paléontologique de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire et révision sommaire de la faune cambrienne de la Montagne Noire*: p. 1-362, pl. 1-35 (Montpellier).

UBAGHS, GEORGES

(28) 1963, *Rhopalocystis destombesi, n. g., n. sp., éocrinoïde de l'Ordovicien inférieur (Trémadocien supérieur) du sud marocain*: Serv. Géol. Maroc, Notes et Mém., v. 23, no. 172, p. 25-40, pl. 1-3.

(29) 1968, *Eocrinoidea*: in Treatise on Invertebrate Paleontology, R. C. Moore (ed.), pt. 5, Echinodermata 1, v. 2, (1967), p. 455-495, fig. 292-324 (New York).

WALTHER, JOHANNES

(30) 1886, *Untersuchungen über den Bau der Crinoiden mit besonderer Berücksichtigung der Formen aus dem Solenhofener Schiefer und dem Kelheimer Diceraskalk*: Palacontographica, v. 32, p. 155-200, pl. 23-26.

YAKOVLEV, N. N.

(31) 1954, *Signification de la variation des plaques du calice des crinoïdes et ses causes*: Dokl. Akad. Nauk. SSSR, v. 99, p. 1087-1090, 1 fig.