MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2025 **N° attribué par la bibliothèque**

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Systématique et Évolution

Présentée et soutenue publiquement par

Pablo Martinez Soares

Le 19 décembre 2025

Systématique des crinoïdes post-paléozoïques : étude des Holopodidae et des Bourgueticrinina

JURY :

M. Thomas Saucède	**Professeur, Université Bourgogne Europe, Dijon**	**Président et Rapporteur**
Mme Jenifer Croce	**Chargée de Recherche, HDR, CNRS - Institut de la mer de Villefranche**	**Rapportrice**
Mme Lenaïg Hemery	**Chargée de Recherche, Pacific Northwest National Laboratory, Sequim**	**Examinatrice**
M. Igor Eeckhaut	**Professeur, Université de Mons**	**Examinateur**
Mme Nadia Améziane	**Professeure, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris**	**Directrice de Thèse**
M. Sylvain Charbonnier	**Professeur, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris**	**Directeur de Thèse**
M. Marc Eléaume	**Maître de conférences, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris**	**Directeur de Thèse**
M. Ben Thuy	**Chargé de Recherche, Musée national d'Histoire naturelle, Luxembourg**	**Directeur de Thèse**

Membre invitée :

Mme Marine Fau	**Chargée de Recherche, Musée de Genève**

Déclaration d’utilisation d’IA

L’outil DeepL Translator (DeepL SE, Cologne, Allemagne) a été utilisé pour la traduction des textes vers le français. Les sorties ont été relues et corrigées manuellement.

Cette thèse a été soutenue financièrement par le Fond National de la Recherche du Luxembourg sous le numéro de projet AFR 17129770, ainsi que différents Appels à Projets internes de l'UMR 7205 ISYEB MNHN-CNRS-EPHE-UA

Résumé

Apparus il y a 400 millions d'années, les Crinoidea continuent d'habiter nos mers et océans. Les phylogénies moléculaires et les études de l'ontogenèse ont permis de montrer que de nombreux caractères morphologiques utilisés pour leur classification sont homoplasiques, et ne permettent pas d'appréhender correctement la systématique du clade. Cependant, l'étude de la morphologie étant la seule approche permettant d'interpréter le registre fossile, il est important d'établir des caractères morphologiques robustes, en tenant compte de la variabilité intra-taxon. Cette thèse propose d'appliquer une approche intégrée pour établir la variabilité des caractères internes des bras et du calice (les articulations des radiales et brachiales, la morphologie 3D des brachiales, et le réseau de canaux du système nerveux aboral). A l'aide de la microscopie électronique à balayage et de la tomographie à rayons X, deux clades possédant un registre fossile relativement important depuis le Crétacé supérieur ont été étudiés : la famille des Holopodidae et le sous-ordre des Bourgueticrinina.

Parmi les Holopodidae, de nouveaux spécimens ont permis de réévaluer la diversité morphologique au sein de l'espèce *Holopus alidis*. De même, des spécimens de petite taille ont permis d'évaluer les contraintes architecturales sur la morphologie de la voûte formée par les bras, et de proposer un mécanisme de croissance pour cette structure : le « tapis roulant ». Ces résultats, combinés à l'étude de nouveaux spécimens des espèces *Holopus rangii* et *Cyathidium plantei*, ont permis de mieux appréhender les différences morphologiques entre les deux genres. Malgré un manque de données moléculaires pour cette famille, les caractères diagnostiques ont pu être évalués de façon critique, rendant compte de leurs limites. En plus de souligner les besoins de réévaluation du registre fossile de *Cyathidium*, ces connaissances permettent de décrire du nouveau matériel de *Cyathidium* et d'*Holopus* provenant de deux sites du nord-est de l'Italie dont probablement une nouvelle espèce. Des brachiales « clé de voûte » ont pu être identifiées. Avec nos connaissances actuelles, l'hypothèse est faite que les Holopodidae actuels auraient une origine téthysienne et se seraient dispersés vers l'Indo-Pacifique et vers l'Atlantique Ouest.

L'étude d'une large gamme de nouveaux spécimens au sein des différentes familles de Bourgueticrinina a permis de mieux appréhender la variabilité de différents caractères internes. De plus, la variabilité au cours de la croissance a pu être partiellement évaluée pour certains taxons et une phylogénie moléculaire a pu être inférée. Ces résultats permettent de proposer que les Phrynocrinidae sont le groupe frère d'un clade composé des Rhizocrinidae, Atelecrinidae et Bathycrinidae (le clade BmP) et dont les synapomorphies sont la présence d'un *knobby process* et d'un réseau de canaux du système nerveux aboral de type B incluant les basales. Ces résultats justifient l'exclusion de *Sibogacrinus* des Atelecrinidae, ainsi que l'exclusion de *Monachocrinus* et *Naumachocrinus* des Bathycrinidae. Les relations phylétiques au sein des familles restent incertaines. Ces connaissances nouvelles permettent de réévaluer le matériel fossile cénozoïque. Ainsi, l'étude de matériel non décrit de *Paleobathycrinus* (Danemark, Danien) suggère qu'il s'agit d'un taxon frère du clade BmP. Similairement, l'étude de nouveau matériel de *Paraconocrinus* (Italie, Priabonien), ainsi que d'autres fossiles attribués initialement aux Rhizocrinidae, suggère qu'ils n'appartiennent pas au même clade que les représentants actuels de cette famille. Ceci pourrait suggérer un impact de la transition Eocène-Oligocène sur les Bourgueticrinina.

En conclusion, ces travaux montrent l'intérêt des caractères internes pour la taxonomie des Crinoidea, ainsi que l'importance des approches intégratives tenant compte de la variabilité intra-taxon.

Abstract

Appearing 400 million years ago, Crinoidea continue to inhabit our seas and oceans. Molecular phylogenies and ontogeny studies have shown that many of the morphological characters used for their classification are homoplastic and do not allow for a correct understanding of the clade's systematics. However, as the study of morphology is the only approach that allows the fossil record to be interpreted, it is important to establish robust morphological characters, taking into account intra-taxon variability. This thesis proposes to apply an integrated approach to establish the variability of the internal characteristics of the arms and calyx (the radial and brachial joints, the 3D morphology of the brachials, and the network of channels of the aboral nervous system). Using scanning electron microscopy and X-ray tomography, two clades with a relatively large fossil record since the Late Cretaceous were studied: the family Holopodidae and the suborder Bourgueticrinina.

Among Holopodidae, new specimens have enabled a reassessment of the morphological diversity within the species *Holopus alidis*. Similarly, small specimens have enabled an assessment of the architectural constraints on the morphology of the arm vault, and the proposal of a growth mechanism for this structure: the ‘conveyor belt’. These results, combined with the study of new specimens of the species *Holopus rangii* and *Cyathidium plantei*, have provided a better understanding of the morphological differences between the two genera. Despite a lack of molecular data for this family, the diagnostic characters were critically evaluated, and potential limitats were recognized. In addition to highlighting the need to re-evaluate the fossil record of *Cyathidium*, this knowledge has made it possible to describe new material from *Cyathidium* and *Holopus* from two sites in north-eastern Italy, including what is probably a new species. Key -stone brachials have been identified. Based on our current knowledge, it is hypothesised that the present-day Holopodidae originated in the Tethys Ocean and dispersed to the Indo-Pacific and the Western Atlantic.

The study of a wide range of new specimens within the different families of Bourgueticrinina has provided a better understanding of the variability of different internal characters. In addition, variability during growth has been partially assessed for certain taxa and a molecular phylogeny has been inferred. These results suggest that Phrynocrinidae are the sister group of a clade composed of Rhizocrinidae, Atelecrinidae and Bathycrinidae (the BmP clade), whose synapomorphies are the presence of a knobby process and a type B network of aboral nervous system channels including the basals. These results justify the exclusion of *Sibogacrinus* from the Atelecrinidae, as well as the exclusion of *Monachocrinus* and *Naumachocrinus* from the Bathycrinidae. The phylogenetic relationships within the families remain uncertain. This new knowledge allows for a reassessment of Cenozoic fossil material. Thus, the study of undescribed material from *Paleobathycrinus* (Denmark, Danian) suggests that it is a sister taxon to the BmP clade. Similarly, the study of new material from *Paraconocrinus* (Italy, Priabonian), as well as other fossils initially attributed to the Rhizocrinidae, suggests that they do not belong to the same clade as the current representatives of this family. This could suggest an impact of the Eocene-Oligocene transition on the Bourgueticrinina.

In conclusion, this work demonstrates the value of internal characters for the taxonomy of Crinoidea, as well as the importance of integrative approaches that take intra-taxon variability into account.

Remerciements

Un très grand merci à Marc pour son accompagnement presque quotidien. Merci pour ton accueil dès le bénévolat, merci pour ta formation, ta pédagogie, ta patience, ton partage, tes relectures et commentaires de presque tous mes documents, tes critiques et recommandations, tes encouragements, les discussions anticapitalistes et anti-macron, l'accueil à Concarneau, l'accès à la Zoothèque, mais surtout merci pour ton amitié, ta confiance et ton écoute.

Merci à Nadia pour tout le temps et l'énergie qu'elle aura mise à disposition notamment pour la correction de ce manuscrit trop long. Merci pour ta formation, les longues discussions, les recadrages nécessaires, les nombreuses histoires et anecdotes sur les rouages du monde académique, et encore merci pour l'aide avec ce manuscrit.

Merci à Sylvain pour son optimisme et sa vitesse de relecture. Merci de m'avoir fait participer au MS sur Sahune, merci pour la confiance, et merci pour la relecture en plein été.

Un grand merci à Ben, sans qui cette thèse n'aurait pas vu le jour. Merci pour l'accueil au Naturmusée, de m'avoir fait confiance, merci pour les moments partagés à l'IEC, et merci pour les commentaires sur le manuscrit toujours très positifs.

Merci à vous quatre de m'avoir donné cette opportunité, de m'avoir rendu autonome, d'avoir mis à ma disposition tous les moyens nécessaires pour apprendre, merci pour votre patience avec mon français écrit pas très bon, et merci de m'avoir formé non seulement comme chercheur mais aussi comme personne.

Je tiens aussi à remercier grandement Michel Roux, encadrant officieux de ce travail. Merci Michel, pour tes explications, les heures d'histoires sur les crinoïdes, sur le monde académique et sur un monde où il y avait des lucanes cerf-volants partout, merci de m'avoir fait participer au MS *Isselicrinus*, merci d'avoir coécrit le MS *Holopus* fossile, merci pour l'accès à tes innombrables données de MEB et toutes les mesures faites au cours d'une vie dédiée aux crinoïdes. Merci de m'avoir appris à toujours essayer de remettre en question mes idées et celles des autres, même celles de mes encadrants.

Merci aux membres de mon comité de suivi Bertrand Lefèvre, Tim O'Hara et Vincent Debat pour leur temps et leurs commentaires lors des CSI. Un merci particulier à Bertrand, pour son écoute et sa bonne humeur, toujours prêt à aider et conseiller.

Merci à mes deux rapporteurs : Jennifer Croce et Thomas Saucède d'avoir accepté de relire et évaluer ce manuscrit bien que la taxonomie des crinoïdes ne soit pas leur domaine de prédilection.

Merci aux membres du Jury, Igor Eeckhaut, Lenaïg Hemery et Marine Fau, d'avoir accepté de participer et lire mon travail.

Je tiens à remercier Roberto Gato et Luca Giusberti pour leur excellent accueil à Padoue, les excursions sur les terrains éocènes et les accès aux différentes collections. Merci pour votre collaboration dans la rédaction des MS *Isselicrinus* et *Holopus* fossile, toutes vos explications, votre écoute et pédagogie, cela aura été un vrai plaisir de travailler avec vous. Un très grand merci aussi pour votre aide lors de la rédaction des contextes géologiques surtout celui de Curogna, vos corrections et enseignements auront été essentiels.

Merci à Camille Moreau pour l'accès aux crinoïdes de la mission Aleutbio. Merci de m'avoir proposé de collaborer au MS échinodermes de la mission Aleutbio, de m'avoir mis en contact avec le légendaire A. Mironov et d'avoir arbitré mon échange avec lui.

Merci à Marie-Béatrice Forel de m'avoir permis de participer au MS Sahune, de m'avoir aidé avec le MEB, et merci pour sa compréhension quand j'ai dû m'arrêter parce que j'étais sous l'eau.

Merci à Denis Audo et Jean-Michel Pacaud pour l'accès aux collections de Paléontologie du MNHN, la recherche de spécimens et les prises de vue de *Cyathidium gastaldii*.

Merci aussi à Cyril Chambard pour son aide avec l'informatisation de centaines de spécimens (nouveaux et vieux) sans numéros de catalogue.

Merci à Hanko Bakker pour son accueil au Naturalis et l'accès aux collections dont notamment l'holotype de *Sibogacrinus anomalus*. Explorer ces énormes collections et aider à identifier certains spécimens aura été un des points fort de ma thèse.

Merci à Arden Bashforth pour la recherche de spécimens du Statens Naturhistoriske Museum ainsi que de la confiance pour m'envoyer tout le matériel de *Bathycrinus windi*. Merci aussi pour les recommandations concernant le contexte géologique de Hvalløs.

Merci à Jesper Milan du Geomuseum Faxe, pour la recherche et trouvaille des spécimens, l'envoi de probablement l'un des plus beaux crinoïdes fossiles au monde, ainsi que les photos et mesures faites sur différents spécimens de *Cyathidium holopus*.

Merci à Ruiyan Zhang du Second Oceanographic Institut of China, pour cette collaboration sur les transcriptomes de crinoïdes, ainsi que l'accès à des spécimens vraiment extraordinaires (même s'ils n'auront pas fait le cut final de ce manuscrit). Merci pour tes conseils et ton amitié.

Merci à Andy Gale et à Tim Ewin, d'avoir cherché le spécimen de *Democrinus londinensis* de Rasmussen dans les collections du NHM, malheureusement sans succès.

Merci à Marta Bellato et Patricia Wills du plateau ASTRX. Merci évidemment pour tous les scans et toute votre aide technique mais surtout merci pour m'avoir fait confiance au point de me former à l'utilisation d'IDFIX. Marta, merci pour ta bonne humeur et merci d'avoir toujours accepté et aidé à faire mes scans de spécimens de plus en plus difficiles !

Merci à Géraldine Toutirais du PTME, qui m'a appris et permis d'utiliser le MEB et faire les bains à ultrasons. Merci de m'avoir encouragé, aidé et accompagné dans mes idées pour appliquer le point critique à mes pinnules, et merci pour toutes tes histoires et ta bonne humeur.

Merci aux équipes du SSM : Pavithra, Julie, Ada, et surtout Stéphanie et Agnès. Merci pour l'accueil, la formation, l'accès aux différents réactifs, l'aide et les conseils pour leur utilisation.

Merci aussi à José Utge et à l'équipe du P2GM pour avoir pris le temps de me former et de tenter avec moi l'extraction d'ADN dégradé même si l'amplification aura été un échec douloureux.

Merci à Fayçal Allouti pour l'accès au cluster, et le temps passé à essayer d'installer certains outils.

Un tout grand merci à Marie Cariou et Jawad Abdelkrim pour leur formation à la ligne de commande, leur aide à essayer d'esquisser une démarche pour traiter les transcriptomes et génomes, et toute l'aide lors des assemblages et des tests de qualité. Un très grand merci à Marie pour son co-encadrement de Michel et Inès. Merci d'avoir partagé ton approche très positive et valorisante que je compte continuer à appliquer pour de futurs stagiaires. Cela aura été un vrai plaisir de travailler et encadrer avec toi !

Dans ce même contexte, je tiens à remercier Nicolas Buisine pour son accompagnement et le projet de séquençage Nanopore avec la Plateforme de génomique de l'ENS que je remercie

également. Merci Nicolas pour les extractions d'ARN, tous les apprentissages en informatique ainsi que l'aide avec l'encadrement de Michel.

Merci aussi à Yvan Lebras pour son accompagnement d'Inès et les apprentissages sur Galaxy et le monde du FAIR.

Un énorme merci à mes trois stagiaires Michel, Isabelle et Inès. Merci pour l'énorme travail fourni, votre rigueur, votre motivation, votre bonne humeur, votre endurance, votre envie de toujours faire le meilleur travail possible. Je vous remercie de m'avoir aidé à mener à bien cette thèse, même si la transcripto n'aura pas fait le cut final.

Je tiens aussi à remercier des anciens stagiaires et bénévoles de Marc que je n'aurai pas pu rencontrer mais dont les travaux auront été très utiles : Julien pour ces scans, Jonathan pour ses séquences et surtout Margot pour ses mesures sur *Holopus*.

Merci à Jean-Yves Dubuisson et Christine Rollard de m'avoir fait confiance pour encadrer avec eux les stages en Normandie. Je remercie toute l'équipe d'encadrement de ce stage pour mon accueil et l'intégration dans l'équipe. Cela fût à chaque fois une très belle semaine d'apprentissage.

Merci à mes « coexploitées » Laura et Ruiyan. Merci pour tout ce que vous m'avez appris et votre amitié.

Je voudrais aussi remercier tous les collègues rencontrés lors de l'IEC17 et qui auront fait de cette semaine une des semaines les plus enrichissantes de ma thèse, spécialement Tulio, première personne avec qui j'ai vraiment pu parler de crinoïdes en-dehors de mes encadrants.

Un grand merci à tous les collègues et amis avec qui j'aurai pu partager mon bureau au cours de ces multiples déménagements. Merci à Nicolas, Donald, Selène, Guillaume, Vincent, Paula, Gaël, Agnès, ainsi qu'à mes voisins doctorants et postdocs du CR2P. Merci pour votre bonne humeur, les repas partagés, le partage de vos connaissances et votre amitié.

Les copains doctorants du Muséum merci pour toutes les manifs, les verres et jeux de société. Pensée spéciale pour Sami, Jean, Dasha, Clio, Gaspard, Baptiste, Liz et Pierre.

Merci aux amis du master AJCS pour les verres et la petite semaine de vacances de cette année. Merci spécialement à Marine et Edwyn pour les jeux de société et les repas.

Merci aux camarades et camarades BIOs de l'UCLouvain pour tous les weekends et leur amitié.

Merci à toute l'équipe du PUC A et les copains des matchs du samedi, avec qui j'ai pu me défouler.

Merci à Gaëlle pour son soutien, et à toute la famille pour les moments de partage et leur accueil.

Merci à ma Famille, toujours là pour moi, merci de m'avoir accompagné et encouragé tout au long de cette épreuve.

Et merci à Jeanne. Sans toi cette thèse n'aurait pas été possible.

Table des matières

Introduction

I. Qu'est-ce qu'un crinoïde ? 1
II. Ecologie et biologie 1
III. Origine et diversité 2
IV. Variabilité morphologique au sein des Crinoidea 4
V. Apport des phylogénies moléculaires 5
VI. Consilience des approches morphologiques et moléculaires 6
VII. Objectifs de cette thèse 6

Généralités

Chapitre I : Morphologie des crinoïdes

1. Anatomie et terminologie 9
2. Ontogenèse 12

Chapitre II : Matériel & Méthodes

1. Faune actuelle 15
2. Faune fossile 15
3. Techniques 15
3.1. Microscopie électronique à balayage 15
3.1.1. Principes généraux 15
3.1.2. Préparation des échantillons fossiles 16
3.1.3. Préparation des ossicules d'échantillons actuels 16
3.1.4. Métallisation et observations 18
3.2. Tomographie à rayons X 18
3.2.1. Principes généraux 18
3.2.2. Utilisations des rayons X pour l'étude des crinoïdes 20
3.2.3. Prise d'image tomographique 20
3.2.4. Reconstruction des coupes tomographiques et traitement avant la segmentation 20
3.2.5. Segmentation 21
3.2.6. Interpolation 21
3.2.7. Correction de l'interpolation 22
3.2.8. Exportation, corrections, nettoyage et visualisation des maillages 22
3.2.9. Complémentarité avec le MEB et choix des échantillons 23
3.3. Mesures morphométriques 23
3.4. Analyse morphométrique 26
3.4.1. Test de normalité 26
3.4.2. Corrélation de Spearman 28
3.4.3. nMDS 28
3.4.4. Vecteurs de corrélation 29
3.4.5. Problème de collapse 29
3.5. Schématisation géométrique de la voûte 30
3.6. Inférences phylogénétiques sur base de données moléculaires 31
3.6.1. Acquisition des séquences 31
3.6.2. Traitement des séquences avant inférence 32
3.6.3. Inférence phylogénétique 32
3.7. Observations in situ et analyse vidéo 32

Partie Holopodidae

Chapitre I : Introduction

1. Quelques généralités sur la morphologie des Holopodidae **39**
2. Les Holopodidae fossiles **40**
3. Différencier *Cyathidium* et *Holopus* : quel est le rôle de la morphologie des brachiales ? **42**
4. Objectifs de cette Partie **42**

Chapitre II : Généralités

1. Morphologie des Holopodidae **44**
1.1. La coupe aborale 44
1.2. Les synarthries musculaires des radiales 45
1.3. La voûte 49
1.4. Les primibrachiales 50
1.5. Tegmen et plaques orales 51
1.6. Système digestif et système nerveux aboral 52
2. Les caractères diagnostiques chez les Holopodidae **53**
2.1. Différences entre *Cyathidium* et *Holopus* dans la littérature 53
2.2. Les diagnoses d'espèces 54
3. Aspects écologiques des Holopodidae **55**
3.1. Habitats actuels 55
3.2. Habitats fossiles 60
3.3. Alimentation 61
4. Matériel étudié **62**
4.1. Matériel actuel 62
4.2. Matériel fossile 63
4.3. Techniques 63

Chapitre III : Les Holopodidae actuels

1. Étude d'*Holopus alidis* **65**
1.1. Résultats 65
1.1.1. Biométrie externe du squelette d'*Holopus alidis* 65
1.1.2. Description qualitative de la morphologie externe d'*Holopus alidis* 76
1.1.3. Morphologie interne d'*Holopus alidis* 79
1.1.4. Mesures 3D et nMDS des brachiales d'*Holopus alidis* 94
1.2. Discussion 101
1.2.1. Variation intraspécifique 101
1.2.2. Variation intraspécifique entre spécimens petit, intermédiaire et grand 102
1.2.3. Hypothèse du développement des bras : le tapis roulant 105
1.2.4. Corroboration par témoins de croissance 107
1.2.5. Attribution taxonomique des petits spécimens 109
2. Étude d'*Holopus rangii* **111**
2.1. Résultats 111
2.1.1. Biométrie externe du squelette d'*Holopus rangii* 111
2.1.2. Description qualitative de la morphologie externe d'*Holopus rangii* 111
2.1.3. Morphologie interne d'*Holopus rangii* 116
2.1.4. Mesures 3D et nMDS des bras d'*Holopus rangii* 121
2.2. Discussion 126
2.2.1. Variation morphologique au sein des *Holopus rangii* de Roatán 126

2.2.2. Variation intraspécifique au sein des *Holopus* caribéens 128
2.2.3. Comparaison avec *Holopus alidis* 128
3. Étude complémentaire sur *Cyathidium* **132**
3.1. Résultats 132
3.1.1. Biométrie externe du squelette de *Cyathidium* 132
3.1.2. Morphologie interne de *Cyathidium plantei* 132
3.1.3. Mesures 3D et nMDS des brachiales 139
3.1.4. Géométrie de la voûte 143
3.2. Discussion 145
3.2.1. Variation des caractères morphologiques internes au sein des *Cyathidium* actuels 145
3.2.2. Comparaison entre *Holopus* et *Cyathidium* actuels 146
3.2.3. Caractères affectés par des contraintes architecturales 149
4. Observations *in situ* d'*Holopus alidis* **150**
4.1. Résultats 150
4.2. Discussion 152
4.2.1. Habitat 152
4.2.2. Posture des organismes dans leur environnement 153
4.2.3. Effet du courant sur la morphologie 153
4.2.4. Fermeture de la voûte 154
5. Discussion générale sur la faune actuelle **156**
5.1. Morphologie de la voûte et contraintes architecturales 156
5.2. Variation morphologique au cours de la croissance chez *Holopus* 156
5.3. Caractères diagnostiques de la faune actuelle 157
5.3.1. Distinction des deux genres 157
5.3.2. Distinction des espèces au sein des genres 159

Chapitre IV : Les Holopodidae fossiles
1. Étude bibliographique des *Cyathidium* fossiles **160**
1.1. Résultats 160
1.1.1. Mesures biométriques des espèces fossiles de *Cyathidium* 160
1.1.2. Redescription de certains caractères des *Cyathidium* fossiles 160
1.2. Discussion 163
1.2.1. Limites de la bibliographie 163
1.2.2. Comparaison actuel-fossile dans le genre *Cyathidium* et conséquences sur les caractères diagnostiques 163
2. Les Holopodidae de l'Eocène du nord-est de l'Italie **165**
2.1. Contexte géologique 165
2.2. Résultats 167
2.2.1. Description des illustrations de *Holopus spileccense* 167
2.2.2. Redescription de l'holotype de *Cyathidium gastaldii* 168
2.2.3. Description du matériel de Chiampo 170
2.2.4. Description du matériel de Spilecco 179
2.3. Discussion 183
2.3.1. Remarques sur *Cyathidium gastaldii* 183
2.3.2. La faune de Chiampo 183
2.3.3. La faune de Spilecco 186
3. Discussion générale sur les Holopodidae fossiles **187**
3.1. Etude morphologique des espèces fossiles 187
3.2. Peut-on inférer des relations phylogénétiques entre Holopodidae ? 187
3.3. Paleobiogéographie 188

Chapitre V : Conclusion et perspectives **190**

Partie Bourgueticrinina

Chapitre I : Introduction

1. Quelques généralités sur la morphologie des Bourgueticrinina 197
2. Faune fossile des Bourgueticrinina 200
3. Caractères diagnostiques au sein des Bourgueticrinina : quel rôle pour les brachiales et le calice ? 202
4. Objectifs 203

Chapitre II : Généralités

1. Morphologie des Bourgueticrinina 204
1.1. Le pédoncule 204
1.2. La coupe aborale 206
1.3. La couronne de bras 209
1.4. Les pinnules 211
1.5. Le *knobby process* 213
2. Hypothèses phylogénétiques 215
2.1. Historique de la classification (1912-2011) 215
2.2. Phylogénies moléculaires et travaux après Hess & Messing (2011) 217
2.3. Relations entre espèces actuelles et fossiles 219
3. Caractères diagnostiques 219
4. Matériel étudié 228
4.1. Matériel actuel 228
4.2. Matériel fossile 228
5. Techniques 228

Chapitre III : Les Bourgueticrinina actuels

1. Nouvelles observations de la morphologie des stades adultes 230
1.1. Résultats 230
1.1.1. Synarthries des radiales 230
1.1.2. Cavités du système nerveux aboral 236
1.1.3. Primibrachiales et axillaires 240
1.1.4. Articulation IBr1+2 245
1.1.5. *Knobby process* 248
1.1.6. Pinnules 251
1.1.7. Columnales 254
1.2. Discussion 259
1.2.1. Variabilité morphologique au sein des Atelecrinidae 259
1.2.2. Variabilité morphologique au sein des Bathycrinidae 261
1.2.3. Variabilité morphologique au sein des Phrynocrinidae 267
1.2.4. Liens entre les différentes familles 269
1.2.5. Commentaires sur les Septocrinidae 271
1.2.6. Conclusion 273
2. Variabilité intraspécifique au cours de la croissance 274
2.1. Résultats 274
2.1.1. Étude de *Paratelecrinus* sp. nov. 1 274
2.1.2. Étude de *Monachocrinus* cf. *aotearoa* 278
2.1.3. Étude de *Bathycrinus complanatus* 279
2.1.4. Étude de *Bathycrinus carpenterii* 281
2.2. Discussion 287
2.2.1. Discussion sur les observations faites chez *Paratelecrinus* sp. nov. 1 287

2.2.2. Discussion sur les observations faites chez *Monachocrinus* cf. *aotearoa* 288
2.2.3. Discussion sur les observations faites chez *Bathycrinus carpenterii* 289
2.2.4. Discussion sur les observations faites chez *Bathycrinus complanatus* 291
2.2.5. Discussion générale et conclusion 292
3. Phylogénie moléculaire 293
3.1. Résultats 293
3.2. Discussion 295
4. Discussion générale sur la faune actuelle 297
4.1. Variabilité morphologique au sein des Bourgueticrinina actuels 297
4.2. Tendances ontogénétiques au sein des Bourgueticrinina 298
4.3. Consilience entre données moléculaires et morphologie 298
4.4. Hypothèses de synapomorphies des différents clades 299

Chapitre IV : Les Bourgueticrinia fossiles
1. Étude de *Paleobathycrinus windi* 304
1.1. Contexte géologique de Hvalløs 304
1.2. Description morphologique de *Paleobathycrinus windi* 306
1.3. Discussion 311
2. Étude de *Paraconocrinus pyriformis* 314
2.1. Contexte géologique 314
2.2. Description morphologique de *Paraconocrinus pyriformis* 315
2.3. Discussion 322
3. Diversité du réseau de canaux du SNA des Rhizocrinidae fossiles 325
3.1. Résultats 325
3.2. Discussion 328
4. Discussion générale sur la faune fossile 331

Chapitre V : Conclusion et perspectives 334

DISCUSSION GÉNÉRALE
I. Utilisation des caractères morphologiques internes 339
1. Commentaire sur certains caractères 340
2. Tissus mous 341
II. Interprétation du registre fossile et effet des crises biologiques sur les crinoïdes 342
III. Conclusion 342

BIBLIOGRAPHIE 344

INTRODUCTION

En janvier 1755, est lu devant l'Académie royale des sciences le mémoire de J.-E. Guettard, décrivant le premier crinoïde pédonculé actuel. Il nomme cet organisme « palmier marin » à cause de sa ressemblance à un tronc couronné de feuilles pennées. Guettard note des similitudes avec d'autres organismes marins, illustrés et décrits par J. H. Linck (1733), les « têtes de Méduse ». Ces dernières ne possèdent pas de pédoncule mais portent une couronne de bras segmentés similaire à celle du « palmier marin ». De plus, il note de fortes ressemblances avec des fossiles en forme d'étoile, les « entroques », et des fossiles en forme de lys, les « encrinites », qu'il identifie comme des fossiles d'une espèce différente de celle du « palmier marin ».

Malgré ces similitudes entre le « palmier marin » et les « têtes de Méduse », de nos jours nommés vernaculairement lys de mer et comatules, les ouvrages suivants (*e.g.* Linné 1767 ; Bruguière 1789 ; Cuvier *et al.* 1817) ne les ont pas classés ensemble. En 1821, Miller nomme le groupe d'organismes en forme de lys « Crinoidea » (du grec κρίνον (krínon) = lys). Cependant, s'il reconnait leur forte similitude avec les comatules, il ne les regroupe pas. A ma connaissance, la première inclusion des comatules dans le groupe des Crinoidea apparaît dans le *Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphique* de d'Orbigny (1849).

I. Qu'est-ce qu'un crinoïde ?

De nos jours, distinguer les crinoïdes parmi les cinq classes d'échinodermes actuels est relativement explicite. Leur morphologie générale est constituée d'une thèque composée d'un calice (aussi appelée coupe aborale) renfermant ou portant les viscères, et d'une couronne de bras rayonnant depuis le calice. Les bras présentent généralement des bifurcations et portent des subdivisions secondaires : les pinnules. Les crinoïdes sont généralement séparés en deux groupes en fonction de la présence ou pas d'un pédoncule à l'âge adulte. Ainsi, on distingue vernaculairement les lys de mers, pédonculés, et les comatules, non pédonculées. Ces dernières perdent leur pédoncule au cours de leur développement post-métamorphique, devenant ainsi « libres » à l'âge adulte.

Le squelette des crinoïdes se compose de séries d'ossicules articulés les uns aux autres. Les ossicules du pédoncule sont appelés columnales, et les ossicules des bras sont appelés brachiales. Chez les comatules, la dernière columnale à être formée avant le détachement du pédoncule se transforme en un ossicule appelé centrodorsale, portant généralement des cirres.

II. Ecologie et biologie

A ce jour, toutes les espèces de crinoïdes connues, actuelles et fossiles, sont (ou sont supposées) être des suspensivores passifs (*i.e.* dépendant du courant ambiant) rhéophiles (*i.e.* aimant évoluer dans les zones de courant) (*e.g.* Meyer 1973 ; Macurda & Meyer 1974 ; Welch 1978 ; Ausich 1980 ; Roux 1987 ; Brower 2011 ; Dynowski *et al.* 2016 ; Messing 2021).

Comme beaucoup d'autres échinodermes, les crinoïdes possèdent une forte capacité d'autotomie (*i.e.* autoamputation) et de régénération, notamment de leurs bras et de leur masse viscérale (*e.g.* Candia Carnevali & Bonasoro 2001 ; Byrne & O'Hara 2017). Cette capacité a entre-autre une fonction d'antiprédation (Baumiller 2008 ; Byrne & O'Hara 2017 ; Mallefet *et al.* 2023). En effet, ils sont la proie de divers organismes, dont des poissons, des crustacés ainsi que des oursins et étoiles de mer (*e.g.* Meyer & Macurda 1977 ; Baumiller 2008 ; Bowden *et al.* 2011).

Les crinoïdes sont présents dans tous les océans, des régions tropicales aux zones polaires (*e.g.* (Gislén 1938 ; Améziane & Roux 1997 ; Byrne & O'Hara 2017).

De nos jours, les comatules sont trouvées en grand nombre dès le milieu infralitoral dans les récifs coraliens (*e.g.* Meyer *et al.* 1978, 1984 ; Virgili *et al.* 2020), dans des milieux peu profonds et tempérés (*e.g.* Warnock & Liddell 1985, Sugni *et al.* 2025), dans les régions polaires (*e.g.* Speel & Dearborn 1983 ; Schander *et al.* 2010 ; Deja *et al.* 2023), ou à des profondeurs bathyales (*e.g.* Messing *et al.* 2000 ; Colloca *et al.* 2004 ; Leonard *et al.* 2020 ; Mao *et al.* 2025). Pour les crinoïdes pédonculés actuels, l'observation la moins profonde est à 66 m de profondeur (Meyer *et al.* 1978), mais on les observe généralement au-delà de 100 m de profondeur, parfois en très grandes densités, par exemple le long du talus continental ou sur des monts sous-marins (*e.g.* Chang & Liao 1963 ; Roux 1977, 1985, 1987 ; Conan *et al.* 1981 ; Fujita *et al.* 1987 ; David *et al.* 2006 ; Shortis *et al.* 2007 ; Tunnicliffe *et al.* 2016 ; Veitch 2022). Les crinoïdes pédonculés du genre *Bathycrinus* font partie des échinodermes retrouvés dans les zones les plus profondes de nos océans, atteignant les 9 735 m (Oji *et al.* 2009 ; Mironov *et al.* 2019, 2021 ; Mironov & Kremenetskaia 2022).

L'absence de crinoïdes pédonculés dans les eaux peu profondes est souvent expliquée par une migration des faunes pédonculés des milieux côtiers vers les eaux plus profondes suite à l'augmentation de la prédation par les téléostéens au cours du Mésozoïque (Meyer & Macurda 1977 ; Oji 1996). Cependant, Roux (1987) émet l'hypothèse que la distribution bathymétrique des crinoïdes pédonculés est due à des contraintes morpho-fonctionnelles qui ne leurs permettent pas de se maintenir dans les habitats sous l'effet des vagues et de forts courants de marée. La mobilité plus importante des comatules serait un avantage pour s'adapter à ces habitats agités (Macurda & Meyer 1977).

III. Origine et diversité

Les Crinoidea seraient apparus au Trémadocien, au début de l'Ordovicien, il y a environ 480 Ma (e.g. Guensburg *et al.* 2020, 2023). Étudiant la diversité des genres, Roux (1987) reconnaît sept radiations majeures des crinoïdes depuis leur origine. Cinq ont lieu au Paléozoïque et deux au Mésozoïque. La dernière radiation aurait commencé au Crétacé supérieur, avec le début de la mise en place des bassins océaniques modernes, et serait en partie à l'origine des lignées actuelles (Améziane & Roux 1997).

La diversité spécifique au sein des Crinoidea est relativement importante, surtout en tenant compte de la diversité du Paléozoïque. En guise d'approximation, sur la *Paleobiology Database* (consultée le 18/09/2025), la diversité maximale au Paléozoïque était d'environ 150 genres (durant le Mississipien), ce qui est plus ou moins cohérent avec les résultats de Roux (1987) et Ausich et Kammer (2013). La faune actuelle se répartit, selon le *World register of Marine Species* (WoRMS, consultée le 18/09/2025), en une sous-classe (Articulata Zittel, 1879), quatre ordres (Comatulida Clark, 1908, Cyrtocrinida Sieverts-Doreck, 1952, Hyocrinida Rasmussen, 1978, et Isocrinida Sieverts-Doreck, 1952), 32 familles, 193 genres et 705 espèces (Fig. 1). Parmi ces 705 espèces actuelles, la majorité sont des Comatulida non-pédonculés :

Figure 1. Aperçu de la diversité des Crinoidea actuels. A. Metacrininae, Isocrinidae, Isocrinida (NOAA, EX1605L1-d12). B. Diplocrininae, Balanocrinidae, Isocrinida (Smithsonian Institut, JSLI-2262). C. Proisocrininae, Balanocrinidae, Isocrinida (NOAA, EX1706-d8). D. Hyocrinidae, Hyocrinida (NOAA, EX1706-d8). E. Hyocrinidae, Hyocrinida (d'après Bowden *et al.* 2011). F. Holopodidae, Cyrtocrinida (NOAA, EX1811-d18). G. Charitometridae, Comatulida (NOAA, EX1605L1-d12). H. Thalassometridae, Comatulida (NOAA, Ex1706-d15). I. Antedoninae, Antedonidae, Comatulida (© J. Gregory). J. Zenometridae, Comatulida (NOAA, Ex1706-d11). K. Tropiometridae, Comatulida (© WoRMS). L. Bathycrinidae, Bourgueticrinina, Comatulida (NOAA, EXEX1605L1-d2). M. Comatulidae, Comatulida (© T. Cooper). N. Pentametrocrinidae, Comatulida (NOAA, EX1504L2-d8). O. Heliometrinae, Antedonidae, Comatulida (NIWA).


A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.
L.
M.
N.
O.

environ 600 espèces réparties dans 150 genres (ces valeurs n'incluent pas les quelques genres et espèces pédonculés au sein des Comatulida).

IV. Variabilité morphologique au sein des Crinoidea

La classification des crinoïdes a longtemps été basée uniquement sur la morphologie externe du squelette. En effet, les crinoïdes ont d'abord été principalement étudiés au travers de fossiles, d'où l'utilisation des caractères morphologiques externes, qui constituent souvent la seule information disponible (Hess *et al.* 1999). Cependant, des études approfondies de la morphologie ont montré que plusieurs caractères morphologiques, dont certains couramment utilisés pour la taxonomie, ne sont pas porteurs de signal phylogénétique (Roux *et al.* 2013). Plusieurs sources de variabilité morphologique peuvent être citées :

Effet de l'environnement

David *et al.* (2006) ont montré une importante plasticité phénotypique chez *Endoxocrinus* Clark, 1908 (Balanocrinidae Roux, 1985, Isocrinida). Ainsi, la taille et le nombre de columnales par noditaxis (*i.e.* un « segment » du pédoncule), caractères classiquement utilisés pour distinguer différentes espèces d'Isocrinida jurassiques (*e.g.* Simms 1988a), varient en fonction de la profondeur et de l'intensité du courant local. Ce sont les détails microstructuraux des articulations du pédoncule qui permettent de différencier au mieux les espèces.

Convergence fonctionnelle

Dans le cas du genre *Comatonia* Clark, 1916, Messing (1981) a montré que son attribution à la famille des Comatulidae Fleming, 1828 (Comatulida), uniquement sur base des pinnules orales portant des peignes bien développés, est erronée. L'étude du reste de l'anatomie, notamment la surface articulaire du calice et l'anatomie interne de la centrodorsale, suggèrent qu'il s'agit d'un Antedonidae Norman, 1865, comme cela était déjà proposé par Gislén (1924) et Meyer (1972). L'étude de l'ontogenèse des dents des peignes faite par Messing (1981) montre que les structures ont des origines squelettiques différentes en fonction des familles.

Variation au cours de la croissance

Améziane *et al.* (2021) ont étudié en détail des articulations ligamentaires de la partie proximale des bras chez *Neocrinus* Thomson, 1864 et *Hypalocrinus* Clark, 1908 (Balanocrinidae, Isocrinida). Ces articulations sont aussi classiquement utilisées dans la classification des Isocrinida (Simms 1988a ; Hess & Messing 2011). Le partage de mêmes trajectoires ontogénétiques s'arrêtant à différents stades de développement (*i.e.* des hétérochronies développementales) a permis de mettre en synonymie *Hypalocrinus* et *Neocrinus*. De plus, ces observations remettent en question la validité de certains genres fossiles et l'utilisation des articulations ligamentaires dans la classification des Isocrinida.

Variation intraspécifique

Chez les Hyocrinidae Carpenter, 1884 (Hyocrinida), 30% des espèces ont été décrites sur base d'un seul spécimen et très peu d'espèces sont décrites sur la base d'échantillons statistiquement significatifs (Roux & Lambert 2011). Roux et Lambert (2011), ayant accès à un grand échantillon de *Ptilocrinus clarki* Roux & Lambert, 2011, ont pu établir la variabilité intrapopulationelle et ontogénétique pour plusieurs caractères morphologiques au sein de cette espèce. Ainsi, ils ont montré la variabilité de la position d'articulations ligamentaires dans la partie proximale des bras (y compris au sein d'un même individu), la variation de la position de la première pinnule, la variabilité des proportions des ossicules formant le calice ainsi que

l'absence d'une rangée de plaques latérales sur les pinnules des juvéniles. Ces observations remettent en cause la validité de certaines espèces basées sur un seul spécimen et permettent de proposer de nouvelles hypothèses phylogénétiques au sein de la famille en polarisant les caractères selon leur tendances pédomorphe et péramorphe.

Ces différents exemples montrent que la morphologie des crinoïdes peut varier en fonction de l'ontogenèse et/ou des conditions environnementales amenant ainsi à des incohérences ou erreurs taxonomiques. Sortir d'une approche typologique en tenant compte de la variabilité intraspécifique, de l'ontogenèse, ainsi que des contraintes fonctionnelles ou architecturales liées à l'environnement ou à l'histoire évolutive, permet de valider ou d'invalider la valeur diagnostique des caractères morphologiques, et ainsi de clarifier en partie la taxonomie.

V. Apport des phylogénies moléculaires

L'avènement des phylogénies moléculaires a fortement modifié notre vision de la classification des crinoïdes. Elles ont permis de réévaluer plusieurs caractères morphologiques couramment utilisés, et cela pour plusieurs taxons.

Cohen *et al.* (2004) ont effectué la première analyse moléculaire chez les Crinoidea. Malgré un nombre très réduit de taxons (n = 11), leur analyse soutient la proximité entre les comatules et certains taxons pédonculés, les Bourgueticrinina Sieverts-Doreck, 1953, lien dont Rasmussen (1978) avait déjà fait l'hypothèse. L'analyse montre aussi leur proximité avec un autre taxon pédonculé, le genre *Guillecrinus* Roux, 1985 dont l'attribution au rang taxonomique supérieur était incertaine, et qui avait été attribué, au moment de la description de ce genre, aux Inadunata Wachsmuth & Springer, 1885, une sous-classe de crinoïdes du Paléozoïque (Bourseau *et al.* 1991).

Ce sont les travaux de Rouse *et al.* (2013) (61 espèces, 23 familles) et Hemery *et al.* (2013) (105 espèces, 25 familles) qui ont permis de prendre conscience de la forte incongruité entre données moléculaires et morphologiques. Hemery *et al.* (2013) ont montré que parmi les superfamilles contenant plusieurs familles, seules les Himerometroidea Clark, 1908 sont soutenues par les données moléculaires, et que toutes les autres sont polyphylétiques. Les familles sont toutes relativement bien soutenues à l'exception des Antedonidae. Le seul genre *Antedon* de Fréminville, 1811 est retrouvé dans trois clades distincts. Ainsi, des caractères comme la présence de basales modifiées en rosette, des pinnules avec une section triangulaire, la forme externe de la centrodorsale ou la taille relative des pinnules proximales sont fortement remis en question.

Ces deux études ont fait grandement progresser les connaissances sur la phylogénie des crinoïdes en confirmant l'hypothèse de Rasmussen (1978). Parmi les résultats majeurs de ces deux études se trouvent la mise en évidence de trois clades distincts de crinoïdes pédonculés au sein des Comatulida ainsi que la présence d'une famille de comatules, les Atelecrinidae Bather, 1899, au sein des Bourgueticrinina pédonculés.

Les données moléculaires ont également permis de mettre en évidence les relations entre différents taxons comme au sein des Comatulidae (Summers *et al.* 2014, 2017) et des Himerometroidea (Taylor *et al.* 2018, 2023 ; Foo *et al.* 2021). Ces auteurs reconnaissent les difficultés à distinguer les taxons sur base des caractères morphologiques externes, et proposent comme explication une possible variabilité intraspécifique aléatoire, ou une possible variabilité due au stade ontogénétique ou à l'environnement. Néanmoins, aucune de ces hypothèses n'est formellement testée et ces auteurs se limitent à sélectionner les caractères morphologiques qui

correspondent à leur phylogénie moléculaire parmi les caractères utilisés dans les anciennes classifications.

VI. Consilience des approches morphologiques et moléculaires

Contrairement aux auteurs précédemment cités, des travaux comme ceux d'Améziane *et al.* (2023) sur les Isocrinida, de Virgili *et al.* (2023) et Pratama *et al.* (2024) sur *Dorometra* Clark, 1917 (Antedonidae) et *Nesometra* Virgili, Poliseno, Fujita, Pratama, Fernández-Silva, & Reimer, 2023 (Antedonidae) ou encore Mao *et al.* (2025) sur les Zenometridae Clark, 1909 essayent de proposer une consilience entre données moléculaires et morphologiques ne se limitant pas à des caractères morphologiques externes préexistants. Ils évaluent la variabilité morphologique au sein de leurs taxons tout en étudiant la morphologie interne et la microstructure des ossicules.

Ainsi, la taille relative des pinnules proximales a été montrée comme non-informative par Virgili *et al.* (2023) pour faire la différence entre le clade *Dorometra-Nesometra* et le genre *Antedon*. Pratama *et al.* (2024) proposent de les distinguer à l'aide de caractères internes de la forme de l'articulation des ossicules du calice, et des canaux nerveux qui les traversent.

Mao *et al.* (2025) déterminent que la morphologie générale de la centrodorsale et des brachiales proximales permettent de différencier les genres de Zenometridae de façon congruente avec les données moléculaires tout en tenant compte de la variabilité morphologique de tous leurs spécimens. De plus, ils étudient des caractères internes comme la forme générale des ossicules du calice. Cependant, ils concluent sans pouvoir se prononcer sur leur utilité, faute de connaissance sur la variabilité intraspécifique (notamment au cours de la croissance).

Les travaux sur la variabilité morphologique ainsi que les effets de l'environnement et de l'ontogenèse sur les Isocrinida (*e.g.* Roux 1976 ; David *et al.* 2006 ; Améziane *et al.* 2021) permettent à Améziane *et al.* (2023) de comprendre les incongruences entre les données moléculaires et les anciennes classifications des Isocrinida. Cela leur permet de proposer une nouvelle classification avec des caractères morphologiques robustes, de proposer des mécanismes évolutifs et de proposer de nouvelles hypothèses concernant les liens de parenté entre taxons actuels et fossiles. Cependant, ils ne proposent pas de nouvelles apomorphies.

Cette méthode pour aborder la systématique des crinoïdes, notamment proposée par Roux *et al.* (2013), préconise donc l'élaboration d'études morphologiques poussées, combinées si possible à des reconstructions phylogénétiques à partir de données moléculaires, pour émettre des hypothèses d'homologie et déterminer des caractères diagnostiques les plus robustes possibles. Cette approche rend possible l'élaboration d'un cadre taxonomique permettant de mieux interpréter le vaste registre fossile des crinoïdes. Une meilleure compréhension du registre fossile est nécessaire à une meilleure compréhension de l'évolution de ce groupe d'organismes.

VII. Objectifs de cette thèse

Suite aux travaux, notamment ceux d'Améziane *et al.* (2021, 2023), qui rendent compte de l'intérêt des caractères internes et de la variabilité au cours de la croissance pour les Isocrinida, cette thèse propose de répondre à la question suivante :

Étudier l'anatomie interne des ossicules des bras et du calice des crinoïdes permet-il d'accéder à de nouveaux caractères morphologiques utiles pour la systématique des crinoïdes fossiles post-paléozoïques et d'avoir ainsi une meilleure compréhension de leur évolution ?

J'étudierai deux clades au sein des Crinoidea : les Holopodidae Zittel, 1879 au sein de l'ordre des Cyrtocrinida, et les Bourgueticrinina Sieverts-Doreck, 1953, un sous-ordre de crinoïdes pédonculés au sein des Comatulida. Ces deux clades possèdent un registre fossile relativement important depuis le Crétacé supérieur (Cénomanien et Turonien, respectivement).

Dans la première partie de cette thèse je présenterai la morphologie et la terminologie de base utilisée pour la description des crinoïdes, ainsi que des brèves introductions aux deux crises biologiques. Suivront ensuite la présentation du matériel analysé lors de ma thèse ainsi que les techniques appliquées pour étudier l'anatomie.

La deuxième partie de cette thèse se concentrera sur les Holopodidae. Grâce à des nouveaux échantillons actuels, j'étudierai la croissance de la voûte de bras que forment ces organismes si particuliers, et je déterminerai les caractères impactés par de la variation intraspécifique aléatoire et/ou par des contraintes architecturales. Ceci permettra de réévaluer les différences entre taxons actuels et fossiles.

La troisième partie de cette thèse se concentrera sur les Bourgueticrinina. A partir de spécimens actuels, je compléterai les observations des caractères morphologiques déjà proposées en partie dans la littérature. Cette vision plus complète de la variabilité des caractères au sein du clade, ainsi que l'étude de la variabilité des caractères au cours de la croissance permettront de clarifier les potentielles synapomorphies des différents genres et familles avant de les confronter à des données moléculaires. Ces nouvelles connaissances permettront de réévaluer le registre fossile et de proposer de nouvelles hypothèses quant aux affinités entre taxons actuels et fossiles.

Je conclurai cette thèse en évaluant l'utilisation des brachiales et de la morphologie interne pour la systématique des crinoïdes actuels et fossiles, ainsi qu'en évaluant les nouvelles hypothèses de liens de parenté et en les confrontant au contexte géologique.

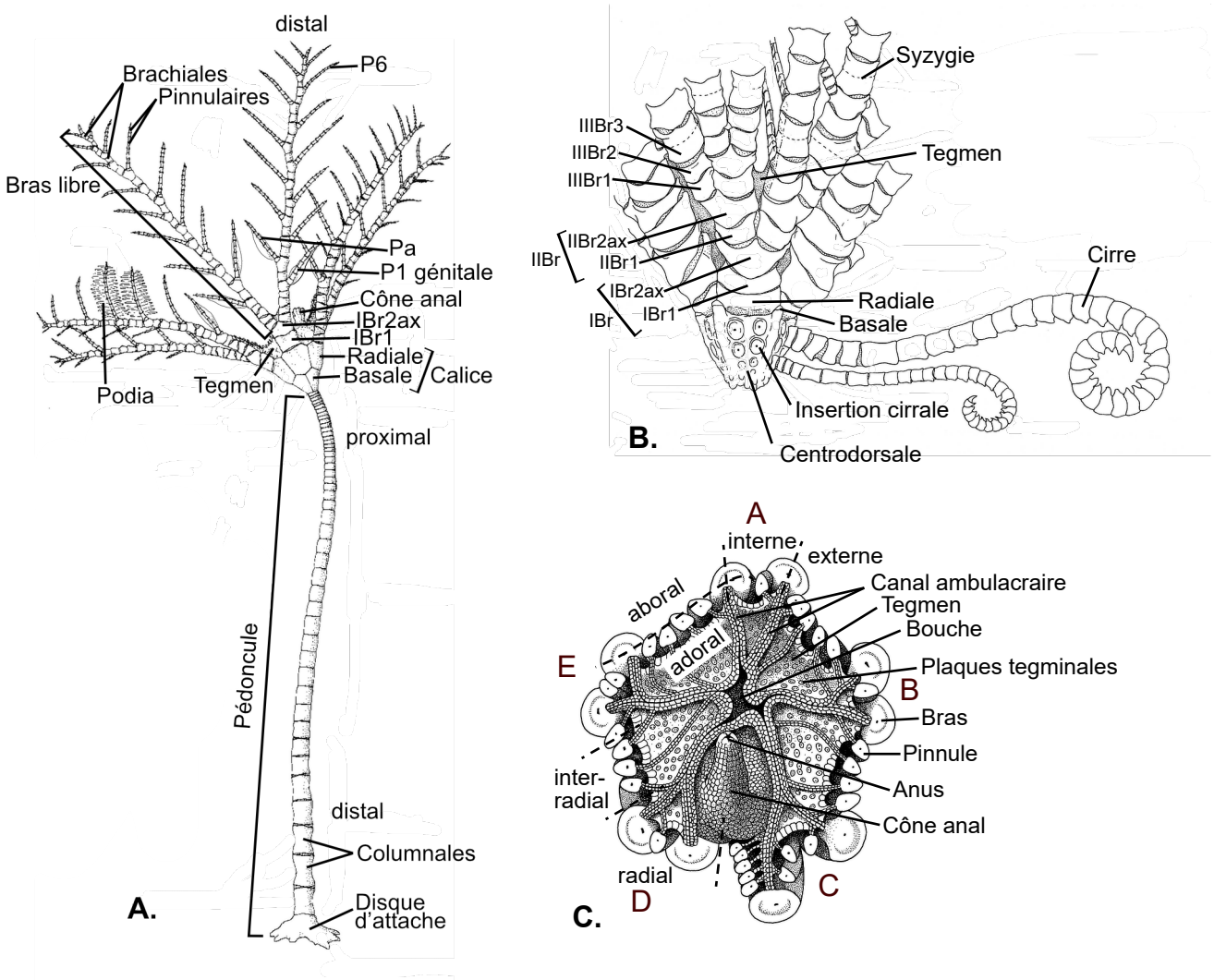


Figure 2. Illustrations schématiques de l'anatomie générale des crinoïdes. A. Crinoïde pédonculé, vue latérale (d'après Roux *et al.* 2022). B. Comatule sans partie distale des bras, vue latérale (d'après Messing *et al.* 2000). C. Vue de la surface adorale du tegmen en ayant sectionné tous les bras et pinnules (d'après Hess *et al.* 1999). IBr : primibrachiales, *i.e.* brachiales de la première brachitaxis, IBr1 : première brachiale de la première brachitaxis, IBr2ax : deuxième brachiale de la première brachitaxis qui est une brachiale axillaire, IIBr : secondibrachiales, *i.e.* brachiales de la seconde brachitaxis, P1 : première pinnule du côté externe du bras, Pa : première pinnule du côté interne du bras, P6 : sixième pinnule du côté externe du bras. A, B, C, D, E : noms des rayons. Explications supplémentaires dans le texte.

Généralités

Chapitre I : Morphologie des crinoïdes

1. Anatomie et terminologie

La terminologie employée ici pour décrire l'anatomie des crinoïdes est fondée en grande partie sur les travaux de Clark (1915, 1921). De plus, nous nous basons ici sur différents ouvrages : Breimer (1978), Heinzeller et Welsch (1994), Messing *et al.* (2000), Roux *et al.* (2002), Messing (2013), Améziane *et al.* (2021).

Un crinoïde se compose généralement de trois parties : un pédoncule, un calice (aussi appelé coupe aborale) et une couronne de bras (Fig. 2A). Leur squelette calcitique, d'origine mésodermale, est la composante la plus importante du corps d'un crinoïde. Le pédoncule se compose d'ossicules qu'on nomme **columnales**, les bras se composent d'ossicules qu'on nomme **brachiales**, les pinnules des bras sont formées de **pinnulaires**, et les cirres se composent de **cirrales**. Chez les comatules, l'ossicule portant les cirres et le calice s'appelle la **centrodorsale** (Fig. 2B).

Lors de la description d'un crinoïde, l'orientation primaire se fait en fonction de la position du calice et de la bouche (Figs 2A, C). Un ossicule (ou n'importe quelle autre structure) sera dit **distal** s'il est loin du calice. A l'inverse, il sera dit **proximal** s'il est proche du calice. Le calice lui-même est orienté en fonction de la bouche. Ainsi, les structures du côté opposé à la bouche sont dites **aborales** et les structures du côté de la bouche sont dites **adorales**. Cette terminologie est aussi appliquée aux brachiales, où le côté adoral est le côté sur lequel se positionne le sillon ambulacraire (cf. plus bas) et le côté aboral est le côté opposé, visible de l'extérieur. Au sein du calice, on qualifie d'**internes** les structures au centre du cercle d'ossicules formant le calice, et on qualifie d'**externes** les structures en périphérie du cercle d'ossicules formant le calice. Cependant, quand l'articulation de la radiale est décrite, on utilise les mêmes termes que pour les articulations des brachiales afin d'insister sur la position De ce fait, cette articulation sera décrite en utilisant le terme adoral pour les structures proches du centre du cercle de radiales, et d'aboral pour celles en périphérie. Quand il y a une dichotomie des bras, on qualifie d'interne le côté où les deux bras d'un même rayon sont adjacents et on qualifie d'externe le côté où deux bras de deux rayons différents sont adjacents. On nomme **radiale** toute structure dans l'axe d'un rayon et d'**interradiale** tout structure entre les rayons.

Les crinoïdes se composent généralement de cinq **rayons** qui peuvent se dichotomiser en plusieurs **bras**. Chaque rayon se voit attribué une lettre A, B, C, D, ou E en fonction de sa position par rapport à l'anus en vue adorale (Fig. 2C). L'anus est toujours dans l'**interrayon** C-D, le rayon A est du côté opposé à l'anus (Clark 1915). La brachiale modifiée pour la division du bras est appelée **brachiale axillaire** (Figs 2A, B). L'ensemble des brachiales compris entre une axillaire proximale et l'axillaire suivante (incluse) est dénommée **brachitaxis**. On parle de premier brachitaxis (abréggé IBr et composé de primibrachiales), deuxième brachitaxis (IIBr, secondibrachiales), etc. La partie distale du bras sur laquelle il n'y a plus d'axillaires est nommé le **bras libre**. Dans la nomenclature classique de Clark (1915), l'abréviation pour les brachiales du bras libre est Br. Dans cette thèse, nous suivons l'adaptation faite par Messing (2013) qui met toujours les lettres romaines avant Br, indiquant la numérotation des segments afin d'être certain de la position d'une brachiale le long du bras. Ainsi, la deuxième brachiale du premier

brachitaxis est nommée IBr2. Si elle est axillaire alors elle est nommée IBr2ax. Ces abréviations seront utilisées tout au long de la thèse. Chaque bras présente des **pinnules**, des divisions secondaires. Elles sont comptées depuis les positions proximales vers les positions distales. On utilise des chiffres arabes pour nommer les pinnules externes et des lettres pour nommer les pinnules internes. Ainsi, la P1 est la première pinnule externe, et la Pa la première pinnule interne. Les pinnules proximales portent souvent les gonades et sont dans ce cas désignées de pinnules génitales.

Au sein de la faune actuelle, le calice se compose le plus souvent d'un cercle aboral d'ossicules appelés **basales** et d'un cercle adoral d'ossicules appelés **radiales** (Figs 2A, B). Les radiales sont en position radiale alors que le cercle de basales est en position interradiale. Certains Isocrinida présentent un troisième cercle d'ossicules, aborales au cercle de basales et positionnés radialement : les **infrabasales**. Elles sont généralement internes, cachées par le cercle de basales. Le calice porte la masse viscérale, elle-même entourée d'une membrane, le **tegmen**, souvent au moins partiellement calcifié. De manière générale, sur la surface adorale du tegmen se trouve une bouche centrale à partir de laquelle rayonnent des sillons ambulacraires qui se prolongent dans les bras et les pinnules. Ces sillons portent des rangées de podia qui permettent le transport des particules capturées par les podia des pinnules et bras vers la bouche. Chez certains clades, des plaques orales sont visibles autour de la bouche en position interradiale. L'**anus** s'ouvre sur la surface adorale du tegmen. Il est positionné en haut d'un cône allongé ou d'une papille. Les **hydropores**, ouvertures qui permettent à l'eau de mer de pénetrer dans le système ambulacraire, sont nombreux et éparpillés dans la région interradiale du tegmen. Ils ne sont généralement pas visibles à l'œil nu. L'ensemble calice-tegmen est parfois appelé **thèque**.

Le pédoncule peut se composer d'un seul type de columnales. Dans ce cas, on parle d'un pédoncule **homéomorphe** (*e.g.* Figs 2D, E). Dans certains clades, il peut présenter des cirres émergeant de certaines columnales. Dans ce cas, on parle de pédoncule **hétéromorphe** (*e.g.* Figs 2A-C) qui se caractérise par la présence de différents types de columnales qui peuvent alterner. Chez d'autres crinoïdes, le pédoncule peut être formé de plusieurs segments avec des types de columnales différentes, on parle de pédoncule **xénomorphe** (*e.g.* Fig. 2L). Au sein des clades actuels, le pédoncule peut s'attacher au substrat soit avec ces cirres dans le cas de crinoïdes à pédoncule hétéromorphe, soit avec un **disque d'attache** permettant de s'ancrer sur une surface dure (Fig. 2A), soit avec un **appareil radiculaire** (*radix* en anglais), une structure ressemblant aux racines d'une plante formée par la dichotomisation multiple des columnales les plus distales.

On distingue différents types d'articulations (Figs 3, 4). Les **synostoses** (Figs 3A, D, H) sont des articulations entièrement ligamentaires et sont définies par des surfaces articulaires planes. De l'extérieur, elles sont généralement discernables comme des sutures droites entre ossicules. Les **symplexies** (Figs 3B, E, I) sont des articulations ligamentaires où chaque surface présente des crénulations qui s'emboitent. Vues de l'extérieur, ces articulations forment les lignes de suture crenelées entre les ossicules. Les **syzygies** (Figs 3F, J) sont des articulations ligamentaires où chaque surface articulaire présente des crénulations qui ne s'emboitent pas mais qui s'apposent les unes sur les autres. Vues de l'extérieur, elles forment des lignes « pointillées » entre les ossicules. Les synostoses et les syzygies sont des zones préférentielles pour l'autotomie. Toutes ses articulations sont peu mobiles. Les principales articulations mobiles chez les crinoïdes sont appelées synarthries. On distingue des **synarthries ligamentaires** (Figs 3C, G, K) et des **synarthries musculaires** (Fig. 4A). Les synarthries ligamentaires se composent de deux grandes aires ligamentaires de part et d'autre d'une crête

dite fulcrale dans l'axe aboral-adoral. Elles permettent principalement un mouvement latéral. Les synarthries musculaires se composent d'une surface ligamentaire aborale, une crête fulcrale perpendiculaire à l'axe aboral-adoral, deux aires ligamentaires adorales et deux aires musculaires adorales. Elles permettent principalement un mouvement aboral-adoral.

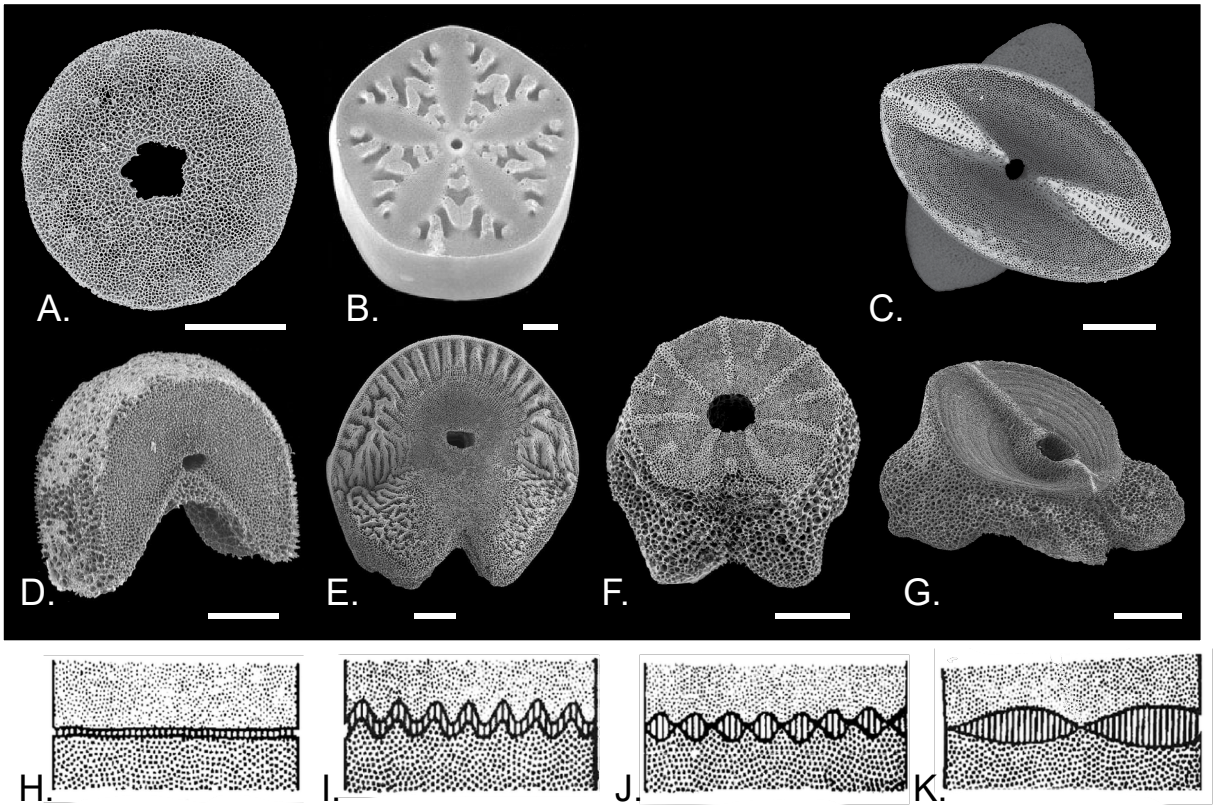


Figure 3. Différents types d'articulations. A-C. Surfaces articulaires du pédoncule. D-G. Surfaces articulaires des bras. H-K. Illustrations schématiques de l'interaction entre deux ossicules en fonction du type d'articulation en vue latérale. A. Synostose, columnale proximale de Bathycrinidae (d'après Mironov 2019). B. Symplexie, columnale de Balanocrinidae (d'après Roux *et al.* 2009). C. Synarthrie ligamentaire, columnale distale de Bathycrinidae (d'après Mironov 2019). D. Synostose, brachiale de Hyocrinidae (d'après Améziane *et al.* 2021). E. Symplexie, brachiale de Balanocrinidae (d'après Améziane *et al.* 2021). F. Syzygie, brachiale de Guillecrinidae (d'après Améziane *et al.* 2021). G. Synarthrie ligamentaire, brachiale de Pentametrocrinidae (d'après Améziane *et al.* 2021). H. Synostose. I. Symplexie. J. Syzygie. K. Synarthrie. H-K. D'après Améziane et al. 2021. Échelle = 500 µm.

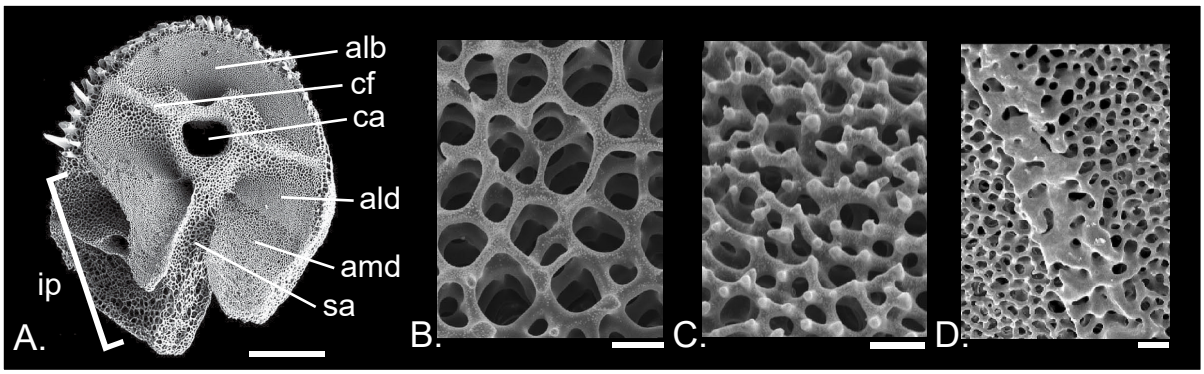


Figure 4. Synarthrie musculaire et types de stéréome. A. Synarthrie musculaire, brachiale de Atopocrinidae (d'après Messing 2020). B. Stéréome en galerie (d'après Améziane *et al.* 2021). C. Stéréome labyrinthique (d'après Améziane *et al.* 2021). D. Stéréome syzygial (d'après Améziane *et al.* 2021). alb : aire ligamentaire aborale, ald : aire ligamentaire adorale, amd : aire musculaire adorale, ca : canal axial, cf : crête fulcrale, ip : insertion pinnulaire, sa : sillon adoral. Échelle : A = 500 µm, B-D = 20 µm.

Le stéréome des crinoïdes présente deux formes microstructurales principales (Macurda *et al.* 1978). La première est très régulière, formant des canaux droits où peuvent s'insérer des longues fibres de collagène. Elle est appelée stéréome en **galerie** ou de type **α** (Fig. 4B). La deuxième présente des trabécules sans organisation particulière et est appelée stéréome **labyrinthique** ou de type **β** (Fig. 4C). Ainsi, les aires ligamentaires des articulations peuvent être déterminés par la présence de stéréome en galerie. Les aires musculaires présentent plutôt du stéréome labyrinthique. Les trabécules de ce dernier peuvent présenter des légères projections permettant l'ancrage des fibres musculaires (Fig. 4C). Les crénulations des syzygies présentent souvent un stéréome irrégulier avec des trabécules fortement épaissis et des pores très fins qu'on nomme stéréome **syzygial** (Fig. 4C). Il peut parfois être dit **vermiforme** quand les épaississements irréguliers forment des structures ondulées.

2. Ontogenèse

Le développement des crinoïdes est surtout connu chez les comatules (*e.g.* Thomson 1865 ; Mortensen 1920 ; Mladenov & Chia 1983 ; Lahaye & Jangoux 1987 ; Shibata *et al.* 2008 ; Engle 2012 ; Comeau *et al.* 2017 ; Mercurio *et al.* 2024). A ma connaissance, le seul crinoïde pédonculé pour lequel les stades larvaires soient connus est l'isocrinide *Metacrinus rotundus* Carpenter, 1885 (Nakano *et al.* 2003, 2009 ; Amemiya *et al.* 2016).

Les crinoïdes actuels passent par trois stades de développement : *(i)* un stade de larve ciliée à symétrie bilatérale appelée doliolaria (Figs 5A-C) qui va se fixer à un substrat pour former *(ii)* le stade cystidien (Figs 5D-F), lors duquel se développe le système digestif et la symétrie pentaradiée, et c'est l'ouverture de la bouche et de l'anus qui fait passer au *(iii)* stade pentacrinoide (Figs 5G-I) dans lequel la symétrie pentaradiée se consolide et les bras commencent à se développer. A la fin de ce stade, chez les comatules, le pédoncule s'autotomise en-dessous de la columnale la plus proximale et qui est aussi la seule à porter de cirres. Elle deviendra la centrodorsale.

Les première plaques squelettiques commencent à se développer dès la doliolaria (Fig. 5C). Chez le stade cystidien, on distingue déjà clairement un pédoncule avec des columnales ainsi que des grandes basales et des grandes plaques orales. Chez certaines espèces peuvent se distinguer des petites plaques aborales aux basales interprétées souvent comme des ébauches d'infrabasales (*e.g.* Shibata *et al.* 2008 ; Amemiya *et al.* 2016). Ces dernières sont par la suite résorbées chez les comatules. Les radiales se développent dans un deuxième temps. Elles se forment entre basales et orales (Fig. 5E). Plusieurs espèces développent aussi une plaque anale dans le futur interrayon CD qui est souvent résorbé dans les stades ultérieurs. Les rayons se forment adoralement aux radiales au même temps que l'extension radiale des sillons ambulacraires. La première dichotomie des rayons a lieu dès le début du stade pentacrinoïde. Distalement les bras vont former des bourgeonnements qui donneront les pinnules. Chez les comatules, les premières pinnules à se mettre en place, sont distales. Chez *Metacrinus rotundus*, seul crinoïde pédonculé pour lequel ce stade de développement est décrit, la première pinnule se forme proximalement, sur la deuxième brachiale (Amemiya *et al.* 2016).

La croissance des bras se fait par l'extrémité distale, c'est-à-dire la brachiale la plus distale est la brachiale la plus jeune du bras (Fig. 6). Au contraire, pour le pédoncule, les columnales sont formées à l'extrémité aborale du calice (Fig. 6). Ainsi, la columnale la plus proximale est la columnale la plus jeune (des modes d'ajout de columnales par intercalation entre anciennes columnales existent notamment chez les Isocrinida, *e.g.* Macurda & Roux 1981). Etant donnée la croissance relativement continue du calice et donc l'augmentation de son diamètre au cours

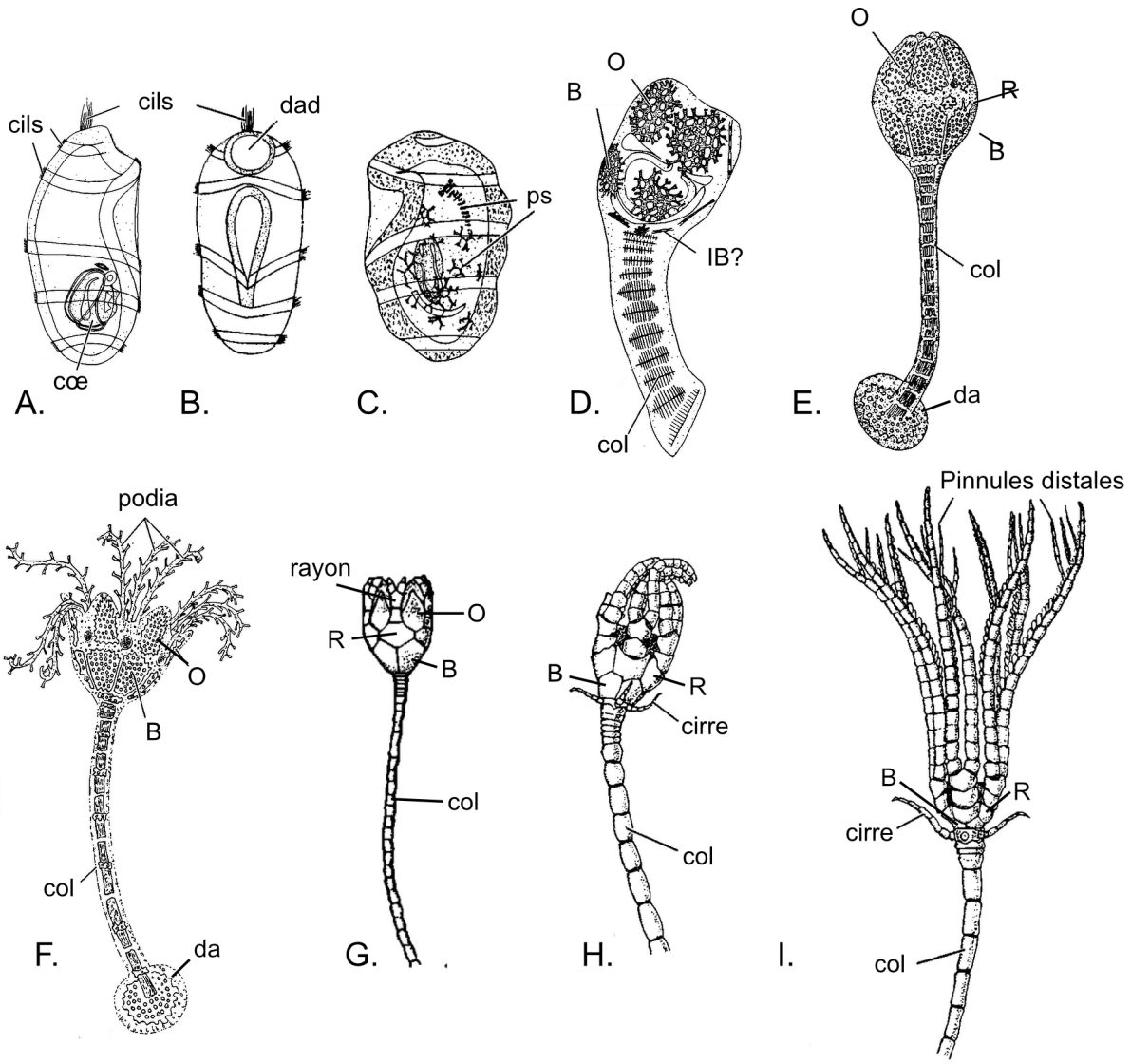


Figure 5. Stades de développement d'une comatule, d'après Breimer (1978). A-C. Larve doliolaria. A. Vue latérale. B. Même stade que A, vue frontale. C. Stade plus avancé que A et B, vue latérale. D-F. Stade cystidien. D. Vue latérale, E. Stade plus avancé que D, vue latérale. F. Stade plus avancé que F, vue latérale. G-I. Stade pentacrine. G. Vue latérale. H. Stade plus avancé que G, vue latérale. I. Stade plus avancé que H, vue latérale. B : basale, col :columnale, da :disque d'attache, dad :disque d'adhésion, IB?: potentielles infrabasales, O : plaque orale, ps : plaque squelettique, R : radiale. Pas d'échelle indiquée.

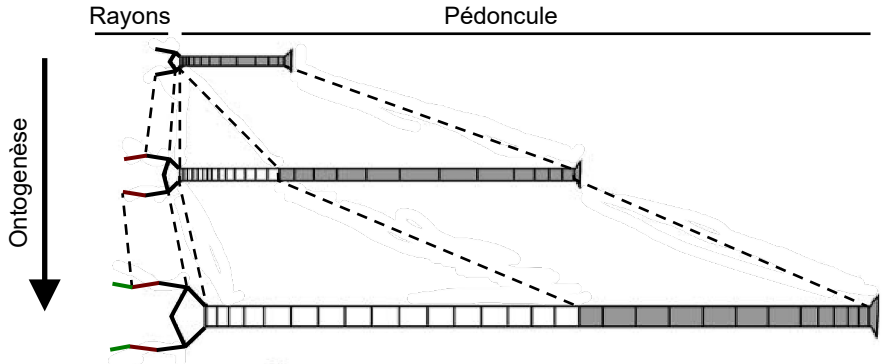


Figure 6. Représentation schématique de la croissance des bras et du pédoncule (d'après Améziane & Roux 2004). Les columnales les plus foncées sont les columnales les plus anciennes. Le rajout de brachiales de nouvelles couleurs représente l'ajout de brachial au cours du développement.

du développement, les nouvelles columnales ont généralement un diamètre plus grand que les columnales plus anciennes (*e.g.* David *et al.* 2006). De ce fait, on observe une succession de brachiales et columnales d'âges différents le long des bras et du pédoncule. L'étude comparée des ossicules au sein d'un même spécimen permet donc d'avoir un aperçu de l'ontogenèse des ossicules. Cependant, chaque ossicule se développe selon différentes contraintes génétiques et environnementales et il faut être prudent dans l'interprétation des séries ontogénétiques. Les contraintes morphofonctionnelles s'appliquent à différentes échelles d'intégration (*e.g.* Améziane & Roux 2005) : à l'échelle de l'ossicule, à l'échelle d'un groupe d'ossicules (*e.g.* un brachitaxis), à l'échelle d'un organe (*e.g.* le pédoncule), et à l'échelle de l'individu dans son entièreté. De plus, il faut distinguer l'unité squelettique de base, qui est l'ossicule, de l'unité fonctionnelle de base qui est l'articulation et qui se compose généralement de la moitié distale d'un ossicule et la moitié proximale de l'ossicule suivant. En effet, la plupart des contraintes environnementales et morphofonctionnelles vont agir au niveau de l'articulation. Un même ossicule peut donc subir différentes contraintes en fonction de ses différentes articulations.

Chapitre II : Matériel & Méthodes

1. Faune actuelle

La liste de tous les échantillons actuels utilisés dans cette thèse peut être retrouvée dans l'Annexe 1A. Pour chaque Partie, je listerai individuellement les échantillons utilisés avec chaque technique.

Je n'ai moi-même pas réalisé d'échantillonnage pour ma thèse : j'ai travaillé uniquement avec des spécimens provenant de différentes collections de crinoïdes actuels et fossiles. Ainsi, j'ai pu avoir accès à des spécimens des collections du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), du Muséum de Victoria, Melbourne (NMV), les collections du Centre de Biodiversité Naturalis à Leyde (NCB), et de l'Institut national pour la recherche sur l'eau et l'atmosphère de Nouvelle-Zélande (NIWA).

2. Faune fossile

La liste de tous les échantillons fossiles utilisés dans cette thèse peut être retrouvée dans l'Annexe 1B. Pour chaque Partie, je listerai individuellement les échantillons utilisés avec chaque technique.

En plus des spécimens du MNHN, j'ai eu accès à des spécimens fossiles du Musée de la Nature et de l'Homme de l'Université de Padoue (MGP-PD), du Géomuséum de Faxe (OESM), et du Musée d'Histoire naturelle du Danemark, Copenhague (SNM).

3. Techniques

3.1. Microscopie électronique à balayage

L'utilisation de la microscopie électronique à balayage (MEB, l'acronyme sera utilisé à la fois pour la technique et le microscope en lui-même) pour étudier les crinoïdes remonte aux années 1970. Le pionnier dans ce domaine est M. Roux. Ainsi, les travaux de Roux (1970, 1974, 1975) illustrent et étudient pour la première fois la microstructure du stéréome et son association aux tissus organiques. Il effectue ces études avant tout sur des columnales d'Isocrinida et de Bourgueticrinina pédonculés (qu'il qualifie à l'époque de Millericrinida). Ces travaux vont inspirer D. Macurda et D. Meyer, qui balayeront une plus grande diversité d'organismes (notamment parmi les comatules) et une plus grande diversité d'ossicules (Macurda & Meyer 1975, 1976). Qu'il s'agisse d'échantillons actuels (*e.g.* Lahaye & Jangoux 1987 ; Améziane & Roux 2005 ; Amemiya *et al.* 2016 ; Mironov 2019) ou fossiles (*e.g.* Jagt 1999 ; Hess 2012 ; Roux *et al.* 2019), avec la démocratisation de l'accès au MEB, il est maintenant devenu très commun d'utiliser cette technique pour étudier la morphologie de tout type d'ossicules.

3.1.1. Principes généraux

Le MEB est une technique permettant d'observer la surface d'un échantillon à une résolution de l'ordre du nanomètre. En effet, l'utilisation d'électrons permet d'avoir des longueurs d'ondes plus faibles qu'avec l'utilisation de photon en microscopie optique. L'échantillon est balayé avec un faisceau d'électrons, produit en général par un canon à électrons, avec une cathode en filament en tungstène. C'est ce type de MEB que j'ai utilisé au Plateau Technique de Microscopie Électronique et de Microanalyses du MNHN (PTME). Les électrons émis par le canon interagissent avec les atomes à la surface de l'échantillon, ce qui produit différents

types d'émissions (Schatten 2013). Pour mes observations, j'ai utilisé la technique conventionnelle de détection des électrons secondaires (SE). L'utilisation de SE permet d'obtenir une image en haute résolution reflétant la topographie de l'échantillon. Cette possibilité d'observer en détail la microstructure de tout objet en trois dimensions en a fait la technique la plus utilisées pour l'étude des crinoïdes.

Le MEB peut aussi être utilisé pour étudier des structures organiques (*e.g.* Lahaye 1987, Engle 2012). Cependant, le balayage du MEB doit se faire dans des conditions de vide poussé afin de limiter les interactions entre les électrons et les particules de l'air. La création d'un vide autour d'un échantillon hydraté force l'évaporation des liquides, ce qui perturbe le vide et détruit ou déforme en général les tissus organiques. Pour remédier à cela, on utilise communément des techniques de déshydratation combinées à du séchage en point critique (Schatten 2013).

Finalement, cette technique demande une dernière étape de préparation : la métallisation. En effet, le bombardement de l'échantillon avec des électrons risque de le charger s'il n'est pas assez conducteur (ce qui est le cas pour la plupart des échantillons biologiques). Cette charge affecte la détection des électrons secondaires et ainsi la qualité de l'image. Pour éviter cela, les échantillons sont recouverts d'une fine couche d'un métal – en général de l'or ou du platine.

3.1.2. Préparation des échantillons fossiles

La préparation des ossicules fossiles a été faite sous binoculaire.

Les fossiles ont été préparés d'abord par un nettoyage dans un bain à ultrasons. Les échantillons ont été placés pendant une nuit dans de l'eau désionisée pour ramollir tous débris et sédiments collés et faciliter leur élimination. Afin d'éviter d'abîmer les échantillons, les bains à ultrasons ont toujours d'abord été testés sur un seul échantillon par station afin de vérifier l'effet du bain sur le fossile. Le nettoyage se compose de plusieurs bains courts successifs en vérifiant régulièrement le degré de nettoyage et l'intégrité des échantillons. Les échantillons ont ensuite été rincés à l'eau désionisée.

Les échantillons ont été directement collés sur des plots pour MEB avec des patchs adhésifs en carbone. Pour cela, un pinceau a été utilisé avec une microgouttelette d'eau désionisée pour que l'ossicule adhère au pinceau. Les fibres de microplastique ont été enlevées avec des aiguilles de montage N. 00 (diamètre 0,27 mm). Le séchage a été fait dans des boîtes de stockage de plots pour MEB entrouvertes pour éviter que des poussières s'accumulent sur les échantillons préparés.

3.1.3. Préparation des ossicules d'échantillons actuels

La préparation des ossicules actuels a été faite sous binoculaire.

Dissociation

En fonction des besoins, des pinnules, des bras ou des bouts du pédoncule ont été dissociés. Pour détacher un bras ou un bout de pédoncule isolés, la séparation a été faite d'abord en disloquant l'articulation la plus proximale du segment à la main (avec des gants). Ensuite, les tissus mous connectant les deux segments ont été sectionnés avec la pointe d'une aiguille de seringue pour application intramusculaire. Notons que l'échantillon doit être dans de l'éthanol pour cette opération afin que l'articulation reste assez souple et ne casse pas au mauvais endroit.

La dissociation des ossicules d'un segment a été faite dans de l'eau de Javel (solution commerciale d'hypochlorite de sodium à 2,6 %). Pour contrôler la dissociation, l'échantillon était partiellement plongé dans la solution jusqu'à dissociation d'un ossicule ou d'une partie. Le reste de l'échantillon était alors placé dans de l'eau désionisée pour arrêter l'action de l'eau

de Javel. Suite à sa dissociation, l'ossicule était laissé environ une quinzaine de minutes (en fonction de la taille) dans de l'eau de Javel pour s'assurer de l'élimination de tout reste de matière organique sans risquer la détérioration du stéréome. A l'aide d'un pinceau, les ossicules étaient récupérés et placés dans un premier bain d'eau désionisé pour arrêter toute l'action de l'eau de Javel. Ce premier bain d'une vingtaine de minutes était suivi d'un deuxième bain d'eau désionisée pour s'assurer d'éliminer tout résidu d'hypochlorite qui pourrait cristalliser sur l'échantillon ou altérer le squelette.

Préparation de pinnules en point critique

J'ai uniquement effectué du séchage par point critique sur des pinnules.

Pour cela les pinnules ont été détachées du bras en utilisant la lame de la pointe d'une aiguille de seringue pour application intramusculaire. Cela s'avère une lame plus fine et robuste qu'une lame de scalpel. Sa forme arrondie permet de faire un levier pour disloquer la pinnule avant (ou après en fonction des besoins) la segmentation des tissus mous. Notons que l'échantillon doit être dans de l'éthanol pour cette opération, afin que l'articulation reste assez souple et ne casse pas au mauvais endroit.

Les échantillons étudiés sont stockés dans de l'éthanol depuis leur collecte sans avoir été fixés. J'ai décidé de ne pas effectuer d'étape de fixation *post hoc* pour trois raisons principales : *(i)* aucun échantillon n'est vraiment récent, dès lors, des modifications des tissus dû à la non-fixation ont déjà eu le temps de survenir ; *(ii)* la résolution visée n'est pas très grande, des modifications au niveau des cellules ne devraient pas nous affecter ; *(iii)* les fixateurs communément utilisés comme les formaldéhydes étant cancérigènes, autant les éviter.

La déshydratation des échantillons a été faite dans trois bains successifs à 90 %, 95% et 100 % d'éthanol. Chaque bain pour chaque échantillon a été fait dans un Eppendorf 2 ml individuel. Les spécimens déjà stockés dans de l'éthanol à 95% n'ont pas été mis dans le bain à 90 % d'éthanol.

Le séchage en point critique a été fait au PTME à l'aide d'un Leica EM CPD 300.

Préparation de pinnules sans point critique

L'utilisation de point critique conserve le derme recouvrant les pinnulaires et plaques associées au canal ambulacraire ce qui les rend plus difficile d'observer la microstructure des pièces squelettiques. Pour pouvoir les étudier, j'ai préparé une pinnule séchée à l'air en complément de chaque spécimen étudié au point critique.

Après dissection à l'aiguille, la pinnule a été montée directement sur un plot pour MEB pour laisser sécher le derme et qu'il se décompose. Un pinceau a été utilisé pour essayer de placer au mieux les tissus.

Pour des espèces dont les plaques recouvrent le canal ambulacraire et ne laissent pas entrevoir les podia (tels chez les genres *Naumachocrinus* et *Democrinus*) et ne permettent donc pas d'observer la présence de plaques sur les podia, j'ai essayé d'effectuer une ouverture des plaques à l'aide d'une pointe d'aiguille. Cependant, ces structures extrêmement fragiles ont tendance à se casser avant de s'ouvrir. Certaines plaques ont quand même pu être pratiquement entièrement décrochées.

Montage

Le montage a été fait au pinceau sur des plots pour MEB avec des patchs adhésifs en carbone. Pour les échantillons n'ayant pas été préparés au point critique, un pinceau a été utilisé avec une microgouttelette d'eau désionisée pour que l'ossicule adhère au pinceau. Des fibres de

microplastiques ou de papier ont été enlevées avec des aiguilles de montage N. 00. Quand nécessaire, le séchage des échantillons a été fait dans des boîtes de stockage de plots pour MEB entrouvertes pour éviter que des poussières s'accumulent sur les échantillons préparés.

3.1.4. Métallisation et observations

La métallisation a été faite avec une couche de 6 nm de platine dans un métalliseur-évaporateur Leica EM ACE600 (Leica Microsystems, Wetzlar, Allemagne). Pour les échantillons fossiles, deux couches ont été souvent nécessaires pour que les échantillons ne chargent pas. Pour que du métal recouvre toutes les anfractuosités de l'échantillon, il est donc important que la source soit placée dans un angle par rapport au porte-objet rotatoire. Dans le Leica EM ACE600, la source est déjà placée dans un angle de 45°.

Les observations ont été faites avec un Hitachi SU3500 (Hitachi, Ltd., Tokyo, Japon) en mode SE (électron secondaire) avec un voltage de 15 eV.

3.2. Tomographie à rayons X

Cette section se base en grande partie sur Martinez-Soares et al. *2024a, un chapitre (Annexe 3A) écrit pour le livre « L'inventaire de la biodiversité aujourd'hui: Nouvelles méthodes et découvertes » produit par l'ISYEB. Il a été coécrit notamment avec M. Bellato et P. Wills, responsables techniques de AST-RX, qui ont rédigé la partie sur les principes de fonctionnement que j'adapte ci-dessous.*

3.2.1. Principes généraux

La microtomographie à rayons X, ou *Computed Tomography* (CT), est une technique d'imagerie 3D non invasive permettant de visualiser des microstructures internes, notamment de spécimens d'histoire naturelle. Elle permet d'observer des images en coupe et de disséquer virtuellement les spécimens afin de modéliser en 3D des structures anatomiques.

Un CT-scan se compose d'une source à rayons X, d'un plateau où est positionné l'échantillon et d'un système de détection des rayons X (Fig. 7). Cet équipement est complété par un ordinateur permettant le calcul et la visualisation des images. L'acquisition tomographique consiste à réaliser une série d'images radiographiques (2D) d'un échantillon lors d'une rotation complète de celui-ci. Une radiographie est une image de projection de l'objet sur un plan correspondant à la quantité de photons X ayant atteint le détecteur. Le contraste de la radiographie repose sur les variations d'absorption des rayons X par les structures du spécimen. Ainsi, les structures minéralisées se distinguent des tissus mous du fait de leur plus grande atténuation.

À partir de la série de radiographies, un algorithme calcule la reconstruction tomographique : une matrice 3D de voxels (contraction de *volumetric pixels*) décrivant l'objet où chaque voxel représente un coefficient local d'atténuation. La taille du voxel d'une image tomographique dépend des caractéristiques du détecteur (notamment la taille du pixel du détecteur) et du grossissement (distances entre la source, l'objet et le détecteur). Le voxel est généralement de l'ordre de 5 µm à 150 µm pour des équipements de laboratoire. Les données d'une acquisition tomographique sont sauvegardées sous la forme d'une pile d'images 2D des sections du volume dans une direction donnée, (souvent le plan horizontal) : les coupes tomographiques.

L'échantillon doit être stable pendant la durée de l'acquisition pour que l'algorithme de reconstruction fonctionne. Si l'objet se déplace entre la première et la dernière radiographie, l'algorithme produit un jeu de données avec un effet de flou et les frontières des objets apparaissent dédoublées. Les échantillons sont donc stabilisés avec de la mousse. Ceux conservés dans de l'éthanol sont d'abord enrobés d'un film plastique pour conserver l'humidité.

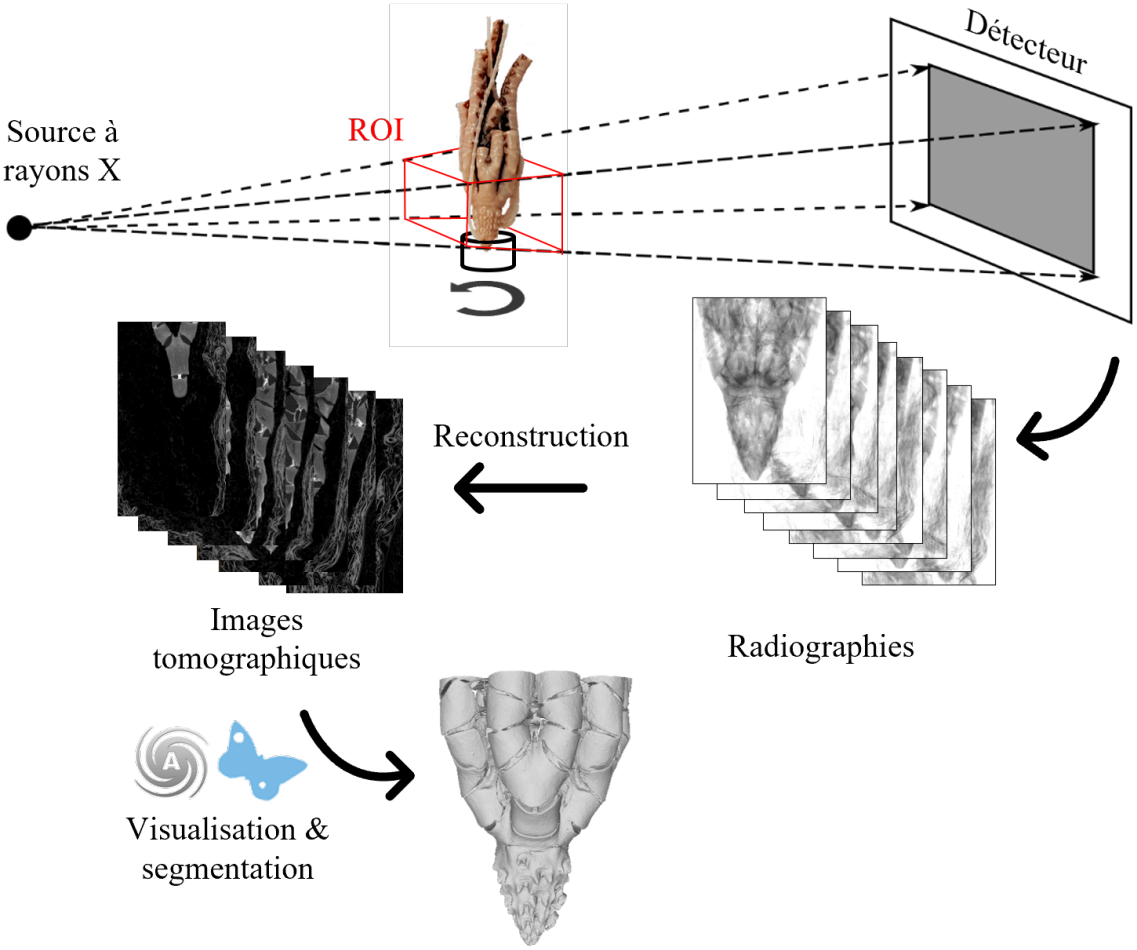


Figure 7. Représentation schématique du fonctionnement d'un tomographe à rayons X, ainsi que des résultats des étapes ultérieures de reconstruction et de segmentation. Ici sont représentés les logos des logiciels Avizo (grand A) et Biomedisa (papillon bleu) car amplement utilisés pour la préparation de mes échantillons. ROI : region of interest ou région d'intérêt.

Un assèchement pourrait non seulement avoir un impact sur la préservation de l'échantillon, mais aussi mener à une éventuelle déformation de ce dernier, produisant un effet de flou.

Il est également possible de réaliser l'image d'une zone réduite de l'objet (la *Region of Interest*, ROI) si le spécimen ne rentre pas entièrement dans le champ de vue ou si on veut augmenter la résolution sur une plus petite région. Par ailleurs, certains systèmes permettent une translation verticale ou horizontale du détecteur et augmentent ainsi le champ de vue pour l'acquisition d'objets plus volumineux (jusqu'à quelques dizaines de centimètres).

La composition de l'échantillon peut présenter des contraintes pour la tomographie à rayons X par contraste d'absorption. Par exemple, les structures internes ayant la même densité que leur environnement immédiat seront difficiles à distinguer. C'est le cas de certains fossiles, où le spécimen minéralisé a la même densité que sa matrice. À l'inverse, des fossiles présentant des inclusions métalliques (exemple de pyrite au sein du spécimen ou de nodules ferreux dans la matrice) vont fortement absorber les rayons X et dégrader la qualité des images tomographiques. Les tissus mous, tels que les muscles, absorbent peu les rayons X et sont donc peu contrastés.

Plusieurs logiciels existent pour le traitement des coupes tomographiques, libres ou payants. Personnellement, pour les travaux présentés ci-dessous, j'ai uniquement utilisé Avizo v.2021.2 (Thermo Fisher Scientific). J'ai aussi amplement utilisé l'application libre Biomedisa (Lösel *et al.* 2020). Cette application permet de réduire l'effort fourni lors de la phase de segmentation. En effet, la segmentation est un processus pouvant être chronophage ainsi que sujet à erreurs. Au lieu de devoir segmenter chaque coupe tomographique ou faire une interpolation morphologique basique, Biomedisa (et aussi Dragonfly) interpole de façon « intelligente » en utilisant toute l'information de l'image sous-jacente. On peut ainsi se permettre de ne segmenter qu'une image sur vingt environ. Cependant, le logiciel ne sera pas capable de distinguer des structures sur l'image si leur frontière n'est pas bien définie.

3.2.2. Utilisations des rayons X pour l'étude des crinoïdes

Initialement, c'est à l'aide de coupes histologiques et/ou paléohistologiques que beaucoup d'études ont pu être menées, notamment pour étudier le système nerveux aboral (*e.g.* Haugh & Bell 1980). C'est ensuite l'avènement de la radiographie qui a apporté de nouvelles perspectives. Roux (1977) a développé cette technique pour mettre en évidence les témoins ontogénétiques et les zones de croissance du squelette des crinoïdes qui sont rendus visibles à la faveur de variations de la densité et de la microstructure du réseau calcitique. Cependant, la superposition des différentes microstructures au sein des ossicules limite la précision des images et leur interprétation.

À ma connaissance, la première utilisation du CT-scan sur un crinoïde est présentée par Aschauer *et al.* (2006). Ces auteurs comparent la reconstruction de structures internes de crinoïdes à partir de différentes méthodes d'enrobage histologique et du CT-scan. Ils concluent que l'utilisation du CT-scan est pertinente pour mieux appréhender l'anatomie générale. Néanmoins, peu d'études en ont fait usage dans les années qui ont suivi (Ziegler 2012, 2019 ; Pakhnevich & Mirantsev 2014 ; Zamora *et al.* 2015 ; Saulsbury & Zamora 2020). Elles ont probablement été limitées par le coût financier, les ressources informatiques nécessaires et un manque d'objectif justifiant cette méthode. À ce jour, la première et seule étude d'anatomie comparée à large échelle utilisant du CT-scan sur des crinoïdes est de Saulsbury (2019). Dans cette étude, Saulsbury reconstruit les cavités cœlomiques des centrodorsales et cercle de radiales sur une vingtaine d'espèces actuelles afin de comparer leur organisation et taille.

3.2.3. Prise d'image tomographique

Tous les scans ont été faits au plateau d'Accès Scientifique à la Tomographie à Rayon X (ASTRX). Une bonne partie des scans, notamment la plupart des scans de Holopodidae ont été acquis avant le début de ma thèse.

Deux scanneurs sont disponibles : un v|tome|x L 240-180 (Waygate Technologies, USA) et un EasyTom S 150 (RX Solutions, France). Les détails de chaque acquisition se trouvent dans l'Annexe 2. En général les acquisitions ont été faites avec un voltage autour de 100 kV, une intensité autour de 120 µA, un filtre d'aluminium de 0,5 mm d'épaisseur et une taille de voxel autour de 15 µm (jusqu'à 6 µm).

3.2.4. Reconstruction des coupes tomographiques et traitement avant la segmentation

La reconstruction des images produites par le v|tome|x L 240-180 et le EasyTom S 150 a été faite en utilisant les logiciels Phoenix datos|x v.2.5 (Waygate Technologies, USA) et Xact v.22.11 (RX Solutions, France), respectivement. Cette reconstruction implique de vérifier la stabilité du canon à rayons X tout au long de l'acquisition, de vérifier que l'objet n'ai pas bougé, et de corriger d'éventuels mouvements de l'objet (jusqu'à 5 pixels maximum) ainsi que les

effets d'anneau (un type d'artefact formant des cercles concentriques le long de l'axe de rotation). Cette étape de reconstruction inclut une première étape de rognage du volume : on enlève une partie du vide entourant l'échantillon pour diminuer la taille des coupes tomographiques qui seront exportées.

Post-reconstruction, un traitement de pré-segmentation est fait dans ImageJ v.1.52a (National Institutes of Health, USA). Cette étape consiste à : *(i)* enlever les coupes sans l'échantillon en début et fin du stack de coupes pour diminuer la taille du fichier final ; *(ii)* rogner le maximum de vide autour de l'échantillon aussi pour diminuer la taille du fichier final ; *(iii)* corriger le contraste pour enlever les degrés de noir et gris de l'arrière-plan ; *(iv)* transformer les images de 16 bits à 8 bits pour encore diminuer la taille du fichier final. Notons que la correction du contraste doit se faire avant la transformation en 8 bits afin de garder un maximum d'information dans la gamme de gris qui nous intéresse. Le stack de coupes modifiées est ensuite exporté en un seul fichier .RAW pour la segmentation.

3.2.5. Segmentation

La segmentation a été faite avec Avizo v. 2021.2 (Thermo Fisher Scientific, Waltham, USA). La segmentation se fait en attribuant un pixel d'une coupe tomographique à une certaine étiquette (définie par l'utilisateur), appelé label dans Avizo. Ainsi, un champ de label correspond à une grille cubique avec les mêmes dimensions que le volume du stack de coupes tomographiques et dans lequel chaque voxel est attribué à un label. Chaque partie du volume peut être attribuée à une structure anatomique. Pour faire cette attribution j'ai travaillé au niveau de la coupe et non du volume. J'ai en général utilisé l'outil baguette magique. Cet outil permet l'attribution à un label de tous les pixels interconnectés et dans une même gamme de valeurs de gris définie par l'utilisateur. Les limites de l'aire d'interconnexion peuvent être dessinées à la main quand le contraste n'est pas assez fort dans la coupe tomographique. De façon complémentaire, j'ai aussi utilisé l'outil pinceau, souvent combiné à une gamme de gris prédéfinie. Etant donné que j'ai utilisé Biomedisa pour l'interpolation (voir ci-dessous), j'ai segmenté environ une coupe sur 15. Le nombre de coupes vides varie mais ne descend que rarement en-dessous de dix. Il faut impérativement laisser au moins une coupe vide. Quand les limites entre les structures sur les coupes tomographiques sont bien marquées, l'espacement peut monter jusqu'à 30 coupes, au-dessus de ça j'ai souvent expérimenté la formation de trous dans l'interpolation.

3.2.6. Interpolation

Biomedisa (Lösel *et al.* 2020) est une application open-source permettant notamment de faire l'interpolation de labels de coupes tomographiques. Les méthodes d'interpolation classiques utilisent uniquement l'information de la forme du label pour interpoler la forme du label dans les coupes intermédiaires. L'avantage de Biomedisa est qu'il utilise aussi l'information des coupes tomographiques sous-jacentes. Ainsi, Biomedisa utilise un algorithme de marche aléatoire (*random walk*) en trois dimensions où la marche commence dans un label d'une coupe présegmentée et se déplace de façon pondérée en fonction du carré de la différence avec les voxels adjacents. L'attribution d'un voxel se fait alors en fonction du nombre de marches aléatoires qui attribuent le pixel à tel ou tel label. Comme indiqué ci-dessus, grâce à cette interpolation fiable on peut segmenter qu'une coupe tomographique sur 15 environ, en fonction de la complexité de la structure et de la netteté de ses limites.

Biomedisa inclut aussi des étapes facultatives de nettoyage et de lissage (*smoothing*) des labels. Ce dernier est aussi en lien avec l'image sous-jacente et le nombre de touches par marche aléatoire. Notons que le nettoyage a tendance à garder une seule structure. Ainsi, si un label

désigne, par exemple, toutes les plaques tegminales, si ces dernières ne se touchent pas, Biomedisa risque de les effacer toutes sauf une.

3.2.7. Correction de l'interpolation

Un premier type de correction consiste à corriger le manque de coupes tomographiques pré-segmentées pour permettre une interpolation complète. Cela se manifeste en général par des voxels non-attribués ou mal attribués malgré des limites entre structures plutôt bien définies. Dans ce cas, il suffit juste de rajouter des coupes pré-segmentées pour les régions problématiques.

Biomedisa est un excellent outil permettant de gagner énormément de temps, mais il n'est pas magique. La qualité de l'interpolation dépend fortement non seulement de la qualité du scan mais également de la délimitation des différentes structures anatomiques sur les coupes tomographiques. En général, si l'utilisateur a du mal à définir la limite entre structures, cela sera aussi le cas pour Biomedisa. Il faut donc impérativement vérifier la sortie de l'interpolation, et souvent la corriger manuellement. Cette vérification et correction a été faite dans Avizo v. 2021.2. Elle implique de vérifier que les limites des labels interpolés correspondent bel et bien à l'interprétation de coupes faites par l'utilisateur. La correction manuelle consiste à réattribuer les pixels au label approprié, coupe par coupe. Cela a été fait en général avec l'outil pinceau.

Parfois, les erreurs sont petites : des petits trous, des bosses, des épines ne collant pas avec l'image sous-jacente. Cela est souvent le cas sur les bords des zones de contact (cf. limites ci-dessous). Dans ces cas, il est souvent plus facile d'apporter les modifications directement sur le maillage exporté que coupe par coupe dans Avizo, surtout quand on a une centaine de labels et plus d'un millier de coupes.

3.2.8. Exportation, corrections, nettoyage et visualisation des maillages

L'exportation des labels en maillage (*mesh*) dans Avizo se fait normalement un label à la fois. Néanmoins, cela n'est pas pratique quand on a plusieurs centaines de labels. J'ai donc adapté un script fait par Remi Blanc en 2017 pour l'exportation de maillages en format .STL à partir d'un fichier surface créé avec tous les labels. J'ai dû le rendre compatible avec Avizo v. 2021.2 et le modifier pour exporter les maillages en format .PLY. La création de la surface a été faite sans lissage supplémentaire et sans compression ou décimation du nombre de triangles. Si le nombre de triangles dépassait trois millions et posait problème pour les étapes ultérieures car trop lourd pour l'ordinateur, alors une décimation a été faite avec Geomagic Wrap (2013, 3D Systems, Morrisville, USA).

Le nettoyage et la correction des maillages ont été effectués avec Geomagic Wrap. Dans un premier temps, tout maillage est passé par l'outil "docteur maillage" pour éliminer les arrêtes non cohérentes, auto-intersections, petits trous et petits composants des maillages. Dans un deuxième temps, le maillage est lissé avec l'outil de lissage des polygones avec le niveau de lissage moyen par défaut. Puis, j'ai utilisé l'outil « effacer des éléments » pour enlever des bosses, pics etc. n'appartenant pas à la structure.

La visualisation des maillages a été faite avec différents outils. Ainsi, j'ai utilisé principalement Meshlab v. 2020.12 (ISTI-CNR, Pisa, Italy) pour illustrer des ossicules entiers, et Avizo v. 2021.2 et Blender v. 3.6 (Fondation Blender, Amsterdam, Pays-Bas) quand il y avait besoin de transparence (notamment pour le système nerveux aboral) et quand il y avait besoin de régler la direction de la lumière.

3.2.9. Complémentarité avec le MEB et choix des échantillons

Le CT-scan a l'avantage d'être une technique non-invasive. Elle permet donc l'observation de spécimens rares et de spécimens types qui ne peuvent pas être dissociés. De plus, le CT-scan permet d'observer les ossicules connectés entre eux, ce qui peut donner des informations supplémentaires sur leurs interactions. Avec une résolution en moyenne autour de 15 µm, la plupart des structures d'intérêt pour cette thèse peuvent être observées avec précision. Néanmoins, la résolution des tomographies et le lissage des maillages ne permettent pas l'observation détaillée de la microstructure du stéréome. Cela peut être fait au MEB, de même que l'observation des zones de contact entre ossicules (e.g. la crête fulcrale).

Étant une technique coûteuse et chronophage, le nombre d'échantillons pouvant être scannés et analysés est limité. Ainsi, en générale, un spécimen par espèce (et stade de croissance) disponible a été scanné. Cela a été fait en essayant d'avoir un échantillonnage large et divers, tenant compte des spécimens disponibles, de la possibilité de les dissocier ainsi que de leur état de conservation. Pour des lots avec plusieurs spécimens, le spécimen choisi était soit un spécimen ayant une morphologie considérée comme moyenne au sein de la population, soit le spécimen le mieux préservé. En effet, le bon état de préservation des spécimens scannées est une garantie supplémentaire de la qualité des reconstructions et des observations faites.

3.3. Mesures morphométriques

Toutes les mesures sont de type continu. Les spécimens non-scannés ont été mesurés à l'aide d'un pied à coulisse. Les spécimens scannés ont été mesurés sur Meshlab v.2020.12 à l'aide de l'outil de mesure 3D.

Partie Holopodidae

Les mesures sur les spécimens d'*Holopus* ont été effectuées en majorité par M. Mathieu (Mathieu 2021). J'ai pu compléter ses mesures pour deux spécimens partiellement dissociés. Les mesures sur les spécimens fossiles ont été effectuées par M. Roux pour cette thèse. Les mesures sur les spécimens scannés ont été faites par moi-même. Dans tous les cas, l'erreur de mesure a été calculée sur différents spécimens et ossicules à plusieurs moments de la journée et sur différents jours. Pour les mesures effectuées au pied à coulisse, de même que pour les mesures faites sur Meshlab, l'erreur de mesure se trouve à environ 0,06 mm. Cette valeur varie en fonction des types de mesures.

Les mesures effectuées par M. Mathieu et utilisées dans ce manuscrit sont des mesures externes faites sur le squelette des spécimens (Fig. 8) : *(i)* hauteur (H1 à H5) de chacun des cinq côtés du calice ; H1 est la hauteur du côté le plus haut, H2 est le côté à gauche de H1 et ainsi de suite ; *(ii)* diamètre adoral maximal du calice (D) ; *(iii)* hauteur maximale de la voûte formée par les bras (Hv) ; *(iv)* Diamètre maximale de la voûte (Dv) ; *(v)* hauteur médiane (H) pour toutes les brachiales ; *(vi)* largeur proximale (Wp) pour toutes les brachiales de la série proximale.

Les mesures effectuées par M. Roux sont plus nombreuses. Ainsi, sur les calices (Fig. 9A), il mesure *(i)* la hauteur maximale (H) ; *(ii)* la hauteur minimale (h) ; *(iii)* la hauteur de la moitié adorale du calice mesurée à partir de la constriction de la coupe (ht) ; *(iv)* le diamètre à la base (Db) ; *(v)* le diamètre de la constriction (Dcs) ; *(vi)* le diamètre aboral maximal (D) ; (vii) la largeur des synarthries radiales (Wr). Sur les IBrax (Fig. 9B), il mesure *(i)* la hauteur maximale (H) ; *(ii)* la largeur proximale (Wp) ; *(iii)* la largeur distale maximale (Wd) ; *(iv)* la largeur des synarthries musculaires distales Wm. Sur les IIBr (Fig. 9C), il mesure *(i)* la hauteur maximale (H) ; *(ii)* la hauteur minimale (h) ; *(iii)* la largeur proximale (Wp) ; *(iv)* la largeur distale (Wd).

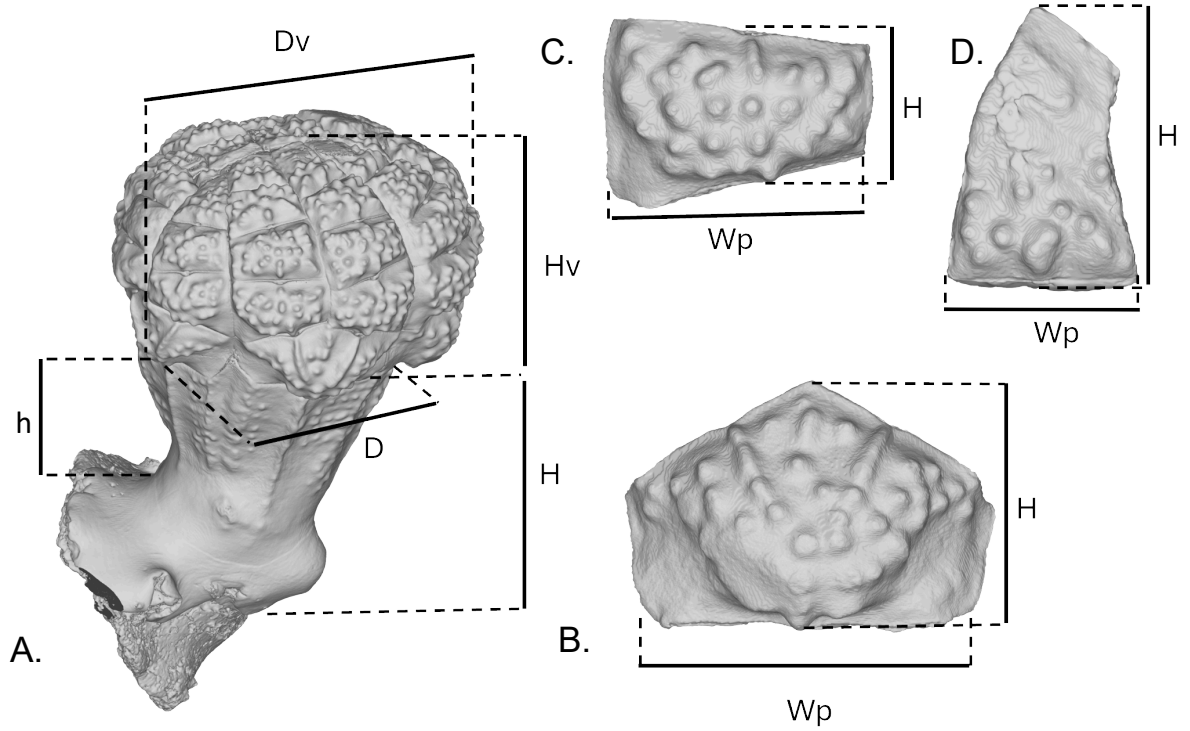


Figure 8. Mesures externes faites sur les spécimens entiers d'*Holopus alidis*. A. Spécimen entier. B. Primibrachiale axillaire. C. Secondibrachiale de la série proximale non-clé de voûte. D. Secondibrachiale clé de voûte. Explications des mesures dans le texte.

Après segmentation, les spécimens scannés ont l'avantage de pouvoir être manipulés et mesurés plus facilement en trois dimensions. J'ai pu ainsi effectuer différentes mesures pour rendre compte la morphologie en 3D (Figs 10-11). Sur les IBrax (Fig. 10) j'ai mesuré : *(i)* la largeur proximale maximale (Wpmax) ; *(ii)* la largeur de la crête fulcrale proximale (Wp) ; *(iii)* la largeur distale maximale (Wd) ; *(iv)* la largeur des crêtes fulcrales distales gauche et droite tel que vues de l'extérieur (Wr_left, Wr_right) ; *(v)* la hauteur latérale à gauche et à droite (h_ left, h_right) ; *(vi)* la hauteur proximale du sillon adoral avant sa bifurcation (hambp) ; *(vii)* la hauteur du processus adoral de la bifurcation du sillon adoral à sa pointe distale la plus adorale (hambd) ; *(viii)* la largeur de la surface adorale proximale gauche et droite mesurée depuis le bord latéral de la crête fulcrale jusqu'à l'extrémité adorale des surfaces d'appui (Bp_left, Bp_ right) ; *(ix)* la largeur des surfaces adorales distales à gauche, à droite et sur le processus adoral (Bd_left, Bd_right, Bd_median) ; *(x)* l'épaisseur de l'ossicule mesuré de la bifurcation du sillon adoral jusqu'à la bifurcation de l'ornementation en Y sur la surface externe de l'ossicule (T_ central). Sur les IIBr des séries proximales et distales (Fig. 11) j'ai pu effectuer les mesures suivantes : *(i)* la largeur de la crête fulcrale proximale (Wp) ; *(ii)* la largeur de la crête fulcrale distale (Wd) ; *(iii)* la hauteur des côtés externes et internes de la brachiale (Ho, Hi) ; *(iv)* la hauteur médiane mesurée depuis le sommet de l'aire aborale proximale vers le sommet de l'aire aborale distale (Hc) ; *(v)* la hauteur médiane mesurée de la crête fulcrale proximale à la crête fulcrale distale (Hf) ; *(vi)* la hauteur de la surface visible de l'extérieur (Hextsurf), *(vii)* la largeur de la surface adorale proximale externe et interne mesurées depuis le bord latéral de la crête fulcrale jusqu'à l'extrémité adorale des surfaces d'appui (Bpo, Bpi) ; *(viii)* la largeur des surfaces adorales distales externe et interne (Bdo, Bdi) ; *(ix)* la largeur maximale des aires aborales proximales et distales de la crête fulcrale à leur sommet (B_abp, B_abd). Sur les brachiales qui ne sont pas des clés de voûte, Hc est égal à Hextsurf (Fig. 11A). Pour les brachiales clé de voûte, où Hc diffère de Hextsurf, j'ai rajouté une mesure de l'épaisseur du

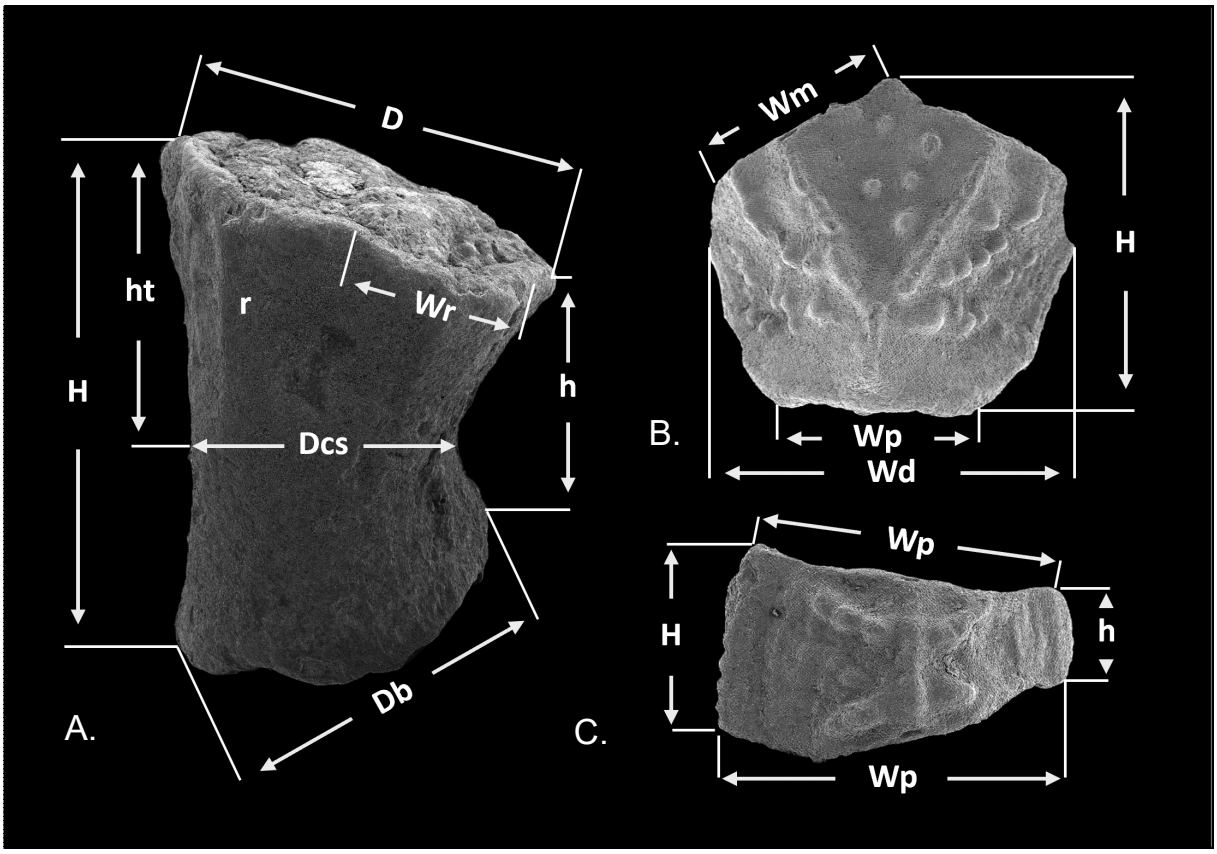


Figure 9. Mesures externes faites sur les fossiles d'Holopodidae. A. Coupe aborale. B. Primibrachiale axillaire. C. Secondibrachiale de la série proximale non-clé de voûte. Explications des mesures dans le texte.

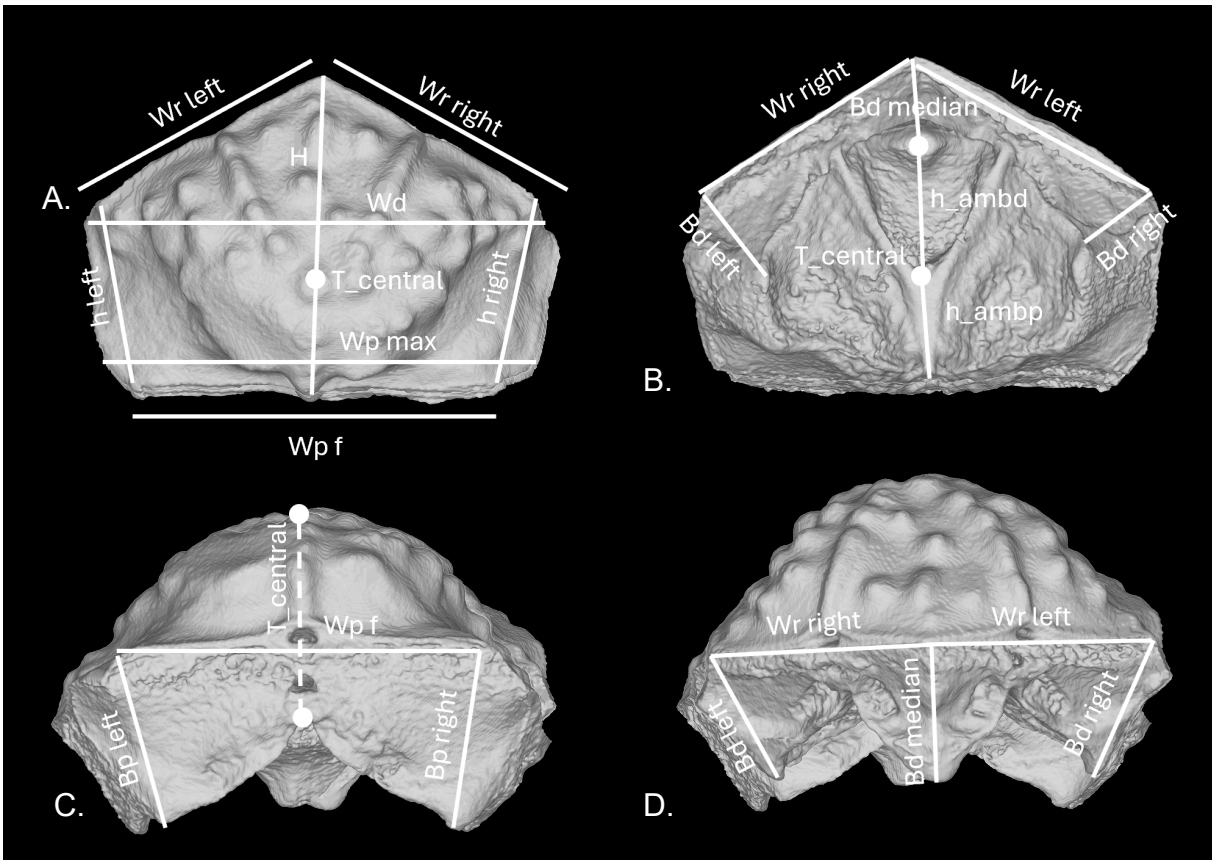


Figure 10. Mesures 3D faites sur les maillages des IBrax de Holopodidae scannés. A. Vue surface aborale. B. Vue surface adorale. C. Vue surface proximale. D. Vue surface distale. Explications des mesures dans le texte.

processus distal (B_distalprocess) qui équivaut à la distance entre les points distaux des mesures de Hc et Hextsurf (Figs 11D, F). A ma connaissance il s'agit ici de la première analyse morphométrique utilisant des mesures 3D des brachiales (notamment les épaisseurs des aires adorales).

Partie Bourgueticrinina

Différentes mesures ont pu être prises afin de rendre compte des différences de taille entre spécimens dans la section sur la variation au cours de la croissance.

Ainsi, chez les Atelecrinidae (Fig. 12A) ont été mesurés *(i)* la hauteur de la centrodorsale (H_{Cd}) ; *(ii)* le diamètre adoral de la centrodorsale (D_{Cd}) ; *(iii)* la hauteur externe du cercle de radiales (H_{RR}) ; *(iv)* le diamètre maximal du cercle de radiales (D_{RR}).

Chez les Bathycrinidae (Fig. 12B) ont été mesurés *(i)* la hauteur externe moyenne des basales (H_{BB}) ; *(ii)* le diamètre aboral du cercle de basales (D_{BB}ab) ; *(iii)* la hauteur externe moyenne des radiales (H_{RR}) ; *(iv)* le diamètre adoral du cercle de radiales (D_{RR}ad).

Chez les Rhizocrinidae (Fig. 12C) la hauteur totale du calice (H_{BBRR}) a été mesurée étant donné la difficulté à différencier les basales des radiales à cause de leur fusion. En plus, ont été mesurés le diamètre aboral du cercle de basales (D_{BB}ab) et le diamètre adoral du cercle de radiales (D_{RR}ad).

3.4. Analyse morphométrique

Je présente ici les principes des analyses faites dans la Partie Holopodiae.

Les analyses ont été faites dans RStudio v. 2024.12.1 (PBC, Boston, USA) avec R v.4.4.2. Les package utilisés sont :

tidyverse (Wickham *et al.* 2019)

ggforce (Pedersen 2024a)

ggfortify (Tang *et al.* 2016)

gghighlight (Yutani 2023)

goeveg (Von Lampe & Jenny 2024)

patchwork (Pedersen 2024b)

rstatix (Kassambara 2023)

smacof (Mair *et al.* 2022)

et *vegan* (Oksanen *et al.* 2018)

De plus, j'ai pu utiliser une fonction personnalisée appelée *panel.cor.spearman* pour faire les matrices de corrélation de Spearman présentées par David (2017).

3.4.1. Test de normalité

Pour tester la normalité de chaque variable j'ai effectué des tests de normalité de Shapiro-Wilk avec *rstatix::shapiro_test()* qui permet l'intégration de la fonction dans un pipe. Sur la dizaine de variables par jeu de données, jamais plus de quatre variables ne rejetaient pas l'hypothèse zéro ($p > 0,05$). Je n'ai trouvé aucune méthode de transformation qui normalise toutes les

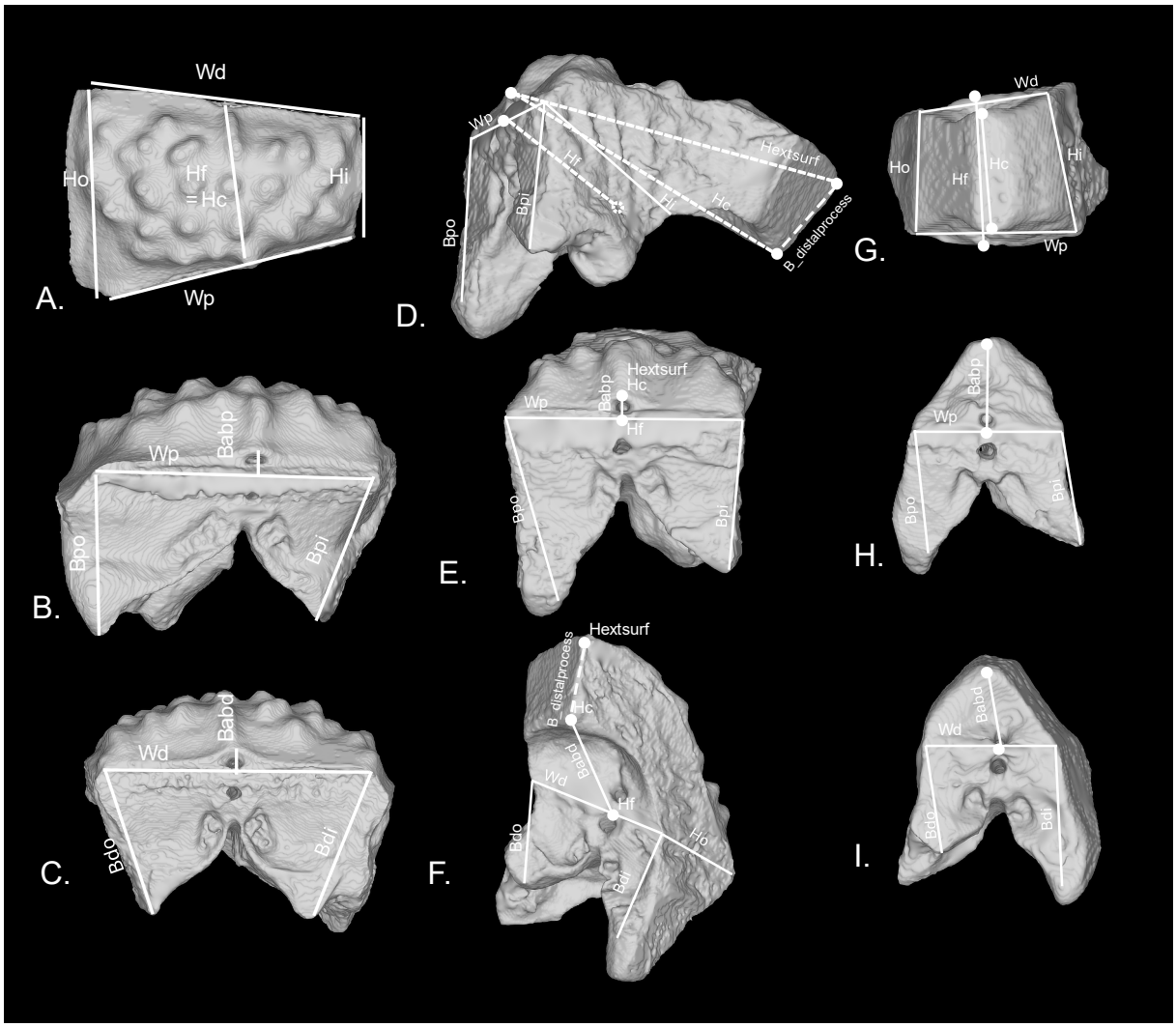


Figure 11. Mesures 3D faites sur les maillages des différentes IIBr de Holopodidae scannés. A-C. IIBr de lé série proximale non-clé de voûte. A. Vue surface aborale. B. Vue surface proximale. C. Vue surface distale. D-F. IIBr clé de voûte. D. Vue latérale-proximale. E. Vue surface proximale. F. Vue latérale-distale. G-I. Première IIBr de la série distale. G. Vue surface aborale. H. Vue surface proximale. I. Vue surface distale. Explications des mesures dans le texte.

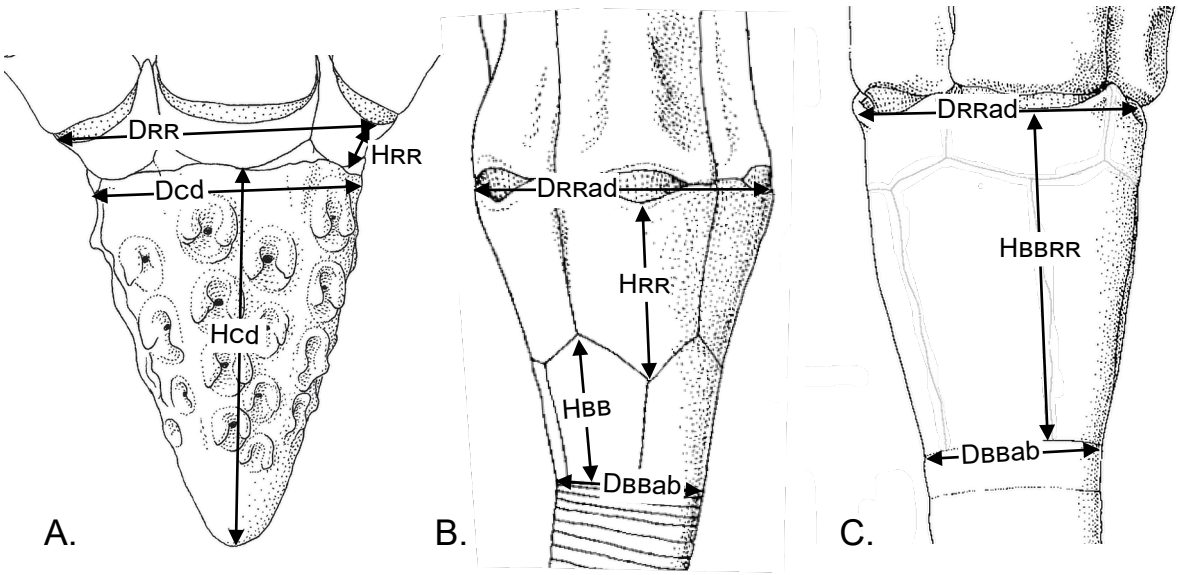


Figure 12. Mesures faites sur les Bourgueticrinina (images d'après Roux *et al.* 2002). A. Atelecrinidae. B. Bathycrinidae. C. Rhizocrinidae. Explications des mesures dans le texte.

variables parmi les méthodes classiques (racine carré, $\log_{10}$, ln, etc.). J'ai donc décidé de traiter les différents jeux de données avec des méthodes non-paramétriques.

3.4.2. Corrélation de Spearman

La mesure de la corrélation de Spearman entre variables est une méthode non-paramétrique utilisant les rangs des valeurs pour mettre en avant des relations croissantes ou décroissantes (et non des relations de type linéaire). Ici, elle est calculée avec la fonction de base *stats::cor.test()* avec *method = 'spearman'* intégrée dans la fonction *panel.cor.spearman* de David (2017).

En plus de calculer le ρ de Spearman, *panel.cor.spearman* effectue un test de significativité du ρ de Spearman (probabilité d'obtenir une valeur supérieure ou égale à ρ) à l'aide de l'algorithme AS89 (Best & Roberts 1975). Ce test est intégré dans la fonction de base *stats::cor.test()*.

3.4.3. nMDS

Etant donné la non-normalité des différents jeux de données, j'ai décidé d'appliquer une méthode d'ordination non-paramétrique la nMDS (ou juste MDS, pour non-parametric MutiDimensional Scaling en opposition la version métrique, la mMDS,). Cette méthode est communément utilisée en écologie car elle permet notamment de traiter des jeux de données d'espèces avec des données d'absence-présence, avec une prédominance de zéros, et d'utiliser des matrices de distance non-euclidienne (comme le coefficient de Bray-Curtis) (Clarke *et al.* 2014).

Je me réfère à Clark *et al.* (2014) pour une excellente explication du fonctionnement de la nMDS. En résumé, la nMDS part d'une matrice de dissimilarité. On peut donc utiliser n'importe quelle méthode de transformation et de standardisation ainsi que n'importe quel coefficient de ressemblance. Ici, j'utilise la distance euclidienne car nous travaillons avec des mesures morphométriques continues en mm pour toutes nos variables. Tout l'intérêt de la nMDS est qu'ensuite elle n'utilise pas les valeurs de dissimilarité mais uniquement leurs rangs. Par exemple, si *j* est plus proche de *k* que de *m*, alors on classe la distance S_{jk} de 1 et la distance S_{jm} de 2. Ainsi, l'espace d'ordination créé essaye de satisfaire au maximum les conditions imposées par les rangs de la matrice de dissimilarité : les rangs des similitudes sont transformés en distance euclidienne entre échantillons. L'espace d'ordination est créé par un processus itératif. Après avoir indiqué le nombre de dimension désirées, une configuration initiale est construite avec des méthodes autres comme une ACP. À partir de là, l'algorithme essaie d'optimiser la disposition des échantillons dans l'espace d'ordination en diminuant le stress. Le stress est une valeur entre 0 et 1 qui exprime le fit entre la distance dans la matrice de dissimilarité originale et la distance dans l'espace d'ordination. Plus cette valeur est basse, plus le fit est bon. Ce calcul du fit est fait avec une régression non-paramétrique monotonique.

Le choix du nombre de dimensions (k) a été fait avec un screeplot produit par la fonction *goeveg::screeplot_NMDS()*. Cette fonction teste par défaut les valeurs de stress jusqu'à six dimensions en faisant des nMDS pour les différentes valeurs de k avec *vegan::monoMDS()*. Il montre ainsi la baisse du stress d'ordination avec l'augmentation du nombre de dimensions d'ordinations.

Les nMDS ont été faites avec *vegan::metaMDS()* et les paramètres *distance* = 'euclidian' (indice de dissimilarité utilisé pour calculer la distance entre échantillons), *maxit* = 400 (le nombre maximal d'itérations par exécution), *try* = 1000 et *trymax* = 1000 (nombre d'exécutions avec début aléatoires pour rechercher la solution avec le moins de stress).

Les graphiques de stress (aussi appelés diagrammes de Shepard) ont été fait avec *vegan::stressplot()*. Cette fonction produit un graphique montrant la distance dans la matrice de dissimilarité originale et la distance dans l'espace d'ordination et calcule le fit non-paramétrique entre les deux.

Deux jeux de données différents ont été utilisés. Le premier, J1, contient les mesures brutes. Le deuxième, J2, correspond à un jeu de données où chaque mesure effectuée sur un ossicule est divisée par une variable choisie comme indice de taille. Ceci devrait permettre de normaliser le jeu de données par la taille et garder plus d'information lié à la forme de l'ossicule. Pour les mesures liées au calice, J2 a été effectué en divisant par le diamètre adoral maximal (*e.g.* David *et al.* 1998) ; pour les brachiales, J2 a été effectué en divisant par la largeur proximale (Wp) de la brachiale (*e.g.* Roux *et al.* 2021).

Notons que la seule chose interprétable dans une nMDS est la distance relative entre échantillons. Au contraire de l'ACP – où les axes correspondent à des composantes principales de la variation du jeu de données et sont donc interprétables – l'espace d'ordination d'une nMDS peut être inversé, pivoté, et changé d'échelle arbitrairement ! Cependant, pour faciliter la description des graphiques je parlerai d'association des points avec les axes. Cela me permettra de décrire plus facilement la position des points dans l'espace d'ordination.

3.4.4. Vecteurs de corrélation

Dans une ACP, chaque composante principale est une combinaison linéaire des variables originales pour que toutes les composantes principales soient orthogonales entre elles. De ce fait, il y a un lien direct entre les deux et on peut représenter la contribution de chaque variable à chaque PC par un vecteur : c'est le typique cercle de corrélation.

Dans une nMDS, on se base sur les rangs de la matrice de dissimilarité. On ne calcule pas des axes en fonction de la variation des variables, on optimise juste la distance relative entre échantillons. Néanmoins, on peut tout de même projeter des vecteurs de corrélation des variables dans l'espace d'ordination si on part du principe que la relation entre l'ordination et les variables est linéaire. On parle de vecteurs ajustés (*fitted vectors)*. Pour cela on peut utiliser des estimations *a posteriori* de la corrélation de chaque variable avec les positions des échantillons dans l'espace d'ordination tel que *(i)* la direction du vecteur indique la direction de plus rapide augmentation de la variable et *(ii)* la longueur du vecteur est proportionnelle à la corrélation entre la variable et l'axe de l'espace d'ordination (Oksanen *et al.* 2018). Cela a été fait avec la fonction *vegan::envfit()*. Cependant, pour faciliter la description des graphiques je parlerai d'association des vecteurs avec les axes. Cela me permettra de décrire plus facilement la direction des vecteurs dans l'espace d'ordination.

3.4.5. Problème de collapse

Si la dissimilarité entre deux groupes d'échantillons est beaucoup plus grande que la dissimilarité au sein d'un groupe, l'algorithme peut avoir du mal à exprimer la distance entre les deux groupes. En fait, toute distance serait appropriée et l'algorithme peut choisir de placer les deux groupes à une distance infinie l'un de l'autre. Cela peut alors mener au collapse du nuage de points de chaque groupe en un seul point. Le stress tend vers zéro mais le graphique devient inutilisable.

Clark *et al.* (2014) propose deux solutions dans ce cas : *(i)* faire deux ordinations séparées pour chaque groupe, sachant que de toutes façons ils sont très différents l'un de l'autre, ou *(ii)* inclure une certaine proportion de calcul de stress métrique (avec une régression linéaire) dans le calcul

de stress non-paramétrique. Cette idée a été implémentée dans leur logiciel Primer-e (Primer-e Ltd., Plymouth, UK) mais je n'ai pas trouvé d'implémentation de cette méthode dans R. Mair *et al.* (2022) ont développé le package *smacof* contenant une implémentation assez exhaustive des MDS pour R. Dans le cas de collapse, une des solutions qu'ils proposent est l'utilisation d'une fonction spline avec une contrainte de monotonicité. J'ai fait cela avec la fonction *smacof::mds()* et l'argument *type = 'mspline'*.

3.5. Schématisation géométrique de la voûte

Afin de réfléchir sur les contraintes architecturales affectant le développement et la morphologie de la voûte chez les Holopodidae, cette dernière peut être simplifiée en une surface pentagonale plane (Fig. XIIA). La largeur proximale de la IBrax, Wp, correspond au côté du pentagone. Les cinq rayons de l'organisme sont délimités par les rayons du cercle circonscrit du pentagone, R', passant par les sommets du polygone. La largeur distale de la IBrax peut être représentée comme le segment Wd perpendiculaire à l'apothème du pentagone (= le rayon du cercle inscrit), R. La hauteur de la IBrax, H, équivaut à la distance entre Wp et Wd. Les hauteurs latérales, h, correspondent au segment de R' connectant Wp et Wd. Dans notre représentation, la hauteur de la série proximale des IIBr, h', correspond à R moins Hc. La largeur des synarthries distales des IBrax, Wr, équivaut au segment connectant le sommet de h au sommet de H. Les deux bras d'un même rayon sont séparés par le segment h' (Fig. XIIB). Le côté externe d'une IIBr, Ho, est un segment de l'hypoténuse du triangle rectangle de côté h' et Wr. Le côté interne de cette brachiale, Hi, correspond à un segment de h' tel que Hi et Ho commencent et finissent aux mêmes hauteurs le long de h'.

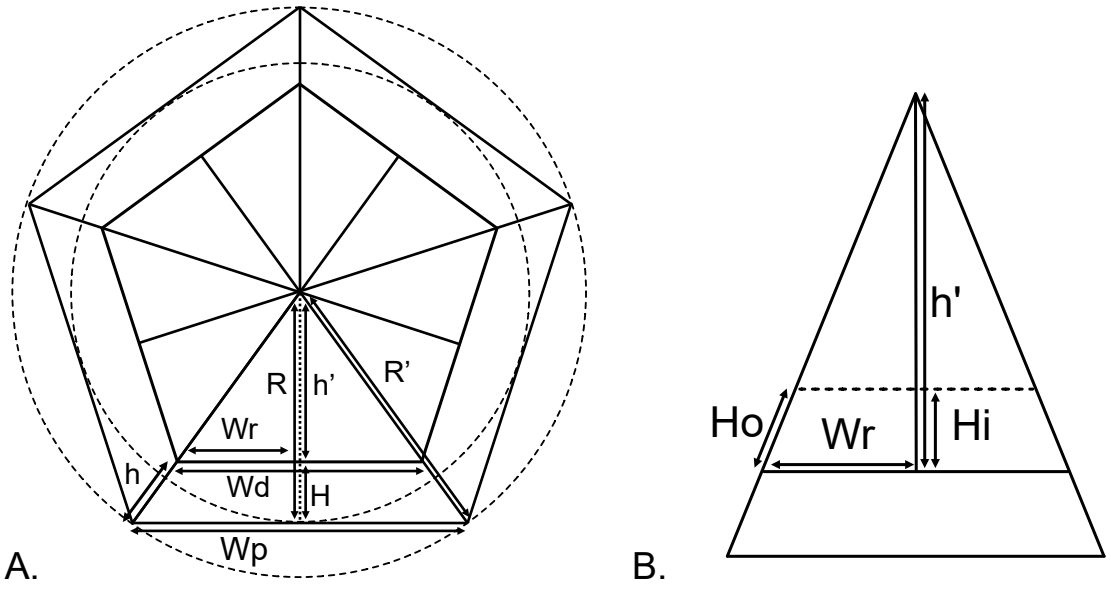


Figure XII. Schématisation géométrique de la voûte de Holopodidae en vue adorale. A. Schéma de la voûte entière. B. Schéma d'un rayon. Explication des mesures dans le texte.

3.6. Inférences phylogénétiques sur base de données moléculaires

Les inférences phylogénétiques ont été effectuées avec des séquences codant pour la cytochrome oxydase I (COI), l'ARN ribosomial 16S (16S) et l' ARN ribosomial 28S (28S). Ces deux marqueurs mitochondriaux (COI et 16S) et ce marqueur nucléaire (28S) sont des marqueurs classiquement utilisés pour les phylogénies moléculaires des crinoïdes et considérés comme informatifs (Hemery *et al.* 2013, Rouse *et al.* 2013, Cohen & Pisera 2016).

3.6.1. Acquisition des séquences

La liste de toutes les séquences et des spécimens séquencés peut être trouvée dans les chapitres respectifs et dans l'Annexe 4A.

Une partie des séquences publiées dans Hemery *et al.* (2013) et Rouse *et al.* (2013) a été récupérée sur la banque de gènes (GenBank) de la National Center for Biotechnology Information (NCBI, USA). Une autre partie des séquences a été produite par Hemery (2011) mais jamais publiée sur GenBank.

Les outgroups ont été choisis sur la base des résultats de Hemery *et al.* (2013) et Hemery (2011).

Depuis les travaux de L. Hemery, des nouvelles séquences ont été produites au Laboratoire de Biologie Moléculaire (BOEM, UMR 7205 ISYEB) et en très grande partie au Service de Systématique Moléculaire (SSM, UAR 2700 2AD). L'ADN a été extrait des morceaux de pinnule ou de pédoncule par purification des acides nucléiques en utilisant une membrane de silice à l'aide du kit QIAamp DNA Micro (Qiagen, Hilden, Allemagne) en suivant le protocole du fabricant. Suite à une lyse des tissues avec de la protéinase K, cette technique utilise la propriété de l'ADN à s'adsorber sur des surfaces en silice en présence de sels chaotropiques (*e.g.* Karp *et al.* 1998). D'autres molécules comme des sucres et des protéines n'adhèrent pas et peuvent donc être lavées avec des tampons spécifiques. L'ADN est ensuite détaché en utilisant un tampon à faible teneur en sels.

Les PCR ont été réalisées avec les conditions suivantes :

- Dénaturation initiale à 94°C pendant 4 minutes
- 40 cycles :
    - Dénaturation à 94°C pendant 40 secondes
    - Appariement pendant 45 secondes (températures respectives dans le Tableau 1)
    - Elongation à 72°C pendant 45 secondes
- Elongation finale à 72°C pendant 10 minutes

Tableau 1. Amorces utilisées pour l'aquisition des séquences

Gène	Amorce	Séquence 5'-3'	Temp (°C)	Direction	Référence
COI	LH-COIF2	ACRAATCATAAGGATATWGGDACTT	46	Forward	Hemery et al., 2012
COI	HCO2198R	TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	46	Reverse	Folmer et al. 1994
28S	LH-28SF3	GGATCAGCCCAGCGCCGAAT	56	Reverse	Hemery et al., 2012
28S	LH-28SR3	CGCAATGAAAGTGAAGGC	56	Forward	Hemery et al., 2012
16S	16SAr	CGCCTGTTTAYCAAAAACAT	53	Reverse	Palumbi et al., 1991
16S	16SBr	CGGTCTGAACTCAGATCACG	53	Forward	Palumbi et al., 1991

Les réactions ont été réalisées dans 20 µL, contenant 3 µL d'une dilution d'ADN au 1:10, 2 µL de tampon PCR Coral-Load, 0,5 µL de $MgCl_2$, 0,4 µL de dNTP, 0,8 µL de BSA, 0,2 µL de chaque amorce (concentration 10 µM), et 0,1 µL de Taq ADN polymérase (Qiagen).

La création des banques a été réalisée par les équipes du SSM sur base d'une approche de double multiplexage décrite par Hinsinger *et al.* (2015) et adaptée au séquençage Illumina. Après fragmentation enzymatique des PCR à l'aide de la fragmentase NebNext dsDNA (New England Biolabs, Massachusetts, USA), une partie des pools a été préparée selon le protocole de Meyer & Kircher (2010). Cette partie a été séquencée par l'équipe du SSM à l'aide du séquenceur MiSeq (Illumina, Inc., California, USA) à la station marine de Concarneau à l'aide d'un kit V2 standard 2x250. La seconde partie a été préparée et séquencée à l'aide d'un kit de préparation de ligature Illumina sur un MiSeq utilisant le même kit sur la plateforme iGenSeq de l'Institut du cerveau et de la moelle épinière, par les équipes de ce dernier.

3.6.2. Traitement des séquences avant inférence

Geneious Prime v2024.0 a été utilisé pour cartographier les contigs aux séquences COI, 16S et 28S de référence et les séquences consensus ont été exportées. Les séquences ont été alignées à l'aide du plugin Geneious pour MAFFT v7 (Katoh & Standley 2013) en utilisant la stratégie G-INS-I pour le COI, et la stratégie E-INSI-I pour le 16S et le 28S. Il s'agit de méthodes itératives d'amélioration pour des alignements à petite échelle (~ max. 200 séquences) où E-ISN-i est mieux adapté pour gérer la présence de gaps et régions non-alignables.

Les séquences COI ont été traduites en séquences d'acides aminés en utilisant le code génétique mitochondrial des échinodermes pour vérifier la présence de codons stop.

Pour les séquences 16S et 28S, les positions mal alignées et les lacunes ont été supprimées à l'aide de Gblocks (Castresana 2000) avec les paramètres par défaut, sauf que j'ai permis de garder une longueur minimale des blocs de 5 bases et des positions présentant une lacune dans moins de 50 % des séquences.

Pour chaque alignement nettoyé, j'ai vérifié la saturation de la substitution pour tester si les séquences possèdent encore de l'information phylogénétique. Ainsi, la proportion de sites invariants et la saturation ont été testées à l'aide de Dambe v.7 (Xia 2018). Les diagrammes de transition-transversion et l'indice de saturation de la substitution (Iss) ont été calculés pour chaque gène (Xia *et al.* 2003 ; Xia & Lemey 2009).

De même, comme présenté par Naser-Khdour *et al.* (2019), il est souvent admis dans les modèles d'évolution que les séquences évoluent avec des conditions de stationnarité (*i.e.* la fréquence des différents nucléotides et acides aminées est constante dans le temps), réversibilité (*i.e.* les taux de substitutions entre acides aminés et entre nucléotides sont égaux dans les deux directions) et homogénéité (*i.e.* les taux de substitutions sont constants le long des branches de l'arbre et de son entièreté). Pour m'assurer de la conformité de mon jeu de donnée peu importe le modèle choisi, et éviter des biais systémiques, j'ai évalué les hypothèses de stationnarité, réversibilité et homogénéité en utilisant le test d'homogénéité par paires appariées (*matched-pairs test of homogeneity*) de Jermiin *et al.* (2017) (que je recommande pour leurs introduction et explications de la problématique) et étendu par Naser-Khdour *et al.* (2019). Cette extension du test est implémentée dans IQ-tree 2 (Minh *et al.* 2020). Les résultats sont dans l'Annexe 4C.

3.6.3. Inférence phylogénétique

Les arbres de gènes par maximum de vraisemblance ont été inférés en utilisant IQ-tree 2 (Minh *et al.* 2020). La sélection des modèles a été faite avec ModelFinder (Kalyaanamoorthy *et al.*

Partie
Holopodidae

Table des matières de la Partie

Partie Holopodidae

Chapitre I : Introduction

1. Quelques généralités sur la morphologie des Holopodidae **39**
2. Les Holopodidae fossiles **40**
3. Différencier *Cyathidium* et *Holopus* : quel est le rôle de la morphologie des brachiales ? **42**
4. Objectifs de cette Partie **42**

Chapitre II : Généralités

1. Morphologie des Holopodidae **44**
1.1. La coupe aborale 44
1.2. Les synarthries musculaires des radiales 45
1.3. La voûte 49
1.4. Les primibrachiales 50
1.5. Tegmen et plaques orales 51
1.6. Système digestif et système nerveux aboral 52
2. Les caractères diagnostiques chez les Holopodidae **53**
2.1. Différences entre *Cyathidium* et *Holopus* dans la littérature 53
2.2. Les diagnoses d'espèces 54
3. Aspects écologiques des Holopodidae **55**
3.1. Habitats actuels 55
3.2. Habitats fossiles 60
3.3. Alimentation 61
4. Matériel étudié **62**
4.1. Matériel actuel 62
4.2. Matériel fossile 63
4.3. Techniques 63

Chapitre III : Les Holopodidae actuels

1. Étude d'*Holopus alidis* **65**
1.1. Résultats 65
1.1.1. Biométrie externe du squelette d'*Holopus alidis* 65
1.1.2. Description qualitative de la morphologie externe d'*Holopus alidis* 76
1.1.3. Morphologie interne d'*Holopus alidis* 79
1.1.4. Mesures 3D et nMDS des brachiales d'*Holopus alidis* 94
1.2. Discussion 101
1.2.1. Variation intraspécifique 101
1.2.2. Variation intraspécifique entre spécimens petit, intermédiaire et grand 102
1.2.3. Hypothèse du développement des bras : le tapis roulant 105
1.2.4. Corroboration par témoins de croissance 107
1.2.5. Attribution taxonomique des petits spécimens 109
2. Étude d'*Holopus rangii* **111**
2.1. Résultats 111
2.1.1. Biométrie externe du squelette d'*Holopus rangii* 111
2.1.2. Description qualitative de la morphologie externe d'*Holopus rangii* 111
2.1.3. Morphologie interne d'*Holopus rangii* 116
2.1.4. Mesures 3D et nMDS des bras d'*Holopus rangii* 121

2.2. Discussion 126
2.2.1. Variation morphologique au sein des *Holopus rangii* de Roatán 126
2.2.2. Variation intraspécifique au sein des *Holopus* caribéens 128
2.2.3. Comparaison avec *Holopus alidis* 128
3. Étude complémentaire sur *Cyathidium* **132**
3.1. Résultats 132
3.1.1. Biométrie externe du squelette de *Cyathidium* 132
3.1.2. Morphologie interne de *Cyathidium plantei* 132
3.1.3. Mesures 3D et nMDS des brachiales 139
3.1.4. Géométrie de la voûte 143
3.2. Discussion 145
3.2.1. Variation des caractères morphologiques internes au sein des *Cyathidium* actuels 145
3.2.2. Comparaison entre *Holopus* et *Cyathidium* actuels 146
3.2.3. Caractères affectés par des contraintes architecturales 149
4. Observations *in situ* d'*Holopus alidis* **150**
4.1. Résultats 150
4.2. Discussion 152
4.2.1. Habitat 152
4.2.2. Posture des organismes dans leur environnement 153
4.2.3. Effet du courant sur la morphologie 153
4.2.4. Fermeture de la voûte 154
5. Discussion générale sur la faune actuelle **156**
5.1. Morphologie de la voûte et contraintes architecturales 156
5.2. Variation morphologique au cours de la croissance chez *Holopus* 156
5.3. Caractères diagnostiques de la faune actuelle 157
5.3.1. Distinction des deux genres 157
5.3.2. Distinction des espèces au sein des genres 159

Chapitre IV : Les Holopodidae fossiles
1. Étude bibliographique des *Cyathidium* fossiles **160**
1.1. Résultats 160
1.1.1. Mesures biométriques des espèces fossiles de *Cyathidium* 160
1.1.2. Redescription de certains caractères des *Cyathidium* fossiles 160
1.2. Discussion 163
1.2.1. Limites de la bibliographie 163
1.2.2. Comparaison actuel-fossile dans le genre *Cyathidium* et conséquences sur les caractères diagnostiques 163
2. Les Holopodidae de l'Eocène du nord-est de l'Italie **165**
2.1. Contexte géologique 165
2.2. Résultats 167
2.2.1. Description des illustrations de *Holopus spileccense* 167
2.2.2. Redescription de l'holotype de *Cyathidium gastaldii* 168
2.2.3. Description du matériel de Chiampo 170
2.2.4. Description du matériel de Spilecco 179
2.3. Discussion 183
2.3.1. Remarques sur *Cyathidium gastaldii* 183
2.3.2. La faune de Chiampo 183
2.3.3. La faune de Spilecco 186
3. Discussion générale sur les Holopodidae fossiles **187**
3.1. Etude morphologique des espèces fossiles 187
3.2. Peut-on inférer des relations phylogénétiques entre Holopodidae ? 187
3.3. Paleobiogéographie 188

Chapitre V : Conclusion et perspectives **190**

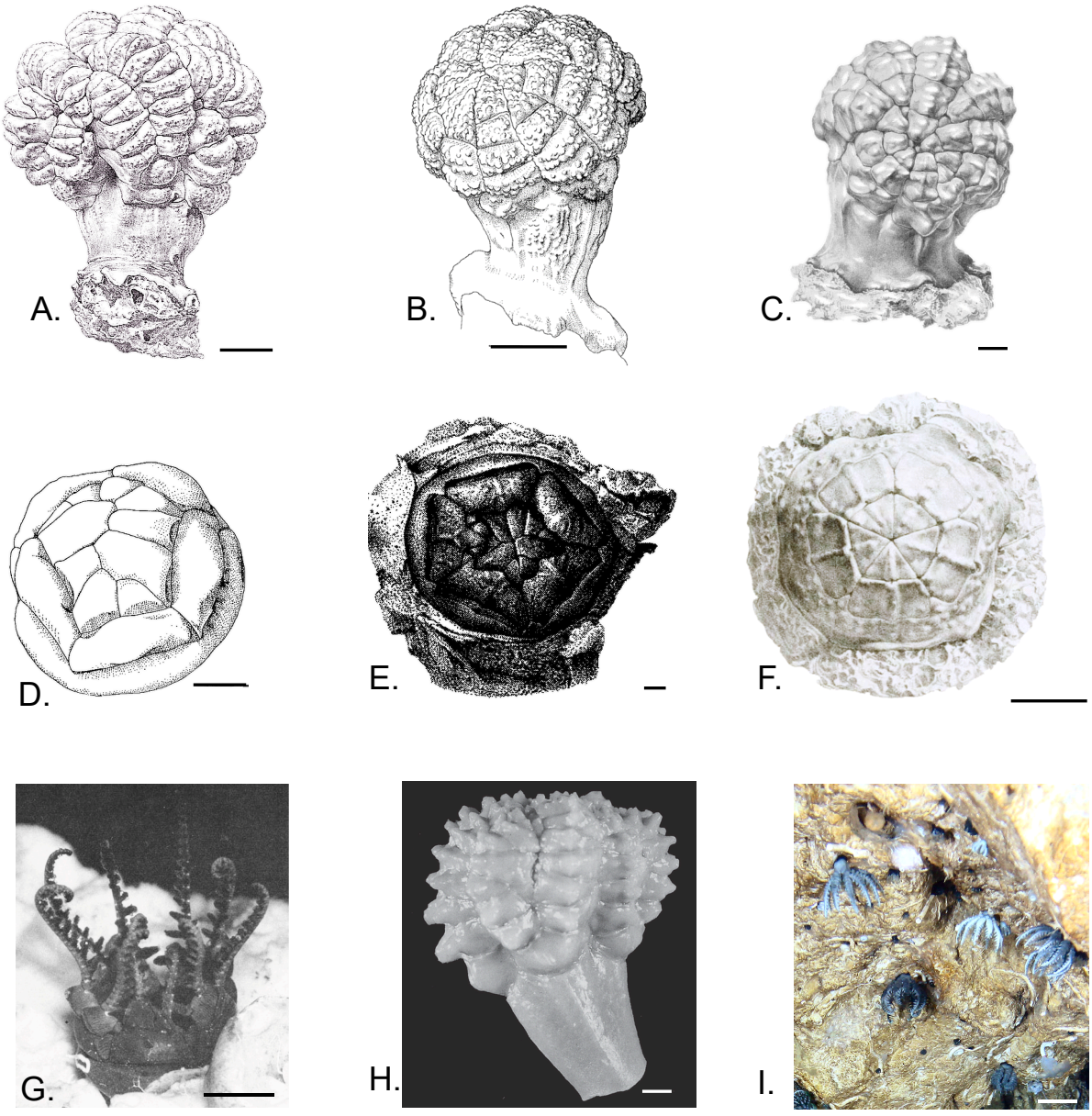


Figure 13. Illustrations des différentes espèces de Holopodidae actuels. A. *Holopus rangii* (d'après Carpenter 1884 : pl. 1 fig. 1). B. *Holopus alidis* (d'après Roux et al. 2002 : fig. 3d). C. *Holopus rangii*, sub-adulte (d'après Carpenter 1884 : pl. 4). D. *Cyathidium foresti* (d'après Roux et al. 2002 : fig. 3c). E. *Cyathidium plantei* (d'après Heinzeller *et al.* 1996 : fig. 1a). F. « jeune *Holopus* », maintenant *Cyathidium pourtalesi* (d'après Carpenter 1884 : pl. 5 fig. 10). G. *Cyathidium foresti*, vivant avec bras déroulés, (d'après Fechter 1973 : fig. 1). H. *Holopus mikihe*, holotype (d'après Donovan & Pawson 2008 : fig. 1). I. *Holopus* caribéens *in situ* à Roatan, Honduras, 2013 ?, photo partagée par C. Messing. Échelle : A*, B, D, G*, H* = 5 mm, C*, E*, F*, I* = 1 mm. * : échelle non indiquée dans la figure originale et estimée à partir des descriptions dans le texte.

Chapitre I : Introduction

Les Holopodidae sont une famille de crinoïdes attribuée à l'ordre des Cyrtocrinida Sieverts-Doreck, 1952 (*in* Moore, Lalicker & Fischer, 1952). Cet ordre est composé d'organismes si diversifiés morphologiquement que la monophylie du clade a été remise en question plusieurs fois (Hess & Messing 2011 ; Romano *et al.* 2016). On distingue classiquement deux sous-ordres : les Cyrtocrinina Sieverts-Doreck, 1952 (*in* Moore, Lalicker & Fischer, 1952), qui possèdent un pédoncule et un disque de fixation, et les Holopodina Arendt, 1974, qui sont fixés directement au substrat par leur coupe aborale.

L'ordre des Cyrtocrinida est apparu au Jurassique inférieur et constitue probablement l'ordre de crinoïdes le plus diversifié du Mésozoïque (Hess & Messing 2011). Dans nos océans actuels, seules trois familles sont recensées : les Sclerocrinidae Jaekel, 1918, les Eudesicrinidae Bather, 1899 et les Holopodidae Zittel, 1879. Les Sclerocrinidae sont représentés par une seule espèce actuelle : *Neogymnocrinus richerii* (Bourseau, Améziane-Cominardi & Roux, 1987) abondante sur les monts sous-marins de Nouvelle-Calédonie-Kanaky. Les Eudesicrinidae sont également représentés par une seule espèce actuelle : *Proeudesicrinus lifouensis* Améziane-Cominardi & Bourseau, 1990 (*in* Améziane-Cominardi *et al.* 1990). Cette dernière est connue par neuf coupes aborales et un disque de fixation. Les Holopodidae comprennent deux genres, *Holopus* d'Orbigny, 1837 (*e.g.* Figs 13A-C) et *Cyathidium* Steenstrup, 1847 (*e.g.* Figs 13D-G), chacun contenant trois espèces actuelles. Ainsi, les Holopodidae sont les Cyrtocrinida actuels les plus diversifiés (Fig. 13).

1. Quelques généralités sur la morphologie des Holopodidae

Les Holopodidae sont des crinoïdes très particuliers (Figs 13, 14). Ils ne possèdent pas de pédoncule : leur coupe aborale (ou calice) se fixe directement au substrat (*e.g.* Figs 13G, I). La morphologie de la coupe aborale est très variable, y compris au niveau intraspécifique (*e.g.* Nielsen 1913 ; Sieverts 1931 ; Rasmussen 1961 ; Jagt 1986). Par exemple, elle peut être très haute ou très basse, tuberculée ou lisse, de section transverse pentagonale ou circulaire. Leur couronne de bras forme une voûte qui renferme la partie distale des bras et recouvre le tegmen (Figs 14A, B). Ainsi, ils prennent l'apparence d'un poing fermé (*e.g.* Fig. 14A) ou d'une surface hémisphérique (*e.g.* Figs 13B, D). Les Holopodidae possèdent une primibrachiale unique qui est aussi une axillaire (IBrax ; Fig. 14). Les secondibrachiales (IIBr) sont séparées en deux séries morphologiquement distinctes : la série proximale, composée des IIBr qui forment la voûte, et la série distale, composée des IIBr capables de se replier à l'intérieur de la voûte (Figs 14C, D). La dernière brachiale de la série proximale, celle qui « ferme » la voûte, est appelée brachiale « clé de voûte » (Fig. 14). Cette brachiale clé de voûte présente une morphologie variable, bien différenciée et plutôt allongée chez *Cyathidium* et *H. alidis* Bourseau, Améziane-Cominardi, Avocat & Roux, 1991 (Bourseau *et al.* 1991), mais est courte et pratiquement indifférenciable des autres brachiales chez les adultes de *H. rangii* (Carpenter 1884).

Les bras peuvent souvent être séparés en deux catégories : le bivium, deux rayons plus petits qui se trouvent du côté interne de la courbure de la coupe aborale, et le trivium, trois rayons plus grands qui se trouvent du côté externe de la courbure de la coupe aborale (*e.g.* Jaekel 1891 ; Grimmer & Holland 1990 ; *e.g.* Fig. 14C).

La morphologie des Holopodidae fera l'objet d'une description détaillée plus loin dans ce travail.

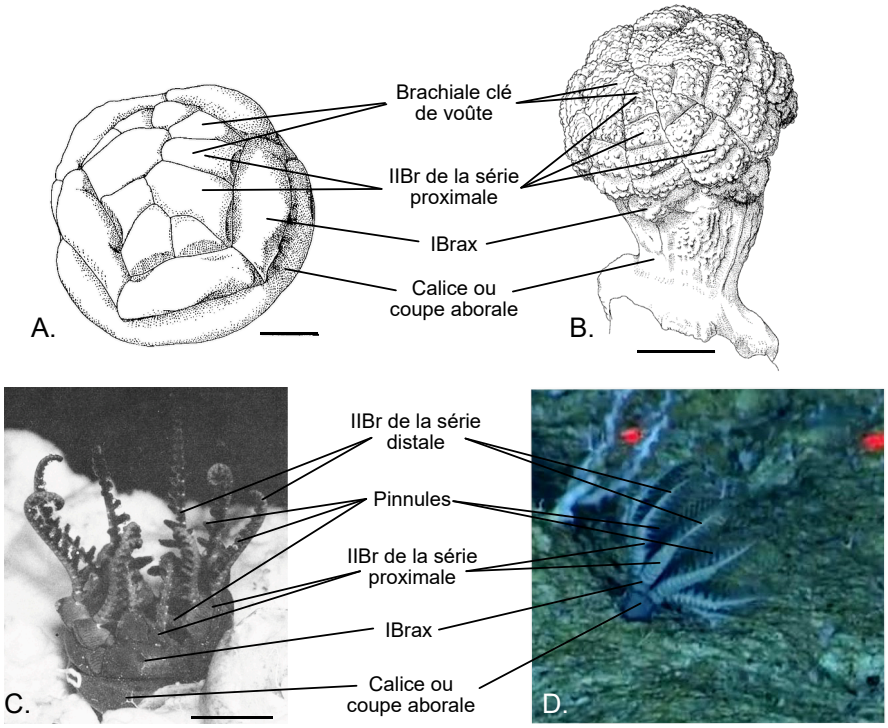


Figure 14. Anatomie générale des Holopodidae actuels avec leur voûte fermée (A, B) et leur bras déroulés (C, D). A. *Cyathidium foresti* (d'après Roux *et al.* 2002). B. *Holopus alidis* (d'après Roux *et al.* 2002). C. *Cyathidium foresti*, vivant, avec bras déroulés (d'après Fechter 1973). D. *Holopus* caribéen *in situ*, vivant, avec bras déroulés formant cône de filtration (d'après Okeanos 2015 NOAA, la photo a été mise à l'envers pour faciliter la connexion des traits). IBrax : unique primibrachiale axillaire. IIBr: secondibrachiale. Échelle : A, B, C* = 5 mm, D = 10 cm (points rouges). * : échelle non indiquée dans la figure originale et estimée à partir des descriptions dans le texte.

2. Les Holopodidae fossiles

L'histoire de l'étude des Holopodidae est intimement liée à celle des espèces fossiles. Ainsi, *Cyathidium* a longtemps été connu uniquement par des espèces fossiles. La première espèce décrite est *Cyathidium holopus* Steenstrup, 1847, provenant du Danien (Paléocène) de Faxe (Fig. 15A). Ce site livre de grandes quantités de coupes aborales et de brachiales et a été décrit de façon détaillée (*e.g.* Nielsen 1913 ; Donovan & Jakobsen 2004). Entre 1847 et 1967 (date de la découverte du premier *Cyathidium* actuel), trois autres espèces fossiles ont été décrites : *(i) C. gastaldii* (Michelin, 1851) du Miocène du mont Superga, près de Turin, basée sur une seule coupe aborale ; *(ii) C. depressum* Sieverts, 1931 du Cénomanien (Crétacé supérieur) de la Rhénanie, pour lequel plusieurs coupes aborales et brachiales sont préservées (Figs 15B-E) ; *(iii) C. senessei* (Valette, 1934)(*in* Lambert & Valette 1934) du Santonien inférieur (Crétacé supérieur) de Bugarach, pour lequel des coupes aborales et des primibrachiales ont été récoltées (Figs 15F, G). Plus tard, *C. vlieksi* Jagt, 1986 est décrit dans le Maastrichtien supérieur (Crétacé supérieur) du Limbourg (Pays-Bas) sur la base de coupes aborales et de primi- et secondibrachiales (Fig. 15H). Notons aussi les travaux de Žítt (1996) et Žítt *et al.* (2006, 2014) sur une population entière de *C.* aff. *depressum* du Turonien (Crétacé supérieur) de Bohème représenté par des coupes aborales, ainsi que des primi- et secondibrachiales (Figs 15D, E). Récemment, *C. phosphaticola* Gale & Jagt, 2024 a été découvert dans le Campanien inférieur (Crétacé supérieur) du Sussex et de Picardie.

Les fossiles d'*Holopus* sont quant à eux extrêmement rares. En effet, seules deux espèces ont été formellement décrites : *(i) Holopus spileccense* (Schlüter, 1878) sur la base de coupes aborales de l'Yprésien (Eocène) du mont Spilecco, au nord-est de l'Italie (Fig. 15I) ; *(ii) H. plaziati* Roux, Martinez & Vizcaïno, 2021 décrit sur la base de brachiales de l'Yprésien inférieur

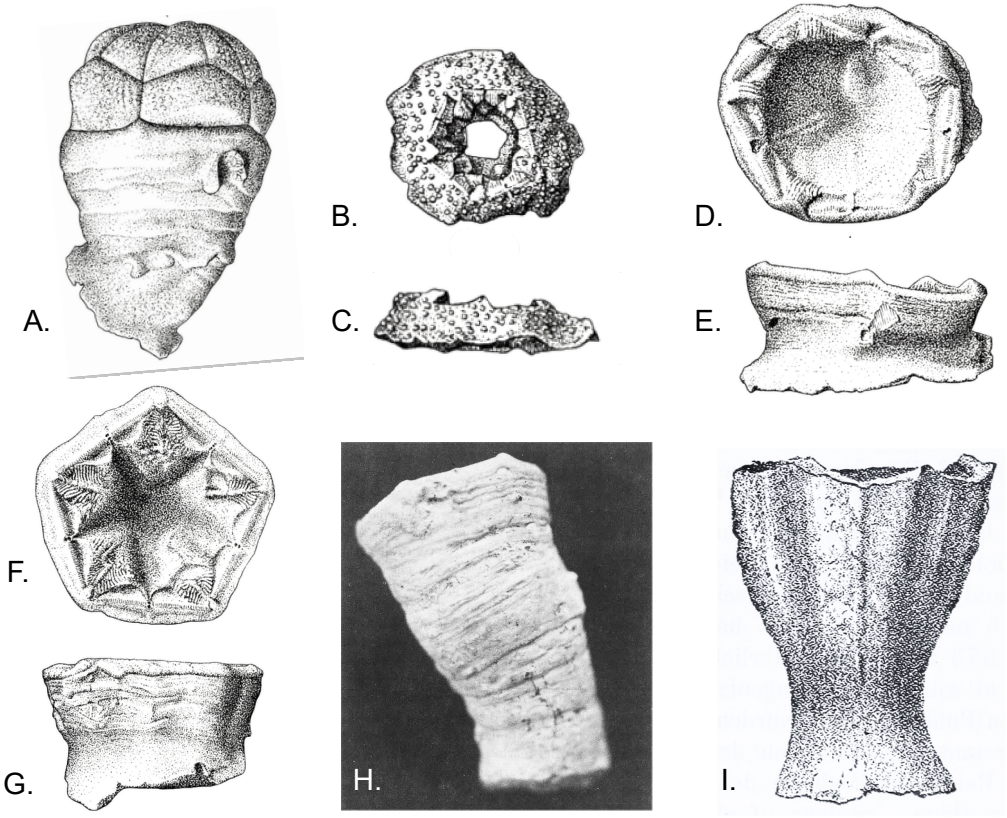


Figure 15. Coupes aborales de Holopodidae fossiles. A. *Cyathidium holopus*, Danien, Faxe, Danemark, vue latérale avec voûte reconstruite (d'après Rasmussen 1961). B, C. *Cyathidium depressum*, holotype, Cenomanien, Kassenberg, Alemagne, (d'après Rasmussen 1961). B. Vue adorale. C. Vue latérale. D, E. *Cyathidium depressum*, Turonien, Kolin-Zalabi, Rép. Tchèque (d'après Rasmussen 1961). D. Vue adorale. E. Vue latérale. F, G. *Cyathidium senessei*, lectotype, Santonien, Bugarach, France (d'après Rasmussen 1961). F. Vue adorale. G. Vue latérale. H. *Cyathidium vlieksi*, holotype, Maastrichtien, Kunrade, Pays-Bas, vue latérale (d'après Jagt 1986). I. *Holopus spileccense*, Eocène, Spilecco, Italie, vue latérale (d'après Jaeckel 1891). Aucune illustration avec échelle (mais cf. l'Annexe 6A pour des mesures des différentes espèces).

des Corbières, dans le sud de la France. Une coupe aborale du Campanien supérieur de Kronsmoor, en Allemagne du Nord, a aussi été attribuée à *Holopus* (Jagt *et al.* 2010). Cette découverte fait reculer la date de première occurrence d'*Holopus* d'environ 20 Ma. Néanmoins, cette espèce n'a pas été formellement nommée et illustrée à ce jour (des travaux sont en cours, comm. pers. J.W.M. Jagt, juillet 2024).

Enfin, des Holopodidae ont été signalés par Frisone *et al.* (2020) parmi la faune associée aux éponges de la vallée de Chiampo (Lutétien inférieur, Frisone *et al.* 2016), dans les Monts Lessini, au nord-est de l'Italie. Manni et Pacioni (2021) ont été les premiers à étudier ces crinoïdes qui comprennent des coupes aborales attribués à *C. gastaldii* et des brachiales isolées attribués à *H. spileccense*.

Les caractères diagnostiques des différentes espèces fossiles sont assez peu définis. Selon Rasmussen (1961), *C. depressum* diffère de *C. holopus* par sa taille plus petite et sa coupe aborale discoïde. Néanmoins, des spécimens présentant des coupes dorsales plus grandes sont décrits et attribués à *C. depressum* par Sieverts (1931). Žítt (1996) estime qu'il pourrait s'agir de deux espèces différentes. De même, Rasmussen (1961) note que *C. gastaldii* n'est pas assez connu et qu'il ressemble aux spécimens de *C. depressum* décrits par Sieverts (1931) ainsi qu'à des spécimens de petite taille attribués à *C. holopus*. Selon Jagt (1986), *C. vlieksi* diffère des autres espèces de *Cyathidium* notamment par ses « processus interradiaux » qui sont « plutôt petits et non-saillants », Cependant ce caractère n'a pas été décrit pour les autres espèces.

3. Différencier *Cyathidium* et *Holopus* : quel est le rôle de la morphologie des brachiales ?

Si un grand nombre des caractères morphologiques de la coupe aborale classiquement utilisés (*e.g.* dimensions, ornementation) ne permettent pas de différencier les espèces, les brachiales porteraient-elles des caractères diagnostiques plus fiables aux niveaux générique et spécifique ?

Les IBrax sont déjà utilisées dans les diagnoses de certains *Cyathidium* (*e.g.* Rasmussen 1961 ; Jagt 1986). De même les brachiales clés de voûte marquent une différence importante entre les *Holopus* du Pacifique et ceux des Caraïbes (*i.e.* la « coque hémisphérique » de Bourseau *et al.* 1991).

En général, les brachiales d'Holopodidae sont retrouvées avec des coupes aborales et les deux structures sont interprétées ensemble. Mais que faire quand des brachiales isolées sont collectées (comme dans les Corbières) ou quand des brachiales sont retrouvées en présence de plusieurs espèces de Holopodidae (comme à Chiampo) ? Comment interpréter les brachiales fossiles d'Holopodidae indépendamment des coupes aborales ?

La compréhension de la morphologie des brachiales est rendue d'autant plus complexe par les contraintes morphofonctionnelle et architecturale que subissent les bras. En effet, les bras de crinoïdes permettent la nutrition en formant un arc de filtration perpendiculaire au sens d'écoulement de la masse d'eau (*e.g.* Macurda & Meyer 1974 ; Messing 2021). De plus, chez les Holopodidae, les bras forment une voûte plus ou moins sphérique au sein de laquelle la partie distale s'enroule. Ces contraintes s'appliquent tout au long de l'ontogenèse, processus qui reste encore inconnu pour *Holopus*.

Les brachiales présentent-elles des caractères morphologiques robustes, indépendants des fonctions de filtration et d'enroulement, qui permettent de mettre en évidence la systématique des Holopodidae, et ainsi d'obtenir une meilleure interprétation du registre fossile afin de mieux comprendre leur évolution dès leur apparition au Crétacé supérieur ?

4. Objectifs de cette Partie

Au cours de cette Partie, je chercherai à mettre en évidence des caractères morphologiques pertinents sur les brachiales et la coupe aborale des Holopodidae afin de mieux cerner les affinités entre les faunes actuelles et fossiles.

En découlent quatre sous-objectifs :

1. comprendre l'architecture de la voûte ;
2. caractériser les tendances ontogénétiques chez *Holopus* ;
3. identifier des synapomorphies au sein des espèces actuelles ;
4. identifier les formes fossiles.

Je commencerai cette partie par un état de l'art sur *(i)* l'anatomie des Holopodidae ; *(ii)* les différences actuellement reconnues entre *Cyathidium* et *Holopus* ; *(iii)* les caractères diagnostiques des espèces d'Holopodidae ; *(iv)* l'écologie des espèces actuelles et fossiles.

J'étudierai ensuite la diversité morphologique au sein des espèces actuelles.

Pour cela je décrirai la variabilité intraspécifique des caractères morphologiques d'*Holopus alidis*. En m'appuyant sur tous les spécimens disponibles provenant de Nouvelle-Calédonie-Kanaky, j'appliquerai une approche de morphométrie 2D, afin d'évaluer la variation de

différentes mesures externes de la coupe aborale et de la voûte. J'étudierai ensuite la variation des caractères de la coupe aborale et de la couronne de bras entre trois spécimens de tailles différentes provenant de cette même région. En utilisant la tomographie à rayons X et des mesures morphométriques sur les ossicules en 3D, je comparerai des caractères qui sont inaccessibles sans dissection des spécimens. Ceci devrait permettre de mieux comprendre l'architecture de la voûte, son développement, ainsi que l'ontogenèse.

Afin de mieux comprendre la diversité des caractères morphologiques au sein du genre *Holopus*, je complèterai les descriptions faites dans la littérature des *Holopus* des Caraïbes en étudiant notamment les caractères internes et la morphologie des brachiales d'un petit spécimen de cette région. Ceci me permettra de mieux comprendre l'architecture de la voûte des *Holopus* caribéens et de mieux définir le développement de leurs brachiales clés de voûte.

Les mêmes techniques seront ensuite utilisées pour étudier la variation des caractères morphologiques au niveau de la famille des Holopodidae. Je compléterai la description de l'anatomie interne de *Cyathidium plantei* Heinzeller, Fricke, Bourseau, Améziane-Cominardi & Welsch, 1996 et comparerai ensuite l'anatomie interne, les primibrachiales et les brachiales clés de voûte entre les espèces actuelles de *Cyathidium* et *Holopus*.

Enfin, je décrirai les vidéos et photos *in situ* d'*Holopus alidis* réalisées lors de la mission Kanadeep 2. Ces observations seront l'occasion de discuter de l'influence potentielle des paramètres environnementaux sur la morphologie des Holopodidae.

Cela mènera à une première discussion sur l'architecture, l'ontogenèse et les caractères diagnostiques dans la faune actuelle.

J'étudierai ensuite la diversité morphologique au sein des espèces fossiles.

Pour cela je ferai une revue bibliographique des espèces fossiles d'*Holopus* et *Cyathidium* décrivant des caractères considérés comme diagnostiques dans la faune actuelle, et illustrés mais non décrits à ce jour.

Toutes ces nouvelles connaissances pourront ensuite aider à mieux appréhender les Holopodidae fossiles, et permettront de décrire et d'identifier le nouveau matériel fossile découvert à Chiampo.

Je conclurai cette partie en discutant de la pertinence des différents caractères morphologiques pour la systématique des Holopodidae tout en proposant des perspectives de travail pour compléter nos connaissances et compréhension de ces organismes si particuliers.

Chapitre II : Généralités

Ce chapitre vise à présenter au lecteur l'état de l'art des connaissances sur les Holopodidae. Y sont discutés la morphologie, les caractères diagnostiques et l'écologie. De plus, il présente le matériel utilisé.

1. Morphologie des Holopodidae

Cette section rapporte l'état de l'art concernant la morphologie des Holopodidae. Elle aborde en détails différents caractères qui seront utiles pour répondre aux différents objectifs de ce chapitre.

1.1. La coupe aborale

Généralités

Sur la coupe aborale (ou calice) des Holopodidae, on n'observe jamais de lignes de suture, *i.e.* la trace visible de la fusion de radiales ou de basales composant la coupe aborale (*e.g.* Figs 13, 15). C'est pourquoi la nature des ossicules composant le calice a été pendant longtemps sujet à débat (*e.g.* Carpenter 1884 ; Jaekel 1891 ; Sieverts 1931). De nos jours, différentes observations laissent penser que la coupe aborale est uniquement formée de radiales, sans basale : *(i)* l'absence d'organe cloisonné et de centre nerveux aboral chez *H. rangii* (Grimmer & Holland 1990) et *C. foresti* (Heinzeller & Fechter 1995) qui seraient des organes associés aux basales ; *(ii)* l'homogénéité de la structure du stéréome sur l'ensemble du calice (Donovan 1992) ; *(iii)* l'absence de basales chez des individus post-larvaires de *C. foresti* (Heinzeller *et al.* 1997).

La morphologie externe de la coupe aborale est assez variable. Elle peut être plus large que haute ou plus haute que large lui conférant une variété de formes allant, selon les auteurs, de « discoïdes » à « cylindriques » en passant par en « forme en volcan ». En section transverse, la coupe aborale peut varier de circulaire à pentagonale. En section longitudinale, elle peut être plus ou moins courbe, avec une constriction plus ou moins marquée. La surface visible du squelette peut présenter plus ou moins d'ornementations et de stries de croissance (*e.g.* Jagt 1986 ; Donovan 1992 ; Améziane *et al.* 1999). Les tailles maximales et minimales du calice de toutes les espèces décrites sont listées dans l'Annexe 6A.

Cyathidium

Améziane *et al.* (1999) ont publié une synthèse des connaissances sur les représentants actuels du genre *Cyathidium*. Ainsi, *C. foresti* (centre-nord de l'océan Atlantique) est la plus grande espèce actuelle. Tous les spécimens illustrés et décrits dans la littérature ont une surface lisse (Fechter 1973 ; Améziane *et al.* 1999 ; Wisshak *et al.* 2009a). *Cyathidium plantei* (sud-ouest de l'océan Indien) est de taille moyenne. Chez cette espèce, le diamètre aboral (D) et la hauteur maximale (H) ne sont pas corrélés. La morphologie générale est assez variable avec des individus discoïdes, cylindriques et en volcan. Deux tiers des spécimens connus ont une surface tuberculée. *Cyathidium pourtalesi* (océan Atlantique tropical occidental) est la plus petite espèce actuelle. La morphologie générale est généralement discoïde ou cylindrique. Sur les 12 spécimens connus et décrits par Améziane *et al.* (1999), seulement un quart possède des tubercules sur la coupe aborale.

Pour les espèces fossiles de *Cyathidium*, la variation de la taille de la coupe aborale peut être tout aussi importante : Žítt *et al.* (2014) ont décrit de manière exhaustive la large gamme de variations de forme dans une population de 136 coupes aborales attribuées à *C.* aff. *depressum*. Le rapport H/D varie de 0,2 à environ 1,0 et augmente généralement avec la taille des

spécimens (c'est-à-dire au cours de la croissance). La courbure de la coupe est également très variable avec le ratio de la grande hauteur (H) sur la petite hauteur (h) de 1 à 2,7. Les quelques spécimens de Sieverts (1931), pour lesquels des mesures existent, sont plus petits. Ils présentent une courbure pouvant être très marquée avec des ratios H/h allant de 1 à 5. Les variations intraspécifiques de la coupe aborale chez *C. holopus* et *C. vlieksi* montrent deux morphotypes bien distincts : l'un très plat, comme chez *C. depressum*, et l'autre aussi haut ou plus haut que large avec des stries de croissance bien visibles (Jagt 1986 ; Donovan & Jakobsen 2004). Les spécimens attribués à *C. holopus* présentent une ornementation pouvant être très variable. Les coupes peuvent présenter des stries de croissance relativement larges (Rasmussen 1961 : pl. 35 fig. 6), de nombreuses lignes très dentelées (Donovan & Jakobsen 2004 : figs 2f, h), des tubercules (Donovan & Jakobsen 2004 : fig. 2 d) ou une surface externe presque lisse chez le spécimen de l'île Seymour (Baumiller & Gaździcki 1996). La majorité des spécimens de *C. senessei* possèdent une constriction marquée (Rasmussen 1961 ; Améziane *et al.* 1999). Sénesse (1939) note que deux sur les 40 coupes analysées présentent des tubercules. *Cyathidium vlieksi* est soit lisse, soit présente de fines stries de croissance (Jagt 1986 ; Jagt *et al.* 2018). Pour *C. phosphaticola*, seules des coupes lisses sont connues (Gale & Jagt 2024).

Holopus

Holopus rangii (océan Atlantique tropical occidental) et *H. mikihe* (même distribution que *H. rangii*) sont les espèces les plus grandes des Holopodidae actuels (*e.g.* Donovan & Pawson 2008). L'ornementation de la coupe aborale de *H. rangii* est très variable et est formée généralement de courtes rides radiales se finissant en tubercules alignés et d'une tuberculation erratique plus ou moins importante, voire complètement absente (Carpenter 1884 ; Donovan 1992 ; Donovan & Pawson 2008). Des dépressions interradiales plus ou moins marquées sont souvent présentes chez cette espèce (Carpenter 1884 ; Donovan 1992 ; Donovan & Pawson 2008). La description de *H. mikihe* faite par Donovan et Pawson (2008) se base sur un seul spécimen avec une coupe aborale lisse, mise à part des faibles côtes radiales, et qui présente des légères dépressions interradiales. Les mesures faites par Syverson *et al.* (2015) sur une population d'*Holopus* attribuée à *H. mikihe* montrent des largeurs maximales de calice pouvant aller jusqu'à 4 cm. Les cinq spécimens de *H. alidis* (sud-ouest de l'océan Pacifique) utilisés pour la description de l'espèce par Bourseau *et al.* (1991) ont une taille plus modérée que *H. rangii* et *H. mikihe*. La coupe aborale est généralement plus haute que large (H/D>1) et sa largeur est nettement rétrécie dans le quart aboral. L'ornementation de la couronne de bras de *H. alidis* est généralement formée des côtes radiales étroites, avec des tubercules proéminents. Sur la coupe aborale, une côte radiale s'étire du bord adoral jusqu'à la constriction. Des tubercules sont disposés majoritairement en position interradiale, distribués de façon erratique mais s'alignant parfois (Bourseau *et al.* 1991). En position aborale à la constriction, il n'y a plus d'ornementation.

Les seules coupes abORales fossiles attribuées à *Holopus* à ce jour appartiennent à *H. spileccense*. Schlüter (1878) a figuré quatre coupes aborales sans les décrire dans le texte. Nous ne savons pas où elles se trouvent actuellement.

1.2. Les synarthries musculaires des radiales

Généralités

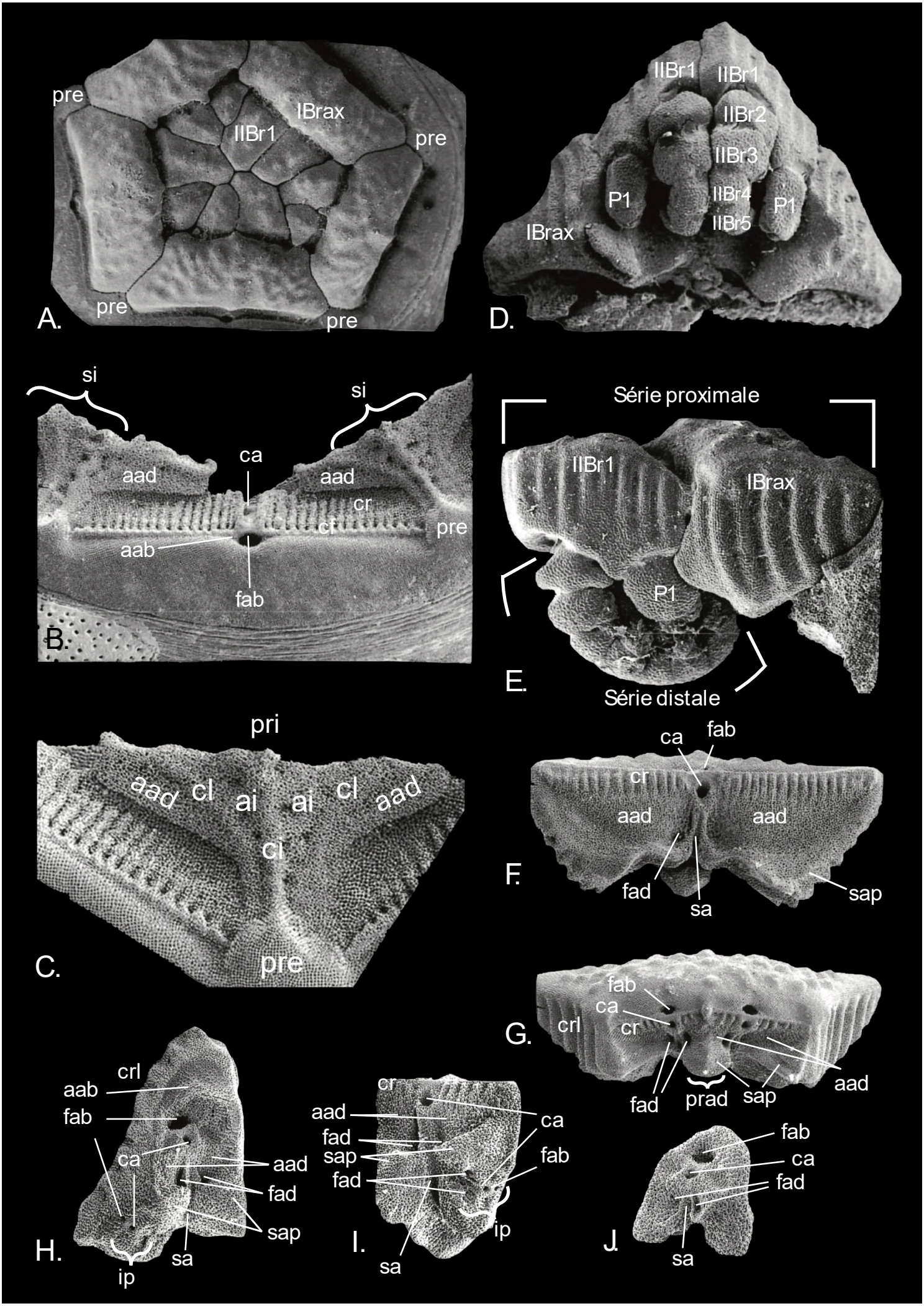
Chez *Cyathidium* et *Holopus*, toutes les articulations sont des articulations de type synarthrie musculaire. Il n'y a pas d'articulation purement ligamentaire comme des syzygies ou des synarthries transverses, même dans la partie distale des bras (*e.g.* Carpenter 1884).

La partie adorale de la coupe aborale présente cinq synarthries musculaires. Leur structure est assez similaire chez les deux genres : une crête fulcrale droite, une aire aborale très étroite (voire inexistante) avec une fosse ligamentaire aborale, souvent très profonde et positionnée vers le centre de la crête fulcrale, une crête crénelée en position adorale à la crête fulcrale (parfois absente), un canal axial généralement aboral à la crête fulcrale, une aire adorale sans distinction claire entre une aire ligamentaire adorale et une aire musculaire adorale, et des fossettes adorales proches du sillon adoral (*e.g.* Fig. 16B). Le bord adoral interradial du calice (*i.e.* le bord du calice entre deux primibrachiales) est souvent surélevé par rapport à la crête fulcrale. Ceci forme un processus interradial externe triangulaire (= pointes interradiaires de Améziane *et al.* 1999 ; = *keel* de Heinzeller *et al.* 1996 ; *e.g.* Figs 16A, C). Ces structures peuvent être assez variables voire ne sont pas toujours présentes même sur un même individu (Améziane *et al.* 1999). Adoralement à ce processus interradial externe, entre ce dernier et la cavité centrale du calice, se développe ce que Améziane *et al.* (1999) appellent la « structure interradiaire » (Fig. 16C). Elle comporte une crête interradiale séparant les deux articulations adjacentes. Elle peut être surélevée adoralement par rapport à la surface articulaire ou le bord du calice, formant ainsi une projection qui est appelée le processus interradial interne (= apophyse interradiaire Améziane *et al.* 1999 ; Fig. 16C). Les aires adjacentes à la crête interradiale, les aires interradiales, varient fortement et ont tendance à former un bord arrondi entourant l'aire adorale de la synarthrie (*sensu stricto* ; Fig. 16C). Aires interradiales et aires adorales sont parfois nettement séparées par une crête appelée crête latérale.

Cyathidium

Améziane *et al.* (1999) illustrent et décrivent les articulations des radiales chez les *Cyathidium* actuels et chez l'espèce fossile *C. senessei*. Chez *C. foresti,* l'aire aborale est très étroite et présente une large fosse ligamentaire aborale (Fig. 17A). Le canal axial, très proche de la superficie de la cavité centrale, divise en deux une crête crénelée bien marquée mais étroite. Les aires adorales sont très étroites (moins d'un dixième de la largeur de la crête fulcrale), la moitié médiane de leur largeur est presque inexistante, et leur moitié externe forme un angle très aigu avec la structure interradiale. Cette dernière, avec une forme générale triangulaire, se compose d'un processus interradial externe plus ou moins marqué, une crête interradiale qui n'est pas bien définie et qui ne se surélève pas adoralement, ainsi que des larges aires adjacentes (Fig. 17A). Ces aires présentent souvent des petites fossettes circulaires disposées de façon aléatoire ou pouvant s'aligner en direction de la cavité centrale du calice (Fig. 17A). Chez *C. plantei*, Améziane *et al.* (1999) décrivent un canal axial qui reste ouvert (notons que sur leur fig. 4e, la flèche « ca » pointe vers la fosse ligamentaire aborale et non sur le canal axial), une aire aborale presque inexistante, une grande fosse ligamentaire aborale, et une crête fulcrale avec des crénelages adoraux très grands qui se prolongent perpendiculairement à la surface externe (Fig. 16B). L'aire adorale est étroite (un dixième de la largeur de la crête fulcrale) et elle s'arrête avant d'atteindre le canal axial. La structure interradiale est fortement marquée avec un processus interradial externe fortement marqué (mais qui peut parfois être complètement absent), une crête interradiale bien définie, deux crêtes latérales bordant la limite entre la

Figure 16. Anatomie de *Cyathidium plantei* (adapté de Améziane *et al.* 1999). A. Vue adorale de la voûte fermée. B. Synarthrie radiale de la coupe aborale, vue adorale. C. Zoom sur la structure interradiale. D. Rayon entier avec ses deux bras enroulés, vue aborale. E. Bras enroulé, vue latérale externe. F. IBrax, synarthrie proximale. G. IBrax, synarthries distales. H. IIBr1, synarthrie distale, vue lateralo-adorale. I. IIBr1, synarthrie proximal, vue proximalo-adorale. J. IIBr4, synartrie distale, vue lateralo-adorale. IBrax : primibrachiale axillaire, IIBr : secondibrachiale, aab : aire aborale, aad : aire adorale, ai : aire interradiale, ca : canal axial, cf : crête fulcrale, ci : crête interradiaire, cl : crête latérale, cr : crénelation adorale, crl : crénelations latérales, fab : fosse ligamentaire aborale, fad : fossette adorale, ip : insertion pinnulaire, P1 : première pinnule, prab : processus adorale, pre : processus interradial externe, pri : processus interradial interne, sa : sillon adoral, sap : structures d'appui, si : structure interradiale.


pre
IBrax
IIBr1
pre
pre
pre
A.
IIBr1
IIBr1
IIBr2
IIBr3
IIBr4
IIBr5
P1
P1
IBrax
D.
si
si
ca
aad
aad
cr
cr
pre
aab
fab
B.
Série proximale
IIBr1
IBrax
P1
E.
Série distale
pri
aad
cl
ai
ai
cl
aad
ci
pre
C.
ca
fab
cr
aad
aad
fad
sa
sap
F.
fab
ca
cr
crl
G.
fad
prad
sap
aad
crl
aab
fab
ca
aad
fad
sap
ip
sa
H.
cr
aad
ca
fad
sap
fab
fad
ip
sa
I.
fab
ca
fad
sa
J.

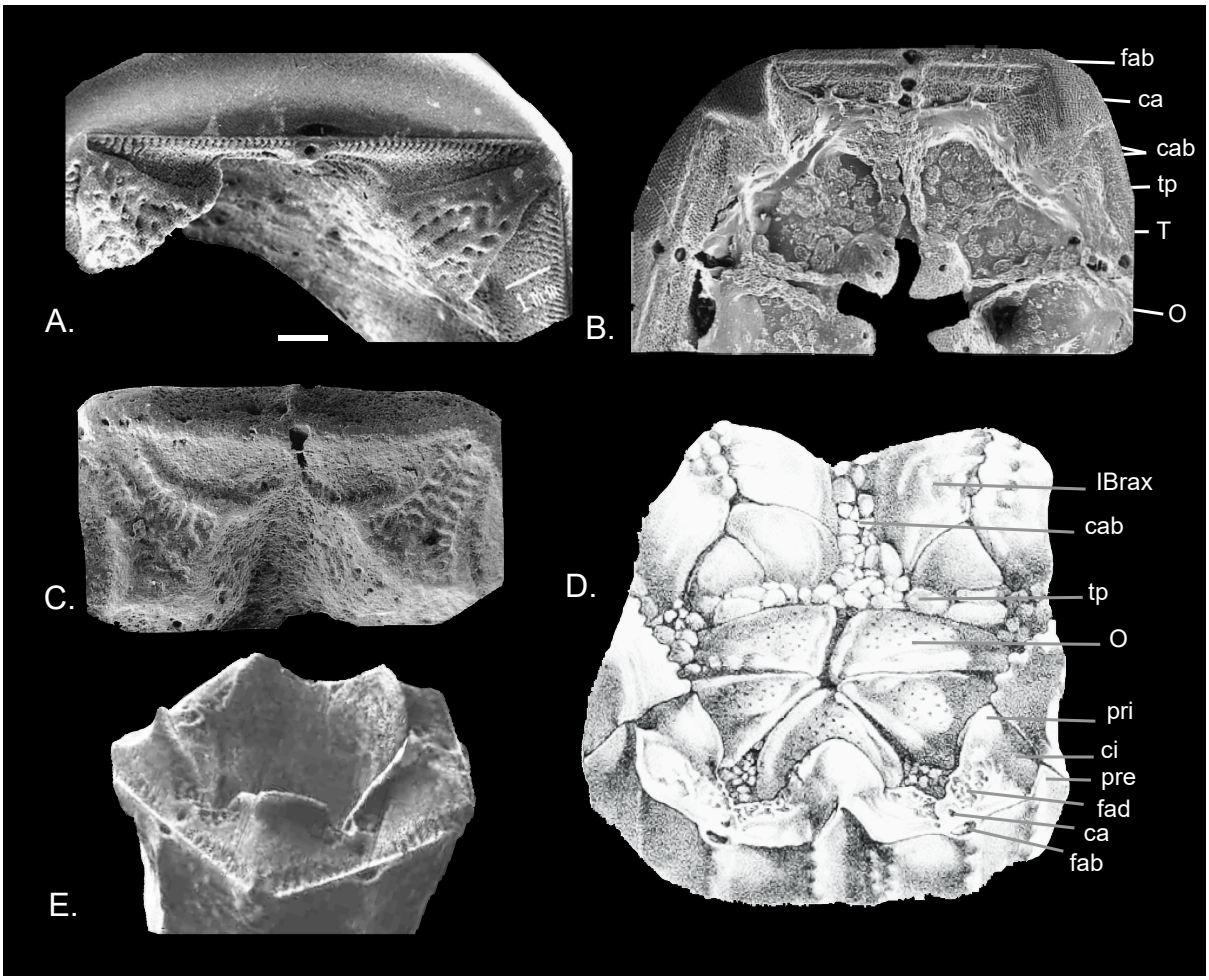


Figure 17. Structures interradiales. A. *Cyathidium foresti*, (d'après Améziane *et al.* 1999). B. *Cyathidium pourtalesi* (d'après Améziane *et al.* 1999). C. *Cyathidium senessei* (d'après Améziane *et al.* 1999). D. *Holopus rangii* (d'après Carpenter 1884). F. *Holopus alidis* (d'après Bourseau *et al.* 1991). ca : canal axial, cab : canal ambulacraire, ci : crête interradiale, fab : fosse ligamentaire aboral, fad : fossettes adorales, O : orales, pre : processus interradial externe, pri : processus interradial interne, T : tegmen, tp : plaques tegminales. Echelle : A, D = 1 mm.

structure interradiale et l'aire adorale (Fig. 16C). Cette structure interradiale s'étend au-delà de la paroi interne du calice. L'aire interradiale présente à leur surface des alignements de petites dépressions ce que Améziane *et al.* (1999) décrivent comme « des amorces de crénulations obliques » (Fig. 16C). Chez les spécimens de *C. pourtalesi*, Améziane *et al.* (1999) ont étudié deux spécimens de taille différente. Cependant, les deux spécimens ont des articulations et des structures interradiales simples (Fig. 17B). La structure interradiale semble se prolonger le long de la paroi interne du calice. Elle se limite à une crête interradiale et des aires interradiales importantes mais lisses. L'aire adorale atteint le canal axial qui, comme chez *C. plantei*, est parfois adoralement ouvert.

Cette structure interradiale semble donc d'intérêt pour la différenciation des espèces actuelles de *Cyathidium* (Améziane *et al.* 1999). Pour les espèces fossiles, elle est souvent mal illustrée, mal préservée, ou n'a pas été décrite. Jagt (1986) décrit la structure interradiale de *C. vlieksi* : on observe un processus interradial externe et une crête interradiale menant à un processus interradial interne plus ou moins érodée. Améziane *et al.* (1999) ont illustré à l'aide du MEB les articulations de *C. senessei* (Fig. 17C). Chez cette espèce, la structure interradiale commence par un processus interradial externe peu marqué, duquel s'élance une crête interradiale souvent bien définie et s'abaissant légèrement. Un rebord limite la structure

interradiale adoralement. Les aires adorales et les aires interradiales sont séparées par une crête latérale qui finit par entourer entièrement l'aire adorale (qui atteint le canal axial). La surface interradiale est recouverte de crénulations qui peuvent être soit perpendiculaires, soit obliques à la crête interradiale. Tout l'espace en-dessous de la structure interradiale est remplie de stéréome ce qui confère à la cavité centrale du calice une forme étoilée.

Holopus

Les articulations des radiales sont assez peu illustrées et décrites chez *Holopus*. Pour *H. rangii* ce sont les travaux de Carpenter (1884 : fig. 10 p.203, pl. 3 figs 1, 2, pl. 5 fig. 1) qui illustrent le mieux ces structures (Fig. 17D). Pour *H. alidis*, uniquement deux illustrations de Bourseau et al. (1991 : pl. 12 fig. 6, pl. 13 fig. 12) existent (Fig. 17E). *Holopus* peut avoir un processus interradial externe, interne et une crête interradiale simple et pas bien définie. Le processus interradial interne est très haut et large. De ce fait l'articulation est orientée vers l'extérieur du calice (*e.g.* Sieverts 1931 ; Figs 17D, E).

1.3. La voûte

Généralités

Cyathidium et *Holopus* sont deux genres dont les individus sont capables de replier leurs bras à l'intérieur d'une voûte formée par la partie proximale des bras. Chez *Cyathidium*, la voûte est constituée par les primibrachiales et les premières secondibrachiales (*e.g.* Figs 14A, 15A, 16A). Contrairement à tous les autres Holopodidae adultes, *C. pourtalesi* (Fig. 13F) présente une voûte formée par deux primibrachiales et aucune secondibrachiale. Chez *Holopus,* la voûte est formée par les primibrachiales et les trois à quatre premières secondibrachiales dans le cas de *H. alidis* (Fig. 13B). Elle est formée par les primibrachiales et généralement huit secondibrachiales (mais souvent plus) dans le cas d'*H.* rangii et *H. mikihe* (Figs 13A, H). Au sein des secondibrachiales, on distingue la série proximale, qui est formée par les secondibrachiales composant la voûte, et la série distale, qui correspond aux secondibrachiales se retrouvant à l'intérieur de la voûte quand cette dernière est fermée (Figs 14C, D, 17E).

Les brachiales « clés de voûte » ont tendance à avoir des morphologies particulières qui diffèrent de celle des brachiales qui les précèdent et succèdent. En effet, leur surface externe est en général allongée, subtriangulaire à subrectangulaire et courbée. Au sein d'un même individu, elles peuvent présenter des tailles et des formes très variées. Cette diversité se manifeste d'un bras à l'autre sans logique apparente ; même si, en général, sur un même rayon, une des deux clés de voûte sera plus grande que l'autre (Fechter 1973 ; Améziane *et al.* 1999 ; *e.g.* Figs 13D, E).

Cyathidium

La forme de la voûte varie au sein des différentes espèces de *Cyathidium.* Ainsi, elle change en fonction de la position relative des articulations distales de la primibrachiale et de la forme des IIBr1. Chez *C. holopus*, la voûte est pratiquement hémisphérique avec une surface sans discontinuité entre primi- et secondibrachiales (*e.g.* Donovan & Jakobsen 2004 ; Fig. 15A). Chez *C. foresti* elle est généralement plutôt surbaissée et il y a une discontinuité entre le point le plus haut des primibrachiales et la partie proximale des IIBr1 (*e.g.* Wisshak *et al.* 2009a ; Fig. 13D). Chez *C. plantei* la voûte formée est encore plus plate que chez *C. foresti* (*e.g.* Heinzeller *et al.* 1996 ; Fig. 13E). La surface formée par les IIBr1 est plus basse que le point le plus haut des primibrachiales. *Cyathidium pourtalesi* a une voûte plane où les primibrachiales forment une surface sans discontinuité (*e.g.* Sieverts 1931 ; Fig. 13F).

Parmi les espèces fossiles, des spécimens intacts avec une couronne fermée sont connus exclusivement pour *C. holopus* (Nielsen 1913 ; Rasmussen 1961 ; Baumiller & Gaździcki 1996 ; Donovan & Jakobsen 2004 ; Hess & Messing 2011 ; Fig. 15A). Leur voûte est composée des IBr1 et des IIBr1. L'existence des IIBr1 chez *C. depressum* a permis de reconstituer la voûte (Sieverts 1931 ; Rasmussen 1961).

Le diamètre maximal de la voûte chez les *Cyathidium* (pour lesquels on connaît la voûte) se localise au niveau des IBrax.

Holopus

Les espèces caribéennes d'*Holopus* se distinguent de *H. alidis* par une couronne de bras formant une voûte hémisphérique présentant une légère dépression centrale au point de convergence des séries de brachiales proximales (Figs 13A, C). Chez *H. alidis* la voûte est aussi hémisphérique, mais il n'y a pas de dépression au point de convergence des séries de brachiales proximales. Les brachiales clés de voûte ferment pleinement la voûte comme chez *Cyathidium* (Fig. 13B). Les brachiales clés de voûte chez *Holopus* sont connues uniquement pour *H. alidis* tandis qu'elles sont absentes chez les espèces caribéennes d'*Holopus* (Bourseau *et al.* 1991 : pl. 15 figs 7-9). Chez ces dernières, la morphologie des brachiales se modifie progressivement de la série proximale à la série distale (Carpenter 1884 : pl. 5a fig. 3).

Chez *Holopus* le diamètre maximal de la voûte se trouve au niveau des IIBr.

1.4. Les primibrachiales

Généralités

Chez les Holopodidae adultes, contrairement à ce que l'on observe chez la plupart des autres crinoïdes, on ne dénombre qu'une seule primibrachiale par rayon. Cette dernière est axillaire. Il s'agit de la seule axillaire du rayon sauf exception.

Dès les premières observations d'*Holopus*, les scientifiques ont été intrigués par la nature de l'unique primibrachiale axillaire (Thomson 1878 ; Pourtalès 1879 ; Carpenter 1884). C'est Thomson (1878) qui propose le premier que cet ossicule unique pourrait résulter de la fusion de deux primibrachiales. Cette hypothèse de la fusion sera retenue et maintenue (*e.g.* Bather 1899 ; Nielsen 1913). Cependant, comme le fait remarquer Rasmussen (1961), elle tient uniquement au fait que Pourtalés (1879) attribue à *Holopus rangii* un spécimen présentant deux primibrachiales et qu'il considère être un juvénile de l'espèce (Fig. 13F). Cette attribution sera réfutée définitivement par Améziane *et al.* (1998).

L'hypothèse de la fusion a été testée par Heinzeller *et al.* (1997) sur *C. foresti*. En effet, les auteurs décrivent des spécimens très petits qu'ils interprètent comme des stades post-larvaires de cette espèce. Ils observent que les individus de la cohorte dont le diamètre est inférieur à 2 mm possèdent deux primibrachiales alors que les individus dont le diamètre est supérieur à 6 mm possèdent des primibrachiales partiellement fusionnées avec les bords latéraux encore séparés. Ils interprètent cette observation comme une étape intermédiaire de la fusion. Chez l'adulte, sous lumière polarisée, ils observent par biréfringence deux trames stéréomiques différentes, divisant la primibrachiale en deux. Ce qui conforte l'hypothèse d'une fusion des primibrachiales. Cette primibrachiale fusionnée chez les adultes sera désignée comme IBrax dans ce document. En l'absence de stades postlarvaires chez *Holopus*, nous ignorons si une telle fusion des primibrachiales se produit.

Chez *Holopus* et *Cyathidium*, la présence d'un processus interradial externe induit la perte du coin proximo-latéral de la IBrax.

Cyathidium

Les primibrachiales de *Cyathidium* sont généralement sub-trapézoïdales. Leur largeur proximale correspond à la plus grande largeur de l'ossicule. Elles forment un angle distal très obtus et le rapport hauteur centrale sur largeur proximale (H/Wp) serait entre 0,3 et 0,6 selon Roux *et al.* (2021). Améziane *et al.* (1999) décrivent les IBrax des espèces actuelles comme : *(i)* ayant leur surface externe fortement bombée et lisse chez *C. foresti* (Fig. 13D) ; *(ii)* étant plus planes et souvent ornementées de tubercules s'alignant parfois en crêtes médianes en Y chez *C. plantei* (Fig. 13E) ; *(iii)* ayant une surface externe des deux primibrachiales de *C. pourtalesi* étant plutôt plate et légèrement tuberculée avec des tubercules qui forment souvent une crête médiane (Fig. 13F).

Des IBrax ont été décrites et illustrées pour toutes les espèces fossiles de *Cyathidium* à l'exception de *C. gastaldii*. Elles s'avèrent similaires à celles des espèces actuelles. La surface externe des IBrax de *C. depressum* ressemble à celle de *C. plantei* : plutôt aplatie et généralement tuberculée (*e.g.* Rasmussen 1961). Celle de *C.* aff. *depressum* diffère par sa forme plus bombée (Žítt *et al.* 2014). *Cyathidium holopus* présente des IBrax plus hautes et pentagonales, peu bombées, et généralement tuberculées (*e.g.* Nielsen 1913 ; Fig. 15A) sauf chez le spécimen de l'île Seymour qui est entièrement lisse (Baumiller & Gadzicki 1995). Pour *C. vlieksi*, Jagt (1986) illustre des IBrax basses, bombées et lisses. *Cyathidium phosphaticola* présente des IBrax le plus souvent basses, bombées et tuberculées (Gale & Jagt 2024). Néanmoins, Gale et Jagt (2024) présentent aussi des IBrax lisses qu'ils attribuent aussi à *C. phosphaticola* mais qu'ils disent être érodées. *Cyathidium senessei* diffère de toutes les autres espèces de genre par leur IBrax qui apparaissent très robuste et qui présentent un renflement qui s'étire distalo-aboralement (Rasmussen 1961 ; Heinzeller *et al.* 1996 ; Améziane *et al.* 1999). Pour cette espèce, tous les ossicules décrits dans la littérature sont lisses.

Holopus

Chez *H. rangii*, les primibrachiales axillaires sont plus robustes (Carpenter 1884) que chez *H. alidis* (Bourseau *et al.* 1991). Chez les deux espèces, la surface externe présente en son centre un renflement souvent couvert de tubercules disposés de façon irrégulière. Ces tubercules, surtout chez *H. alidis*, peuvent s'aligner et fusionner, formant ainsi des crêtes médianes au niveau des facettes articulaires, ce qui entraîne la formation d'une crête en forme de Y. Les deux coins proximo-latéraux sont dépourvus de tubercules. Une importante variation de l'ornementation des primibrachiales de *H. rangii* a été montrée (*e.g.* Carpenter 1884 ; Donovan 1992 ; Donovan & Pawson 2008), elle s'accompagne d'une tuberculation plus ou moins marquée. Le spécimen utilisé pour la description de *H. mikihe* a des primibrachiales entièrement lisses et le renflement central paraît assez petit et pointu (Fig. 13H).

Les seules brachiales fossiles connues d'*Holopus* sont celles décrites par Roux *et al.* (2021) pour établir *H. plaziati* et celles attribuées à *H. spileccense* par Manni et Pacioni (2021). Nous reviendrons sur ces dernières plus loin dans ce chapitre. Les IBrax de *H. plaziati* sont pentagonales et tuberculées mais ne présentent ni de renflement marqué, ni d'alignement marqué des tubercules en Y (Roux *et al.* 2021).

1.5. Tegmen et plaques orales

Cherbonnier et Guille (1972) puis Fechter (1973) décrivent pour *C. foresti* un tegmen concave avec une large bouche centrale entourée de petites plaques orales triangulaires ainsi que de « sclérites ». Une dizaine de pores très petits percent les plaques orales. Le tegmen de cette espèce est parsemé de petites plaquettes peu calcifiées. Chez *C. pourtalesi,* les plaques orales

sont petites et possèdent un ou deux pores (Améziane *et al.* 1999 ; Fig. 17B). Le tegmen est recouvert de plaques tegminales nombreuses et disposées de façon irrégulières sur toute sa surface. Chez *C. plantei,* le tegmen et les orales n'ont pas pu être observés. Le tegmen et les orales sont complètement inconnus chez les espèces de *Cyathidium* fossiles.

Carpenter (1884) est le premier à avoir décrit précisément et illustré le tegmen de *H. rangii* (pl. 3 fig. 2 ; Fig 17D). Il décrit les plaques orales comme larges et triangulaires, avec les bords épaissis criblé de 15 à 20 pores qu'il interprète comme étant des hydropores. Les plaques orales du spécimen sont si grandes que les bases des orales touchent parfois les IBrax, laissant peu de place pour le tegmen. Ce dernier est recouvert de petites plaques subtriangulaires irrégulières. Le tegmen et les orales ne sont pas décrites pour *H. alidis* et *H. mikihe*.

1.6. Système digestif et système nerveux aboral

Le système digestif de *H. rangii* est décrit par Grimmer et Holland (1990) et celui de *C. foresti* par Heinzeller et Fechter (1995). Il s'avère être endocyclique (*i.e.* avec une bouche centrale sur le tegmen et un anus en périphérie de l'interrayon CD) pour les deux espèces. A la différence de beaucoup d'autres crinoïdes, les cavités de l'œsophage et de l'intestin sont très larges et l'anus s'ouvre au sommet d'une petite papille discrète.

Quant au système nerveux aboral, aucun centre nerveux aboral n'a été mis en évidence chez *Holopus* et *Cyathidium* (Grimmer & Holland 1990 ; Heinzeller & Fechter 1995). Le système nerveux aboral est constitué de nerfs brachiaux en position radiale qui joignent l'anneau nerveux au niveau du calice. Le système nerveux diffère cependant entre *H. rangii* et *C. foresti* (Fig. 18). En effet, *H. rangii* possède des « nerfs calicinaux » qui correspondent à la prolongation dans la coupe aborale des nerfs brachiaux, et qui apparaissent en position radiale plutôt qu'interradiale comme chez les autres crinoïdes. Ces nerfs calicinaux sont absents chez

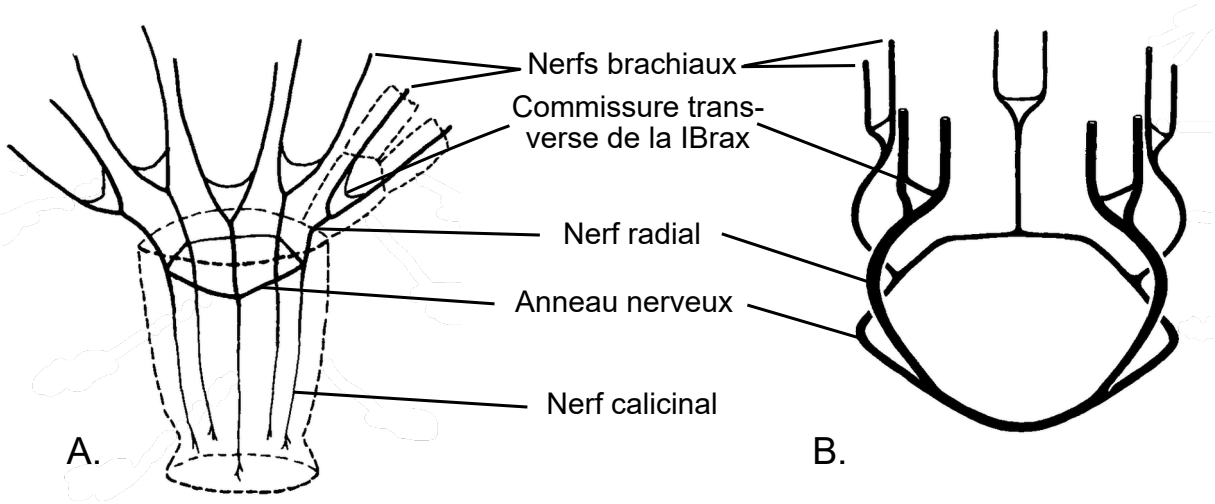


Figure 18. Illustrations shématiques du système nerveux aborale. A. *Holopus rangii* (d'après Grimmer & Holland 1990). Les traits pointillés shématisent les contours de la coupe aborale, de la IBrax et des IIBr. B. *Cyathidium foresti* (d'après Heinzeller & Fechter 1995).

C. foresti dont le système nerveux aboral s'arrête à l'anneau nerveux (Heinzeller & Fechter 1995).

2. Les caractères diagnostiques chez les Holopodidae

Cette section rapporte l'état de l'art concernant les caractères diagnostiques utilisés chez les Holopodidae. Elle aborde l'historique et les différences entre diagnoses afin d'essayer de clarifier quels caractères devront être étudiés.

2.1. Différences entre *Cyathidium* et *Holopus* dans la littérature

La découverte des premières espèces fossiles (*C. holopus* Steenstrup, 1847, *H.spileccense* (Schlüter, 1878), *C. gastaldii* (Michelin, 1851), *C. depressum* Sieverts, 1931 et *C. senessei* (Valette, 1934)) ainsi que la découverte du « jeune *Holopus* » par Pourtalès (1879) ont progressivement permis d'identifier des caractères diagnostiques pour différencier *Cyathidium* et *Holopus*.

Schlüter (1878) attribue les coupes de Spilecco au genre *Cyathidium* pour indiquer provisoirement que *C. holopus* est le plus proche parent fossile. Il insiste sur le fait que le plus proche parent actuel serait *H. rangii*. En fait, à l'époque, Schlüter estime que *C. holopus* n'est pas encore assez étudié pour pouvoir attribuer ses fossiles à l'un ou l'autre genre.

De même, Carpenter (1884) considère que *Cyathidium* et *Holopus* sont très proches. Il note néanmoins plusieurs différences. Ainsi, pour lui, *Cyathidium* présente : *(i)* une coupe aborale plus ouverte ; *(ii)* des parois de calice plus fines ; *(iii)* un développement par bourgeonnement (« bud-like peculiarities of growth », cf. la partie sur l'écologie des Holopodidae) ; *(iv)* des surfaces articulaires de la coupe aborale tournées vers l'intérieur de la coupe ; *(v)* le rebord adorale de la surface adorale du calice formé par les crêtes fulcrales ; et *(vi)* l'aire aborale serait encore plus réduite avec l'absence d'une fosse ligamentaire aborale.

Jaekel (1891) attribuera les coupes de Spilecco à *Holopus* suite à la comparaison avec le travail de Carpenter (1884) sur *H. rangii*. Selon Jaekel (1891), la coupe aborale est plus proche du genre *Holopus* par sa constriction et l'épaisseur de ces parois (aussi relevé par Carpenter, 1884). Notons que pour Jaekel (1891), *Cyathidium* n'appartiendrait pas à la même famille qu'*Holopus* parce que les coupes aborales ont tendance à grandir à partir d'autres coupes aborales (le « bourgeonnement » de Carpenter, 1884).

Springer (1924) est le premier à exprimer des doutes quant à l'appartenance du « jeune *Holopus* » à ce genre. Etant donné que les surfaces articulaires des radiales regardent vers l'intérieur au lieu de l'extérieur, il considère qu'il ressemble davantage à un *Cyathidium*.

Sieverts (1931), étudiant une population de *C. depressum*, montre que la taille de la coupe aborale est un caractère peu fiable. De même, elle conclut que l'angle des surfaces articulaires est peu fiable car il serait avant tout lié à des aspects morpho-fonctionnels : chez *Holopus* une augmentation des brachiales de la série proximale force la surface articulaire vers l'extérieur pour permettre la formation d'une plus grande voûte alors que chez *Cyathidium,* elle aurait tendance à s'incliner de plus en plus vers l'intérieur pour optimiser l'utilisation du peu de brachiales disponibles pour former une voûte au-dessus de la cavité centrale. Cependant, pour Sieverts, l'attribution de *C. depressum* au genre *Cyathidium* se fait grâce au nombre de bras, qui est de dix comme chez *C. holopus* en opposition aux cinq bras visibles chez le « jeune *Holopus* ».

Améziane *et al.* (1999) décrivent des « différences notables entre [les deux genres] correspondant à des positions différentes au sein des mêmes gradients hétérochroniques ». Ils citent ainsi pour *Cyathidium* : *(i)* l'occasionnelle absence de fusion des primibrachiales ; *(ii)* le nombre réduit de IIBr de la série proximale ; *(iii)* la fermeture imparfaite du système nerveux aboral. Ces trois caractères indiqueraient une tendance pédomorphique. En revanche, chez *Cyathidium*, le tegmen présente une tendance péramorphique avec des orales plus petites et des plaques tegminales plus grandes.

Roux *et al.* (2021) proposent un tableau de caractères différenciant les deux genres. Ils notent que chez *Holopus : (i)* la voûte est plus convexe ; *(ii)* la voûte possède plus d'une IIBr ; *(iii)* le diamètre maximal de la voûte se trouve au niveau des IIBr1 ; *(iv)* les radiales sont bien développées ; *(v)* les apophyses et crêtes interradiales (= structures interradiales ?) sont absentes et que l'aire musculaire s'élève souvent adoralement. De plus, ils notent trois caractères liés à la IBrax permet de différencier ces deux genres. Ainsi, chez *Holopus*, *(i)* la face externe de la IBrax est pentagonale, *(ii)* la largeur proximale est plus courte que la largeur maximale de l'ossicule et cette largeur maximale se trouve environ au tiers distal de l'ossicule, et *(iii)* le rapport entre hauteur et largeur maximale tend à être supérieur à 0,5 (notons que le tableau 17 de Roux *et al.* (2021) utilise le rapport W/H au lieu de H/W).

2.2. Les diagnoses d'espèces

Presque toutes les espèces de Holopodidae possèdent une diagnose. Seules *C. foresti*, *C. plantei* et *H. spileccense* n'en possèdent pas.

Le Tableau 2 synthétise les caractères morphologiques utilisés dans les diagnoses pour distinguer les espèces au sein des genres *Cyathidium* et *Holopus*. Une présentation des diagnoses traduites peut être trouvée dans l'Annexe 7. La diagnose de *H. rangii* faite par d'Orbigny (1837) et celle de *C. holopus* faite par Nielsen (1913) correspondent plutôt à des diagnoses des genres *Holopus* et *Cyathidium*.

En fonction des auteurs, la diagnose inclut entre deux et six états de caractères. Les caractères prédominants retenus pour différencier les espèces sont la forme générale du calice (utilisé dans cinq diagnoses), l'ornementation du calice (utilisé dans cinq diagnoses) et la forme générale des IBrax (utilisé dans quatre diagnoses). En revanche, l'épaisseur de la paroi du calice, l'organisation de la voûte de bras, et l'ornementation des IIBr ne sont utilisés qu'une seule fois.

Il y a peu de chevauchements entre les caractères utilisés dans les diagnoses de *Cyathidium* et ceux des diagnoses d'*Holopus*. Parmi les caractères utilisés pour les deux genres, on retrouve des caractères quantitatifs, comme les dimensions de la coupe et le nombre de brachiales, et des caractères qualitatifs, comme l'organisation des bras en un bivium-trivium et l'ornementation de l'organisme.

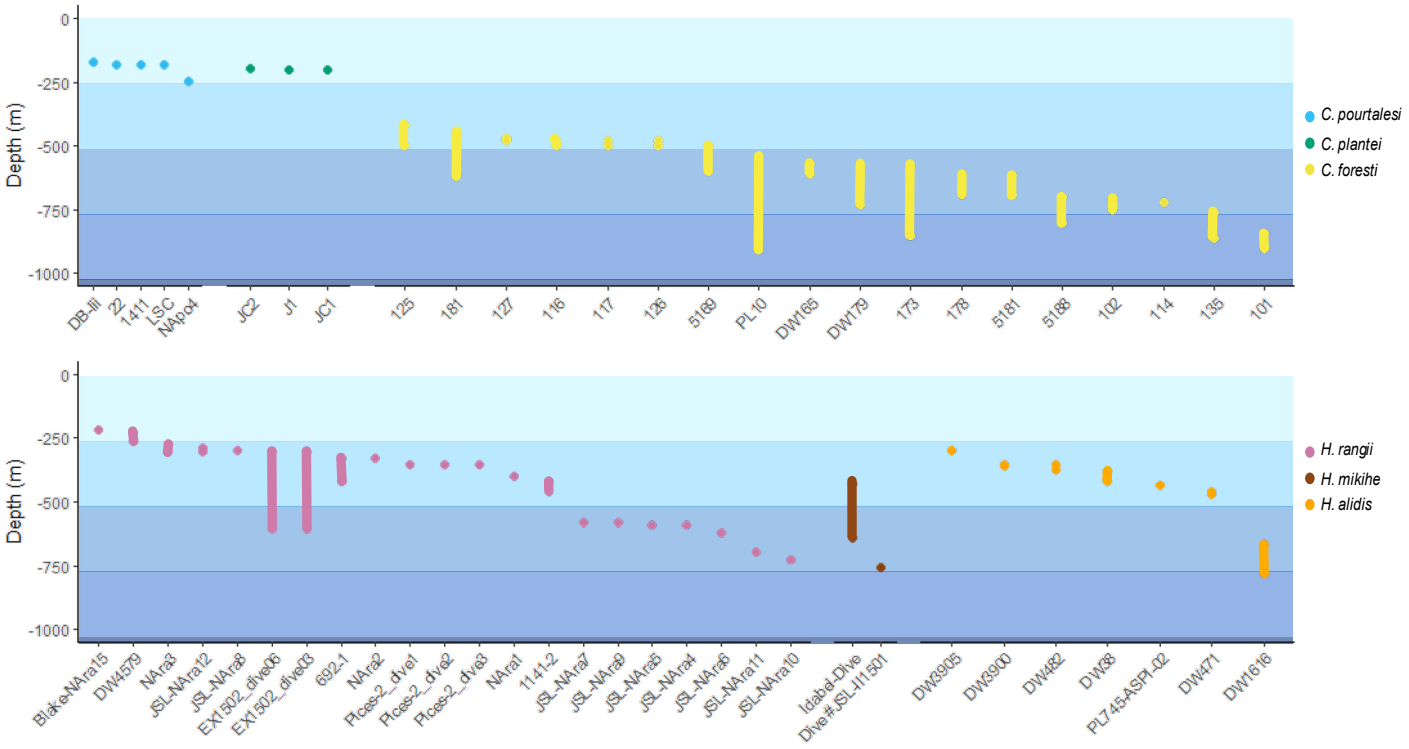


Figure 19. Profondeurs des stations dans lesquelles des Holopodidae ont été collectés. Détails dans l'Annexe 1C.

3. Aspects écologiques des Holopodidae

Cette section rapporte un état de l'art concernant l'écologie des Holopodidae. Elle aborde l'habitat, ainsi que les hypothèses et observations liées à l'alimentation.

3.1. Habitats actuels

Les Figures 19 et 20 illustrent les profondeurs auxquelles ont été récoltées les différentes espèces actuelles ainsi que leurs sites d'échantillonnage. Les détails des stations peuvent être retrouvés dans l'Annexe 1C.

Les premières observations *in situ* datent du début du 21e siècle. Au large des Açores, Wisshak *et al.* (2009a) ont observé *C. foresti* à des profondeurs de 420-500 m, en densités particulièrement élevées (Figs 21A-D). Ils se trouvent sur des tombants rocheux, étroitement associés à l'huître *Neopycnodonte zibrowii* Gofas, Salas & Taviani, 2009 sur lesquelles *C. foresti* peut être directement attaché (Fig. 21D). D'autres collectes ont permis d'élargir son intervalle bathymétrique jusqu'à 900 m (Améziane *et al.* 1999), voire potentiellement au-delà de 1000 m (Wisshak *et al.* 2009a). Les deux autres espèces actuelles de *Cyathidium* ne sont connues qu'à des profondeurs relativement faibles. *Cyathidium plantei*, collecté en submersible, a été observé entre 196 et 203 m au large des Comores, à l'intérieur de grottes formées le long de tombants basaltiques abrupts (Heinzeller *et al.* 1996). Également collecté en submersible, *C. pourtalesi* a été observé entre 171 et 249 m au large des Bahamas et de la Jamaïque (Améziane *et al.* 1999). Cette dernière espèce a également été signalée à des profondeurs plus importantes de -400 m à -600 m. En effet, Syverson *et al.* (2015), étudiant au submersible une population d'*Holopus* au large du Honduras, a observé des petits Holopodidae noirs sur les façades rocheuses qu'ils identifient comme étant *C. pourtalesi*.

Tableau 2. Caractères utilisés dans les diagnoses de différentes espèces de Holopodidae. Les diagnoses de *H. rangii* et *C. holopus* ne sont pas inclues car elles correspondent à des diagnoses de leurs genres respectifs sans distinction des autres espèces du genre. Il n'y a pas de diagnose publiée pour *C. foresti*, *C. plantei* et *H. spileccense*.

Espèce	Épaisseur de la paroi du calice	Dimensions du calice	Forme générale du calice	Ornementation du calice	Facettes articulaires	Structure interradiaire	Organisation bivium-trivium	Nombre de IIBr	Organisation bras et de la voûte	Forme générale des IBr1ax	Ornementation des IBr1ax	Ornementation des IIBr
C. gastaldii (Michelin 1851)			Court, épais, arrondi, subpentagonal	Tuberculé	Bord enroulé, divisé en six segments							
C. depressum Sieverts 1931			Plat et en forme de coupe	Tuberculation assez grossière et irrégulière	Tournées vers l'intérieure						Tuberculation assez grossière et irrégulière	
C. senessei (Valette 1934) Amendé par Sieverts-Doreck 1938		Hauteur moyenne				Avec entailles fortes et denses ; s'élargissant vers l'intérieur, formant champ en étoile				Bords supérieurs formant un angle particulièrement obtus		
C. vlieksi Jagt 1986	Rélativement épaisse		Spécimens larges : normalement coniques, avec petite base. Spécimens petits : formes basses avec base élargie	Fines stries de croissance, sinon lisse		Processus plutôt petit, pas vraiment saillants				Relativement robuste, basse et très élargie aboralement	Lisses	

Espèce	Épaisseur de la paroi du calice	Dimensions du calice	Forme générale du calice	Ornementation du calice	Facettes articulaires	Structure interradiaire	Organisation bivium-trivium	Nombre de IIBr	Organisation bras et de la voûte	Forme générale des IBr1ax	Ornementation des IBr1ax	Ornementation des IIBr
C. phosphaticola Gale & Jagt 2024			Bas et dilaté							Basses	Densément rugueuses	
C. pourtalesi Améziane *et al.* 1999		Dimensions max	Bas, et plus ou moins large	Parfois tuberculé			Importanc e égale des bras	15-18 IIBr		Non fusionnées		
H. alidis Bourseau *et al.* 1991		Dimensions max					Peu marquée	30-35 IIBr, 3-4 IIBr dans série proximale	Deux séries, fermeture en voûte hémisphérique			
H. mikihe Donovan & Pawson 2008				Sans sculpture sauf légères côtes radiales								Forts tubercules médio-aboraux

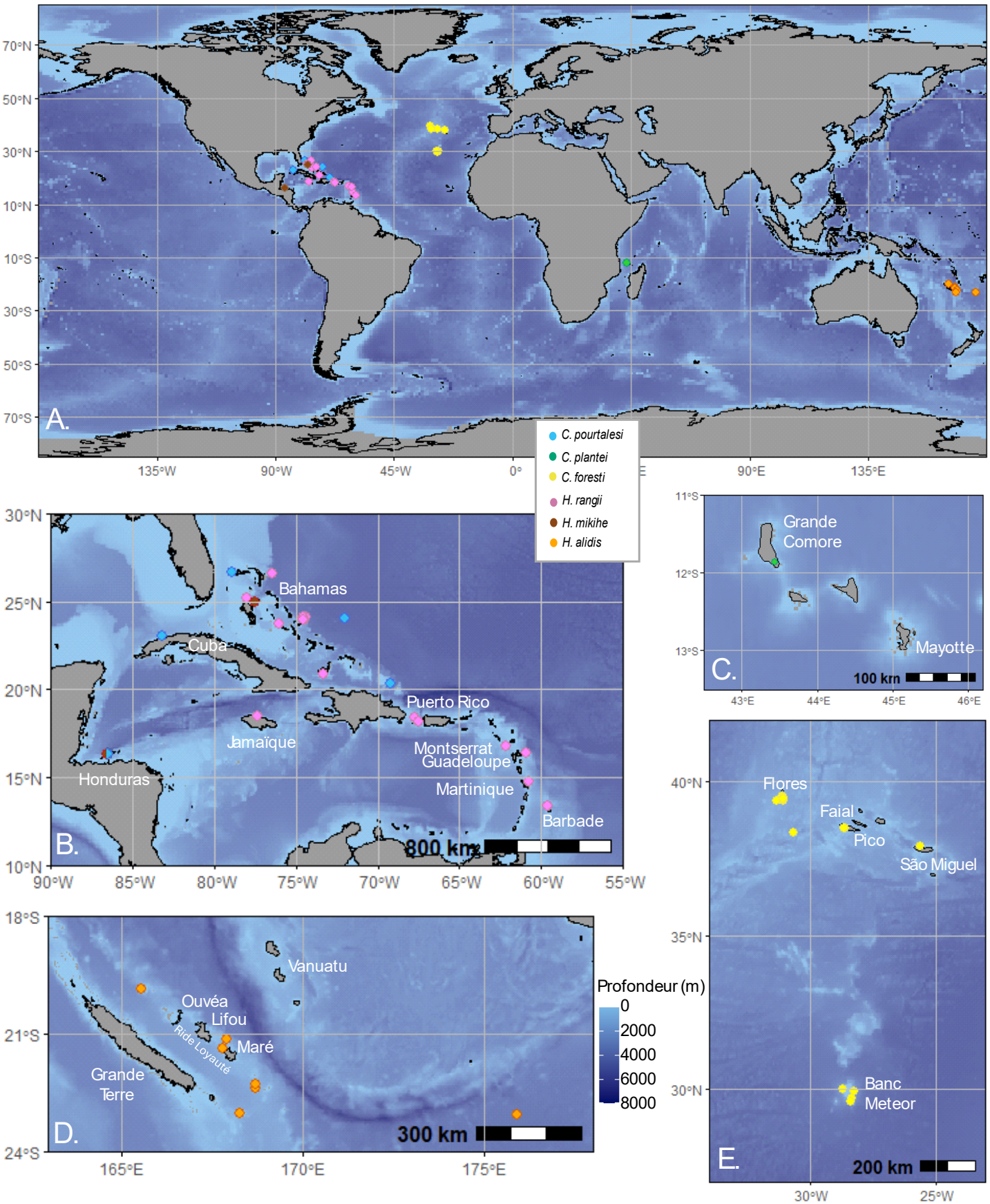


Figure 20. Stations dans lesquelles des Holopodidae ont été collectés. A. Carte mondiale. B. Caraïbes. C. Îles Comores. D. Nouvelle-Calédonie-Kanaky. E. Azores. Jaune : *Cyathidium foresti*. Vert : *Cyathidium plantei*. Bleu : *Cyathidium pourtalesi*. Rose : *Holopus rangii*. Brun : *Holopus mikihe*. Orange : *Holopus alidis*. Notons que les coordonnées indiquées par Heinzeller *et al.* (1996) et Améziane *et al.* (1999) pour le site où a été collecté *C. plantei* se trouvent sur l'île de Grande Comore. Détails dans l'Annexe 1C.

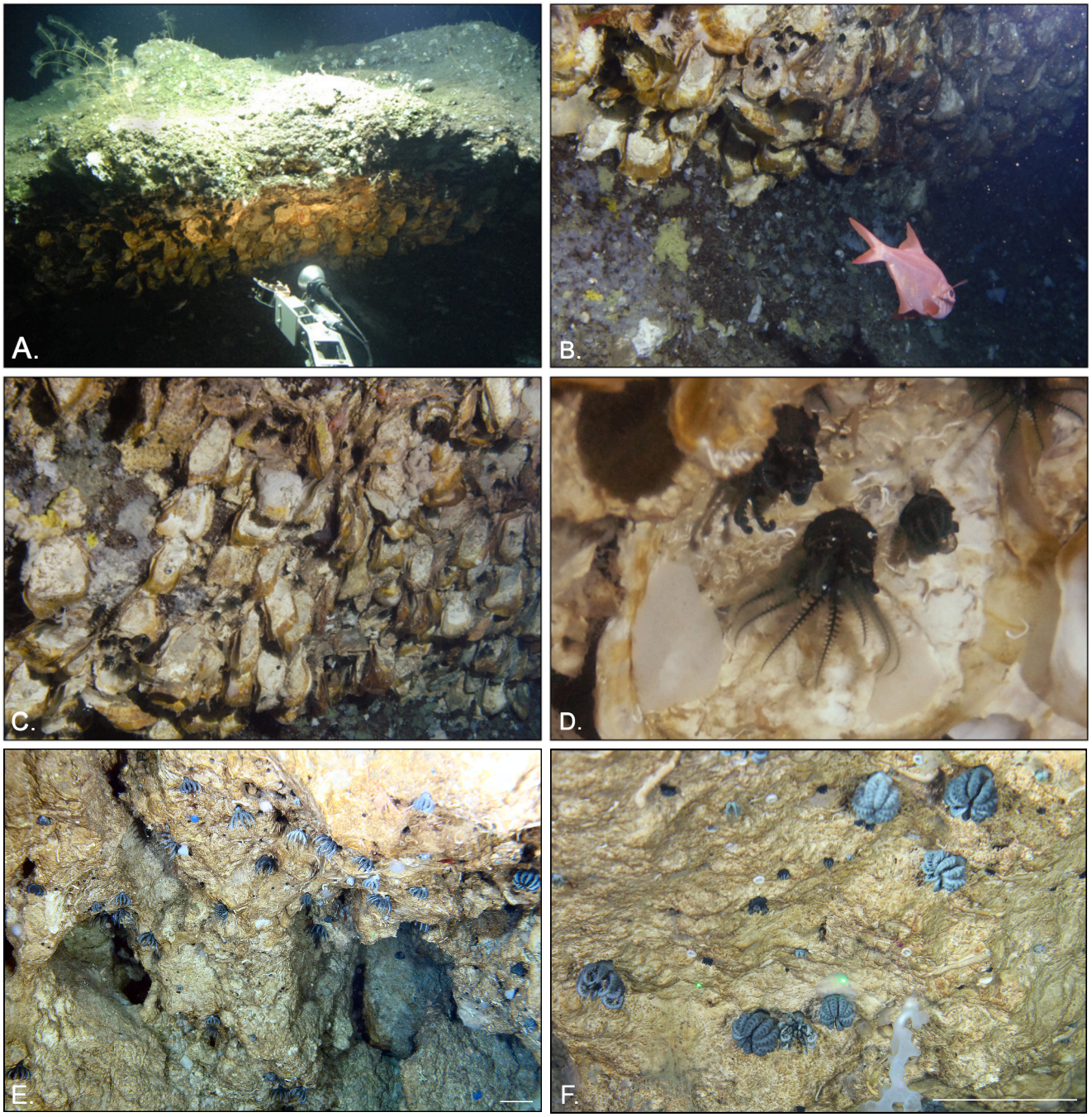


Figure 21. Observations *in situ* de Holopodidae. A-D : *Cyathidium foresti*, Canal Faial, 500 m de profondeur, entourés de l'huitre *Neopycnodonte zibrowii* (d'après Wisshak *et al.* 2009a). E, F : *Holopus rangii* et *Cyathidium* sp., Roatán, profondeur inconnue (avec l'aimable autorisation de C. Messing).

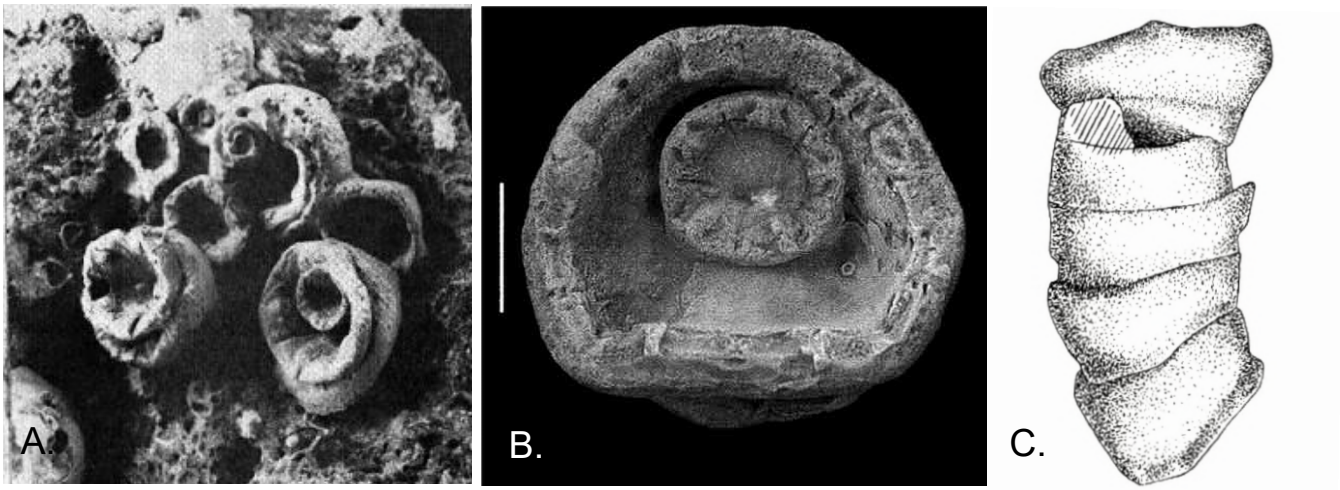


Figure 22. « Bourgeonnement » de *Cyathidium*. A. *Cyathidium foresti*, actuel, Azores (d'après Cherbonnier & Guille 1972). B. *Cyathidium holopus*, Danien, Faxe (d'après Donovan & Jakobsen 2004). C. *Cyathidium holopus*, Danien, Faxe (d'après Rasmussen 1961). Échelle : B = 5 mm.

Cherbonnier et Guille (1972 : pl. 1 figs B, H) ont figuré des juvéniles de *C. foresti* nichées dans la cavité calycinale d'individus morts (Fig. 22A). Ainsi, on observe jusqu'à trois générations qui se superposent. Fechter (1973) et Heinzeller *et al.* (1997) ont fait les mêmes observations.

Depuis les premières observations *in situ* de *H. rangii* au large de la Jamaïque (Macurda & Meyer 1974), le genre *Holopus* a été rencontré à de nombreuses reprises lors de plongées dans la mer des Caraïbes au large des Bahamas et du Honduras à des profondeurs allant de -100 m à -758 m (Donovan & Pawson 2008 ; Syverson *et al.* 2015 ; missions Okeanos Explorer EX1502 et EX1811). Comme pour *Cyathidium*, les spécimens sont invariablement attachés à des roches dures, généralement sous des surplombs rocheux ou sur des parois abruptes (*e.g.* Figs 21E, F). *Holopus rangii* est présent à des profondeurs allant de -100 m à -654 m (Meyer *et al.* 1978 ; Donovan & Pawson 2008) avec des populations denses à des profondeurs allant de -274 à -305 m au large de la Jamaïque (Macurda & Meyer 1974). L'holotype de *H. mikihe* a été collecté à une profondeur de 758 m au Bahamas, profondeur décrite comme diagnostique de l'espèce (Donovan & Pawson 2008). Néanmoins, Syverson *et al.* (2015) attribuent à cette espèce une grande population d'*Holopus* observée entre 430 m et 640 m de profondeur au large du Honduras. Dans le Pacifique sud-ouest, *H. alidis* a été collecté pour la première fois au large de la Nouvelle-Calédonie-Kanaky à des profondeurs de 375-470 m (Bourseau *et al.* 1991).

3.2. Habitats fossiles

Sur quelque rares spécimens de *C. depressum*, Sieverts (1931) observe des empreintes de corail et parfois d'huître sur la surface d'attache des coupes aborales et en déduit que cette espèce s'attachait à des coraux isolés près des côtes.

Sur base de leur macrofaune, les calcaires dont provient *C. vlieksi* auraient été déposés dans des environnements marins peu profonds (Jagt 1986). L'environnement de *C. senessei* était aussi considéré comme peu profond, mais Sénesse (1939) observe de la glauconie sur les calices, ce qui serait indicatif d'une profondeur d'au moins 200 m. Néanmoins, la glauconie peut se former dans des environnements très divers ce qui demande de la prudence lors de son utilisation pour l'interprétation des paléoenvironnements (*e.g.* Chafetz & Reid 2000 ; Velde 2014 ; Giresse 2022 ; Tribovillard *et al.* 2024). L'absence de restes d'algues benthiques suggère que les calcaires phosphatiques desquels provient *C. phosphaticola* auraient été formés à des profondeurs en-dessous de la zone euphotique (> 70-100 m ; Jarvis 1992). *Cyathidium holopus* est probablement l'espèce fossile dont le paléoenvironnement est le mieux appréhendé. Nielsen (1913) décrit l'environnement du récif corallien trouvé à Faxe qui est maintenant considéré comme un bioherme corallien d'eau froide et profond (100 à 300 m de profondeur, Bernecker & Weidlich 1990). Il précise que ces organismes vivaient sur les plafonds de cavités au sein du récif coralien. Richter (1930) explique ce comportement par le fait que cela protégerait de la sédimentation et des débris tombants. Plusieurs auteurs décrivent la co-occurrence de *C. holopus* avec des espèces de cirripèdes, verrucomorphes et brachylepadomorphes, et des huîtres pycnodontes dans le même gisement (Donovan & Jakobsen 2004, 2009 ; Wisshak *et al.* 2009a, b). Ce type d'association avec des huîtres a été observé de nos jours (cf. 3.1).

On peut souvent observer des petits spécimens à l'intérieur de coupes aborales adultes (*e.g.* Nielsen 1913 ; Rasmussen 1961 ; Fig. 22B). Parfois plusieurs coupes aborales se superposent, comme c'est par exemple le cas sur un échantillon de *C. holopus* qui présente au moins cinq coupes aborales emboîtées (Rasmussen 1961 : fig. 5, pl. 35 ; Fig. 22C). Ce phénomène est observé au Paléocène chez *C. holopus* (*e.g.* Nielsen 1913) et même déjà au Crétacé chez *C. vlieksi* (Jagt *et al.* 2018) et *C.* aff. *depressum* (Žítt 1996).

3.3. Alimentation

Par leurs observations *in situ*, Macurda et Meyer (1974) montrent que les bras de *H. rangii* ne forment pas d'éventail de filtration classique mais plutôt qu'ils forment une sorte d'entonnoir (Fig. 14D). De plus, ils notent que les bras se replient rapidement quand l'organisme est approché par le submersible. Donovan et Pawson (2008), Syverson *et al.* (2015) et Messing (2021) observent et décrivent des réactions similaires.

Grimmer et Holland (1990) et ensuite Heinzeller et Fechter (1995) ont proposé que, en plus de permettre la capture des particules en suspension dans l'eau, les bras permettraient de capturer activement des proies en se fermant rapidement (*raptorial feeding behaviour*). Cette capacité serait soutenue par les forts muscles brachiaux. Leur analyse de contenus stomachaux montre la présence de crustacés zooplanctoniques chez *H. rangii* et une carapace de crustacé chez *C. foresti* (sans plus d'information quant à la taille ou l'espèce). Ils estiment que cela serait indicatif de ce mode d'alimentation. Les observations *in situ* décrites par Donovan et Pawson (2008) et Syverson *et al.* (2015) ne permettent pas de valider cette hypothèse. Cependant, Donovan et Pawson (2008) suggèrent que la faible vitesse du courant dans leur habitat ne permettrait pas une filtration efficace. Ceci serait, selon ces auteurs, un argument supplémentaire pour une capture active des proies.

Grâce à leurs observations, Syverson *et al.* (2015) déduisent que la fermeture des bras serait plutôt une réaction de protection. Elle serait induite par le mouvement de l'eau provoqué par le submersible plutôt que par la lumière. La fermeture des bras serait trop lente pour capturer activement des proies mobiles.

4. Matériel étudié

Les métadonnées de chaque spécimen sont présentées dans l'Annexe 1.

4.1. Matériel actuel

Le Tableau 3 liste tous les spécimens actuels utilisés dans cette Partie en précisant les techniques pour lesquels ils ont été utilisés.

Tableau 3. Spécimens actuels utilisés dans ce Chapitre indiquant les différentes techniques utilisées pour chacun. Cat. N° : numéro de catalogue, CT-scan : tomographe à rayons X, Hol. : holotype, Inst. : Institution d'appartenance du spécimen, MEB : microscope électronique à balayage, Morpho : mesures pour analyse morphométrique, Par : paratype.

Inst.	Cat. N°	Type	Genre	Espèce	Morpho	CT-scan	MEB
MNHN	IE-2013-10008	Hol.	*Holopus*	*alidis*	OUI	NON	NON
MNHN	IE-2013-10009	Par.	*Holopus*	*alidis*	OUI	NON	NON
MNHN	IE-2013-10010	Par.	*Holopus*	*alidis*	OUI	NON	NON
MNHN	IE-2013-10011	Par.	*Holopus*	*alidis*	OUI	NON	NON
MNHN	IE-2013-10012	Par.	*Holopus*	*alidis*	OUI	NON	OUI
MNHN	IE-2013-11935		*Holopus*	*alidis*	OUI	OUI	NON
MNHN	IE-2013-11944		*Cyathidium*	*plantei*	OUI	OUI	NON
MNHN	IE-2013-11946		*Holopus*	*rangii*	NON	NON	OUI
MNHN	IE-2014-2185		*Holopus*	*alidis*	OUI	OUI	OUI
MNHN	IE-2016-1619		*Holopus*	*alidis*	OUI	OUI	NON
MNHN	IE-2016-1654		*Holopus*	*alidis*	OUI	NON	NON
MNHN	IE-2019-2822		*Cyathidium*	*foresti*	OUI	OUI	NON
MNHN	IE-2019-3072a		*Holopus*	*alidis*	OUI	NON	NON
MNHN	IE-2019-3072b		*Holopus*	*alidis*	OUI	NON	NON
MNHN	IE-2019-3072c		*Holopus*	*alidis*	OUI	NON	NON
MNHN	IE-2019-3072d		*Holopus*	*alidis*	OUI	NON	NON
MNHN	IE-2019-3072e		*Holopus*	*alidis*	OUI	NON	NON
MNHN	IE-2020-506		*Holopus*	*rangii*	OUI	NON	NON
MNHN	IE-2020-507		*Holopus*	*rangii*	OUI	NON	NON
MNHN	NA		*Holopus*	*rangii*	OUI	NON	NON

Depuis les campagnes de 1989 qui ont permis de récolter pour la première fois cette espèce, des spécimens de *H. alidis* ont été collectés lors de trois autres campagnes (Fig. 23). La première, Bordau 2 (Richer de Forges 2000), a permis de récolter un spécimen entre 664 et 781 m de profondeur au sud des îles Fiji. Il a été trouvé sur une pierre, entouré d'une éponge. Cette capture permet d'étendre la gamme de profondeur de cette espèce. De plus, il s'agit de la seule capture au-delà de 170° Est. Trois nouveaux spécimens ont été récoltés en 2011, lors de la campagne Exbodi (Samadi & Corbari 2011). Les deux premiers sont collectés à environ 355 m de profondeur sur le même guyot que l'un des paratypes (mission Volsmar). Le troisième est collecté au nord de l'île d'Ouvéa le long des récifs de l'Astrolabe, à 300 m de profondeur. Il est ainsi le spécimen le plus septentrional jamais collecté. Finalement, la mission Kanadeep 2 (Samadi & Olu 2019) a permis d'obtenir les premières images *in-situ* de cette espèce. Une seule plongée sur le mont Munida, sur la ride de la Félicité, au sud de la Nouvelle-Calédonie-Kanaky, a fourni les cinq spécimens de *H. alidis* collectés lors de cette campagne.

Les spécimens d'*H. rangii* ont été collectés par C. Messing en 2014 le long de l'île de Roatán, Honduras. Il s'agit de la même population décrite par Syverson *et al.* (2015). Ce lot contient au

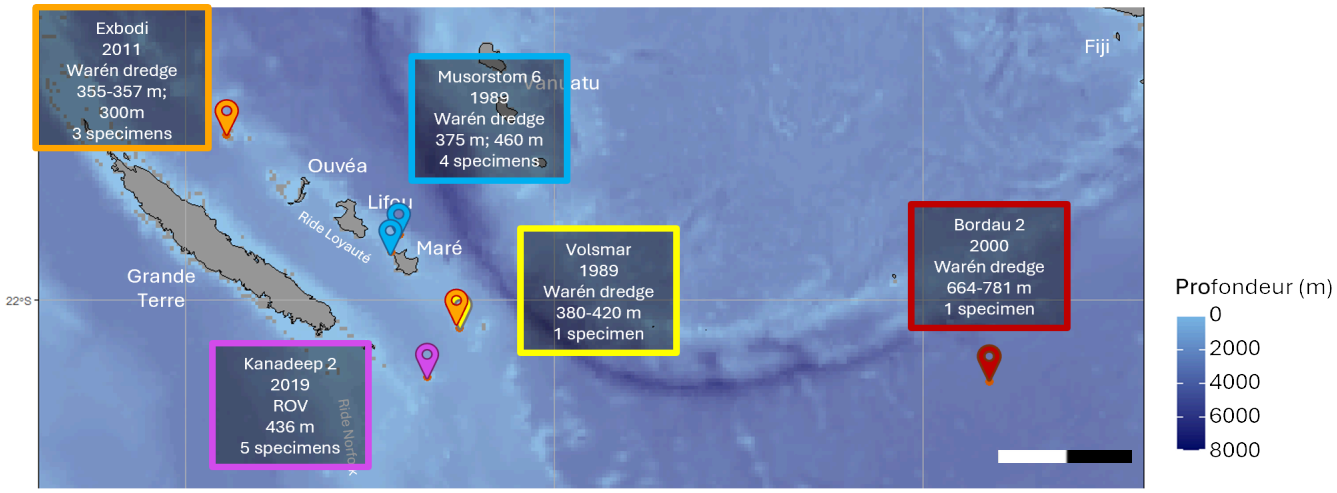


Figure 23. Différentes campagnes ayant collecté des spécimens attribués à *Holopus alidis*, indiquant l'année, le matériel de collecte, la profondeur et le nombre de spécimens par campagne. Échelle : 200 km.

total cinq grands spécimens et un petit spécimen. Faute de temps, je n'ai pas pu faire la biométrie sur plus de spécimens que les deux spécimens mesurés par M. Mathieu. De même, les mesures 3D ont été effectués uniquement sur le petit spécimen IE-2020-507.

4.2. Matériel fossile

Le Tableau 4 liste les spécimens fossiles utilisés dans cette Partie en précisant les techniques pour lesquels ils ont été utilisés.

Le contexte géologique et les détails de la préparation des spécimens italiens (MGP-PD) ont été décrits par L. Giusberti et R. Gato de l'Université de Padoue (Annexe 3B). Pour la préparation de ces échantillons, j'ai uniquement participé au tri des ossicules après le tamisage (fraction > 500 µm) du matériel provenant des sites de collecte. Cela a été fait lors de notre séjour à Padoue avec M. Roux et M. Eléaume en septembre 2022. Le tri a été fait à l'aide de loupes binoculaires.

4.3. Techniques

Toutes les techniques sont détaillées dans Généralités - Chapitre III : Matériel & Méthodes.

Tableau 4. Spécimens fossiles utilisés dans cette Partie indiquant les différentes techniques utilisées pour chacun. Cat. N° : numéro de catalogue, CT-scan : tomographe à rayons X, Hol. : holotype, Inst. : Institution d'appartenance du spécimen, MEB : microscope électronique à balayage, Morpho : mesures pour analyse morphométrique, Photo : macrophotographie au microscope binoculaire.

Inst.	Cat. N°	Type	Genre	Espèce	Morpho	CT-scan	MEB	Photo
MGP-PD	31438		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	31439		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	31440		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	31441		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	31442		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	31469		*Cyathidium*	sp.	OUI	NON	NON	OUI
MGP-PD	31470		*Cyathidium*	sp.	OUI	NON	NON	OUI
MGP-PD	31471		*Cyathidium*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	33229		*Cyathidium*	sp.	OUI	NON	OUI	NON
MGP-PD	33230		*Cyathidium*	sp.	OUI	NON	OUI	NON
MGP-PD	33231		*Cyathidium*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	33232		*Holopus*	sp.	OUI	NON	OUI	NON
MGP-PD	33233		*Holopus*	sp.	OUI	NON	OUI	NON
MGP-PD	33234		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	33235		*Holopus*	sp.	OUI	NON	OUI	NON
MGP-PD	33236		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	33237		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	33238		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	33239		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	33240		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	33241		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	33242		*Holopus*	*spileccense*	OUI	NON	OUI	NON
MGP-PD	33243		*Holopus*	*spileccense*	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	33244		*Holopus*	*spileccense*	OUI	NON	OUI	NON
MGP-PD	33245		*Holopus*	*spileccense*	OUI	NON	OUI	NON
MGP-PD	33246		*Holopus*	*spileccense*	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	33247		*Holopus*	*spileccense*	OUI	NON	OUI	NON
MGP-PD	33248		*Holopus*	*spileccense*	OUI	NON	NON	NON
MGP-PD	33385		*Holopus*	sp.	OUI	NON	NON	NON
MNHN	F-R68284	Hol.	*Cyathidium*	*gastaldii*	OUI	NON	NON	OUI
MNHN			*Cyathidium*	*senessei*	OUI	OUI	NON	NON
OESM	11976		*Cyathidium*	*holopus*	OUI	OUI	NON	NON

Chapitre III : Les Holopodidae actuels

Ce chapitre regroupe toutes les études effectuées sur des Holopodidae actuels. Il permettra de répondre aux trois premiers objectifs de cette partie à savoir :

1. comprendre l'architecture de la voûte ;
2. caractériser les tendances ontogénétiques chez *Holopus* ;
3. identifier des synapomorphies au sein des espèces actuelles.

1. Étude d'*Holopus alidis*

1.1. Résultats

1.1.1. Biométrie externe du squelette d'*Holopus alidis*

Le Tableau 5 liste les mesures biométriques principales pour tous les spécimens de *H. alidis* connus. L'entièreté des mesures se trouve dans les Annexes 6C-E.

Neuf nouveaux spécimens ont été attribués à *H. alidis* depuis 1989 et s'ajoutent à ceux déjà étudiés par Bourseau *et al.* (1991), amenant à 14 le nombre total de spécimens conservés dans

Tableau 5. Mesures générales de diamètre/largeur et hauteur pour tous les spécimens connus attribués à *Holopus alidis*. D : diamètre adoral maximal du calice. H : hauteur maximale du calice, Dv : diamètre maximal de la voûte de bras, Hv : hauteur maximale de la voûte de bras. WpIBrax : largeur proximale moyenne des cinq IBrax. HIBrax: hauteur centrale moyenne des cinq IBrax. LSP : longueur moyenne des dix séries proximales de IIBr. * : mesures de Bourseau *et al.* 1991. () : organisme cassé, ne permettant pas d'effectuer cette mesure avec précision. 4 : indique que ce spécimen est tétramérique. Mesures en mm.

N° MNHN	Campagne	Station	Type	Coupe aborales		Voûte		IBrax		IIBr
				D	H	Dv	Hv	Wp_{IBrax}	H_{IBrax}	LSP
IE-2013-10008	Musorstom 6	DW471	Hol.	9,2*	11,5*	14,6*	10,1*	6,1	4,2	9,7
IE-2013-10009	Musorstom 6	DW482	Par.	9,1*	7,9*	14,1*	9,6*	6	4,1	8,2
IE-2013-10010	Volsmar	DW38	Par.	9,3*	5,4*	14,7*	11,8*	5,9	3,7	10,8
IE-2013-10011	Musorstom 6	DW471	Par.	9,4*	7,7*	14,4*	11,2*	5,8	4,5	10,1
IE-2013-10012	Musorstom 6	DW471	Par.	8,8*	7,5*	()*	8,6*	(5,5)	(4)	(9,6)
IE-2013-11935	Exbodi	DW3905		4,7	1,4	5,3	2,5	2,2	1,8	1,6
IE-2014-2185	Bordau2	DW1616		5,5	5,5	6,9	4,3	3,4	3	3,4
IE-2016-1619	Exbodi	DW3900		8,7	9,2	14,4	8,5	6	4	8,4
IE-2016-1654	Exbodi	DW3900		9	(4,8)	15,7	9,4	5,9	3,9	9,9
IE-2019-3072a	Kanadeep 2	PL745-ASPI-02		10,3	10	14,1	8,9	5,9	3,9	9
IE-2019-3072b	Kanadeep 2	PL745-ASPI-02		9	(6,6)	14,8	9,1	6,2	4,2	9,1
IE-2019-3072c	Kanadeep 2	PL745-ASPI-02		8,8	13	13,5	8,6	5,5	3,7	8,7
IE-2019-3072d	Kanadeep 2	PL745-ASPI-02		8	9,5	11,8	6,4	4,6	3,4	6,7
IE-2019-3072e	Kanadeep 2	PL745-ASPI-02	4	8,7	11,7	13,5	9,5	5,8	4,8	8,2

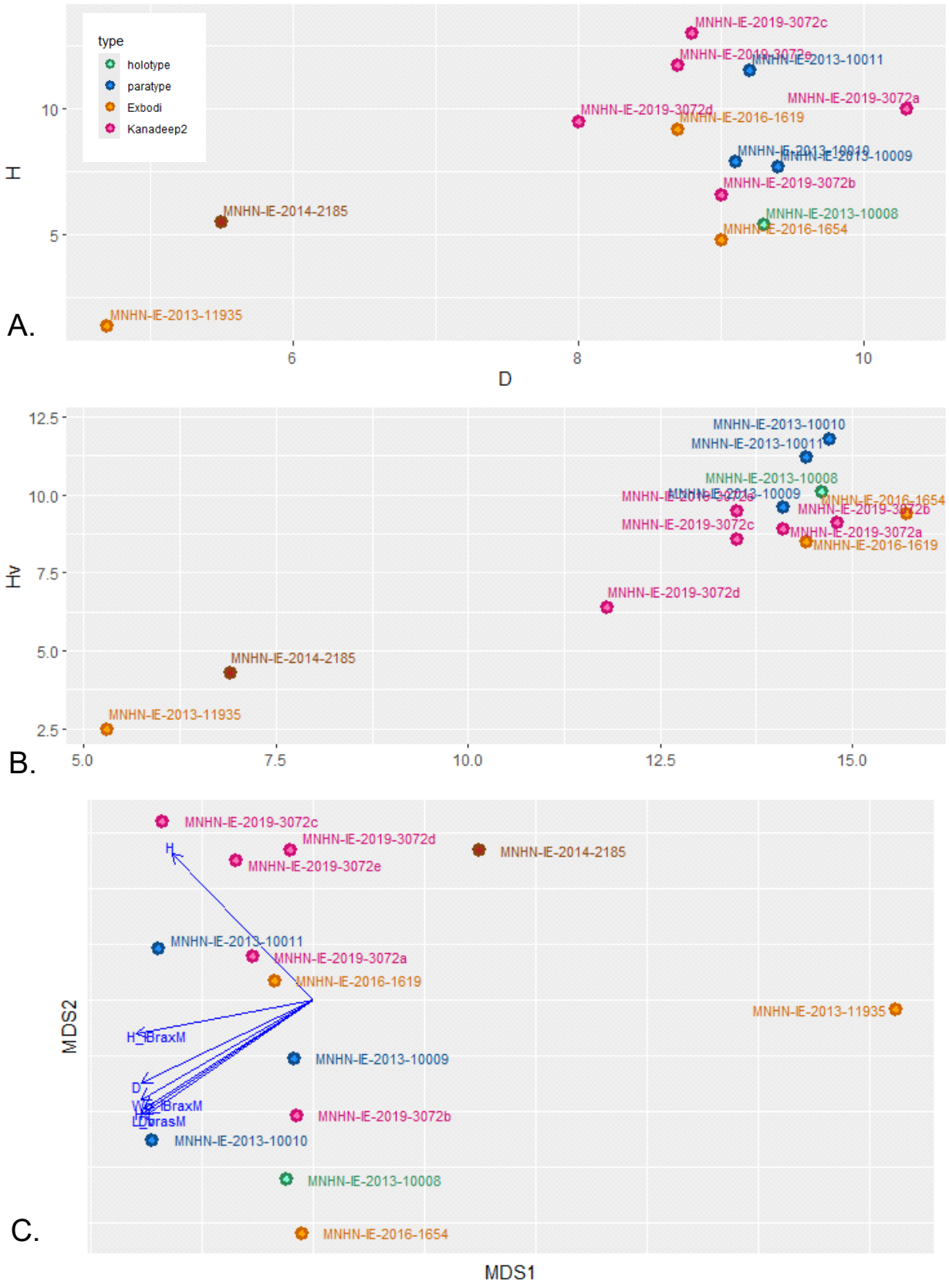


Figure 24. Biométrie des spécimens d'*Holopus alidis*. A. Hauteur maximale de la coupe aborale (H) par le diamètre adoral maximale de la coupe aborale (D). B. Hauteur maximale de la voûte (Hv) par le diamètre maximal de la voûte (Dv). C. nMDS avec toutes les mesures classiques.

les collections du MNHN. La Figure 24 montre la hauteur du calice en fonction de son diamètre ainsi que la hauteur de la voûte en fonction de son diamètre. Elle permet de montrer que deux spécimens, IE-2013-11935 et IE-2014-2185, présentent des valeurs petites pour ces variables. Le petit spécimen IE-2013-11935 en particulier est isolé sur le premier axe de la nMDS, en raison de valeurs faibles pour toutes les variables utilisées. J'étudierai ces deux spécimens de petite taille à part.

Notons, que certains nouveaux spécimens ont leur coupe aborale qui est clairement cassée (IE-2016-1654, IE-2019-3072b). On peut supposer qu'elle a été coupée lors de l'échantillonnage au chalut ou au ROV, respectivement (cf. vidéo 41343, Annexe 5). Un spécimen possède seulement quatre rayons (IE-2019-3072e, Fig. 25H).

Tous les spécimens présentent les caractères diagnostiques de *H. alidis* à savoir « une coque hémisphérique hermétique » (Fig. 25) et « [une série proximale avec] 3 à 5 pièces robustes, le plus souvent 3 ou 4 » (Fig. 26A).

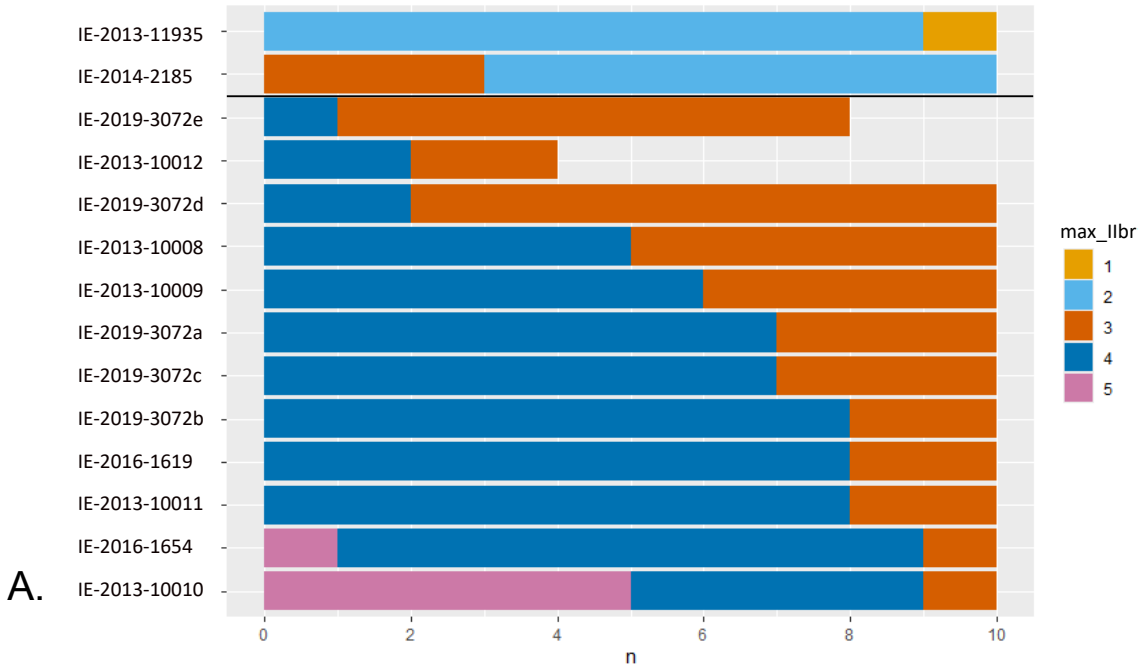
Sur les 112 bras étudiés, 59 % possèdent une série proximale composée de quatre IIBr, 36 % de trois IIBr et 5 % de cinq IIBr (Fig. 26A). Tous les spécimens étudiés possèdent au moins un bras avec trois IIBr et au moins un bras avec quatre IIBr. Le nombre respectif de bras avec trois ou quatre IIBr est variable (Fig. 26A). Seulement deux spécimens possèdent des bras avec cinq IIBr (un bras chez IE-2016-1654, cinq bras chez IE-2013-10010) ; ces spécimens étant également les seuls à posséder un seul bras avec trois IIBr. Le spécimen à quatre rayons est le seul spécimen à posséder un seul bras avec quatre IIBr. Au sein des grands spécimens, le nombre maximal de brachiales n'est pas en lien avec le diamètre aboral (Fig. 26B). De même, la proportion du nombre de bras avec trois brachiales n'est pas corrélée au diamètre aboral (Fig. 26C)

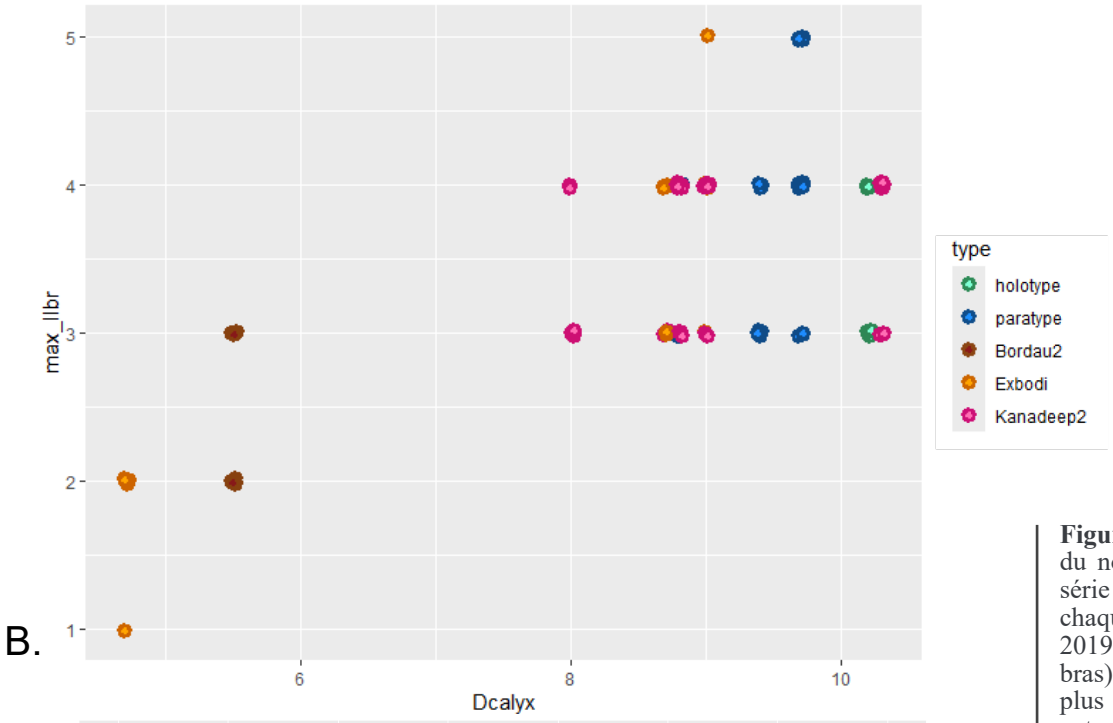
On observe une corrélation positive et significative entre la variable longueur de la série proximale et la variable nombre de brachiales de la série proximale. Néanmoins, beaucoup de variabilité existe (Fig. 27). La longueur moyenne de la série proximale des IIBr est de 9,1 mm (min = 4,5 mm, max = 14,8 mm, sd = 2,05).

La Figure 25 illustre la surface distale de tous les spécimens adultes pour lesquels la voûte est conservée. Tous les spécimens présentent des brachiales tuberculées (Fig. 25). Cette tuberculation est assez variable. Certains spécimens ont des brachiales sans tubercule apparent (IE-2016-1619, Fig. 25D) ou avec des tubercules peu nombreux (IE-2019-3072b, Fig. 25F), et d'autres présentent une tuberculation très importante (IE-2013-10010, Fig. 25B). Sur les brachiales plus proximales, ces tubercules forment souvent un alignement médian, mais pas toujours (*e.g.* IE-2019-3072b, Fig. 25F). Les brachiales clés de voûte présentent généralement plus de tubercules sur leur surface proximale que sur leur surface distale (*e.g.* IE-2013-10008, Fig. 25A). La taille des tubercules semble aussi diminuer le long de l'axe proximal-distal de la surface externe de ce type d'ossicule (*e.g.* IE-2013-10008, Fig. 25A). Sur plusieurs ossicules et notamment sur leurs bords distaux, on distingue des bordures ou pointes avec leur surface externe abaissée (*e.g.* IE-2019-3072a Fig. 25E, IE-2019-3072d Fig. 25H). La forme de la surface externe des brachiales clés de voûte varie de petits triangles isocèles à tout type de forme sub-triangulaire ou sub-rectangulaire, souvent avec une courbure distale. Les brachiales sont étroitement apposées les unes contre les autres, les zones de jointure formant une surface plane (à l'exception de la tuberculation) ou légèrement en courbe, ne laissant pratiquement aucun espace pour accéder à l'intérieur de la voûte ainsi fermée.



Figure 25. Surface distale des spécimens avec une voûte entière. A. IE-2013-10008, holotype, Musorstom 6. B. IE-2013-10010, paratype, Volsmar. C. IE-2013-10011, paratype, Musorstom 6. D. IE-2016-1619, Exbodi. E. IE-2019-3072a, Kanadeep 2. F. IE-2019-3072b, Kanadeep 2. G. IE-2019-3072c, Kanadeep 2. H. IE-2019-3072d, Kanadeep 2. Flèches montrant examples de surfaces abaissées. Mesures dans le Tableau 5.





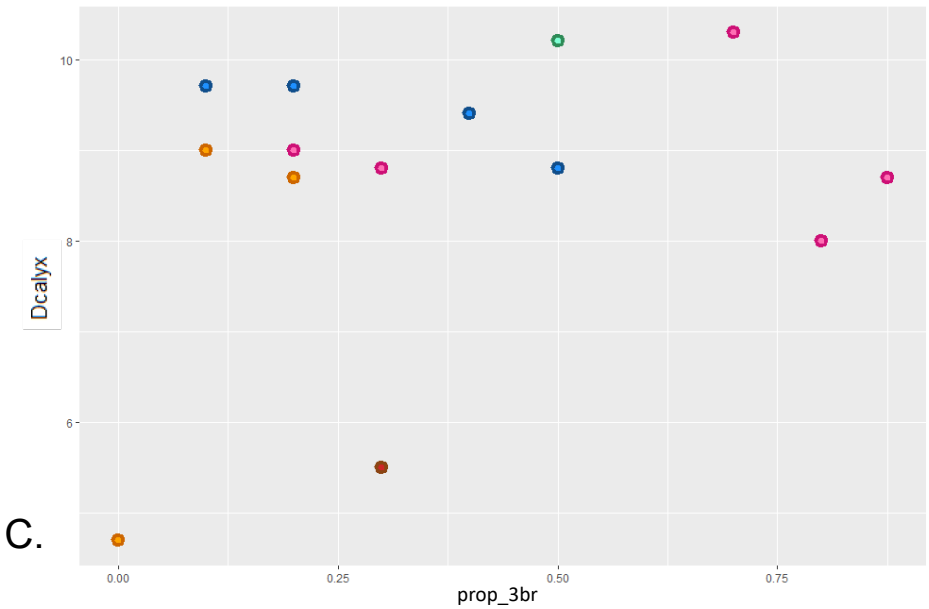


Figure 26. A. Représentation du nombre de brachiales dans la série proximale (max_IIbr) de chaque bras par spécimen. IE-2019-3072e est tétraradié (huit bras). IE-2013-10012 ne possède plus que deux bras entiers, les autres ont été cassés lors du prélèvement ou ont été dissociés pour le MEB. Le trait noir sépare les deux petits spécimens IE-2013-11935 et IE-2014-2185 des grands. B. Nombre de brachiales dans la série proximale (max_IIbr) pour chaque bras en fonction du diamètre adoral maximal du calice (Dcalyx). Utilisation de « jitter » pour rendre apparent la présence de plusieurs points pour une même mesure. C. diamètre adoral maximal du calice (Dcalyx) en fonction de la proportion du nombre de bras avec trois brachiales (prop_3br), même légende couleur que B.

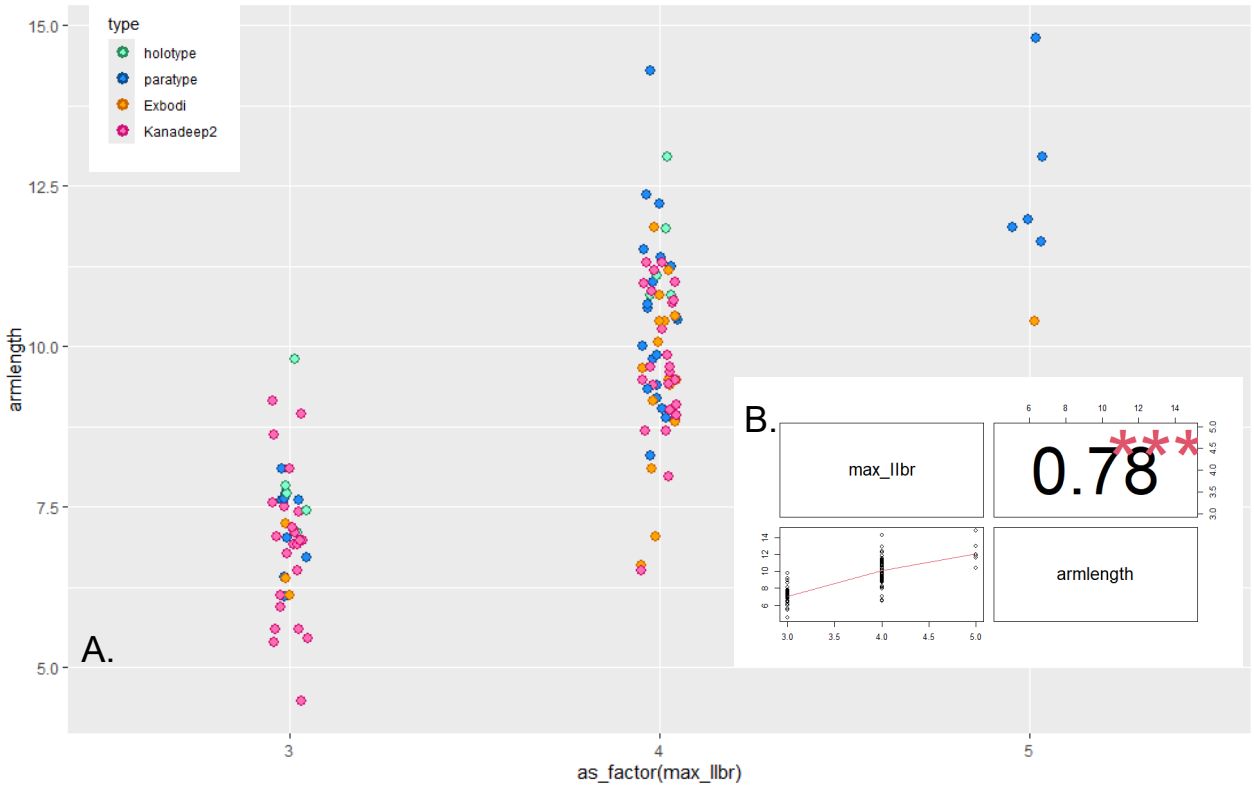


Figure 27. A. Nombre maximal de IIBr dans la série proximale (max_IIbr) par la longueur de la série proximale (armlength). B. Test de corrélation entre ces deux variables. Pour les corrélations : moitié droite : valeurs de corrélation de Spearman (rho, ρ) ; moitié gauche : graphiques croisés deux à deux (biplot) ; *** : p-valeur < 0,001.

Tableau 6. Statistiques descriptives des mesures principales de la coupe aborale et des bras des grands spécimens d'*Holopus alidis* et les valeurs de ces mesures et ratios pour les deux petits spécimens IE-2013-11935 et IE-2014- 2185). cv : coefficient de variation (= sd/moy), D : diamètre adorale maximal du calice. H : hauteur maximale du calice. h : hauteur minimale du calice. Dv : diamètre maximal de la voûte de bras. Hv :Hauteur maximale de la voûte de bras. WpIBrax : largeur proximale moyenne des cinq IBrax d'un même spécimen. HIBrax: hauteur centrale moyenne des cinq IBrax d'un même spécimen. LSP : longueur moyenne de la série proximale de IIBr. max : valeur maximale, min : valeur minimale, moy : moyenne, q25 : premier quartile, q75 : troisième quartile, sd : écart-type. Mesures en mm (sauf cv et ratios).

Variable	min	q25	médiane	q75	max	moy	sd	cv	IE-2013-11935	IE-2014-2185
D	8,00	8,78	9,00	9,23	10,30	9,03	0,54	0,06	4,7	5,5
H	4,80	7,28	8,55	10,38	13,00	8,73	2,55	0,29	1,4	5,5
h	3,50	4,98	6,40	7,20	8,50	6,16	1,65	0,27	1,0	1,8
Dv	11,80	13,80	14,40	14,65	15,70	14,15	0,99	0,07	5,3	6,9
Hv	6,40	8,60	9,25	9,73	11,80	9,31	1,38	0,15	2,5	4,3
Wp_{IBrax}	4,60	5,73	5,90	6,00	6,20	5,77	0,42	0,07	2,2	3,4
H_{IBrax}	3,40	3,85	4,00	4,20	4,80	4,03	0,37	0,09	1,8	3,0
LSP	6,67	8,36	9,08	9,78	10,80	9,04	1,10	0,12	1,6	3,4
H/D	0,53	0,80	0,92	1,20	1,48	0,97	0,30	0,31	0,3	1,0
Hv/Dv	0,54	0,61	0,64	0,70	0,80	0,66	0,08	0,12	0,47	0,62
H/h	1,14	1,28	1,44	1,79	2,24	1,53	0,31	0,21	1,4	3,06
D/Wp_{IBrax}	1,45	1,52	1,55	1,60	1,75	1,57	0,10	0,06	2,14	1,62
H_{IBrax}/Wp_{IBrax}	0,63	0,67	0,68	0,73	0,83	0,70	0,06	0,09	0,82	0,88

Le nouveau champ de variation des mesures classiques principales est défini dans le Tableau 6. Deux spécimens sortent de la normale : IE-2019-3072a, dont la coupe aborale est plus haute que la moyenne et dont le diamètre adoral est le plus large de tous les spécimens, et IE-2019-3072d qui a une voûte et des primibrachiales particulièrement petites pour la taille de sa coupe aborale. Ce dernier présente aussi le plus petit diamètre adoral de la coupe aborale observable parmi les échantillons. Une ordination des grands spécimens avec toutes les mesures prises ne montre pas d'arrangement particulier et les spécimens des différentes stations sont mélangés (Fig. 28). Le calcul du coefficient de variation pour les différentes mesures montre des valeurs

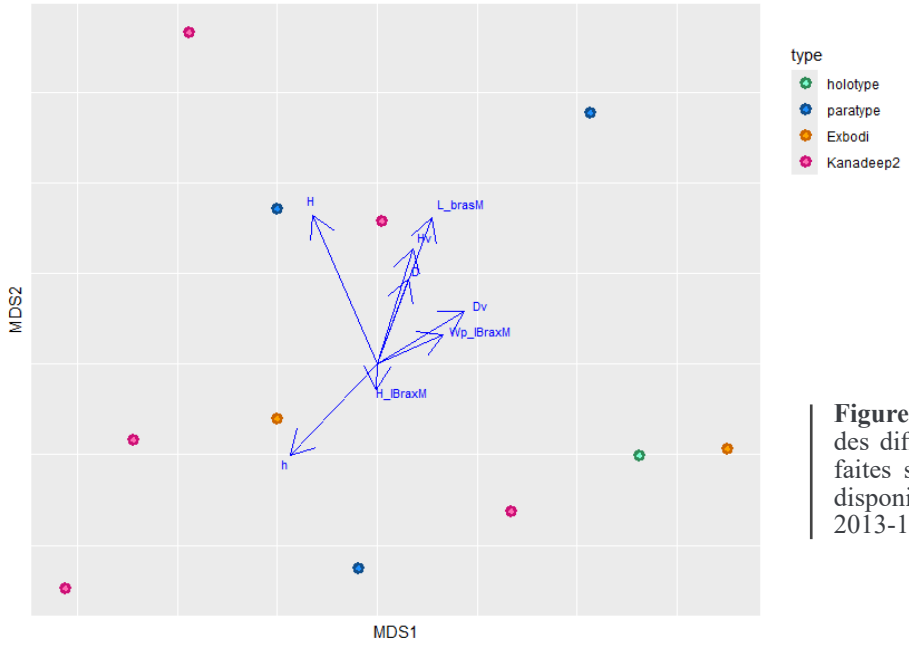


Figure 28. nMDS faite à partir des différentes mesures classiques faites sur tous les *Holopus alidis* disponibles à l'exception de IE-2013-11935 et IE-2014-2185.

variant entre 0,06 (D) et 0,29 (H) en fonction des variables. Les coefficients de variation calculés pour les ratios montrent des valeurs entre 0,06 (D/ Wp_{IBrax}) et 0,31 (H/D).

Les petits spécimens présentent des mesures toujours inférieures aux grands spécimens (à l'exception de H pour IE-2014-2185). Cependant, les valeurs des différents ratios calculés pour le spécimen IE-2014-2185 sont toutes plus hautes que la valeur minimale des ratios des grands spécimens (Tab. 6). Quant aux ratios classiquement calculés, la position des petits spécimens varie en fonction du spécimen et en fonction du ratio calculé (Tab. 6).

La mesure de la hauteur des différentes faces de la coupe aborale permet de mettre en évidence que le côté le plus court n'est pas toujours le même. Ainsi, si la première face est la hauteur la plus grande, alors la face la plus courte sera soit la troisième face, soit la quatrième face (ce sont les deux faces à l'opposé du côté le plus grand ; Fig. 29). Seul le spécimen IE-2019-3072b présente le côté 3 plus haut que les côtés 2 et 4 (différence de 0,3 mm). Les mesures autour du calice montrent que pour le spécimen IE-2013-11935 le deuxième côté le plus haut est le côté 3 (Fig. 29). Au contraire, IE-2014-2185 a une coupe aborale courbée avec comme côté le plus bas le côté 4. Proportionnellement à la hauteur du spécimen, cette différence de taille des côtés est plus importante pour IE-2014-2185 (Fig. 29B).

En enlevant de l'analyse le spécimen IE-2019-3072d, qui a des IBrax avec des largeurs anormalement petites (Figs 30A, B), on observe que la hauteur centrale de la primibrachiale n'est pas corrélée à sa largeur (ρ = 0,008, Figs 30C, D). Au sein d'un même spécimen les mesures de Wp_{IBrax}, H_{IBrax} des cinq IBrax varient. De plus, cette variabilité des cinq IBrax varie

Tableau 7. Mesures sur les différentes positions de secondibrachiales (IIBr) de 112 bras disponibles d'*Holopus alidis* (tous les spécimens sauf IE-2013-11935 et IE-2014-2185). cv : coefficient de variation. Hc : hauteur centrale. moy. : valeurs moyennes. n : nombre de brachiales à cette position. sd : écart type. Wp : largeur proximale. Mesures en mm (sauf cv).

IIBr	n	Wp			Hc		
		moy.	sd	cv	moy.	sd	cv
IIBr1	112	3,93	0,40	0,10	2,44	0,36	0,15
IIBr2	112	3,70	0,52	0,14	2,25	0,33	0,15
IIBr3	112	3,05	0,68	0,22	2,38	0,54	0,23
IIBr4	72	2,50	0,58	0,23	2,92	0,83	0,28
IIBr5	6	2,45	0,94	0,38	2,78	1,13	0,41

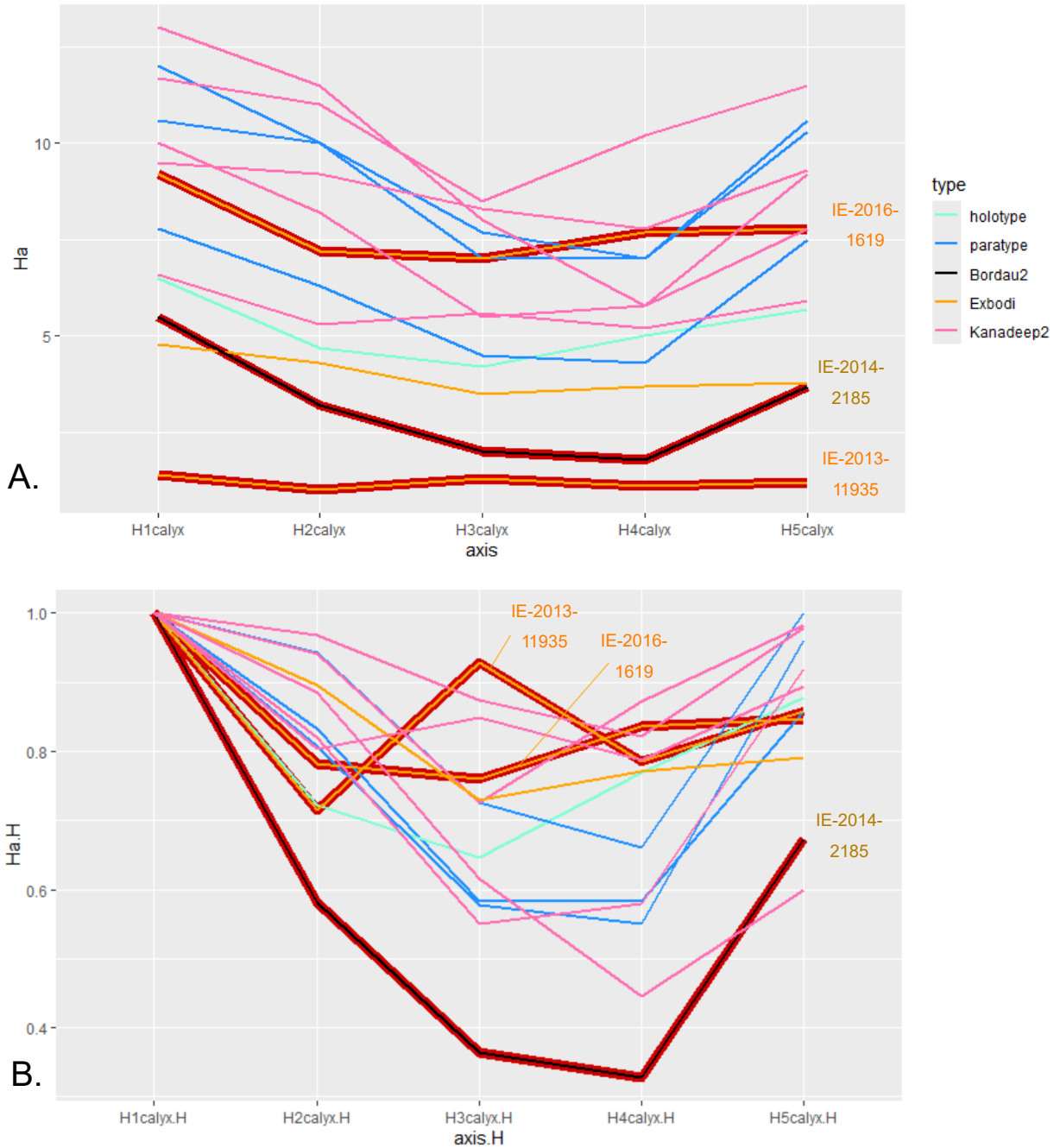


Figure 29. Hauteurs des cinq côtés du calice . Tous les spécimens d'*Holopus alidis*. Les spécimens scannés IE-2013-11935, IE-2014-2185 et IE-2016-1619 sont surlignées en rouge. A. Mesures exactes. B. Mesures normalisées par H1calyx (= la hauteur du côté le plus haute).

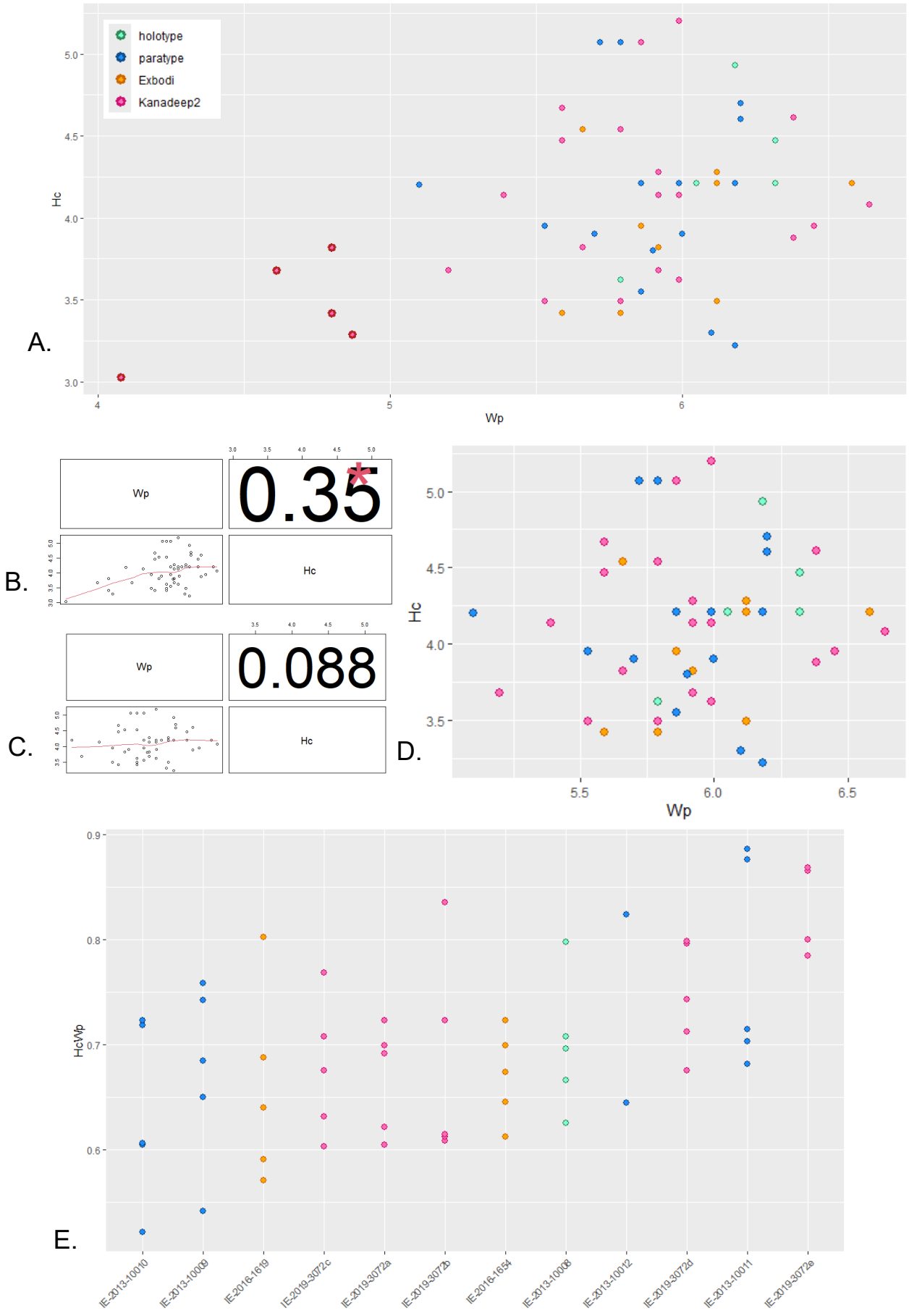


Figure 30. Hauteurs centrales (Hc) et largeur proximale (Wp) de toutes les IBrax des spécimens d'*Holopus alidis* connus (à l'exception de IE-2013-11935 et IE-2014-2185) et corrélation des deux mesures (B, C). A-B. Incluant IE-2019-3072d, à gauche entouré de rouge dans A. C-D. Excluant IE-2019-3072d. E. Rapport Hc par Wp de chaque IBrax par spécimen. B, C. Moitié droite : valeurs de corrélation de Spearman (rho, ρ) ; moitié gauche : graphiques croisés deux à deux (biplot) ; * : p-valeur < 0,05. Hc : hauteur centrale de la brachiale, Wp : largeur proximale de la brachiale.

aussi entre spécimens (Fig. 30E). Ainsi, l'écart-type de H_{IBrax} calculé sur les cinq IBrax d'un même spécimen varie entre 0,27 et 0,58, et l'écart-type de Wp_{IBrax} varie de 0,04 à 0,57.

Les valeurs moyennes de la hauteur centrale (Hc) et de la largeur proximale (Wp) des différentes secondibrachiales de la série proximale sont reprises dans le Tableau 7 (cf. Annexe 6E). On observe une diminution progressive de Wp le long du bras. Cela n'est pas le cas pour Hc qui augmente pour IIBr4 et IIBr5. Plus la brachiale est distale, plus la variation de la hauteur des brachiales de la série proximale augmente.

La Figure 31A illustre Hc et Wp de toutes les IIBr mesurées (n = 414). Aucune différence majeure ne semble exister au sein des nuages entre la série type et les nouveaux spécimens. Cette figure illustre deux nuages de points bien distincts avec des régressions linéaires différentes : l'une proche de Hc = 1,3Wp et l'autre proche de Hc = 0,5Wp (Fig. 31B). En superposant l'information de la position de la brachiale le long du bras, on observe que le rapport Hc/Wp permet de différencier les brachiales clé de voûte des brachiales non-clé de voûte (Fig. 31C). On voit qu'en fonction de Wp le rapport Hc/Wp est pratiquement toujours plus important pour les brachiales clé de voûte (Fig. 31D). Chez les deux petits spécimens les nuages de points des brachiales clé de voûte et des brachiales non-clé de voûte différent moins (Figs 31E, F).

Comme la hauteur centrale, le ratio Hc/Wp varie fortement au sein des brachiales clés de voûte par rapport aux brachiales non clé de voûte qui occupent une position similaire (Tab. 8). Peut-on relier cette variation à une autre variable ? Les tableaux de corrélations peuvent être trouvés dans l'Annexe 8. Je ne tiendrai pas compte des résultats dans le cas où la brachiale clé de voûte se trouve en position IIBr5, car l'échantillonnage est trop peu représentatif. En effet, seuls six cas ont été observés dont cinq sur un même individu (Annexe 8D). Alors que la largeur proximale d'une brachiale clé de voûte est avant tout corrélée à la largeur proximale de la brachiale qui la précède ($\rho > 0,7$), la hauteur et le ratio Hc/Wp ne le sont que faiblement ($\rho < 0,5$, même si significatif pour Hc). Cela diffère des autres brachiales de la série proximale dont les variables sont toujours fortement corrélées ($\rho > 0,7$, sauf entre Wp des IIBr2 et Wp des IIBr3 pour les bras à quatre brachiales dans la série proximale et qui semble affecté par des valeurs aberrantes). Les trois variables ne sont que peu corrélées à la longueur du bras qui les précède ($\rho < 0,4$, même si souvent significatif). Néanmoins, on observe que Hc est fortement corrélée à Wp ($\rho > 0,7$).

Tableau 8. Mesures sur les différentes positions de secondibrachiales (IIBr) de 112 bras disponibles d'*Holopus alidis* (tous les spécimens sauf IE-2013-11935 et IE-2014-2185) en fonction de s'il s'agit d'une brachiale clé de voûte (Clé) ou non (Prox.). Hc : hauteur centrale. moy. : valeurs moyennes. n : nombre de brachiales de ce type à cette position. sd : écart type. Wp : largeur proximale. Mesures en mm (sauf n et ratios).

IIBr	Type	Wp			Hc			Hc/Wp		
		moy.	sd	n	moy.	sd	n	moy.	sd	n
IIBr3	Clé	2,37	0,49	40	2,74	0,67	40	1,15	0,14	40
	Prox.	3,43	0,44	72	2,18	0,30	72	0,64	0,08	72
IIBr4	Clé	2,41	0,47	66	3,00	0,82	66	1,24	0,21	66
	Prox.	3,48	0,77	6	2,04	0,31	6	0,60	0,08	6
IIBr5	Clé	2,45	0,94	6	2,78	1,13	6	1,16	0,16	6

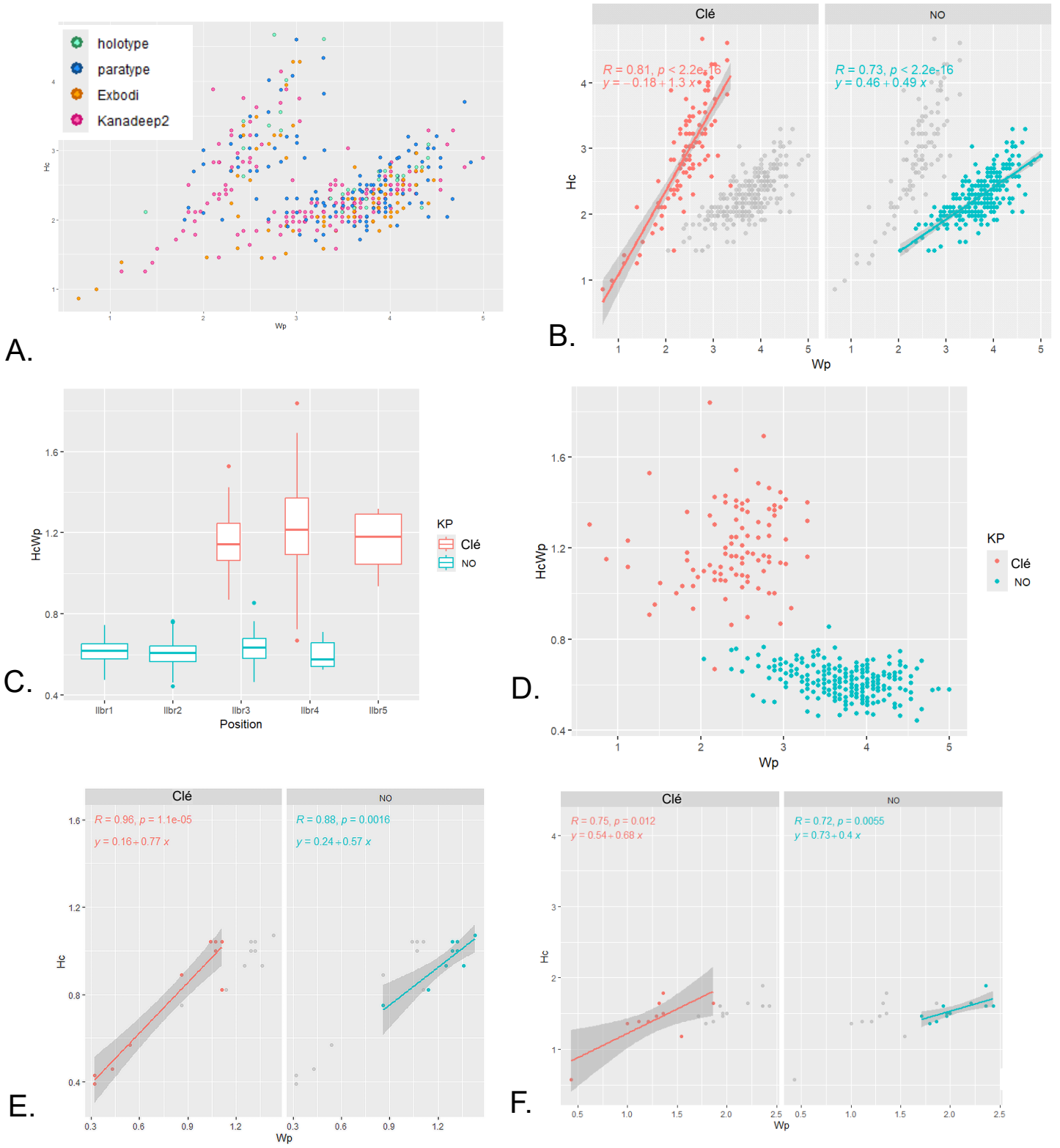


Figure 31. A. Hauteurs centrales (Hc) et largeur proximale (Wp) de toutes les IIBr des spécimens d'*Holopus alidis* connus (à l'exception de IE-2013-11935 et IE-2014-2185). B. Séparation des IIBr clés de voûte et des IIBr non clés de voûte au sein du nuage de points de A. C. Rapport Hc/Wp en fonction de la position de la position de la brachiale le long du bras. D. Rapport Hc/Wp en fonction de Wp. E. Séparation des IIBr clés de voûte et des IIBr non clés de voûte de IE-2013-11935. F. Séparation des brachiales clés de voûte et des IIBr non clés de voûte de IE-2014-2185. Clé : IIBr clé de voûte, NO : IIBr non clé de voûte.

1.1.2. Description qualitative de la morphologie externe d'*Holopus alidis*

A partir du CT-scan, les morphologies externes de trois spécimens d'Holopus alidis de tailles différentes ont été analysés et sont illustré dans la Figure 32 et dans les Annexes 9A-C. Il s'agit du spécimen de petite taille (IE-2013-11935), celui de taille intermédiaire (IE-2014-2185), et un spécimen de grande taille (IE-2016-1619).

Coupe aborale

Le petit spécimen IE-2013-11935 est fixé sur un substrat de nature coralligène. Sa coupe aborale (Fig. 32A) possède une structure de fixation d'environ 7,5 mm de diamètre. Plusieurs anneaux concentriques sont visibles en relief. La coupe aborale est extrêmement basse : la constriction se fait à moins de 0,2 mm du dernier cercle de la structure de fixation, et s'arrête à environ 0,4 mm du bord aboral. L'ornementation est peu marquée. Une courte ride radiale est présente et s'étend jusqu'au milieu de la constriction. Adoralement, on voit des processus interradiaires marqués. Aboralement à ces processus, on observe deux tubercules limitant les aires radiales.

La coupe aborale du spécimen intermédiaire IE-2014-2185 (Fig. 32C) possède une large structure de fixation. La nature du substrat est inconnue. Des anneaux concentriques délimitent la zone de fixation du reste du calice. La surface de la coupe aborale est lisse à l'exception de rides radiales bien marquées qui font pratiquement la hauteur du calice depuis la constriction jusqu'à la fosse ligamentaire aborale. En position interradiale, le calice présente des sillons qui s'étendent du processus interradiaire jusqu'à la constriction. Ces sillons délimitent les radiales et leur confèrent des bords anguleux. Des processus interradiaux sont visibles sur le bord adoral du calice entre toutes les IBrax.

Chez le grand spécimen IE-2016-1619 (Fig. 32E), la coupe aborale à une structure de fixation de forme très irrégulière et de taille réduite (10 mm) proportionnellement à la taille du calice. La structure de fixation est délimitée par un sillon circulaire entourant le bas du collet. Ce dernier est presque lisse sauf dans sa partie la plus adorale jusqu'où s'étendent les rides radiales. Les zones interradiales sont densément tuberculées. Des processus interradiaux externes et des sillons interradiaux plus ou moins marqués sont uniquement visibles des côtés avec les plus petites hauteurs. Le côté avec la plus grande hauteur ne présente ni de processus interradiaux externes ni de sillons (Annexe 9C).

Aspect général de la voûte

La voûte du petit spécimen IE-2013-11935 se compose de cinq rayons avec chacun une IBrax et deux bras. La série proximale de chacun des bras est composé de deux brachiales. Le bras gauche (indiqué par la lettre majuscule désignant le rayon suivi de la lettre « a » minuscule ; le bras gauche d'un rayon est définie comme le bras à gauche quand on observe le rayon en vue aborale et avec la partie proximale vers le bas) est toujours plus court et plus grêle que le bras droit (indiqué par la lettre majuscule désignant le rayon suivi de la lettre « b » minuscule). Le bras Ca (Fig. 32B) est composé d'une seule IIBr1 tronquée. Distalement à celle-ci, un petit espace entre les bras adjacents permet d'entrevoir une partie de la IIBr2.

La voûte du spécimen intermédiaire IE-2014-2185 se compose de cinq rayons avec chacun une IBrax et deux bras avec deux brachiales visibles à l'exception des bras Bb, Da et Db qui possèdent trois brachiales (Fig. 32D). L'extrémité distale des bras Ab et Ca se termine en une légère dépression. En effet, ces deux bras présentent des IIBr2 qui semblent tronquées distalement, laissant ainsi entrevoir la première brachiale de la série distale.

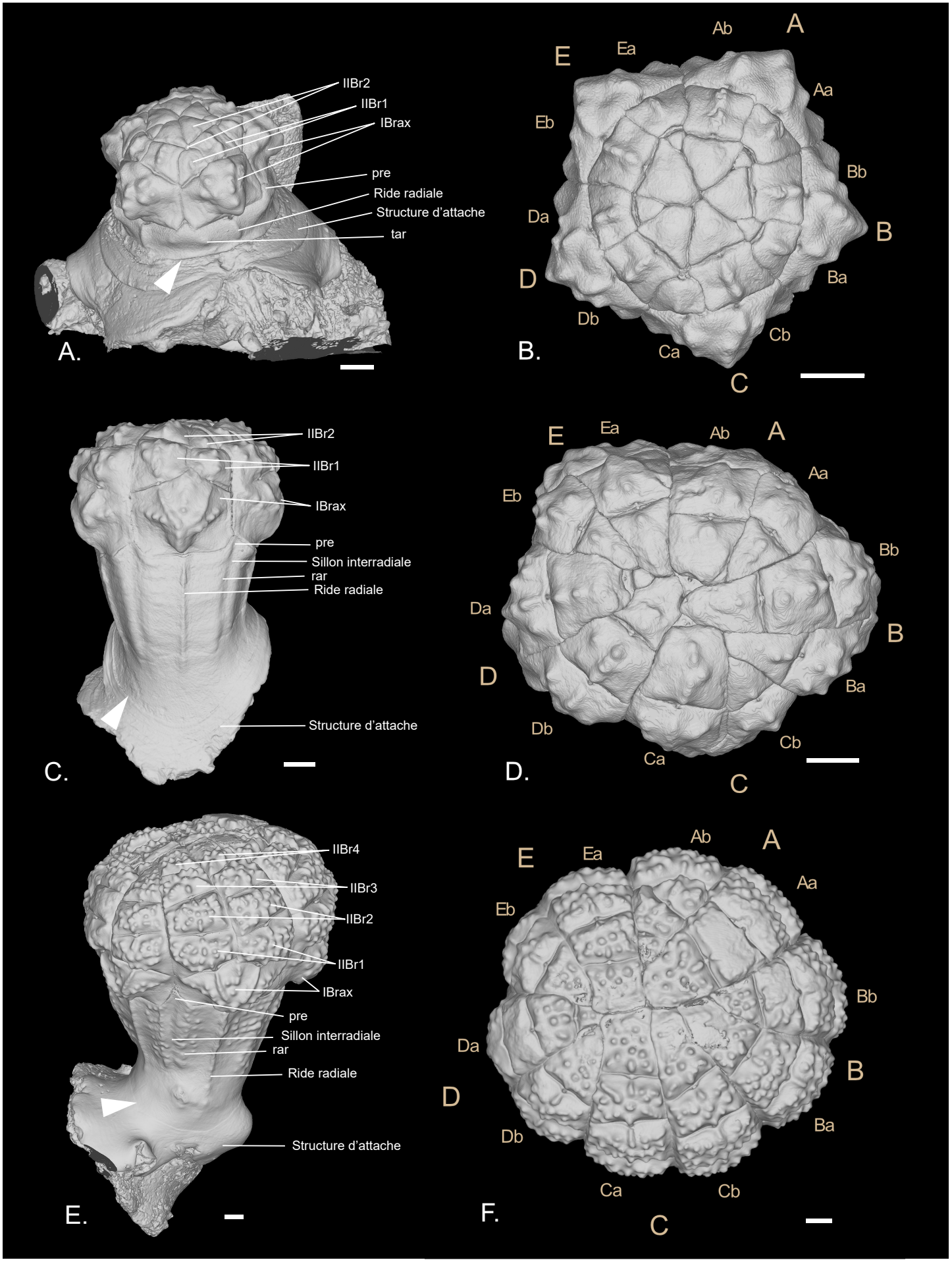


Figure 32. Maillage externe avec voûte fermée d'*Holopus alidis*. A, B. IE-2013-11935. A. Vue latérale oblique. B. Surface distale de la voûte. C, D. IE-2014-2185. C. Vue latérale. D. Surface distale de la voûte. E, F. IE-2016-1619. A. Vue latérale. B. Surface distale de la voûte. Les lettres oranges A, B, C, D, et E indiquent les rayons, les lettres oranges a et b indiquent le bras gauche et droit de chaque rayon, respectivement. pre : processus interradial externe, rar : rebord délimitant les aires radiales, tar : tubercule délimitant les aires radiales. La pointe de flèche désigne la strie séparant la structure d'attache de la coupe aborale à proprement parler. Echelle = 1 mm.

La voûte du grand spécimen IE-2016-1619 (Fig. 32F) se compose de cinq rayons avec chacun une IBrax et deux bras composés, soit de trois brachiales visibles (bras Da, Db, Eb), soit de quatre brachiales visibles (bras restants). Tous les bras se finissent par des clés de voûte qui ferment hermétiquement la voûte. Elles possèdent des formes très variables allant du petit triangle isocèle (bras Ab) à une grosse structure subrectangulaire (*e.g.* bras Ca).

Les IBrax

Les IBrax du petit spécimen IE-2013-11935 sont de forme subpentagonale. Les coins proximaux sont tronqués par les processus interradiaux (Figs 32A, 35A). Leur ornementation se compose d'un renflement central tuberculé. Dans la moitié proximale de l'ossicule, deux à trois tubercules se développent en position médiane. Dans la moitié distale, un à trois tubercules relient le centre de la surface externe avec les synarthries distales. Ceci confère à l'ossicule une ornementation composée de tubercules légèrement en Y (Fig. 32A).

Les IBrax du spécimen intermédiaire IE-2014-2185 sont de forme subpentagonale (Figs 32C, 35E). Les coins proximaux sont tronqués par les processus interradiaux. Leur ornementation se compose d'un renflement central sur lequel se forme une crête médiane dans la moitié proximale et, dans la moitié distale, de deux crêtes médianes aux synarthries distales. Ceci confère donc à l'ossicule une ornementation formée de rides en Y (Fig. 32C). A cette ornementation s'ajoutent des tubercules alignés dans la moitié distalo-latérale et qui relient le point de bifurcation de l'Y avec les coins disto-latéraux de l'ossicule. Ceci est le cas pour tous les bras à l'exception du rayon A qui pourrait être usé ou biocorrodé.

Les IBrax du grand spécimen IE-2016-1619 sont de forme subpentagonale (Figs 32E, 35I). Les coins proximaux sont tronqués là où se trouvent des processus interradiaux. L'ornementation se compose d'un renflement central sans crête médiane bien définie. Les crêtes distales, lesquelles rejoignent les fosses ligamentaires aborales des synarthries distales depuis le centre du renflement, sont visibles. Des tubercules nombreux occupent la totalité de la surface du renflement. Les coins proximo-latéraux de la surface externe sont lisses. La limite entre ces derniers et le renflement est un alignement de tubercules rejoignant les coins disto-latéraux de l'ossicule (Fig. 32E).

Les IIBr1

Le petit spécimen IE-2013-11935 présente des IIBr1 de deux tailles différentes. Les IIBr1 de grande taille sont de forme subquadrangulaire et fortement asymétriques (Fig. 32A). Leur bord latéral interne est plus court que le bord latéral externe. Les IIBr1 de petite taille sont également asymétriques mais présentent une forme générale presque subtriangulaire. Leurs coins distaux sont enveloppés par les IIBr1 plus grandes. L'ornementation se limite à une seule ride médiane composée de deux ou trois tubercules allongés. Ces tubercules touchent généralement le bord proximal de l'ossicule mais pas le bord distal.

Les IIBr1 du spécimen intermédiaire IE-2014-2185 sont subquadratiques. Leur bord latéral interne est plus court que le bord latéral externe (Fig. 32C). Leur ornementation se compose d'un alignement de tubercules en position médiane, formant presque une crête. Des tubercules supplémentaires sont répartis de chaque côté de cette crête médiane, généralement vers les coins distaux de l'ossicule. Le coin proximal externe reste lisse.

Les IIBr1 du grand spécimen IE-2016-1619 sont subquadratiques et présentent le bord latéral interne qui est plus court que le bord latéral externe (Fig. 32E). Leur surface externe surélevée est entièrement recouverte de tubercules à l'exception des coins proximaux externes. En

position médiane, on retrouve quelques tubercules alignés juste au-dessus des fosses ligamentaires aborales.

Les IIBr suivantes

Les IIBr2 du petit spécimen IE-2013-11935 sont des brachiales clés de voûte de forme triangulaire (Fig. 32A). Celles des bras droits sont largement plus grandes que celles des bras gauches. La clé de voûte de Ca peut être considérée comme inexistante. Ces brachiales sont entièrement lisses à l'exception du relief (*e.g.* IIBr2Ab).

Les IIBr2 non clé de voûte du spécimen intermédiaire IE-2014-2185 sont subrectangulaires et présentent une ornementation plus importante que celles des clés de voûte, avec plus de tubercules médians qui atteignent (presque) le bord distal de l'ossicule (Fig. 32C). Certains ossicules présentent des tubercules latéraux supplémentaires. La plupart des IIBr2 (à l'exception des bras mentionnées au-dessus) sont des brachiales clés de voûte et présentent des formes subtriangulaires. Leur ornementation se limite à un ou deux tubercules en position médiane et proximale de l'ossicule. Les clés de voûte des bras Bb et Db sont similaires. Ce sont les clés de voûte les plus grandes et elles présentent des bords latéraux moins droits que les autres clés de voûte. La clé de voûte de Da est un très petit triangle. Sur les surfaces externes de plusieurs ossicules, on voit des différences de relief au niveau de leur partie distale et latérale (*e.g.* IIBr2Ab, IIBr2Bb, IIBr3Bb, IIBr2Da).

Les IIBr non clés de voûte du grand spécimen IE-2016-1619 sont subrectangulaires avec une ornementation similaire aux IIBr1 (Fig. 32E). Leurs coins proximo-latéraux sont tuberculés. Certains ossicules ont une surface au moins partiellement lisse, comme érodée (IIBr3Aa, IIBr3Bb, IIBr2Da). Le bras Ab présente des IIBr2 et IIBr3 avec une morphologie particulière qui pourrait être une malformation : IIBr2Ab est petite et triangulaire, sa largeur proximale est plus courte que la largeur distale de IIBr1Ab, IIBr3Ab est en contact avec la IIBr1. La forme des IIBr clés de voûte est très variable. Les tubercules formant leur ornementation semblent diminuer en nombre et réduire en taille de la partie proximale vers la partie distale. Distalement et latéralement sur plusieurs de ces ossicules, on observe des rebords abaissés.

1.1.3. Morphologie interne d'*Holopus alidis*

Synarthries musculaires des radiales

Les coupes aborales des spécimens IE-2013-11935, IE-2014-2185, et IE-2016-1619 sans les bras sont illustrées dans la Figure 33 et dans les Annexes 9D-F.

Chez le petit spécimen IE-2013-11935, on distingue cinq synarthries musculaires similaires en taille et en structure (Fig. 33A). Leurs surfaces articulaires sont sur le rebord adoral de la coupe aborale et sont dirigées vers le haut. L'aire aborale se résume à la seule fosse ligamentaire aborale. On ne distingue pas de crête fulcrale ou de crénulations sur le maillage. Les aires aborales sont plus larges qu'épaisses, symétriques et forment ensemble un pentagone concave. Le canal axial est grand et entouré par l'endosquelette. La synarthrie présente deux fossettes adorales, profondes, avec des bords abrupts et partiellement divisés en deux par des rides irrégulières les traversant ce qui leur confère une forme de huit. Il n'y a pas de structure interradiale développée : il y a un processus interradial externe marqué, relié par une crête simple avec un processus interradial interne. Il n'y a pas d'aires interradiales et la crête semble continue avec les aires adorales. Les deux processus ont presque la même hauteur ; le processus externe étant légèrement plus grand (Fig. 33B). Le bord adoral du processus interne se prolonge jusqu'au sillon adoral. Ce rebord délimite ainsi adoralement l'aire adorale et les fossettes adorales.

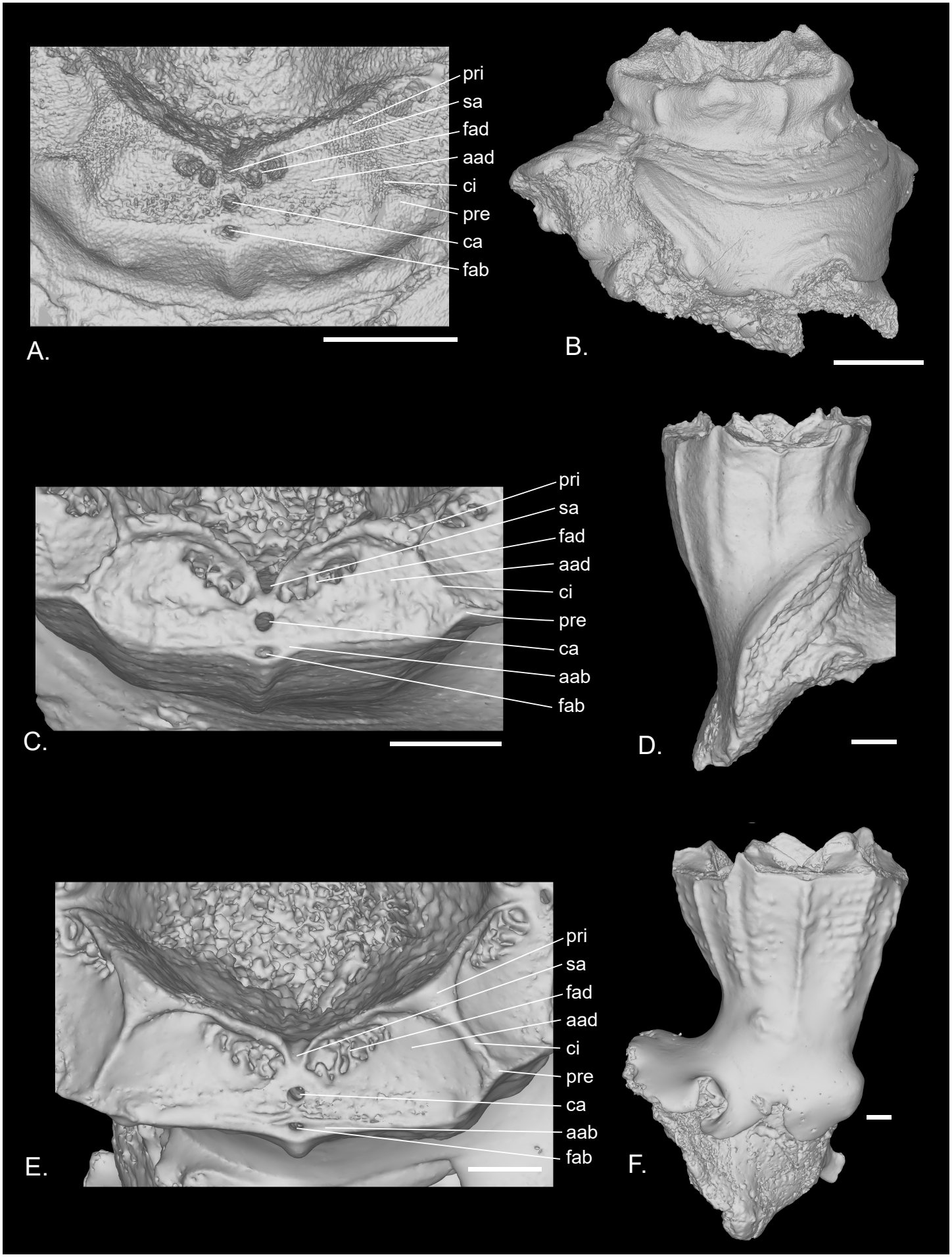


Figure 33. Maillages des coupes aborales d'*Holopus alidis*. A, B. IE-2013-11935. A. Vue adorale de la surface articulaire de la synarthire musculaire radiale. B. Vue latérale. C, D. IE-2014-2185. C. Vue adorale de la surface articulaire de la synarthire musculaire radiale. D. Vue latérale. E, F. IE-2016-1619. E. Vue adorale de la surface articulaire de la synarthire musculaire radiale. F. Vue latérale. aab : aire aborale, aad : aire adorale, ca : canal axial, ci : crête interradiaire, fab : fosse ligamentaire aborale, fad : fossette adorale, pre : processus interradial externe, pri : processus interradial interne, sa : sillon adoral. Échelle = 1 mm.

Chez le spécimen intermédiaire IE-2014-2185, l'organisation des synarthires musculaire est semblable à celle du spécimen IE-2013-11935 (Fig. 33C). Les cinq synarthries sont identiques en taille et en structure. L'aire aborale se résume à la fosse ligamentaire aborale avec des légères extensions latérales. On ne distingue pas de crête fulcrale ou de crénulations sur le maillage. Les aires adorales sont larges, symétriques et forment ensemble un pentagone concave arrondi surtout adoralement. Le canal axial est grand et enveloppé par l'endosquelette. Il y a deux grandes fossettes adorales profondes et elliptiques, partiellement divisées par plusieurs rides irrégulières les traversant. Il n'y a pas de structure interradiale développée : il y a un processus interradial externe marqué, relié par une crête simple avec un processus interradial interne. Il n'y a pas d'aires interradiales et la crête semble continue avec les aires adorales. Le processus interne est plus grand que le processus externe ce qui fait que la surface articulaire est orientée vers l'extérieur de la coupe aborale (Fig. 33D).

De même, chez le grand spécimen IE-2016-1619, on distingue cinq synarthries musculaires similaires en taille et en structure (Fig. 33E). L'aire aborale se compose d'une profonde fosse ligamentaire aborale et d'étroites aires adjacentes qui s'estompent rapidement. On ne distingue pas la crête fulcrale ou la présence de crénulations sur le maillage. Les aires adorales sont larges, symétriques et forment ensemble un pentagone concave arrondi. Elles sont surélevées adoralement ce qui fait que la surface articulaire est orientée vers l'extérieur de la coupe aborale. Le canal axial est grand et bien enveloppé par l'endosquelette. Les aires adorales présentent deux grandes fossettes aborales profondes, subelliptiques et qui sont traversées par plusieurs rides irrégulières. On observe un processus interradial externe plus ou moins marqué en fonction des inter-rayons, et pouvant être entièrement absent. Il est relié au processus interradial interne par une crête fine et pouvant être bien définie formant une délimitation latérale arrondie des aires adorales. Cette crête s'élargit pour former le processus interradial interne qui est triangulaire. Ce dernier est nettement plus haut que le processus externe. Du processus interradial interne s'étend un rebord jusqu'au sillon adoral, qui délimite ainsi le bord adoral de l'aire adorale et des fossettes adorales (Fig. 33F).

Des images faites au microscope électronique à balayage (MEB) sur le paratype IE-2013-10012, un grand spécimen, complètent les observations faites sur les grands H. alidis (Fig. 34). Cette technique permet d'observer la présence d'une crête crénelée adoralement à la crête fulcrale (Fig. 34A). Cependant, elle n'est pas présente sur toutes les articulations de ce même spécimen (Fig. 34B).

Morphologie des IBrax

Les IBrax du petit spécimen IE-2013-11935 présentent des synarthries distales asymétriques, le côté interne étant beaucoup plus court que le côté externe. L'aire aborale se résume pratiquement à la fosse ligamentaire aborale. On ne distingue pas de crête fulcrale bien définie ou des crénulations sur le maillage. Les aires des deux synarthries se rejoignent dans l'axe médian. Elles se prolongent jusqu'au bord latéral de la brachiale. Les aires adorales sont penchées adoralement. Elles présentent deux fossettes adorales bien définies non traversées par des rides. Les coins adoraux forment des surfaces d'appui triangulaires surélevées par rapport aux aires adorales. Les surfaces d'appui internes forment le processus adoral (Fig. 35B). La surface latérale de la IBrax est occupée par trois à quatre crénulations épaisses obliques (Fig. 35C). La surface proximale a la forme d'un pentagone concave avec les coins aboraux tronqués (Fig. 35D). L'aire aborale proximale se résume aussi à la fosse ligamentaire aborale. On ne distingue pas de crête fulcrale bien définie ou de crénulations sur le maillage. Les aires adorales sont pratiquement planes. Elles présentent deux fossettes adorales bien définies traversées par des rides irrégulières leur conférant une forme de huit.

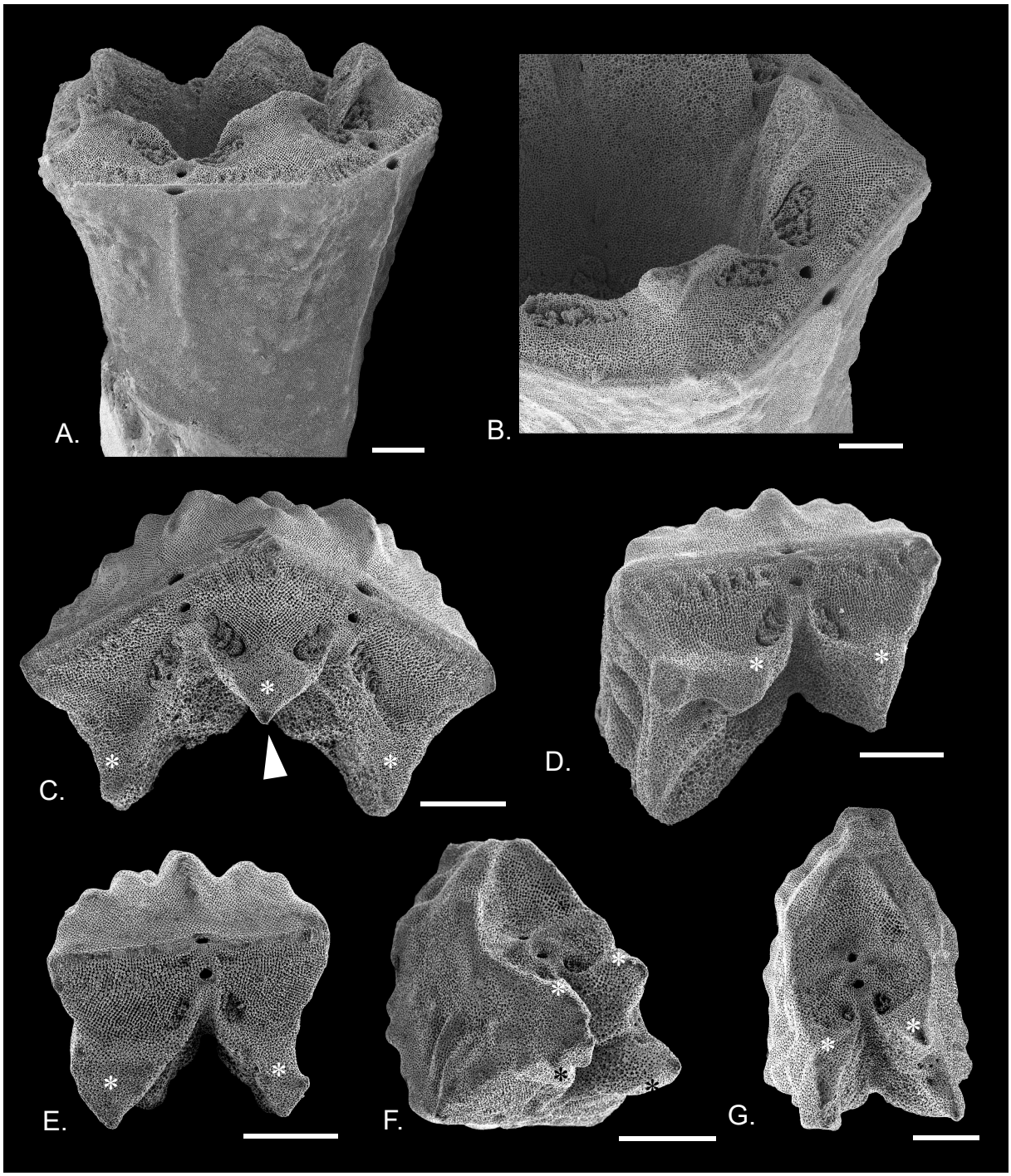


Figure 34. Images MEB d'*Holopus alidis*, paratype IE-2013-10012. A. Vue latérale de la coupe aborale. B. Zoom sur synarthrie radiale. C. Synartries distales d'une IBrax. D. Vue lateralo-adorale d'une IIBr1. E. Synarthrie proximale d'une IIBr4 clé de voûte. F. Vue lateralo-adorale de la même IIBr4 clé de voûte que E. G. Vue adorale de la même IIBr4 clé de voûte que E. * : surfaces d'appui. Flèche : processus adoral de la IBrax. Échelle = 1 mm.

Les IBrax du spécimen intermédiaire IE-2014-2185 présentent des synarthries distales asymétriques, le côté interne étant plus court que le côté externe. L'aire aborale se résume pratiquement à la fosse ligamentaire aborale. Sur les maillages on distingue une crête fulcrale mais pas de crénulations. Les crêtes fulcrales des deux synarthries se rejoignent dans l'axe médian. Elles se prolongent jusqu'au bord latéral de la brachiale. Les aires adorales sont penchées adoralement. Elles présentent deux fossettes adorales bien définies et traversées par des ébauches de rides. Les coins adoraux forment des fines surfaces d'appui surélevées par

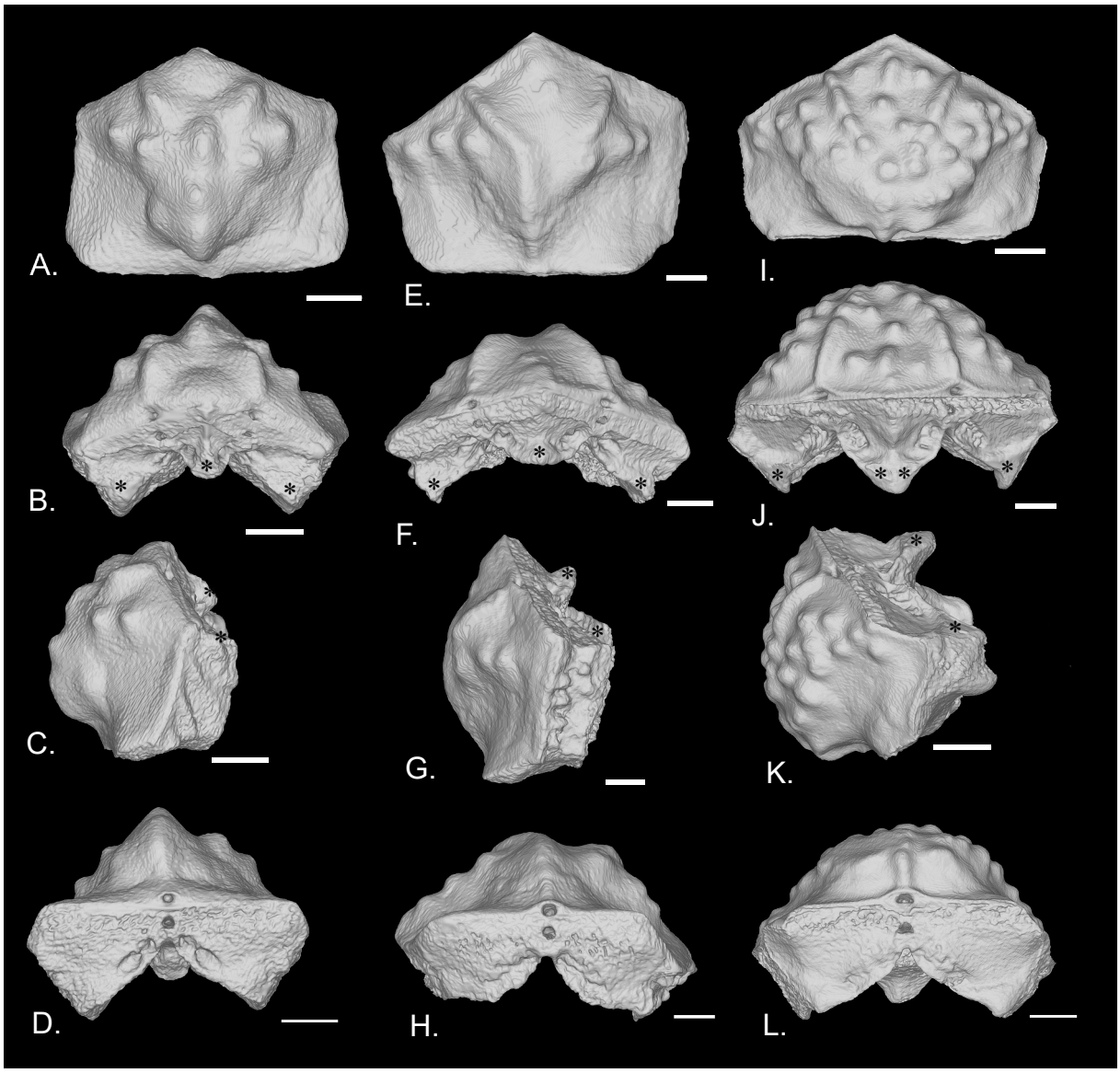


Figure 35. Maillages des IBrax d'*Holopus alidis*. A-D. IE-2013-11935. A. Vue adorale. B. Vue distale. C. Vue latérale. D. Vue proximale. E-H. IE-2014-2185. E. Vue adorale. F. Vue distale. G. Vue latérale. H. Vue proximale. I-L. IE-2016-1619. I. Vue adorale. J. Vue distale. K. Vue latérale. L. Vue proximale. * : Surfaces d'appui. Échelle : A-H = 500 µm, I-L = 1 mm.

rapport aux aires adorales. Les surfaces d'appui internes forment le processus adoral pointu (Fig. 35F). L'étroite surface latérale de la IBrax est occupée par trois à quatre crénulations uniquement dans sa moitié aborale (Fig. 35G). La surface proximale a la forme d'un pentagone concave arrondi et avec les coins aboraux tronqués (Fig. 35H). L'aire aborale proximale se résume aussi à la fosse ligamentaire aborale. On ne distingue pas de crête fulcrale bien définie ou de crénulations sur le maillage. La partie latéralo-adorale des aires adorales se courbe distalement. Elles présentent deux fossettes adorales peu profondes traversées par des rides irrégulières.

Les IBrax du grand spécimen IE-2016-1619 présentent des synarthries distales asymétriques, le côté interne étant plus court que le côté externe. L'aire aborale présente une fosse ligamentaire aborale et d'étroites aires adjacentes qui s'estompent rapidement. Sur les maillages on distingue une crête fulcrale mais des potentielles crénulations adorales mal définies. Les crêtes fulcrales des deux synarthries se rejoignent dans l'axe médian. Elles se

prolongent presque jusqu'au bord latéral de la brachiale. Les aires adorales sont penchées adoralement. Elles présentent deux grandes fossettes adorales bien définies traversées par plusieurs rides irrégulières. Les coins adoraux forment des surfaces d'appui triangulaires nettement séparées et surélevées par rapport aux aires adorales. Les surfaces d'appui internes forment le processus adoral aplati (Figs 35J, K). La surface latérale de la IBrax est petite et ne présente pas de crénulations ; elle est ondulée (Fig. 35K). La surface proximale a la forme d'un pentagone concave avec les coins aboraux tronqués (Fig. 35L). L'aire aborale proximale se résume pratiquement à la fosse ligamentaire aborale. On distingue une crête fulcrale mais pas de crénulations adorales sur le maillage. La partie latéralo-adorale des aires adorales est fortement courbée latéralement, remontant jusqu'à la moitié de la hauteur latérale de l'ossicule. Elles présentent deux fossettes adorales peu profondes traversées par des rides irrégulières.

Les observations MEB (Fig. 34C) permettent de confirmer la présence de crénulations plus ou moins prononcées sur les articulations distales. De même elles confirment la présence de rides irrégulières dans les fossettes adorales. On observe une légère différence dans la microstructure du stéréome des aires adorales et des surfaces d'appui ; les aires adorales présentent un stéréome en galerie avec des lumens plus larges (Fig. 34C).

Morphologie des brachiales clés de voûte

Chez le petit spécimen IE-2013-11935, les brachiales clé de voûte (Figs 36A-G) présentent une articulation proximale anguleuse avec une petite fosse aborale peu profonde, une crête fulcrale difficile à discerner mais atteignant les côtés latéraux, des fossettes adorales peu profondes mais bien différenciées et non traversées par des rides (Figs 36D, F). Les aires adorales sont difficiles à différencier des surfaces d'appui adorales triangulaires ; le passage de l'une à l'autre est marqué par un changement de l'angle de la surface articulaire (Figs 36A-C). Les surfaces latérales sont lisses ou légèrement ondulées. Les surfaces distales sont petites et triangulaires (Figs 36E, G). La fosse ligamentaire aborale et les fossettes adorales sont bien définies et relativement profondes. Elles ne sont pas traversées par des rides. La crête fulcrale est difficiles à distinguer de même que le passage des aires adorales aux surfaces d'appui adorales. Chez les grandes clés de voûte la hauteur de la surface externe dépasse la hauteur entre les crêtes fulcrales de l'articulation proximale et distale. Une excroissance distale dépasse donc au-dessus de l'articulation distale (Fig. 36C). L'aire aborale de cette dernière est donc agrandie et occupe tout le dessous de l'excroissance distale (Fig. 36G). Chez les petites clés de voûte la surface externe est plus courte que la distance entre les deux crêtes fulcrales (Figs 36A, B). L'espace au-dessus de l'aire aborale de l'articulation distale est donc tronqué (Fig. 36E). En vue latérale, on perçoit que l'angle formé entre l'axe de la brachiale (par où passe le canal axial) et la droite connectant la partie la plus proximale au point le plus distal de la surface externe de la clé de voûte diminue du bras Ca (à peine en surface ; Fig. 36A) à celui du bras Ba (Fig. 36C).

Chez le spécimen intermédiaire IE-2014-2185 les brachiales clé de voûte (Figs 36H-O) présentent une articulation proximale anguleuse avec une petite fosse aborale peu profonde, une crête fulcrale bien définie atteignant les coins latéralo-aboraux, des fossettes adorales peu profondes mais bien différenciées et non traversées par des rides (Figs 36L, N). Les aires adorales se différencient des surfaces d'appui adorales triangulaires par une légère élévation de la surface aborale et un changement de l'angle de la surface articulaire (Figs 36H-J). Les surfaces latérales sont lisses ou légèrement ondulées. Les surfaces distales sont plus petites que les surfaces proximales et sont subtriangulaires (Figs 36 M, O). La fosse ligamentaire aborale et les fossettes adorales sont bien définies et plus profondes que les proximales. Elles ne sont pas traversées par des rides. La crête fulcrale n'est pas bien discernable de même que le passage des aires adorales aux surfaces d'appui. La surface articulaire distale est concave. Chez les

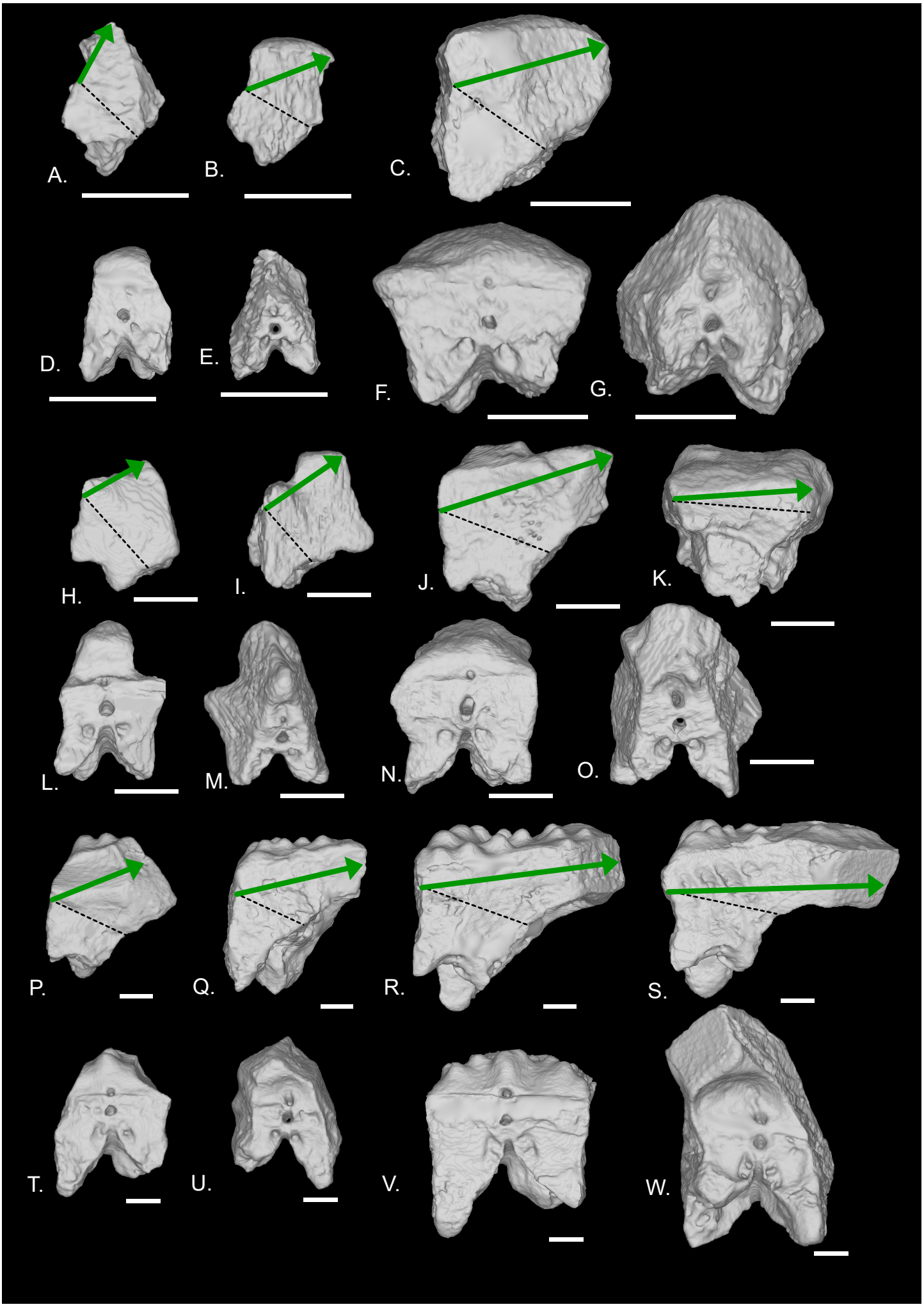

A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.
L.
M.
N.
O.
P.
Q.
R.
S.
T.
U.
V.
W.

Figure 36. Brachiales clé de voûte d'*Holopus* alidis dont vues latérales des brachiales clés de voûte montrant la direction de croissance de la surface externe par rapport à l'axe du canal central de la brachial. A-G. IE-2013-11935. A. IIBr2 Ca vue latérale. B. IIBr2 Ba vue latérale. C. IIBr2 Cb vue latérale. D. IIBr2 Ba vue proximale. E. IIBr2 Ba vue distale. F. IIBr2 Cb vue proximale. G. IIBr2 Cb vue distale. H-O. IE-2014-2185. H. IIBr3 Ab vue latérale. I. IIBr3 Da vue latérale. J. IIBr3 Db vue latérale. K. IIBr2 Ab vue latérale. L. IIBr3 Da vue proximale. M. IIBr3 Da vue distale. N. IIBr3 Db vue proximale. O. IIBr3 Db vue distale. P-W. IE-2016-1619. P. IIBr4 Da vue latérale. Q. IIBr4 Bb vue latérale. R. IIBr4 Aa vue latérale. S. IIBr4 Ba vue latérale. T. IIBr4 Da vue proximale. U. IIBr4 Da vue distale. V. IIBr4 Aa vue proximale. W. IIBr4 Aa vue distale. Trait pointillé : axe du canal central de la brachiale. Flèche verte : direction de croissance de l'excroissance distale. Échelle = 500 µm.

grandes clés de voûte, on observe une excroissance distale formant une aire aborale distale agrandie, concave et occupant tout le dessous de l'excroissance distale (Figs 36 J, O). Chez les petites clés de voûte, l'excroissance distale est plus ou moins tronquée et dépasse que légèrement formant une aire aborale subtriangulaire et concave (Figs 36I, M). Notons aussi que chez les clés de voûte plus petites, l'aire aborale de l'articulation proximale est penchée en direction distale de l'ossicule. En vue latérale, on perçoit que l'angle formé entre l'axe de la brachiale et la droite connectant la partie la plus proximale au point le plus distale de la surface externe diminue de la IIBr3 du bras Ab (à peine en surface ; Fig. 36H) à la IIBr2 du même bras Ab (Fig. 36K).

Chez le grand spécimen IE-2016-1619 les brachiales clé de voûte (Figs 36P-W) présentent une articulation proximale anguleuse avec une fosse aborale relativement petite, une crête fulcrale bien définie atteignant les coins latéralo-aboraux, des fossettes adorales peu profondes mais bien différenciées et présentant des rides irrégulières les traversant sur les grandes brachiales (Figs 36T, W). Les aires adorales sont différenciables des surfaces d'appui adorales triangulaires par une légère élévation de la surface adorale et un changement de l'angle de la surface articulaire (Figs 36P, S). Les surfaces latérales sont lisses ou présentent des crénulations dans leur partie proximo-aborale. Les surfaces distales sont plus petites que les surfaces proximales et sont subtriangulaires à subrectangulaires (Figs 36U, W). La surface articulaire distale est concave. La fosse ligamentaire aborale et les fossettes adorales sont bien définies et plus profondes que les proximales. Elles sont traversées par des rides chez les grandes brachiales. La crête fulcrale n'est pas toujours bien discernable de même que le passage des aires adorales aux surfaces d'appui sauf sur les grandes brachiales. A côté du canal axial, on observe des légères dépressions du stéréome. Chez les grandes clés de voûte, on observe une longue excroissance distale formant une aire aborale distale agrandie, concave et occupant tout le dessous de l'excroissance distale (Figs 36R, S, W). Chez les petites clés de voûte, l'excroissance distale est plus ou moins tronquée et dépasse que légèrement formant une aire aborale subtriangulaire et concave (Figs 36P, Q, U). En vue latérale, on perçoit que l'angle formé entre l'axe de la brachiale et la droite connectant la partie la plus proximale au point le plus distale de la surface externe diminue de la IIBr4 du bras Da (Fig. 36P) vers la IIBr4 du bras Aa (Fig. 36S).

Des observations MEB (Figs 34E-G) permettent de confirmer que sur les grandes clés de voûte *(i)* la crête fulcrale est bien définie sur l'articulation proximale et moins sur l'articulation distale ; *(ii)* il n'y a pas de crénulations adorales ; *(iii)* il y a une dépression de chaque côté du canal axial sur l'articulation distale ; *(iv)* les fossettes adorales présentent des rides irrégulières les traversant. Comme sur la IBrax et les IIBr non clé de voûte (Fig. 34D), on observe que les aires adorales de l'articulation procimale présentent un stéréome en galerie avec des lumens plus larges que les surfaces d'appui (Fig. 34E). Ceci n'est pas clairement discernable sur l'articulation distale (Fig. 34G).

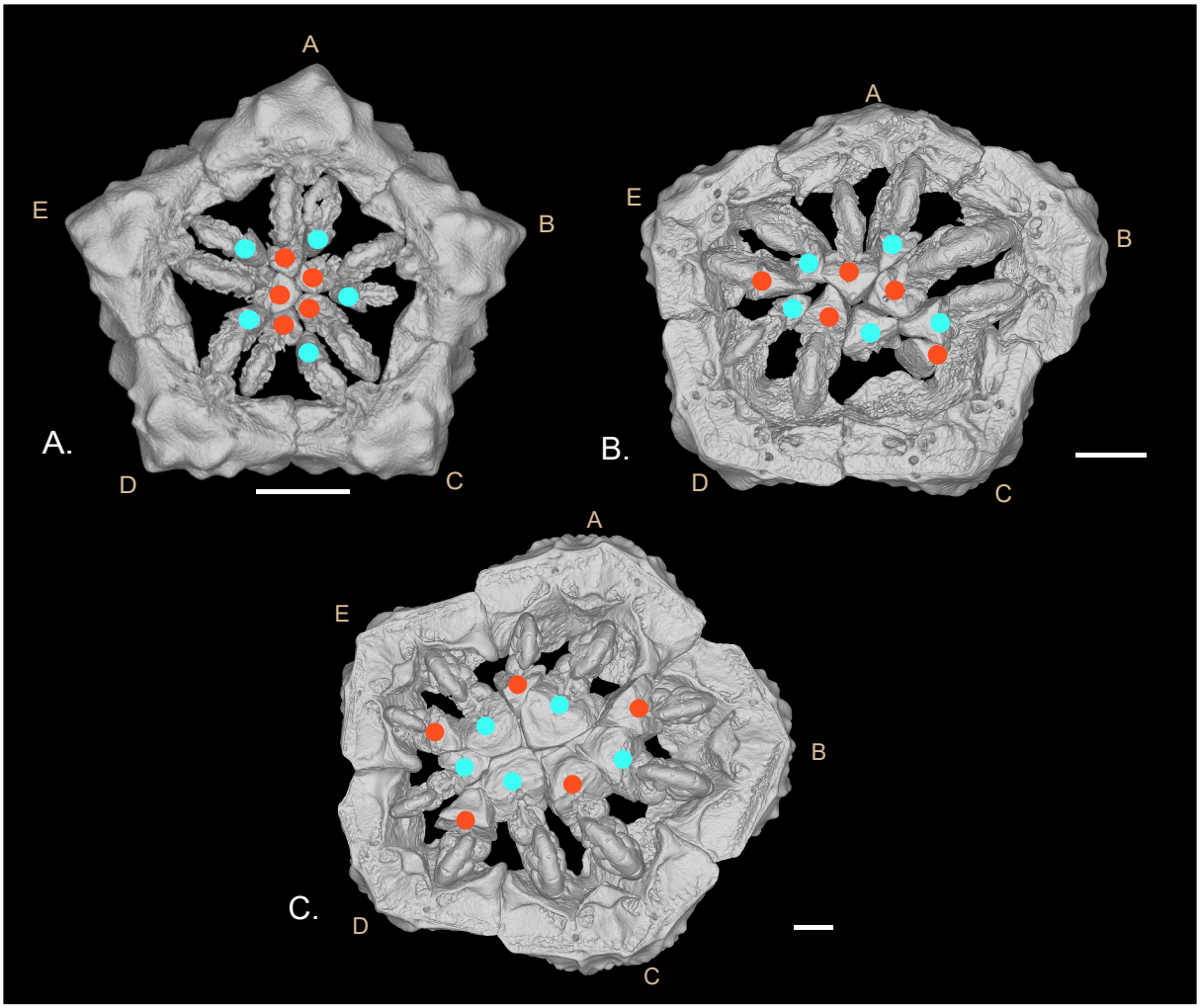


Figure 37. Maillages des séries distales des IIBr d'*Holopus alidis* entourées par le cercle de IBrax, la série proximale des IIBr a été enlevée. A. IE-2013-11935. B. IE-2014-2185. C. IE-2016-1619. Points bleus : première brachiale distale d'un bras gauche. Points rouges : première brachiale distale d'un bras droit. Échelle = 1 mm.

Disposition des bras au sein de la voûte

Chez le petit spécimen IE-2013-11935, pour chaque rayon, la série distale enroulée du bras gauche semble occuper moins de place que celle du bras droit (Fig. 37A). Ainsi, toutes les premières brachiales de la série distale des bras droits atteignent l'axe centrale de la voûte. Elles sont plus grandes que les premières brachiales distales de bras gauches qui se positionnent en périphérie, entre deux grands bras.

Chez le spécimen intermédiaire IE-2014-2185, chaque rayon possède un bras plus grand que l'autre et qui se rapproche de l'axe central de la voûte, alors que l'autre reste en périphérie (Fig. 37B). Ce n'est pas toujours le même bras qui est plus grand. Ainsi, pour les rayons A, B et D, c'est le bras droit qui se rapproche de l'axe central de la voûte, alors que pour les rayons C et E il s'agit du bras gauche.

Chez le grand spécimen IE-2016-1619 la différence de taille entre les deux bras d'un même rayon est très marquée pour les rayons A, B, et E (Fig. 37C). Chez ces derniers, c'est le bras gauche qui est plus grand et qui se rapproche de l'axe central de la voûte. Le rayon C présente deux grands bras, tous les deux atteignant le centre de la voûte. Au contraire, le bras D possède deux bras courts restant en périphérie.

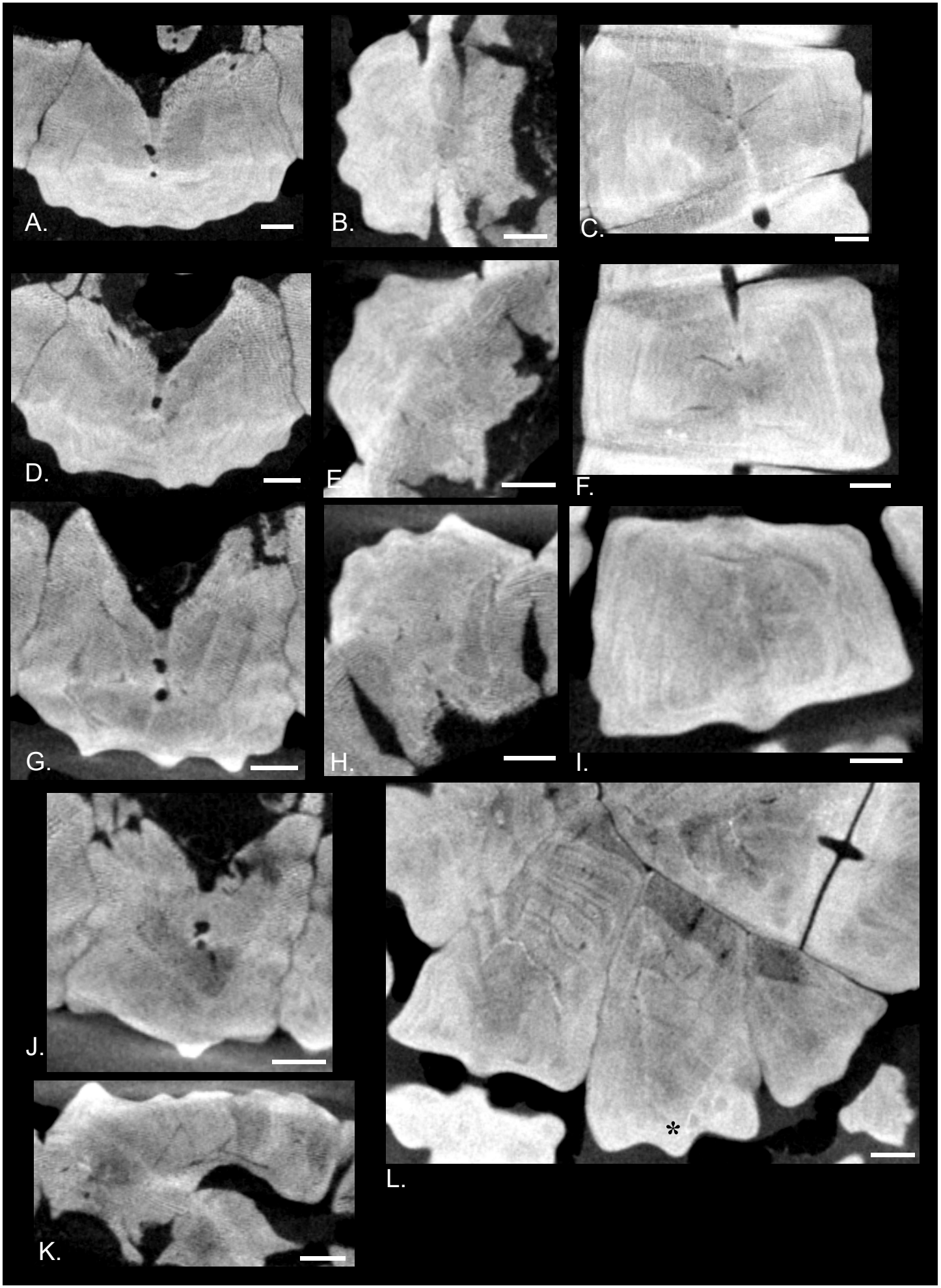


Figure 38. Coupes tomographiques des différentes brachiales du bras Ba d'*Holopus alidis* IE-2016-1619. Coupes médianes faites à droite du canal central. Coupes frontales faites au-dessus du canal central. A-C. IIBr1. A. Coupe transverse. B. Coupe médiane. C. Coupe frontale. D-F. IIBr2. D. Coupe transverse. E. Coupe médiane. F. Coupe frontale. G-I. IIBr3. G. Coupe transverse. H. Coupe médiane. I. Coupe frontale. J-L. IIBr4. J. Coupe transverse. K. Coupe médiane. L. Coupe frontale. * : inidque la IIBr4 des figures J et K. Échelle = 500 µm.

Stries de croissance

La Figure 38 présente des coupes transverses, médianes et frontales à travers les différentes brachiales d'un bras du grand spécimen IE-2016-1619. On observe des stries délimitant des formes « concentriques » au sein de la brachiale. Ces stries sont moins faciles à discerner sur les spécimens IE-2013-11935 et IE-2014-2185. La Figure 39 illustre le sommet de la voûte en coupe frontale. Comme sur la Figure 38, on distingue des stries délimitant des formes « concentriques » au sein de la brachiale clé de voûte. Les contours formés par ces stries au sein d'une même brachiale peuvent différer du contour des surfaces externes de la brachiale.

Les stries de croissance du grand spécimen IE-2016-1619 montrent que les reliefs sur la surface externe sont intimement liés aux stries de croissance (Fig. 40).

Orales

Les Figures 41A-E montrent les maillages des cinq orales trouvées dans la cavité calicinale du petit spécimen IE-2013-11935. Le cercle qu'elles délimitent a un diamètre d'environ 1,7 mm de large, soit environ 60 % du diamètre de la cavité centrale. Elles sont subtriangulaires, presque symétriques et légèrement plus larges que hautes. Leur largeur à la base est d'environ 0,8 mm et leur hauteur est d'environ 0,7 mm. Elles sont fortement recourbées oralement et présentent soit une perforation, soit aucune.

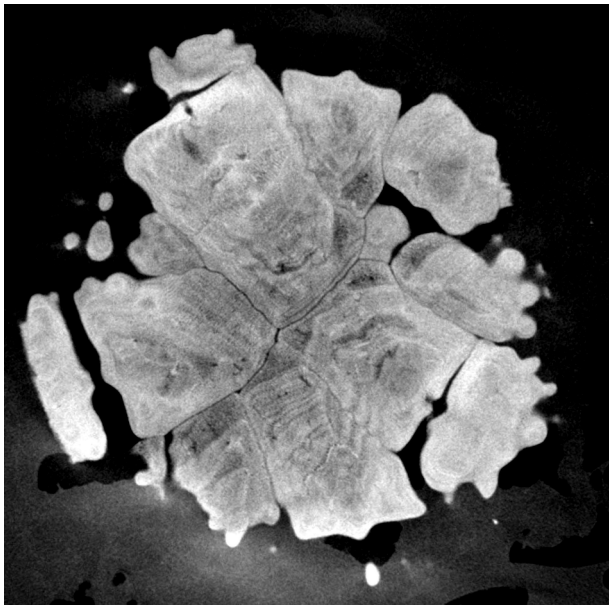


Figure 39. Coupes tomographiques à travers les brachiales au sommet de la voûte d'*Holopus alidis* IE-2016-1619. Echelle = 500 µm.

Les Figures 41F-J montrent les maillages des plaques orales trouvées dans la cavité calicinale du spécimen intermédiaire IE-2014-2185. Le cercle qu'elles délimitent a un diamètre d'environ 1,6 mm de large, soit environ 45 % du diamètre de la cavité centrale Elles sont très variables morphologiquement. La forme générale est subtriangulaire. Leur largeur à la base est d'environ 0,7 mm et leur hauteur est d'environ 0,6 mm. Dans deux inter-rayons, il y a deux plaques. Un troisième inter-rayon présente une orale avec deux pointes

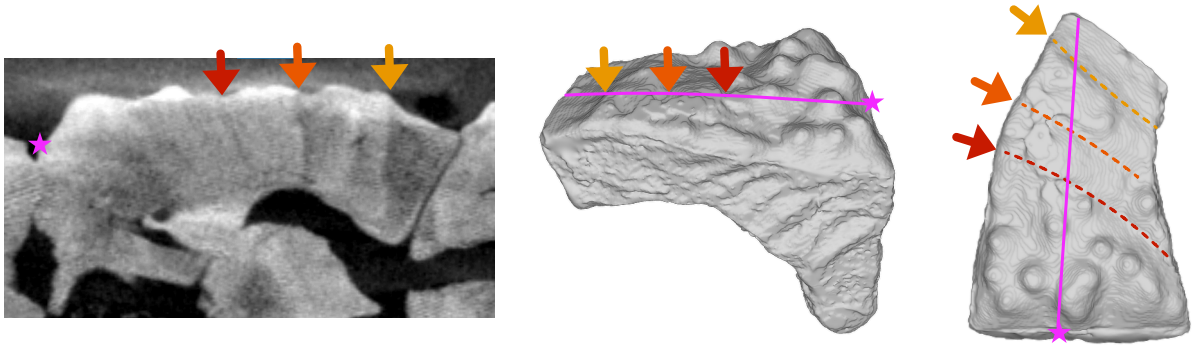


Figure 40. Représentation du lien entre stries de croissance et relief des brachiales chez *Holopus alidis*. A-C. IIBr4 Ba de IE-2014-1619. A. Coupe tomographique. B. Maillage en vue lateralo-aborale. C. Maillage en vue aborale. Étoile : point le plus proximale de la coupe tomographique. Traits violets : plan de la coupe tomographique en A. Flèches différentes positions de stries de croissances visibles sur la coupe tomographique. Traits pointillés : relief correspondant à la strie de croissance indiqué par la flèche de la couleur respective.

distales. Les deux autres positions présentent des plaques orales avec une seule pointe distale. Néanmoins, l'une est très basse et l'autre très étroite. Elles ne sont pas fortement recourbées oralement. Les perforations sont difficiles à distinguer sur les maillages.

Les Figures 41K-O montrent les maillages des cinq orales trouvées dans la cavité calicinale du grand spécimen IE-2016-1619. Le cercle qu'elles délimitent a un diamètre d'environ 3,7 mm de large, soit environ 60 % du diamètre de la cavité centrale. Elles sont subtriangulaires, légèrement asymétriques pour la plupart. Leur largeur à la base est d'environ 2,1 mm et leur

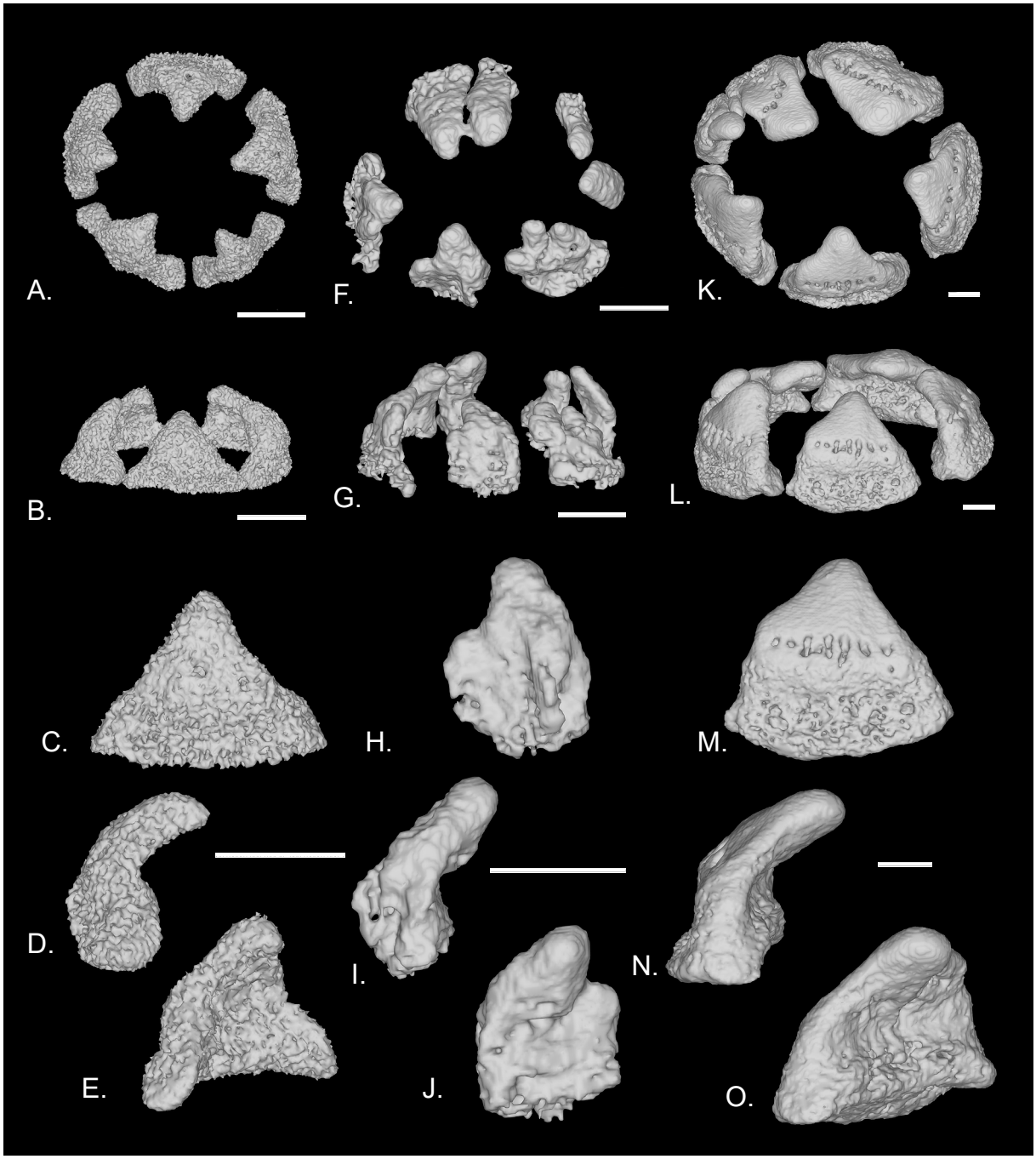


Figure 41. Maillages des plaques orales d'*Holopus alidis*. A-E. IE-2013-11935. A. Vue adorale du cercle d'orales. B. Vue latérale du cercle d'orales. C. Vue aborale d'une orale. D. Vue latérale d'une orale. E. Vue adorale oblique d'une orale. F-J. IE-2014-2185. F. Vue adorale du cercle d'orales. G. Vue latérale du cercle d'orales. H. Vue aborale d'une orale. I. Vue latérale d'une orale. J. Vue adorale oblique d'une orale. K-O. IE-2016-1619. K. Vue adorale du cercle d'orales. L. Vue latérale du cercle d'orales. M. Vue aborale d'une orale. N. Vue latérale d'une orale. O. Vue adorale oblique d'une orale. Echelle = 500 µm.

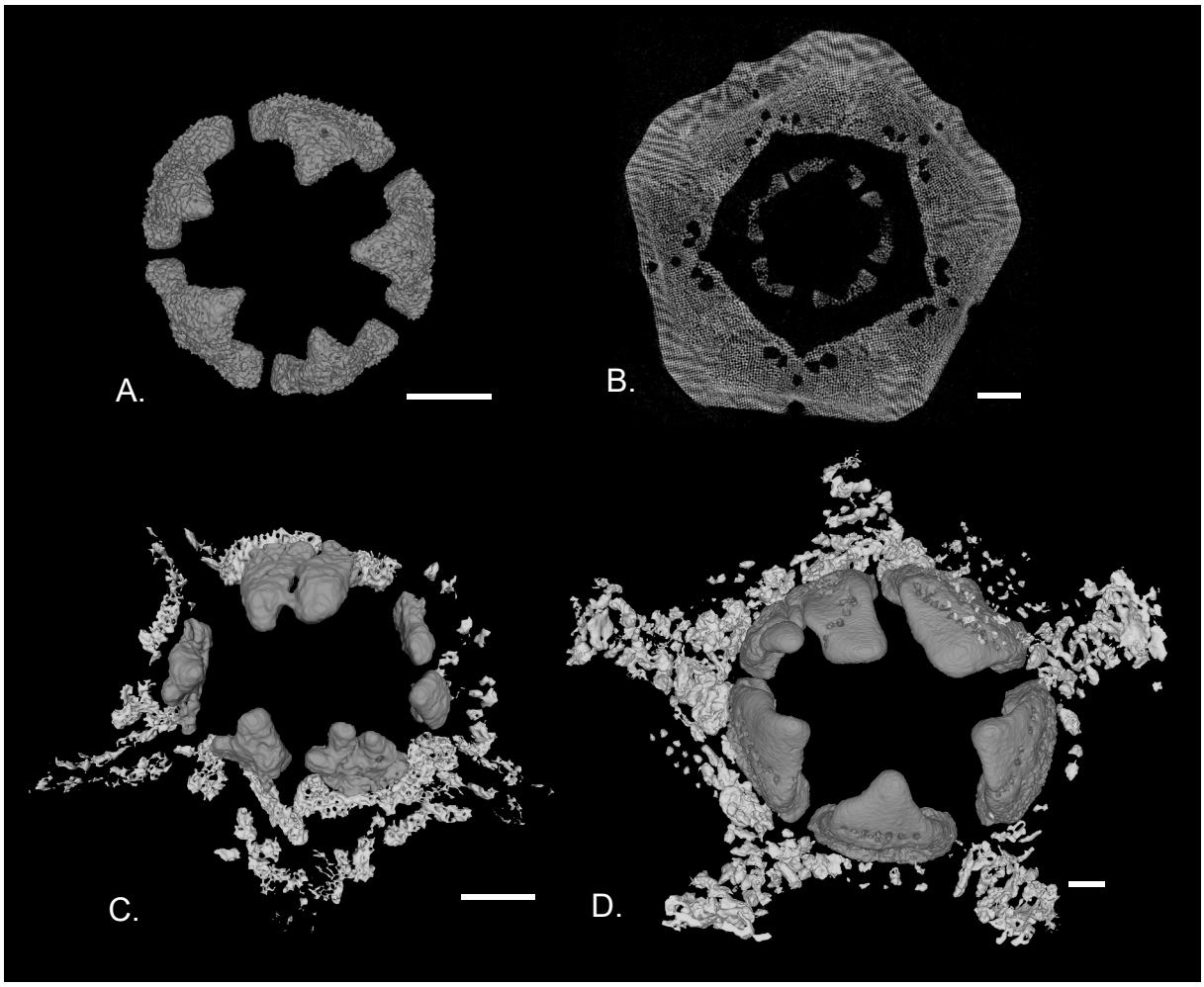


Figure 42. Maillages des plaques orales et du tegmen d'*Holopus alidis*. A-B. IE-2013-11935. A. Vue adorale du cercle d'orales. B. Coupe tomographique montrant une coupe à travers le calice (cercle en périphérie) et le cercle d'orales (cercle central), on n'observe pas de plaques tegminales. C. IE-2014-2185, vue adorale du cercle d'orales et des plaques tegminales (gris clair). IE-2016-1619, vue adorale du cercle d'orales et des plaques tegminales (gris clair). Echelle = 500 µm.

hauteur est d'environ 1,7 mm. Une plaque est partiellement bifide, formant deux pointes distales. Elles sont fortement recourbées oralement. Sept à dix perforations sont visibles sur les plaques. Ces perforations sont situées plus ou moins à la moitié de la hauteur de la plaque et elles sont alignées parallèlement à la base du triangle.

Plaques tegminales

Le tegmen du petit spécimen IE-2013-11935 ne présente pas de plaques visibles sur les coupes tomographiques (Figs 42A, B).

Des plaques tegminales calcifiées sont présentes chez le spécimen intermédiaire IE-2014-2185. Elles n'ont pas de forme définie, ressemblant à des amas de spicules arrondis et sont souvent allongées (Fig. 42C). Leur longueur maximale est d'environ 0,6 mm. Elles sont souvent directement accolées aux plaques orales rendant difficile leur séparation. Le canal ambulacraire est longé par des petites plaques plutôt pointues.

Chez le grand spécimen IE-2016-1619, de nombreuses plaques tegminales calcifiées sont visibles (Fig. 42D). Elles n'ont pas de forme définie, elles sont arrondies et varient fortement en taille. Leur longueur maximale est d'environ 0,6 mm. Le canal ambulacraire est bordé par des plaques arrondies.

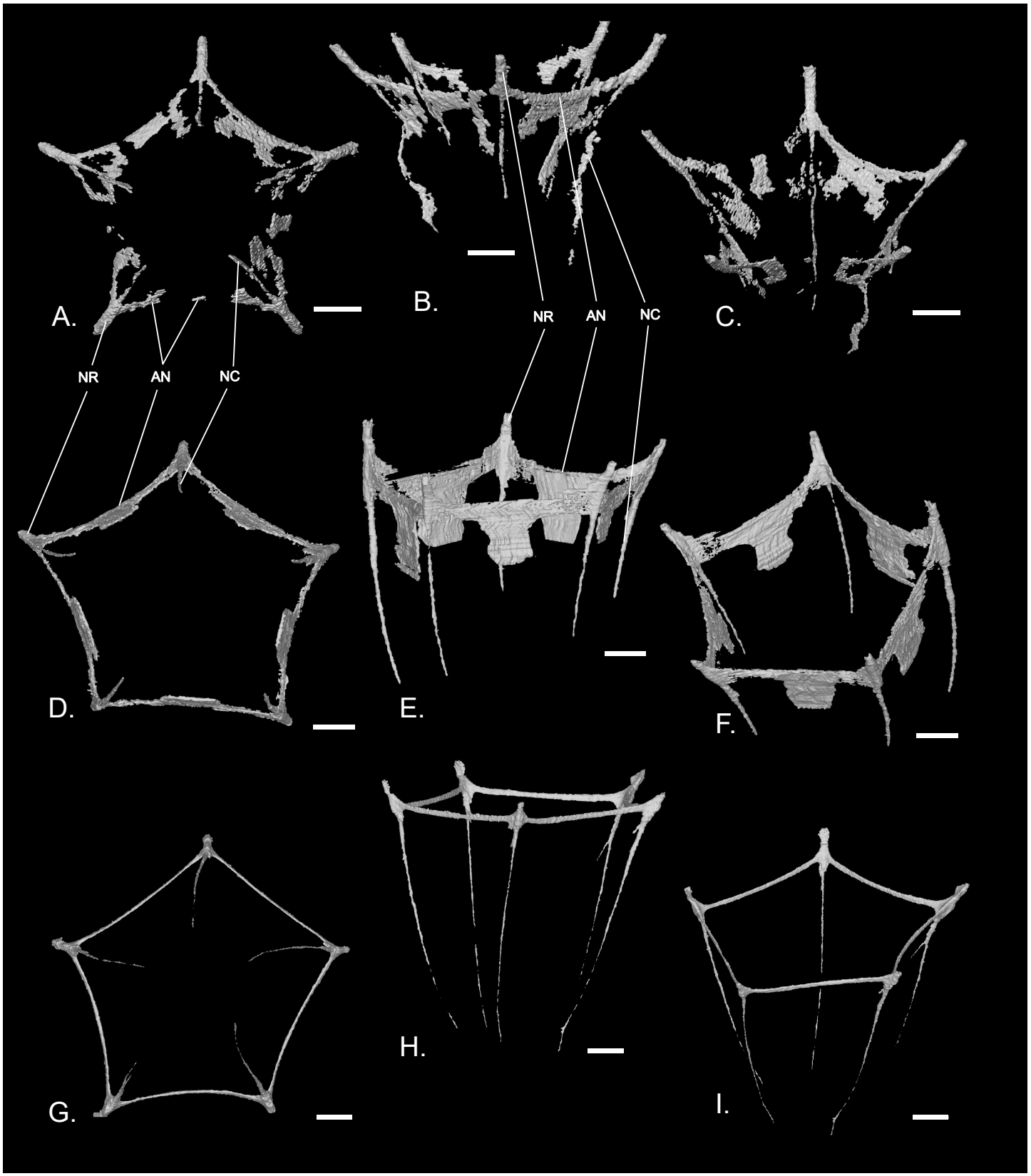


Figure 43. Maillages des cavités au sein de la coupe aborale d'*Holopus alidis*. A-C. IE-2013-11935. A. Vue aborale. B. Vue latérale. C. Vue adorale oblique. D-F. IE-2014-2185. D. Vue aborale. E. Vue latérale. F. Vue adorale oblique. G-I. IE-2016-1619. G. Vue aborale. H. Vue latérale. I. Vue adorale oblique. AN : anneau nerveux, NR : nerf radial, NC : nerf calicinal *sensu* Grimmer & Holland (1990). A-F. Échelle : A-F = 500 µm, G-I = 1 mm.

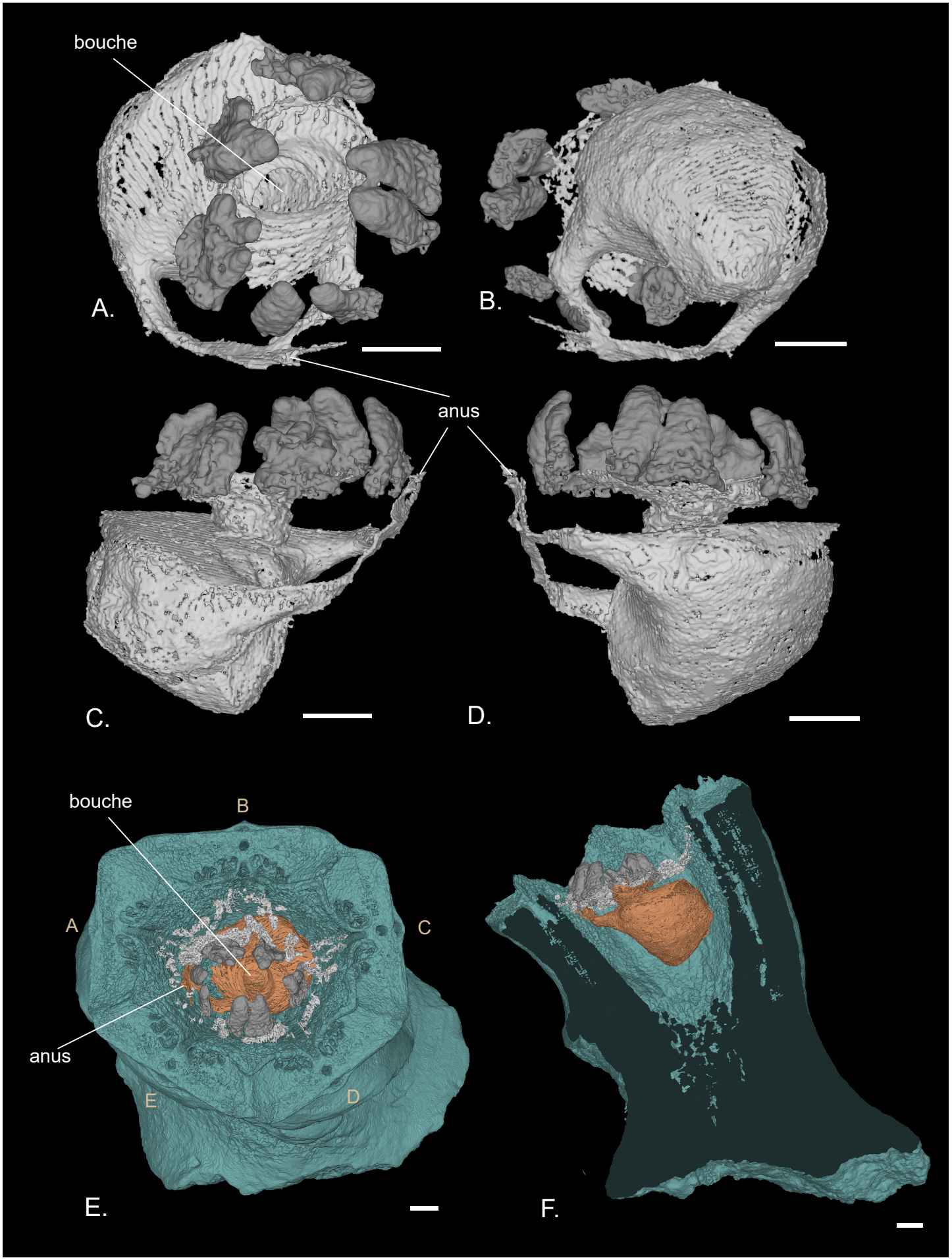


Figure 44. Maillage du système digestif et du cercle de plaques orales d'*Holopus alidis* IE-2014-2185. A. Vue adorale. B. Vue aborale. C. Vue latérale. D. Vue latérale opposé à C. E. Vue aborale de la coupe aborale (bleu) avec orales (gris obscure), plaques tegminales (gris clair) et système digestif (orange), les lettres oranges indiquent le rayon comme dans la Figure 32. F. Coupe transversale à travers la coupe aborale, couleurs comme dans E. Échelle = 500 µm.

Cavités à l'intérieur de la coupe aborale

Les Figures 43A-C montrent la segmentation des cavités à l'intérieur de la paroi de la coupe aborale du petit spécimen IE-2013-11935. Le canal de l'anneau nerveux est incomplet. On observe qu'interradialement, les cavités de l'anneau nerveux se prolongent aboralement formant des larges surfaces planes. Des canaux calicinaux sensu Grimmer et Holland (1990) sont bien visibles.

La segmentation des cavités à l'intérieur de la paroi de la coupe aborale du spécimen intermédiaire IE-2014-2185 révèle le canal de l'anneau nerveux complet (Figs 43D-F). Comme chez le spécimen IE-2013-11935, interradialement, les cavités de l'anneau nerveux se prolongent aboralement et forment des larges surfaces planes. On observe des canaux calicinaux sensu Grimmer et Holland (1990).

Chez le grand spécimen IE-2016-1619 (Figs 43G-I), les cavités à l'intérieur de la paroi de la coupe aborale forment un anneau complet, bien délimité aboralement. On observe des canaux calicinaux *sensu* Grimmer et Holland (1990).

Système digestif

Même si le maillage est imparfait, le système digestif du spécimen intermédiaire IE-2014-2185 peut être reconstuit à partir des coupes tomographiques (Fig. 44). Il est d'apparence endocyclique. Il se compose d'une large bouche menant vers un canal plus étroit. Ce dernier mène vers une grande cavité. Il est difficile de déterminer si le tour de cette cavité se fait dans le sens horaire ou antihoraire. En effet, d'un côté la taille de la cavité diminue de façon progressive dans le sens antihoraire alors que de l'autre côté il existe aussi un diverticule étroit se prolongeant depuis la cavité principale en direction horaire. Tous les deux mènent vers des tubes grêles et aplatis qui entrent en contact et atteignent la surface dans le même interrayon EA (défini initialement sans connaissance de la position de l'anus). Aucun autre diverticule n'est visible.

1.1.4. Mesures 3D et nMDS des brachiales d'*Holopus alidis*

Les mesures brutes des brachiales des trois spécimens de taille différente de *H. alidis* sont listées dans les Annexes 6F-H.

IBrax

Les IBrax de *H. alidis* sont illustrées dans la Figure 35 et dans les Annexes 9G-I.

Pour les nMDS avec les deux jeux de données J1 et J2 des IBrax, deux dimensions ont été retenues (stress_k2_J1 = 0,004, stress_k2_J2 = 0,028). Dans J1, la différence est tellement marquée entre IE-2013-11935 et IE-2014-2185 d'un côté et IE-2016-1619 de l'autre que du stress métrique a dû être appliqué (stress_k2_J1_mspline = 0,015).

Les nMDS permettent de distinguer trois groupes bien séparés qui correspondent aux trois spécimens (Fig. 45). Toutes les IBrax du petit spécimen IE-2013-11935 sont superposées, indiquant des formes très similaires. Les IBrax des deux autres spécimens sont plus dispersées dans l'espace d'ordination indiquant une variabilité de la forme plus importante. Elle est d'autant plus visible pour le spécimen intermédiaire IE-2014-2185 lorsque la nMDS est réalisée avec le jeu de données J2 (Fig. 45B).

Les trois groupes ne sont pas continus dans l'espace mais se positionnent en triangle : *(i)* le groupe du petit spécimen IE-2013-11935 se positionne à l'extrême droite de l'axe MDS1 et dans la moitié basse de l'axe MDS2, il ne change pas de position entre J1 et J2 ; *(ii)* avec J1 le groupe du spécimen intermédiaire IE-2014-2185 se positionne dans la moitié droite de l'axe

MDS1 et dans la moitié haute de l'axe MDS2, avec J2 il se place en partie dans la moitié droite de MDS1 et dans la région central voire légèrement à gauche ; *(iii)* Le groupe du grand spécimen IE-2016-1619 se positionne avec J1 à l'extrême gauche de l'axe MDS1, et s'étale presque sur l'entièreté de MDS2, avec J2 le groupe s'étale plus du centre vers le pôle droit de MDS1 et reste cantonné dans la moitié basse de MDS2.

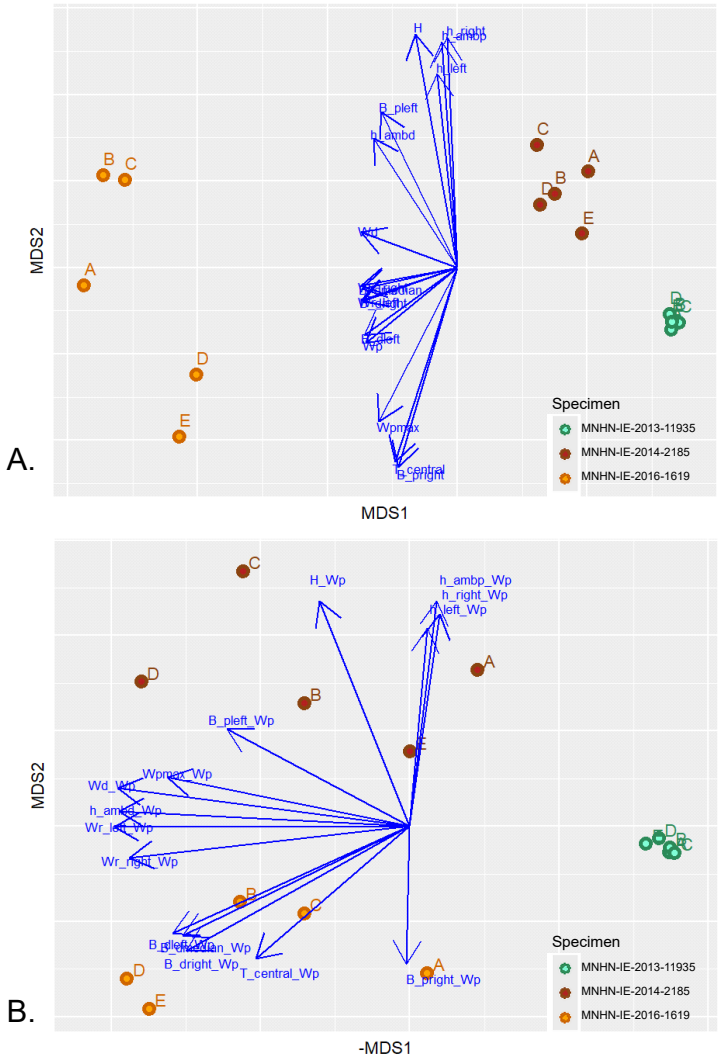


Figure 45. nMDS sur les mesures 3D des IBrax de IE-2013-11935 (vert), IE-2014-2185 (marron) et IE-2016-1619 (orange). Explications des variables dans le Chapitre Généralités section 3.3. et la Figure 10. Les lettres indiquent le rayon de la IBrax. A. J1 (mesures brutes). B. J2 (mesures divisées par Wp de la brachiale).

Les vecteurs de corrélation s'étalent en éventail dans l'espace d'ordination. L'analyse des jeux de données J1 et J2 n'entraîne pas de modification importante de la disposition des vecteurs. Pour J1, les vecteurs des mesures de largeur Wd, Wr_left et Wr_right, mais aussi les vecteurs d'épaisseur des aires adorales distales B_dmedian et B_dright peuvent être considérés comme dirigés vers la gauche le long de l'axe MDS1. Les vecteurs B_dleft et Wp sont dirigés vers le cadran inférieur gauche. Les vecteurs T_central, B_pright, et dans une moindre mesure Wpmax sont dirigés vers le pôle inférieur de l'axe MDS2. Les vecteurs B_pleft et h_ambd sont dirigés vers le cadran supérieur gauche. Les vecteurs des mesures de hauteur H, h_left, h_right, et h_ambp sont dirigés vers le pôle supérieur de l'axe MDS2. Pour J2, dans ce graphique, les ratios de largeur (Wd_Wp, Wr_left_Wp, Wr_right_Wp, Wpmax_Wp) mais aussi h_ambd_Wp sont dirigés vers la gauche le long de l'axe MDS1. Les vecteurs B_dleft_Wp, B_dmedian_Wp, B_dright_Wp et T_central_Wp sont dirigés vers le cadran inférieur gauche. Le vecteur B_pleft_Wp est dirigé vers le cadran supérieur gauche alors que pright_Wp est dirigé vers le pôle inférieur de l'axe MDS2. Comme pour J1, les vecteurs des mesures de hauteur (H_Wp, h_left_Wp, h_right_Wp, h_ambp_Wp) sont dirigés vers le pôle supérieur de l'axe MDS2.

IIBr

La nMDS réalisée avec le jeu de données J1 (Fig. 46A) présente un gros groupe de points à l'extrême droite de MDS1. Ce nuage s'étale progressivement vers la gauche. En même temps, le nuage de points s'étale de plus en plus sur MDS2. En deux dimensions cela donne l'aspect d'un cône qui s'ouvre vers la gauche. Avec J2 les points sont plus étalés vers la droite (Fig. 46B). En attribuant chaque point au spécimen auquel il appartient, on observe que l'étalement

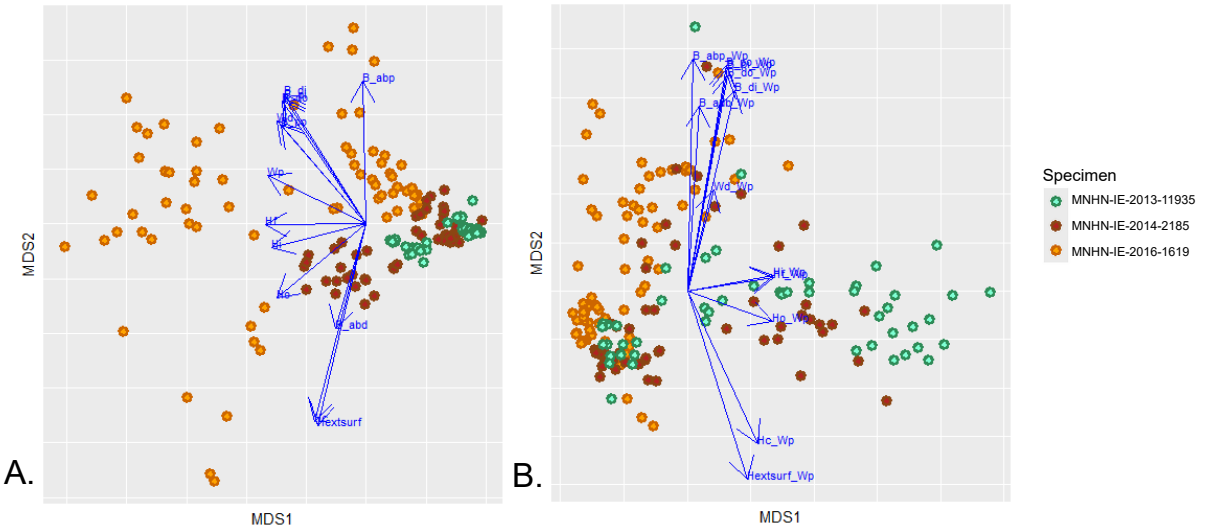


Figure 46. nMDS sur les mesures 3D des IIBr de IE-2013-11935 (vert), IE-2014-2185 (marron) et IE-2016-1619 (orange). A. J1 (mesures brutes). B. J2 (mesures divisées par Wp de la brachiale). Explications des mesures dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 11.

des brachiales de chaque spécimen varie entre J1 et J2. Ainsi, avec J1, le petit spécimen IE-2013-11935 présente deux groupes de points à faible distance l'un de l'autre à droite de l'espace d'ordination. Avec J2, IE-2013-11935 a un groupe de point à gauche de l'espace d'ordination et un deuxième groupe très dispersé qui s'étale vers la droite. Avec J1, le spécimen intermédiaire IE-2014-2185 présente aussi deux groupes de points. Le premier se positionne à droite entre les deux groupes de IE-2013-11935. Le deuxième se positionne à gauche de ceux-ci. Les points de ces deux groupes sont tous les plus dispersés que ceux de IE-2013-11935. Avec J2, la séparation en deux groupes est moins nette. Cependant, on a une zone plus dense dans le cadran inférieur gauche de l'espace d'ordination et une zone avec des points fortement dispersés s'étalant vers la droite. Avec J1 et J2, les points du grand spécimen IE-2016-1619 ne semblent pas former de groupes bien définis. Avec J1, un groupe plus dense de points se trouve à droite, au-dessus des points les plus à gauche de IE-2013-11935. Les autres points s'étalent fortement vers la gauche ainsi que le long de l'axe MDS2. Avec J2, on observe un groupe de points plus dense à gauche et des points qui s'étalent surtout vers le haut de l'axe MDS2.

Les vecteurs de corrélation s'étalent de nouveau en éventail dans l'espace d'ordination. Néanmoins, dans les graphiques, ils sont dirigés dans des directions opposées le long de MDS1 en fonction du jeu de données utilisé. Avec J1, dans ce graphique, le vecteur de la variable hauteur Hf et en moindre celui de la hauteur latérale Hi sont dirigés vers la gauche le long de l'axe MDS1. Les vecteurs des mesures Ho, B_abd, Hc et Hextsurf sont dirigés vers le cadran inférieur gauche. Les trois derniers sont plus dirigés vers le pôle inférieur de MDS2. Les vecteurs de largeur (Wp, Wd) et épaisseur (B_po, B_pi, B_do, B_di) sont dirigés vers le cadran supérieur gauche. Le vecteur de la variable B_abp est dirigé vers le pôle supérieur de l'axe MDS2. Avec J2, dans ce graphique, Les vecteurs des ratios Hf_Wp, Ho_Wp, et Hi_Wp sont dirigés vers la droite le long de l'axe MDS1. Les ratios Hc_Wp et Hextsurf_Wp sont dirigés vers le pôle inférieur de l'axe MDS2. Les vecteurs des mesures de'épaisseur (B_abp_Wp, B_adp_Wp, B_po_Wp, B_pi_Wp, B_do_Wp, B_di_Wp) et largeur (Wd_Wp) sont dirigés vers le pôle supérieur de l'axe MDS2.

Analyse des bras du petit spécimen IE-2013-11935

Pour le petit spécimen IE-2013-11935 dans l'espace d'ordination obtenu avec J1 (Fig. 47), on observe deux groupes de brachiales de la série proximale (correspond à « proximal » sur figure) : l'un plus à gauche (P1), l'autre plus en bas à droite et plus dispersé (P2). On observe

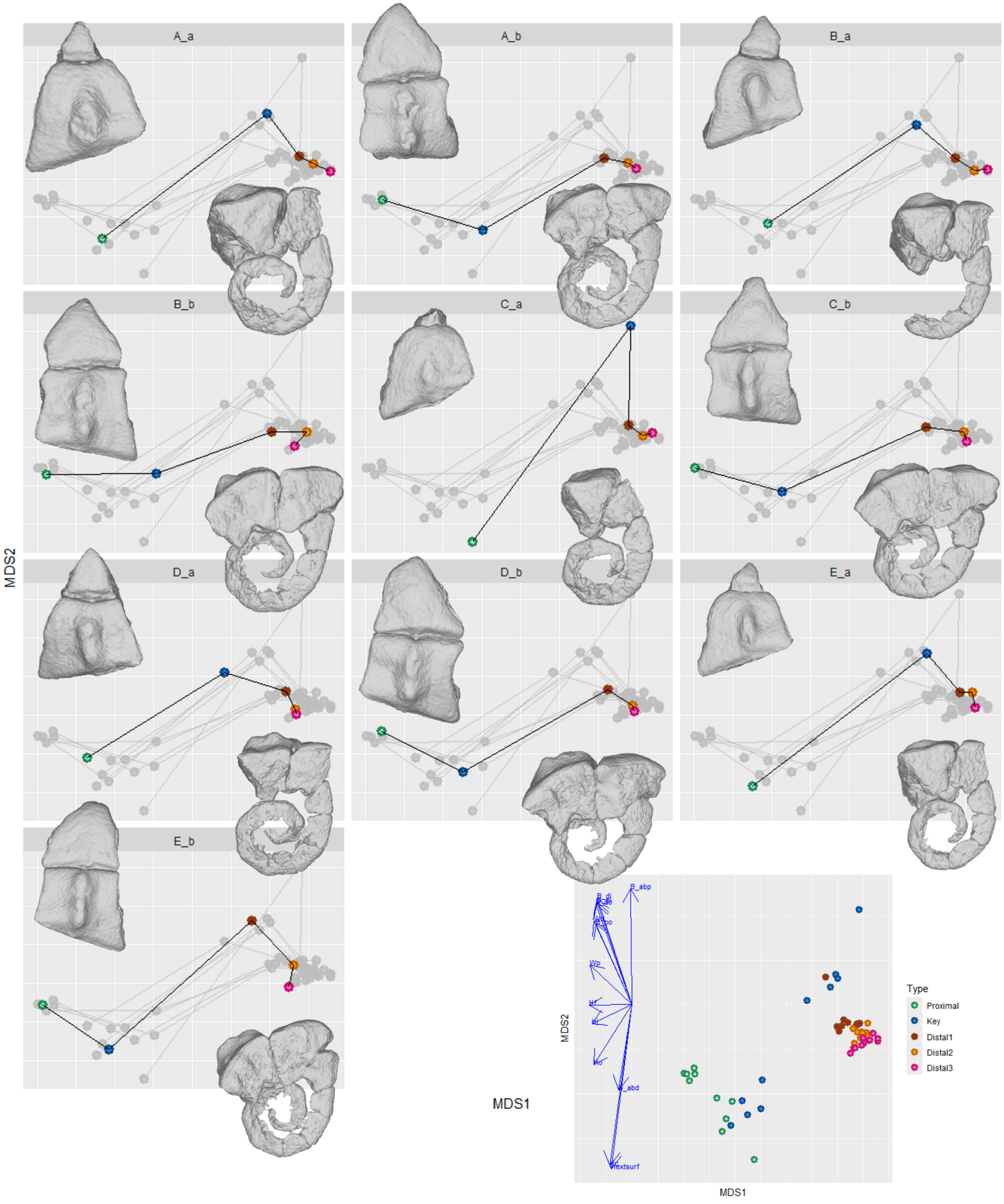


Figure 47. nMDS sur les mesures 3D des IIBr de IE-2013-11935 en utilisant J1. Chaque case correspond à la même nMDS avec à chaque fois un autre bras mis en avant. Les différentes brachiales du bras sont connectées dans l'ordre d'apparition le long du bras. Les lettres A, B, C, D, E désignent le rayon, les lettres a, b désignent le bras gauche et droit, respectivement. En haut à gauche de chaque case : figure de la série proximale en vue externe du bras en question. En bas à droite de chaque case : vue latérale de ce même bras avec la série distale. En bas à gauche de la figure, nMDS avec toutes les IIBr de tous les bras. Groupes expliqués dans le texte. Explications des mesures dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 11. Figures avec J2 dans Annexe 10A.

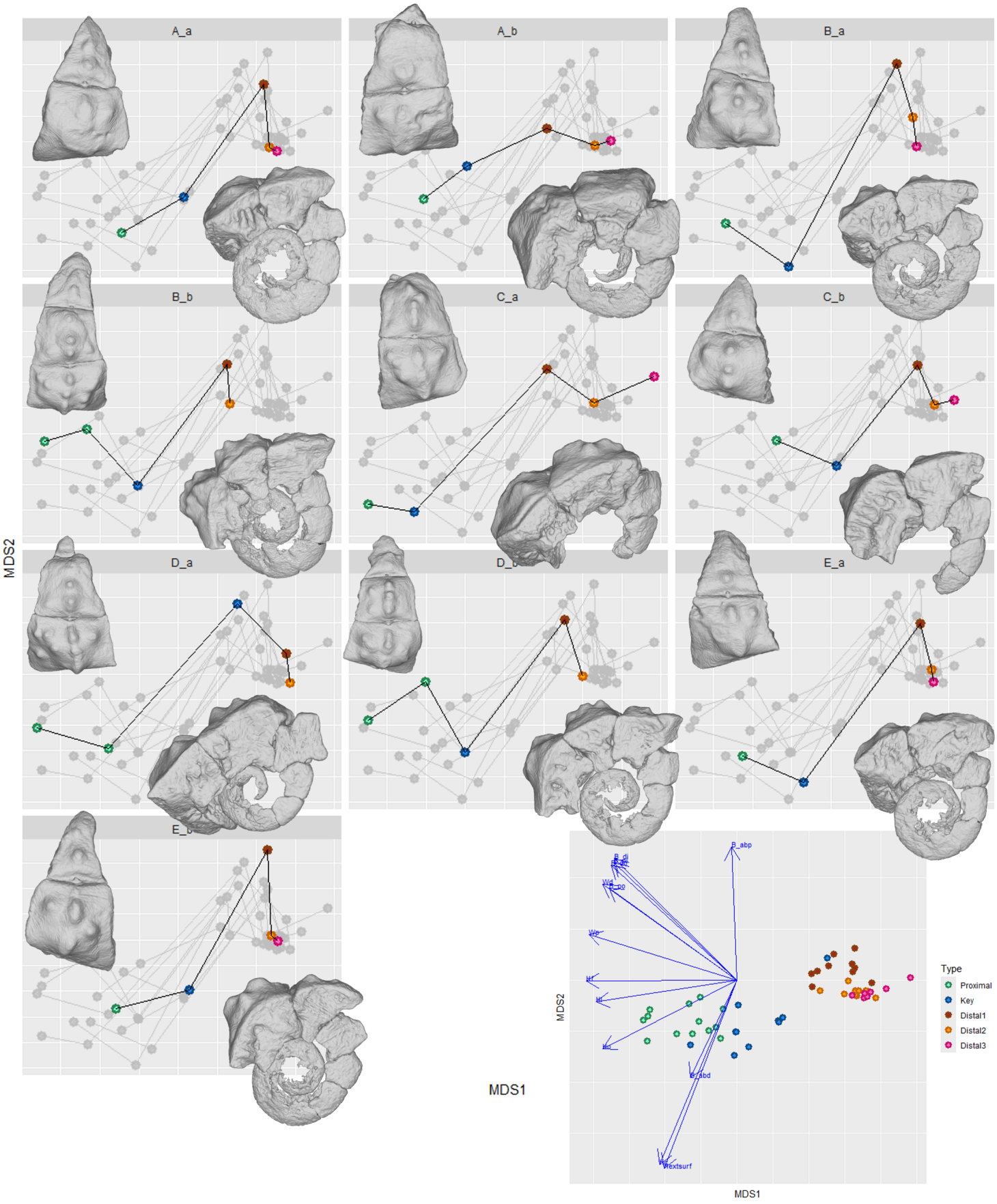


Figure 48. nMDS sur les mesures 3D des IIBr de IE-2014-2185 en utilisant J1. Chaque case correspond à la même nMDS avec à chaque fois un autre bras mis en avant. Les différentes brachiales du bras sont connectées dans l'ordre d'apparition le long du bras. Les lettres A, B, C, D, E désignent le rayon, les lettres a, b désignent le bras gauche et droit, respectivement. En haut à gauche de chaque case : figure de la série proximale en vue externe du bras en question. En bas à droite de chaque case : vue latérale de ce même bras avec la série distale. En bas à gauche de la figure, nMDS avec toutes les IIBr de tous les bras. Groupes expliqués dans le texte. Explications des mesures dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 11. Figures avec J2 dans Annexe 10B.

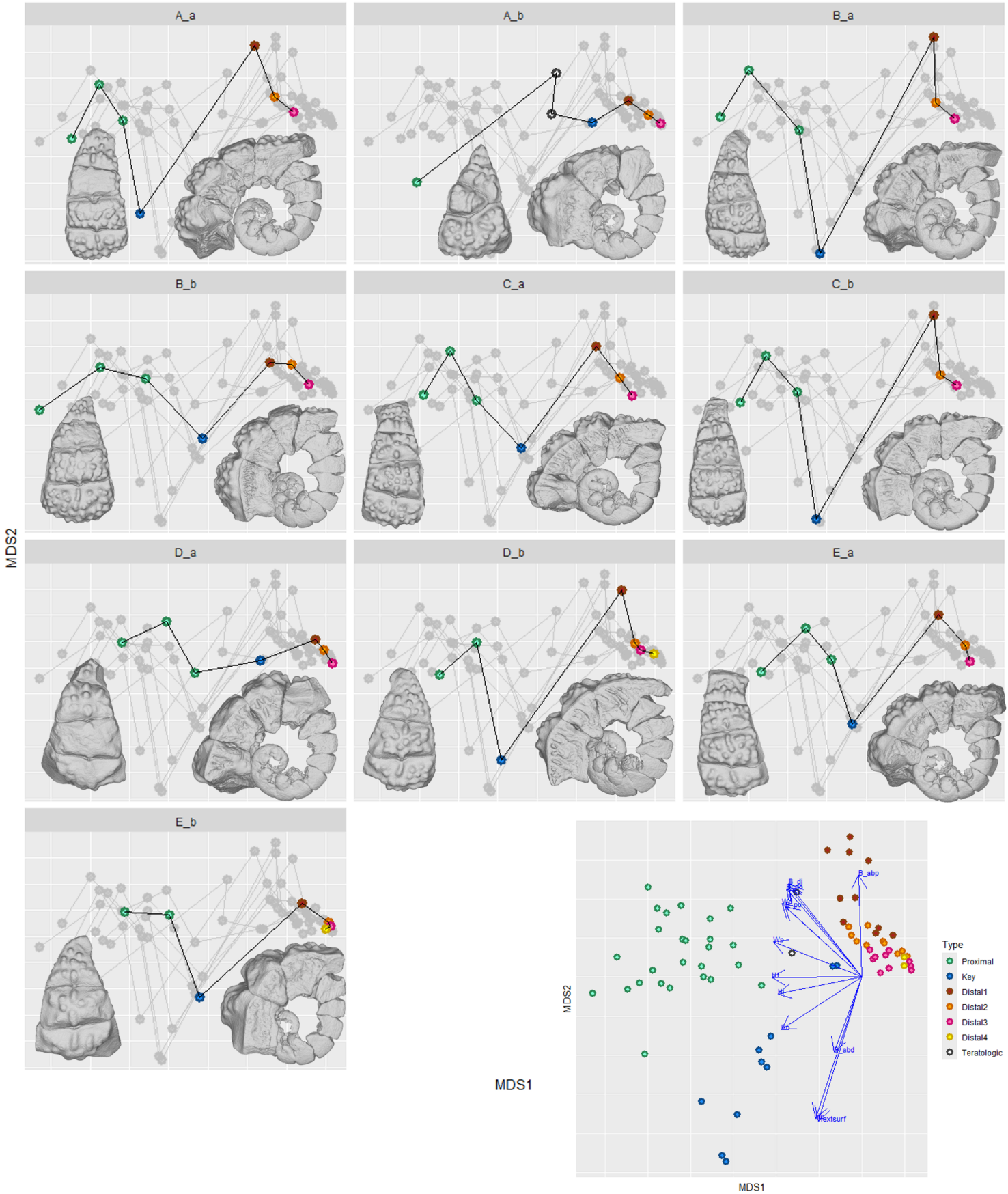


Figure 49. nMDS sur les mesures 3D des IIBr de IE-2016-1619 en utilisant J1. Chaque case correspond à la même nMDS avec à chaque fois un autre bras mis en avant. Les différentes brachiales du bras sont connectées dans l'ordre d'apparition le long du bras. Les lettres A, B, C, D, E désignent le rayon, les lettres a, b désignent le bras gauche et droit, respectivement. En haut à gauche de chaque case : figure de la série proximale en vue externe du bras en question. En bas à droite de chaque case : vue latérale de ce même bras avec la série distale. En bas à gauche de la figure, nMDS avec toutes les IIBr de tous les bras. Groupes expliqués dans le texte. Explications des mesures dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 11. Figures avec J2 dans Annexe 10C.

aussi deux groupes de points pour les brachiales clés de voûte (key) : l'un (K1) coupe légèrement le groupe P2, l'autre (K2) est disposé au-dessus du groupe de brachiales distales (DD). Le groupe P1 est composé de toutes les IIBr1 des bras droits, alors que le groupe P2 est composé des IIBr1 des bras gauches. Le groupe K1 est composé uniquement des brachiales clés de voûte des bras droits. Le groupe K2 est composé des brachiales clés de voûte des bras gauches. On observe une brachiale de la série distale du bras droit du rayon Eb proche du groupe K2. Le groupe DD est composé de la grande majorité des brachiales de la série distale des bras gauches et droits. On peut noter deux cas particuliers. Le premier concerne le bras Ca dont la IIBr1 est la brachiale la plus basse de tout le nuage de points et dont la IIBr2 clé de voûte est le point le plus haut. Le deuxième cas particulier concerne le bras Eb dont la clé de voûte est la plus à gauche et la plus basse de toutes les clés de voûte et dont la première brachiale de la série distale est la plus haute et la plus à gauche de toutes les brachiales distales. La disposition des brachiales clés de voûte suggère un continuum morphologique de IIBr2Ca en haut à droite vers IIBr2Eb en bas à gauche.

Analyse des bras du spécimen intermédiaire IE-2014-2185

Dans l'espace d'ordination obtenu avec J1 pour le spécimen intermédiaire IE-2014-2185 (Fig. 48), les brachiales de la série proximale des trois bras Bb, Da, et Db – qui possèdent trois brachiales proximales – forment à eux trois un groupe (P1) à part parmi les brachiales proximales. Les autres brachiales de la série proximale non clés de voûte se positionnent dans un cluster assez dispersé plus à droite (P2). Les premières brachiales de la série distale forment un groupe (D1) au-dessus et plus à gauche des autres brachiales distales (DD). Ce cluster coupe partiellement le cluster des clés de voûte (K1). Les clés de voûte des bras Bb et Db se superposent à l'extrême droite du cluster de brachiales clés de voûte, la clé de voûte du bras Da est la plus haute de toutes, se plaçant presque au sein de D1. De même, la première brachiale de la série distale du bras Da est très à droite dans le groupe DD. Le fait que la position de la brachiale clé de voûte varie par rapport à la position de la brachiale qui la précède est générale. La position varie surtout le long de MDS2 : soit elle se trouve au-dessus (bras Aa, Ab, Da, Eb), soit presque au même niveau (bras Ca), soit en-dessous (bras Ba, Bb, Cb, Db, Ea). Elles présentent beaucoup de variabilité. Ainsi, par exemple, les bras Aa, Cb, et Eb ont des brachiales clés de voûte très proches dans l'espace d'ordination. Néanmoins, alors que les premières brachiales distales de Aa et Ea sont aussi très proches ce n'est pas le cas de la première brachiale distale de Eb qui est la plus haute de toutes les brachiales de son type. De même, la IIBr3 du bras Ea est dans le même cluster que les IIBr3 de Aa et Cb mais sa brachiale clé de voûte est bien plus basse dans l'espace d'ordination que celles des deux autres bras.

Analyse des bras du grand spécimen IE-2016-1619

Avec J1 pour les brachiales du grand spécimen IE-2016-1619 (Fig. 49), on voit que les brachiales proximales non clés de voûte forment un grand groupe de points (P) assez dispersés mais séparé de tous les autres types de brachiales. Seule la IIBr1 du bras Ab se retrouve un peu isolée en bas à gauche du groupe P. Le groupe de brachiales clés de voûte (K) est aussi très dispersé et s'étire depuis l'espace proche des brachiales de la série distale vers le bas les valeurs les plus basses de MDS2. Les premières brachiales de la série distale forment un groupe (D1) qui s'étale vers le haut de MDS2 et se mélange légèrement avec le groupe de brachiales plus distales (DD). On observe aussi que plus la clé de voûte est basse plus la première brachiale distale est haute.

1.2. Discussion

1.2.1. Variation intraspécifique

Les grands spécimens possèdent le caractère diagnostique qualitatif « voûte hémisphérique » et le caractère quantitatif « série proximale de trois à cinq brachiales ». Ceci, ainsi que le fait qu'ils proviennent tous de la même région géographique, explique leur attribution initiale à l'espèce *Holopus alidis*.

Avec 12 grands spécimens, notre échantillonnage peut être considéré comme petit. Ce faible échantillon fait que les statistiques calculées ne soient pas fiables. Le nombre de spécimens par station ou région géographique est encore plus faible : quatre spécimens provenant de stations au nord de Maré (dont un cassé), trois spécimens du guyot de la mission Volsmar, et cinq spécimens du champ d'*Holopus* du mont Munida. Cependant, cette étude exploratoire de la diversité morphologique nous permet d'établir l'existence de variations intrapopulationelle et intraspécifique.

Ainsi, les différents caractères quantitatifs classiques mesurés au niveau du calice présentent de la variation qui peut être importante. Avec des coefficients de variation de 0,06 et 0,07, respectivement, les caractères quantitatifs qui varient le moins sont le diamètre aboral et la largeur proximale moyenne par spécimen des IBrax. En revanche, on peut considérer que les mesures de la hauteur du calice, H et h, varient beaucoup avec des coefficients de variation de plus de 0,25.

De plus, le ratio H/h varie d'un spécimen à l'autre. Ceci implique que différents spécimens sont plus ou moins penchés. En mesurant les cinq côtés du calice, on observe que non seulement tous les cinq côtés varient mais aussi que le côté le plus court n'est pas toujours le même. Ceci signifie que le calice sera penché vers la gauche ou la droite en fonction des spécimens (Fig. 50).

Quand on enlève le spécimen IE-2019-3072d, qui est particulièrement petit, on n'observe pas de corrélation entre la hauteur et la largeur des IBrax. Comme montré par la Figure 30E de la variation existe au sein d'un même spécimen et varie entre spécimens. Le fait que ces deux mesures soient indépendantes suggère que la croissance en hauteur de la IBrax est indépendante de la croissance en largeur. De plus, la Figure 30E suggère qu'il n'y a pas toujours une différenciation nette en un trivium et un bivium. En revanche, il semble exister tout un continuum avec des différences plus ou moins marquées entre IBrax. Le fait que cette différenciation des bras soit peu marquée avait déjà été suggéré par Bourseau *et al.* (1991) et semble se confirmer avec notre échantillon plus grand.

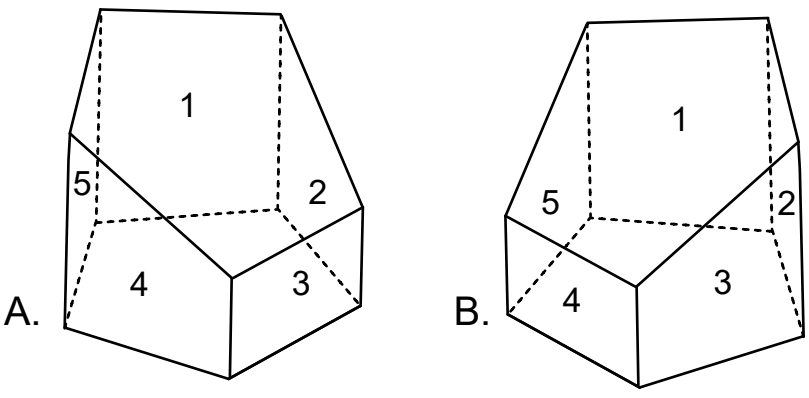


Figure 50. Représentation shématique de l'effet sur la courbure du calice en fonction de si le côté le plus court est le côté numéro 3 (A.) ou le côté numéro 4 (B.)

De plus, nous pouvons observer un continuum du nombre de bras avec trois brachiales et quatre brachiales dans la série proximale. Le nombre maximal de brachiales de la série proximale et la proportion de bras à trois brachiales dans la série proximale paraissent être des caractères indépendants du diamètre aboral. Cependant, l'échantillon n'est pas suffisamment grand pour pouvoir le confirmer. En outre, nous observons beaucoup de variation dans la longueur des bras pour un même nombre de brachiales. Cette variation semble surtout due à la variation en hauteur des brachiales clés de voûte.

On observe aussi de la variation dans les caractères qualitatifs. Le degré de tuberculation ainsi que la formation d'une ride médiane sur les brachiales semblent être un continuum pouvant varier au sein d'un même individu. Il en va de même pour la variation de la morphologie de la surface externe des brachiales clés de voûte. La variation de ce caractère est très importante même au sein d'un même individu. Entre spécimens, le point commun principal des brachiales clés de voûte est leur imbrication de façon à former une surface distale fermée.

Les spécimens semblent varier de façon indépendante de leur station de collecte. Ainsi, pour les différentes mesures classiques et leurs ratios, la courbure du calice, et les dimensions des différents types de brachiales, les spécimens des différentes stations sont mélangés. Si l'attribution des grands spécimens à *H. alidis* est qualifiée d'hypothèse taxonomique zéro, alors nous ne pouvons pas infirmer cette hypothèse avec l'échantillon actuel et les mesures effectuées.

Les nouveaux échantillons augmentent le champ de variation défini initialement par la série type de *H. alidis*. Notamment, les cinq spécimens collectés à la même station sur le mont Munida présentent (ou sont proches de) plusieurs des valeurs extrêmes du champ de variation morphologique. Si tous les spécimens de la même station appartiennent à la même population, si la variation intraspécifique ne peut pas être moindre que la variation intrapopulation, et si l'attribution à une espèce se fait par son appartenance à un champ morphologique, alors tous les spécimens qui rentrent dans le champ de variation défini par cette population doivent être considérés comme appartenant à la même espèce.

Dans l'état actuel de nos connaissances, sans un échantillon plus grand et sans connaissances sur l'environnement dans lequel les différents spécimens se sont développés, il est peu prudent de supposer un rôle biologique à toute cette variation. Elle peut être expliquée par de la variation intraspécifique aléatoire.

L'existence d'espèces ou lignées (pseudo-)cryptiques sympatriques chez les crinoïdes est connue (*e.g.* Hemery *et al.* 2012 ; Torrence *et al.* 2012 ; Naughton *et al.* 2014). Un échantillon plus grand pourrait potentiellement démontrer qu'il y a bien des différences morphologiques qui justifieraient la séparation de *H. alidis* en plusieurs morphotypes, voire espèces. Néanmoins, la difficulté d'accès à leur habitat limite la possibilité d'améliorer cet échantillon. Des méthodes moléculaires pourraient potentiellement apporter des nouvelles informations même dans le cas d'un petit échantillon.

1.2.2. Variation intraspécifique entre spécimens petit, intermédiaire et grand

Le spécimen intermédiaire IE-2014-2185 présente à la fois des bras avec deux et trois brachiales dans la série proximale. De ce fait, ce spécimen peut être considéré comme présentant un état intermédiaire de ce caractère méristique entre les grands spécimens (avec trois ou quatre brachiales dans la série proximale) et le petit spécimen IE-2013-11935 (avec principalement deux brachiales dans la série proximale). De plus, les deux petits spécimens (le petit spécimen IE-2013-11935 et le spécimen intermédiaire IE-2014-2185) proviennent

d'approximativement la même région géographique que les autres spécimens connus de *H. alidis*. Ceci a justifié leur identification initiale en tant que *H. alidis*. Leur petite taille a mené à les qualifier de spécimens juvéniles de *H. alidis*. Pour la suite de ce chapitre j'appellerai le petit spécimen IE-2013-11935 « spécimen juvénile » et le spécimen intermédiaire IE-2014-2185 « spécimen intermédiaire ». Quand ces deux spécimens seront comparés aux autres spécimens plus grands, ils seront réunis sous les termes « petits spécimens ».

Les deux petits spécimens se différencient des grands spécimens par un diamètre aboral du calice plus petit et des mesures de la voûte plus petite. Cependant, le spécimen intermédiaire présente une hauteur maximale du calice plus grande que deux des spécimens adultes. Néanmoins, dans un des deux cas le spécimen est cassé (IE-2016-1654) et dans l'autre la différence est de l'ordre de l'erreur de mesure (IE-2013-10008). Le spécimen intermédiaire se rapproche donc des valeurs les plus basses de hauteur maximale du calice qu'on puisse retrouver chez les *H. alidis* adultes.

Les caractères quantitatifs et qualitatifs du spécimen intermédiaire sont plus similaire aux grands spécimens que ne l'est le spécimen juvénile. En effet, proportionnellement, la coupe aborale (H/D) et la voûte (Hv/Dv) du spécimen intermédiaire sont similaires à ce qu'on peut observer parmi les spécimens adultes. Au contraire, la coupe et la voûte du spécimen juvénile ont une hauteur proportionnellement moindre. L'utilisation du ratio H/h, pose problème pour quantifier la courbure du calice. En effet, ce ratio indique que le spécimen juvénile possède une courbure similaire aux spécimens adultes alors que l'observation qualitative montre que le calice du juvénile n'est pas courbe. Quantitativement, ceci est observable quand on mesure les cinq hauteurs du calice : la différence entre hauteurs est faible et les hauteurs forment une courbe en zigzag avec le 3e côté étant plus haut que le 2e et 4e côté. Au contraire, la courbure du spécimen intermédiaire est plus importante que celle de n'importe quel autre spécimen mesuré.

Le degré de tuberculation de l'ornementation varie aussi entre grands spécimens et petits spécimens. Que ce soit sur le calice ou les brachiales, les deux petits spécimens présentent beaucoup moins de tubercules que les spécimens adultes. Cependant, tous ont des ornementations formant une ride radiale sur la coupe aborale, ainsi qu'une ornementation en Y plus ou moins développée sur les IBrax, et des crêtes médianes sur les IIBr.

A cette variation morphologique des caractères externes s'ajoute celle des caractères internes. Ainsi, chez les trois spécimens les articulations des radiales présentent toutes *(i)* des aires aborales bien délimitées, occupant toute l'épaisseur du bord adoral de la coupe aborale ; *(ii)* des fossettes aborales profondes et bien délimitées et traversées par des rides irrégulières ; *(iii)* des structures interradiales simples, se composant d'un processus interradial externe connecté par une crête plutôt fine à un processus interradial interne triangulaire. Cependant, elles diffèrent notamment dans la taille du processus interne et donc dans l'angle de la surface articulaire qui est plus penchée vers l'extérieur lorsque l'organisme est plus grand. De même, tous les spécimens scannés possèdent un système nerveux aboral (SNA) avec des canaux « calicinaux », comme décrit par Grimmer et Holland (1990) pour *H. rangii*. Cependant, ils diffèrent dans le degré de recouvrement du SNA par le squelette au niveau des canaux de l'anneau nerveux. De plus, on observe de la variation dans la disposition des bras à l'intérieur de la voûte : la régularité du pattern observé chez le spécimen juvénile n'est pas observée chez les spécimens de taille supérieure. On observe aussi de la variation au niveau des orales. En effet, entre le spécimen juvénile et l'adulte, on a une augmentation de la taille accompagnée d'une augmentation du nombre de perforations. Le tegmen aussi varie : le spécimen juvénile ne

présente aucune plaque tegminale calcifiée et plus le spécimen est grand plus il présente de plaques tegminales et plus elles peuvent être grandes.

Le système digestif n'a pas pu être étudié pour les spécimens adultes et juvénile. Plus de spécimens de *H. alidis* doivent être segmentés pour confirmer que l'observation faite du système digestif du spécimen intermédiaire est bien représentative de cette espèce. En effet, elle ne correspond à aucun autre système digestif décrit chez les crinoïdes (*e.g.* LaHaye & Holland 1984 ; Heinzeller & Welsch 1994).

De la variation est aussi observable au niveau des IBrax. Ainsi, en essayant d'enlever l'effet de la taille (utilisant J2), la variation intraspécimen des IBrax est très faible pour le spécimen juvénile et importante pour les deux spécimens plus grands. Cette augmentation de la variabilité des IBrax pourrait être en lien avec l'augmentation de la variabilité de la morphologie générale des rayons. En effet, chez le spécimen adulte et le spécimen intermédiaire, les différents rayons peuvent être divisés en bivium-trivium, alors que chez le spécimen juvénile les cinq rayons se ressemblent.

De plus, on peut observer qualitativement et avec les vecteurs de corrélation que, même si l'ossicule est en général plus gros, les IBrax du spécimen adulte scanné diffèrent de ceux du spécimen intermédiaire notamment par *(i)* la taille supérieure des surfaces adorales d'appui ; *(ii)* le renflement de la surface aborale qui est plus importante ; *(iii)* une hauteur centrale et des hauteurs latérales proportionnellement plus basses. Qualitativement, notons aussi qu'en passant du spécimen juvénile au spécimen intermédiaire et du spécimen intermédiaire au spécimen adulte, on diminue la surface occupée par les crénulations latérales (Fig. 35).

On observe aussi de la variation entre spécimens de tailles différentes quand on compare la morphologie des différents types de IIBr et quand on compare les relations entre les différents types de brachiales. Chez les trois spécimens, on observe dans les nMDS des zones de chevauchement des morphologies des différents types de IIBr. Ainsi, les IIBr les plus proximales occupent toujours les positions les plus à gauche. Avec J1 leur position est associée à une hauteur générale plus grande (fulcrale et latérale) et une largeur proximale plus grande. Les IIBr suivantes de la série proximale, mais qui ne sont pas des clés de voûte, s'étalent plus vers la droite de l'espace d'ordination. Plus petites que les premières, elles partagent partiellement l'espace d'ordination avec une partie des clés des voûte chez les deux petits spécimens mais pas chez le spécimen adulte. Chez ce dernier, ces deux types de brachiales sont bien différenciées l'une de l'autre. La position plus basse des brachiales clés de voûte dans les graphiques est associée à une surface externe, Hc et l'aire aborale distale qui sont plus grandes. Ayant une morphologie plus particulière, on peut considérer que chez le spécimen adulte les clés de voûte sont bien plus spécialisées que chez les deux autres spécimens où les clés de voûte restent dans un espace proche des IIBr de la série proximale non clé de voûte. On retrouve ensuite chez les trois spécimens, et surtout chez le spécimen juvénile, certaines clés de voûte qui se positionnent dans la moitié supérieure de l'espace d'ordination parmi au moins certaines des premières brachiales de la série distale. Dans J1 cet espace est associé à un petit Hc et une grande aire aborale proximale. Les brachiales les plus distales mesurées occupent toutes un espace assez similaire, plus à droite des premières brachiales de la série distale. Si le changement morphologique est peu marqué entre les trois spécimens avec J1 (elles sont « juste des petites brachiales »), des différences deviennent apparentes quand on regarde leur position avec J2. Ainsi, depuis le spécimen juvénile jusqu'au spécimen adulte, s'observe un fort déplacement de la position de ces brachiales vers la gauche et vers le haut. Ceci équivaut à une perte en hauteur et une augmentation en épaisseur des aires aborales et adorales du plus petit

spécimen au plus grand. L'espace occupé par les deuxièmes et troisièmes brachiales distales du grand spécimen est pratiquement celui des premières brachiales distales du spécimen intermédiaire, et les deuxièmes et troisièmes brachiales distales de ce dernier occupent un espace proche de l'espace des premières brachiales distales du spécimen juvénile.

1.2.3. Hypothèse du développement des bras : le tapis roulant

La description du morphoespace des IIBr permet de visualiser la proximité morphologique pouvant exister entre différents types de brachiales au sein des différents spécimens. Le chevauchement des morphoespaces occupés par différents types de brachiales permet de proposer une hypothèse sur le développement des bras chez *H. alidis* que nous pouvons qualifier de « tapis roulant ». Le chevauchement des espaces occupés par différents types de brachiales successifs suggérerait la possibilité pour une brachiale de passer d'un type à l'autre. De ce fait, on « sortirait » les brachiales de la série distale de la voûte en les « transformant » en brachiales de la série proximale.

En effet, chez le spécimen juvénile et le spécimen intermédiaire, la proximité entre certaines clés de voûte et les brachiales plus proximales suggère qu'un passage est possible d'un type de brachiale à l'autre avec la diminution proportionnelle de Hc et de l'aire aborale distale. Cela passerait par un développement des hauteurs latérales qui entraînerait aussi un développement de Wd et des aires adorales distales.

De même, chez les deux petits spécimens, une autre partie des brachiales clés de voûte partage le même espace morphologique que les premières brachiales de la série distale. Cet espace est marqué notamment par une grande aire aborale proximale et un petit Hc (et une petite surface visible de l'extérieure). De ce fait, le passage de première brachiale de la série distale vers brachiale clé de voûte se ferait par une augmentation de l'aire aborale proximale.

Ensuite, le passage d'un groupe de clés de voûte vers l'autre pourrait se faire par l'extension de l'aire aborale distale et la croissance de Hc et de la surface visible à l'extérieur.

Une aire de transition suggère qu'il est aussi possible de passer de la morphologie des deuxièmes et troisièmes brachiales distales vers la morphologie des premières brachiales distales. Ceci pourrait se faire notamment en augmentant l'aire aborale proximale.

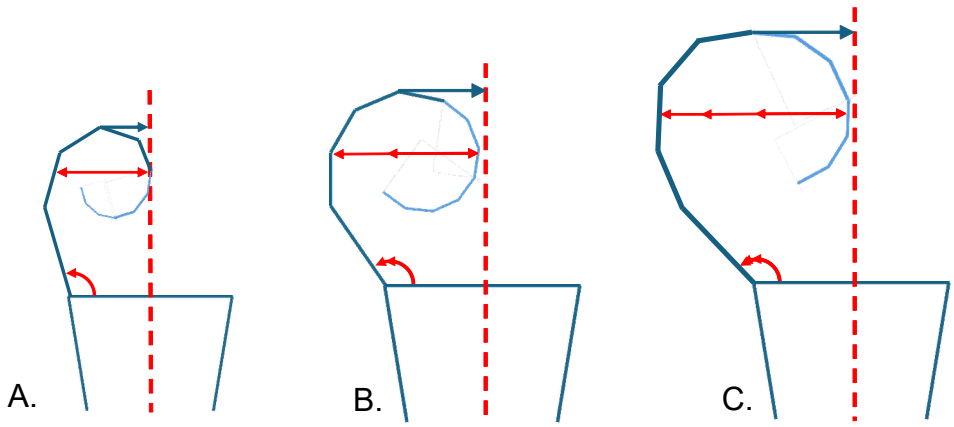


Figure 51. Représentation schématique du calice et d'un bras chez *Holopus alidis*. A. Stade juvénile avec trois IIBr dans la série proximale. B. Stade adulte avec quatre IIBr dans la série proximale. C. Stade peu probable avec plus de quatre IIBr dans la série proximale. Ligne pointillé rouge : axe central de la voûte. Flèches droites rouges : taille et incrémentation de la taille des bras. Flèches en arc rouges : angle et augmentation de l'angle entre le calice et la IBrax. Flèche verte : direction de croissance de l'excroissance distale par rapport à l'axe central de la brachiale (cf. Fig. 36). Segments verts : IBrax et IIBr de la série proximale. Segments bleus : IIBr de la série distale.

Le grand spécimen diffère par le fait que les clusters des types de brachiales sont bien plus séparés. Or, une forte variation morphologique existe et il y bel et bien des morphologies intermédiaires. Ainsi les clés de voûte des bras Ab et Da sont intermédiaires avec l'espace occupé par les premières brachiales de la série distale. Ceci peut suggérer que chez ce spécimen il est aussi possible de passer d'un type de brachiale à l'autre.

Comment interpréter la spécialisation des morphologies des brachiales chez ce grand spécimen ? Une explication possible est que le grand spécimen IE-2016-1619 a pratiquement atteint la limite d'une contrainte architecturale qui est la formation d'une voûte hémisphérique formée par des bras enroulés (Fig. 51). En effet, la fermeture de la voûte en une forme hémisphérique est uniquement possible par le développement des excroissances distales des dernières brachiales de la série proximale, c'est-à-dire les brachiales clés de voûte. Ces excroissances recouvrent l'espace dans l'axe central de la voûte, au-dessus de la partie proximale de la série distale des IIBr. C'est toujours cet espace central qui devra être recouvert si on veut former une voûte hémisphérique sans dépression centrale. L'excroissance distale devra donc toujours grandir de façon à combler ce trou.

On peut supposer que la croissance affecte à la fois la largeur et la longueur de chaque brachiale de la série proximale et de la série distale (même si les taux de croissance dans les différentes directions peuvent varier entre positions le long du bras et entre les différents bras). Dans ce cas, le bras finit impérativement par grossir et s'élargir. Ceci entraîne une augmentation du rayon du bras enroulé et donc de la place qu'il occupe dans la voûte. Comme les bras enroulés se touchent dans l'axe central, une augmentation du rayon implique que l'augmentation de l'espace occupé par le bras ne peut se faire que vers l'extérieur. Or, comme le bras est attaché au calice, et si le calice n'augmente pas de taille à la même vitesse, c'est l'angle entre le rayon et le calice qui doit être augmenté. Étant donné que le bras est un arc de brachiales qui se succèdent, une augmentation de l'angle entre bras et calice implique que la brachiale au sommet de l'arc avant l'augmentation – on l'appellera IIBrN – sera progressivement décalée vers l'extérieur. Si l'angle augmente on atteindra un angle à partir duquel elle ne sera plus la brachiale la plus haute. C'est la brachiale qui la succède distalement, IIBrN+1, qui occupera cette place. Or, si l'excroissance distale de IIBrN est subparallèle au canal axial, en augmentant progressivement l'angle entre bras et calice et en déplaçant l'arc, on atteint un angle pour lequel l'excroissance distale de IIBrN+1 doit grandir parallèlement au canal axial du bras (Fig. 51C). Cependant, une croissance parallèle n'est pas possible car elle implique de grandir dans la direction de la surface articulaire distale de la brachiale plus haute dans l'arc (IIBrN+1) et de grandir à travers la brachiale qui la suit (IIBrN+2). De ce fait, si avec quatre brachiales l'excroissance distale a une croissance subparallèle à l'axe de la brachiale, il manque très peu d'ouverture de l'angle du rayon avec le calice pour que la croissance soit vraiment parallèle et donc impossible. Ceci expliquerait pourquoi la plupart des grands spécimens de *H. alidis* ont au maximum quatre IIBr par bras.

Ne pouvant plus rajouter de brachiales supplémentaires à la série proximale les brachiales des spécimens adultes continuent à se « spécialiser » morphologiquement permettant le maintien d'une voûte hémisphérique en s'allongeant et adaptant la morphologie de leur excroissance distale. Cette spécialisation permet aux brachiales de fermer la voûte et de combler des éventuelles ouvertures dû à de la croissance subséquente. De ce fait, Hc, Hextsurf et B_abd de la clé de voûte augmentent fortement pour continuer à maintenir une surface fermée, et B_abp augmente fortement chez la première brachiale de la série distale pour permettre justement de la place à l'excroissance distale de la clé de voûte d'atteindre l'axe central.

Deux spécimens possèdent des bras avec cinq brachiales dans la série proximale. Ces spécimens présentent aussi des voûtes hémisphériques sans dépression centrale détectable. Ceci montre que de la variation est possible dans le nombre maximal de brachiales. Cette conformation pourrait potentiellement s'expliquer au moins en partie par des excroissances distales très fines qui n'entreraient pas en collision avec la première brachiale distale. Elle pourrait aussi potentiellement être expliquée par des brachiales proximales plus courtes. Nous manquons de spécimens et de bras à cinq brachiales pour tester formellement cette hypothèse. Cette conformation à cinq brachiales pourrait aussi être expliquée par une série distale qui pourrait *(i)* être plus courte et/ou *(ii)* se plier de façon à ce qu'elle n'encombre pas l'excroissance distale et/ou *(iii)* occuper plus d'espace dans la voûte et s'étaler au-delà de l'axe centrale. On pourrait imaginer que ce type de situation pourrait par exemple arriver suite à la perte d'une partie de la série distale par autotomie ou prédation. Des tomographies à rayons X de ces spécimens pourront permettre de mieux appréhender la mise en place de la clé de voûte.

1.2.4. Corroboration par témoins de croissance

Utiliser J1 au lieu de J2 pour faire une hypothèse sur le mode de développement des bras en « tapis roulant » permet de tenir compte de la taille de brachiales. Ceci permet de concevoir que le passage d'une morphologie à une autre pourrait se faire en faisant grandir la brachiale dans des directions précises sans besoin de résorption d'une partie de l'endosquelette. Ainsi, il n'y aurait pas forcément besoin de résorber le processus distal d'une clé de voûte triangulaire pour qu'elle devienne une brachiale proximale subrectangulaire. Pour passer d'une forme à l'autre, il faudrait faire grandir latéralement la partie distale du triangle plus rapidement que sa partie proximale.

La croissance plus importante en partie distale des brachiales et le passage de formes subtriangulaires vers des formes subrectangulaires pourraient être montré par les stries de croissance au sein des brachiales du grand spécimen.

Sur le bras Ba, les stries de croissance des coupes frontales de IIBr1 et IIBr2 (Figs 38C, F) ne montrent pas le passage d'une forme subtriangulaire à une forme subrectangulaire mais témoignent d'une augmentation progressive du rapport Wd/Wp des deux brachiales (surtout Fig. 38F). Cela est cohérent avec une augmentation de la taille de la voûte au cours de la croissance et un déplacement de la brachiale vers une position moins proche de l'axe centrale. De plus, ces stries témoignent d'une croissance plus importante en largeur qu'en hauteur. Sur

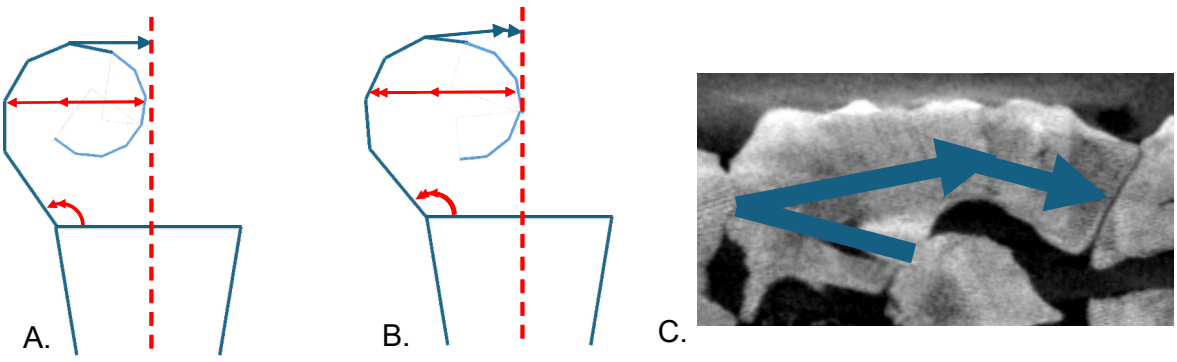


Figure 52. Représentation schématique du calice et d'un bras chez *Holopus alidis*. A. Stade adulte avec quatre IIBr dans la série proximale. B. Stade adulte avec quatre IIBr dans la série proximale et ayant subi de la croissance supplémentaire. C. Coupe tomographique médiane à travers la IIBr4 clé de voûte du bras Ba de IE-2016-1619. Ligne pointillé rouge : axe central de la voûte. Flèches droites rouges : taille et incrémentation de la taille des bras. Flèches en arc rouges : angle et augmentation de l'angle entre le calice et la IBrax. Flèche verte : direction de croissance de l'excroissance distale par rapport à l'axe central de la brachiale (cf. Fig. 38). Segments verts : IBrax et IIBr de la série proximale. Segments bleus : IIBr de la série distale.

les coupes médianes, l'espacement des stries semble être légèrement plus important du côté distal, suggérant une croissance plus importante du côté distal que proximal (surtout Fig. 38E). En plus d'un artefact de *beam-hardening* à sa surface (*i.e.* des pixels blancs sur les tomographies non-liées à la densité du matériel mais à l'angle d'incidence des rayons-X), des changements de densité importants rendent l'interprétation des stries au sein des IIBr3 et IIBr4 difficile. Néanmoins, on peut bien voir le développement de l'excroissance distale de IIBr4 (Figs 38K, L). En coupe médiane, la forme initiale interprétable de cette IIBr4 semble être celle d'un ossicule avec une partie proximale plus grande que la partie distale. Le fait que les stries de croissance soient plus espacées du côté distal suggère que, à partir d'un moment, la croissance se fait principalement (voire uniquement) dans ce sens. De plus, comparé aux espacements des stries de croissance dans les brachiales non clés de voûte, les grands espacements des stries de croissance au sein des clés de voûte suggèrent une croissance plus rapide de l'excroissance. De plus, la direction des stries de croissance de IIBr4 de Ba pourrait suggérer un changement de direction de croissance de l'excroissance pour combler la formation du trou dans l'axe central de la voûte formé par la croissance supplémentaire du spécimen (Fig. 52). Finalement, en coupe frontale, on voit que la forme initiale de la clé de voûte est bien subtriangulaire avant de grandir dans plusieurs directions comblant les nouveaux espaces formés (Figs 38L, 39).

Pour ce spécimen il n'y a donc pas de preuve directe du passage d'une forme subtriangulaire vers une forme subrectangulaire des brachiales de la série proximale non clés de voûte. Par contre, cette transformation est visible au niveau des clés de voûte. La forte plasticité démontrée par ces brachiales suggère que cela devrait aussi être possible chez les brachiales non clés de voûte, surtout que nous avons observé une croissance principalement distalo-latérale sur les IIBr1 et IIBr2.

En montrant le lien entre stries de croissance et relief à la surface de la brachiale chez le grand spécimen, on peut faire l'hypothèse que cela est aussi le cas chez les petits spécimens. On peut alors utiliser le relief à la surface des brachiales comme proxy des stries de croissance là où les stries sont moins faciles à discerner dans les coupes tomographiques. L'utilisation du relief pouvant être regardé en 3D facilite aussi l'interprétation, comparé aux coupes qui sont dans un plan 2D. Une coupe 2D à travers un objet en 3D n'est pas adaptée pour capturer l'entièreté de la morphologie. Par la suite, nous appellerons « stries de relief » ces modifications de relief liées potentiellement à la croissance de l'ossicule.

Ainsi, chez le spécimen juvénile, on observe des stries de relief sur les IIBr1 qui témoignent potentiellement d'un élargissement surtout latéral de la brachiale (*e.g.* bras Ab, Ca). Les petites clés de voûte ne présentent pas de stries de relief alors que chez les grandes on peut distinguer des plus petits triangles (*e.g.* Ab, Cb). En accord avec l'hypothèse faite, on peut déterminer ainsi que la brachiale a grandi latéralement et distalement. Néanmoins, on n'observe pas de strie qui montrerait avec certitude le passage d'une forme triangulaire vers une forme rectangulaire.

Chez le spécimen intermédiaire on a bien plus de stries de relief qui semblent témoigner de ce passage de clé de voûte à brachiale proximale non clé de voûte. Cela est le cas des IIBr2 des bras Ab, Bb, Ca et Da. Dans le cas des bras Bb et Da il s'agit là de bras avec trois brachiales et qui auraient donc récemment effectué une transition d'une brachiale clé de voûte vers une brachiale proximale non clé de voûte (surtout Da qui possède une toute petite clé de voûte). Dans le cas des bras Ab et Ca, il s'agit de bras avec seulement deux brachiales et un espace distal d'où semble émerger la première brachiale de la série distale et dont la transition serait

encore plus récente. Les brachiales clés de voûte montrent souvent des stries suggérant des rallongements distaux de la clé de voûte (*e.g.* Bb, Cb, Db, Eb).

1.2.5. Attribution taxonomique des petits spécimens

En plus de posséder plus d'une IIBr dans leur série proximale, il y a plusieurs fortes ressemblances des caractères internes entre les deux petits spécimens et les grands *H. alidis* : la taille des orales proportionnellement au tegmen, l'anatomie des structures interradiaires, la présence de fossettes adorales bien délimitées, et la présence d'un SNA avec canaux calicinaux. Étant donné nos connaissances actuelles, cela suggère l'attribution de ces deux spécimens au genre *Holopus*.

Cependant, pouvons-nous attribuer ces deux petits spécimens à l'espèce *H. alidis* avec pleine certitude ? Jusqu'à présent on ne connaît qu'une seule espèce d'*Holopus* dans la région Indo-Pacifique : *H. alidis*. Il a été montré que les grands spécimens présentent une grande variabilité morphologique. Néanmoins, ces deux petits spécimens, et surtout le spécimen que nous qualifions de juvénile, sortent de ce champ de variation et ne remplissent pas la diagnose établie par Bourseau *et al.* (1991). De plus ils n'ont pas été collectés avec des spécimens adultes.

Y a-t-il des arguments morphologiques qui vont dans le sens de l'hypothèse selon laquelle il s'agirait de stades juvéniles ? Ces petits spécimens présentent effectivement deux caractères que l'on peut considérer comme relevant de stades juvéniles. Premièrement, Améziane *et al.* (1999) rapportent que les petits juvéniles de *C. foresti* présentent des plaques orales avec une seule perforation et un tegmen avec des plaques réduites. Chez le spécimen que nous qualifions de juvénile, les plaques orales présentent aussi une seule perforation et les plaques tegminales sont absentes. Chez le spécimen qualifié d'intermédiaire, le tegmen comporte des petites plaques irrégulières. Deuxièmement, dans les stades juvéniles de crinoïde, le système nerveux aboral est généralement considéré comme n'étant pas recouvert par le squelette des radiales (*e.g.* Carpenter 1866, Lahaye & Jangoux 1987). Cela semble être aussi le cas chez *Cyathidium* (Heinzeller *et al.* 1997 ; Améziane *et al.* 1999 : fig. 6e). Chez nos petits spécimens, la cavité de l'anneau nerveux n'est pas entièrement fermée : chez le spécimen juvénile plusieurs sections sont ouvertes aboralement et certaines parties sont entièrement non recouvertes par le squelette, chez le spécimen intermédiaire les cavités de l'anneau sont entièrement recouvertes adoralment mais pas aboralement.

Il est souvent difficile d'avoir de la certitude sur l'attribution de spécimens à des stades juvéniles. Sans la possibilité d'étudier une population entière qui contient tous les stades de développement, des erreurs d'attribution peuvent être faites, et cela dans les deux sens (attribuer des juvéniles à des nouvelles espèces et des nouvelles espèces à des juvéniles). Le meilleur exemple est probablement celui de *C. pourtalesi* qui, découvert en 1847, a été décrit comme étant un spécimen juvénile de *H. rangii*. Des travaux histologiques sur des nouveaux échantillons ont permis de prouver la présence de gamètes chez plusieurs spécimens et donc démontrant qu'il s'agissait d'individus adultes d'une nouvelle espèce (Améziane *et al.* 1998, 1999). Avec un seul spécimen par morphotype, on ne peut pas se permettre d'effectuer des méthodes invasives. De plus, la présence de gamètes dans un spécimen unique ne prouverait rien. Leur morphologie pourrait être due à des anomalies développementales ou à leur habitat. Le spécimen qualifié d'intermédiaire a été collecté à la station la plus à l'Est, à plus de 700 km de la station la plus proche. De plus, il provient d'entre 660 et 780 m de profondeur ce qui est presque le double de la profondeur des autres stations où des *H. alidis* ont été collectés. De même, le spécimen juvénile est le seul *Holopus* collecté dans sa station. Cette station est à la fois la station la plus septentrionale (elle se trouve à 284 km d'une autre station avec des *H.*

alidis) et la station la moins profonde de toutes (300 m). Des contraintes environnementales particulières, liés à la profondeur et/ou aux courants, pourraient donc s'appliquer sur ces spécimens et expliquer leur morphologie. Cela est connu chez d'autres groupes de crinoïdes (Améziane-Cominardi 1989 ; David *et al.* 2006).

Des données moléculaires pourraient potentiellement apporter plus d'informations. Néanmoins, je n'ai pas pu tester des méthodes non-invasive d'extraction d'ADN sur ces spécimens (*e.g.* protocoles basés sur du InstaGene™ (Bio RaD, USA), C. Morau comm. pers.). Il n'y a pas de certitude sur l'attribution exacte de ces spécimens au-delà du genre. Cependant, avec nos connaissances actuelles de la diversité des Holopodidae et sur base de nos observations des caractères internes, l'hypothèse actuelle la mieux soutenue est qu'il s'agit de spécimens juvéniles de *H. alidis*. Des études subséquentes seront nécessaires pour confirmer cette attribution.

- Neuf nouveaux spécimens sont attribués à *Holopus alidis*, dont un spécimen très petit et un spécimen de taille intermédiaire, tous les deux sont supposés être des spécimens juvéniles.
- Les nouveaux échantillons augmentent le champ de variation morphologique de *H. alidis*.
- Le spécimen de taille intermédiaire a une morphologie plus proche de celles des spécimens adultes que du spécimen juvénile, cependant, des différences et similitudes existent entre tous les stades.
- L'hypothèse est faite que la voûte s'agrandit par le rajout progressif de nouvelles brachiales distales à la série proximale, comme dans un tapis roulant.
- La transition des brachiales d'un type à l'autre semble partiellement corroborée par les stries de croissances.

2. Étude d'*Holopus rangii*

2.1. Résultats

2.1.1. Biométrie externe du squelette d'*Holopus rangii*

Le Tableau 9 fournit les mesures biométriques classiques du petit spécimen IE-2020-506 et du grand spécimen IE-2020-507 (plus de mesures dans les Annexes 6C-E).

Tableau 9. Mesures biométriques et ratios classiques sur deux spécimens de *H. rangii* de Roatán tel utilisées pour *H. alidis*. CA : coupe aborale. Abréviations comme dans le Tableau 5. Mesures en mm (sauf ratios).

N° MNHN	CA			Voûte		IBrax		IIBr	H/D	Hv/Dv	H/h	D/ Wp_{IBrax}	H_{IBrax}/ Wp_{IBrax}
	D	H	h	Dv	Hv	Wp_{IBrax}	H_{IBrax}	LSP					
IE-2020-506	5,8	4,5	2,6	7,4	5	3,2	3	3,9	0,78	0,68	1,73	1,81	0,94
IE-2020-507	13,4	7,9	4,1	25,6	16,5	6,2	5,7	28,3	0,59	0,64	1,93	4,12	0,92

Ces données biométriques permettent de montrer qu'en terme de D, H, Dv et Hv, IE-2020-506 est très proche de IE-2014-2185. Le grand spécimen IE-2020-507 présente une hauteur du calice similaire aux autres *Holopus* mais se positionne bien au-delà du nuage composé des grands *H. alidis* pour les autres variables (Figs 53A, B).

Pour ces deux spécimens, le ratio H/h et la mesure de la hauteur tout autour du calice montrent qu'il y a une variation du pourtour avec une courbure importante (Fig. 54).

En mesurant la hauteur centrale et la largeur proximale des IBrax, on voit qu'au sein de chaque individu la hauteur a tendance à diminuer avec l'augmentation de la largeur proximale (Fig. 55A).

Les Figures 55B-D illustrent Hc, Wp et leur rapport pour toutes les IIBr mesurées de *H. rangii* (n = 121). Pour IE-2020-506 les deux nuages de points sont plutôt continus. Pour IE-2020-507 les deux nuages de points diffèrent, cependant, on observe beaucoup de chevauchement.

2.1.2. Description qualitative de la morphologie externe d'*Holopus rangii*

A partir des scans, la morphologie externe des deux spécimens d'*Holopus rangii* de tailles différentes, IE-2020-506 et IE-2020-507, a été analysée et est illustrée dans la Figure 56.

Coupe aborale

Le spécimen IE-2020-506 possède une coupe aborale avec une structure de fixation étroite (Figs 56A, B). On n'observe pas de sillon délimitant la zone de fixation du reste du calice. La coupe est lisse à l'exception de rides bien marquées en position radiale qui font l'entièreté de la hauteur du calice, de la constriction à la fosse ligamentaire aborale de la radiale. En position interradiale, le calice présente des sillons profonds qui s'étendent du processus interradiaire jusqu'à la constriction. Ces sillons délimitent les aires radiales les rendant fortement saillantes et leur conférant des bords plus anguleux. Des processus interradiaux externes sont visibles sur le bord adoral du calice entre chacune des IBrax.

La coupe aborale du spécimen IE-2020-507 possède une structure de fixation étroite, sans sillon délimitant la zone de fixation du reste du calice (Figs 56D, E). La coupe présente comme seule ornementation des alignements de trois à neuf tubercules en position radiale. Le nombre de tubercules varie avec la hauteur du côté. Ils s'étendent depuis la constriction de la coupe aborale jusqu'à environ un millimètre en-dessous de la fosse ligamentaire aborale de la radiale. En

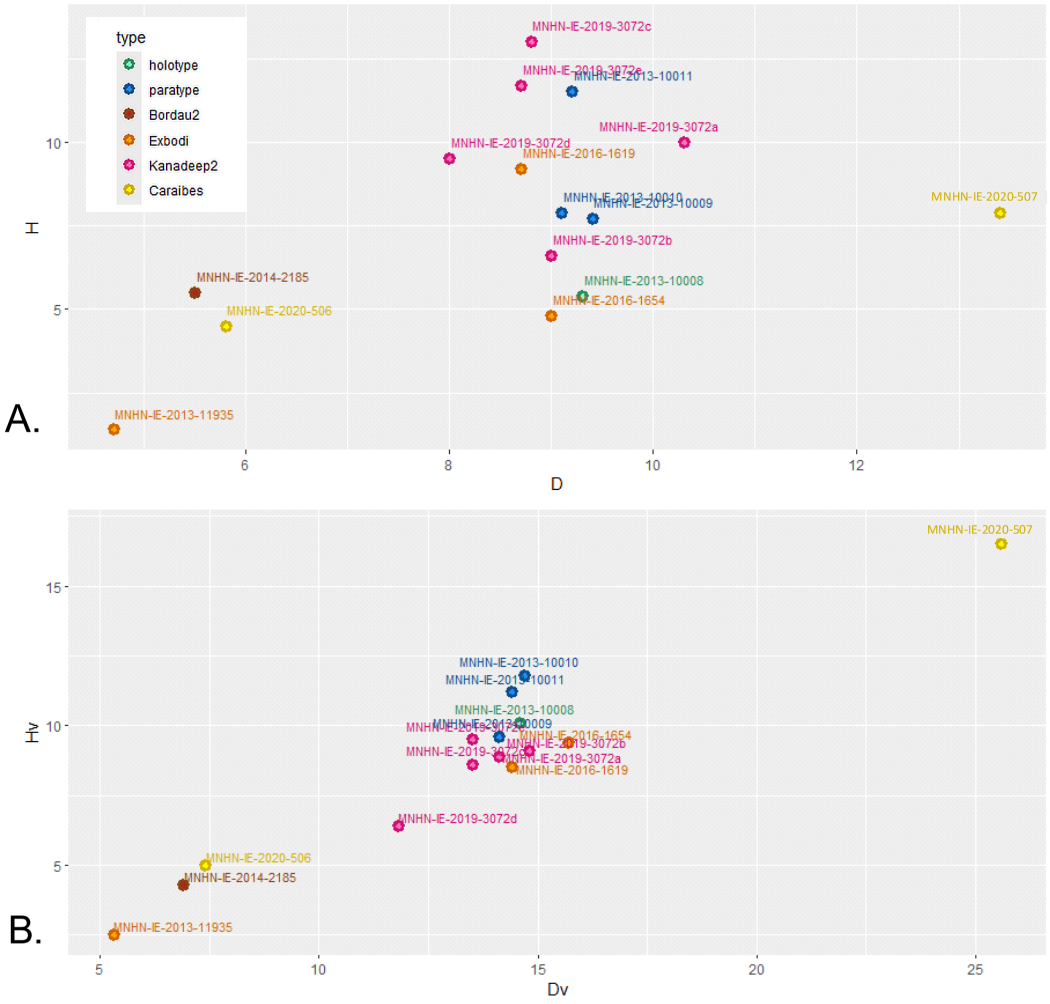


Figure 53. Spécimens de Nouvelle-Calédonie-Kanaky et Roatán. A. Hauteur maximale de la coupe aborale (H) par le diamètre adoral maximale de la coupe aborale (D). B. Hauteur maximale de la voûte (Hv) par le diamètre maximal de la voûte (Dv). Points jaunes : *Holopus rangii* de Roatán.

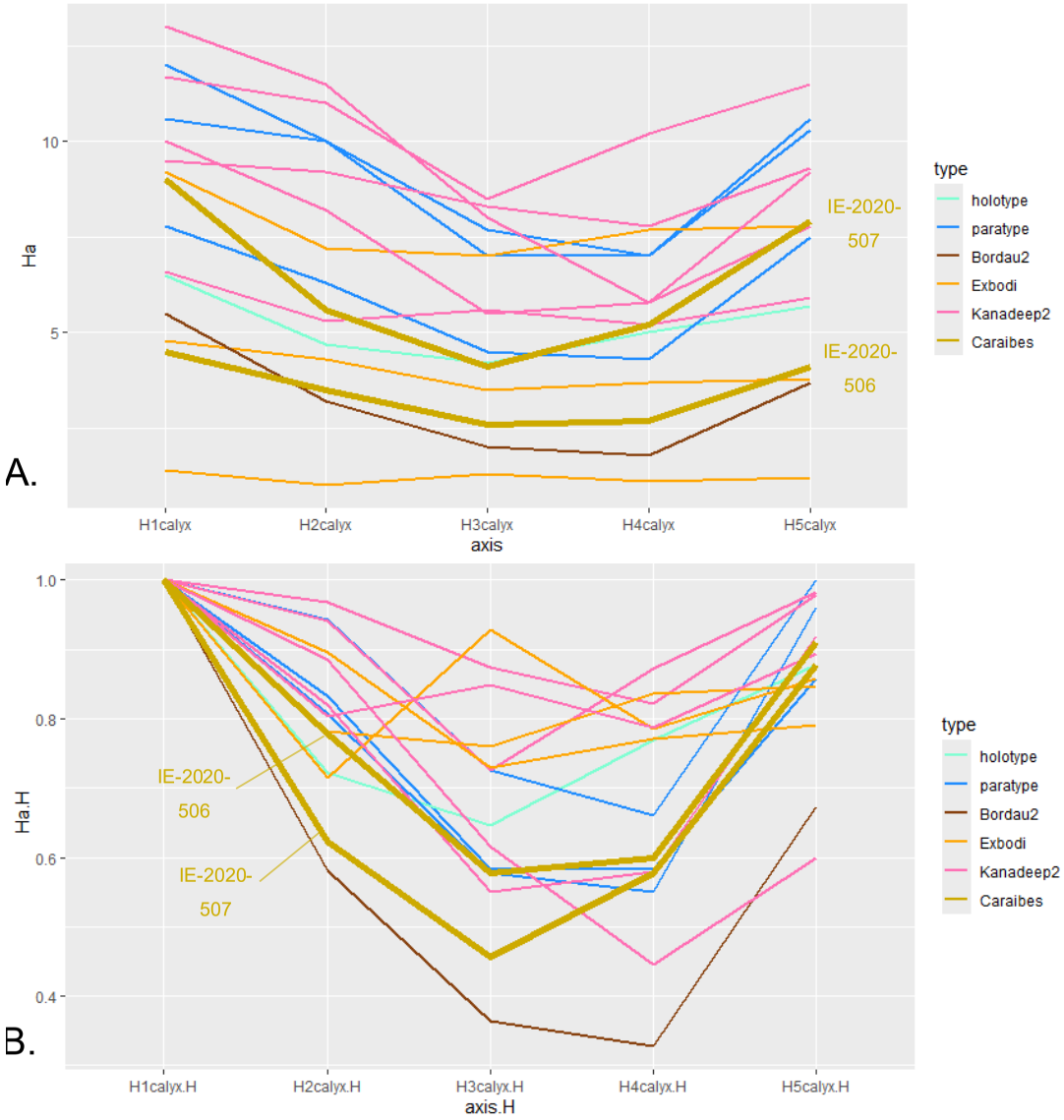


Figure 54. Hauteurs des cinq côtés du calice. Tous les spécimens d'*Holopus alidis* et les deux *Holopus rangii* de Roatán. A. Mesures exactes. B. Mesures normalisées par H1calyx (= la hauteur du côté le plus haut).

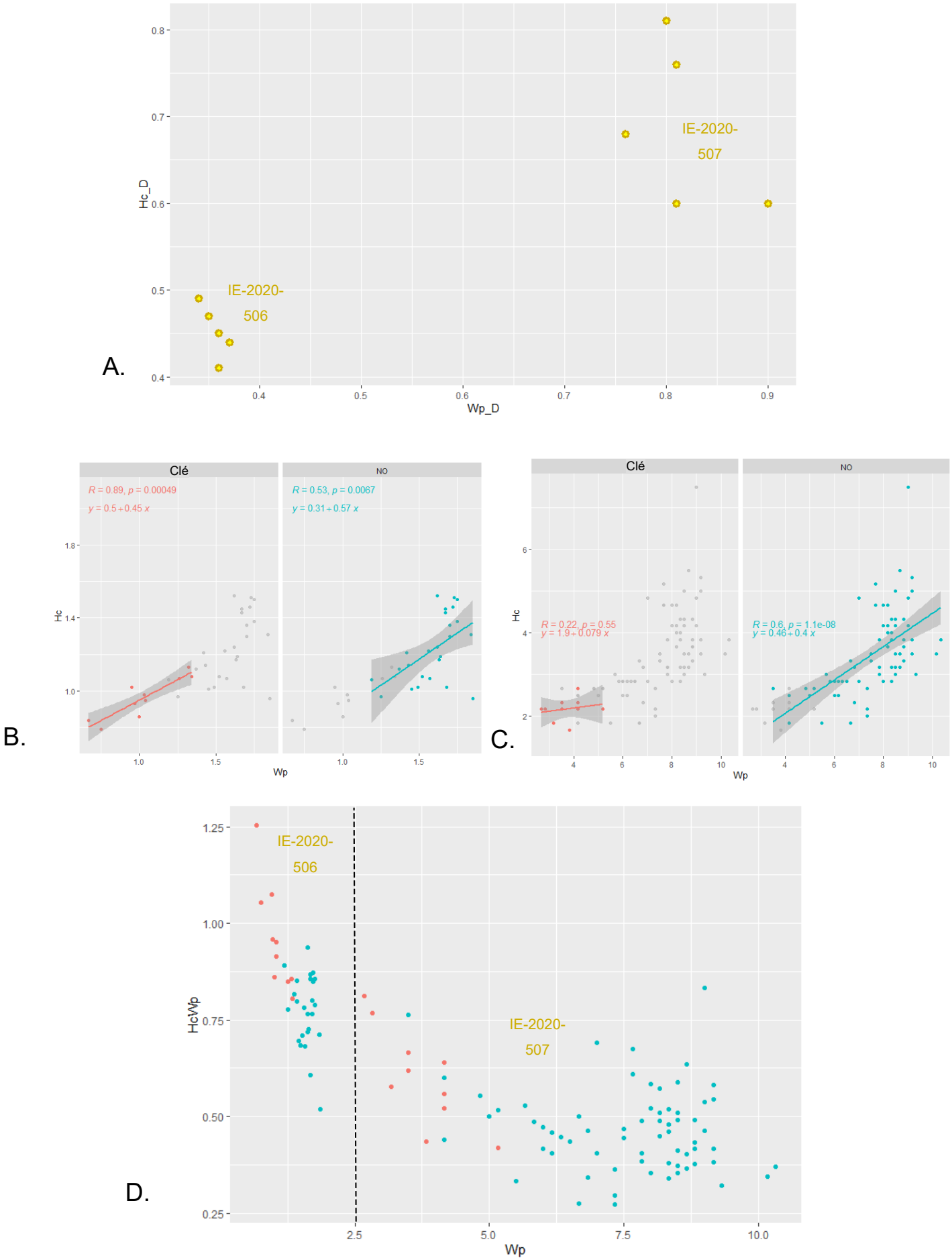


Figure 55. A. Hauteurs centrales (Hc) et largeur proximale (Wp) de toutes les IBrax des deux *Holopus rangii* de Roatán. Les mesures ont été normalisées en divisant par le diamètre aboral (D; Hc_D, Wp_D) pour pouvoir mieux visualiser. B. Séparation des IIBr clés de voûte et des IIBr non clés de voûte de IE-2020-506. C. Séparation des IIBr clés de voûte et des IIBr non clés de voûte de IE-2020-507. D. Rapport Hc/Wp en fonction de Wp des IIBr de IE-2020-506 et IE-2020-507. Clé : IIBr clé de voûte, NO : IIBr non clé de voûte.

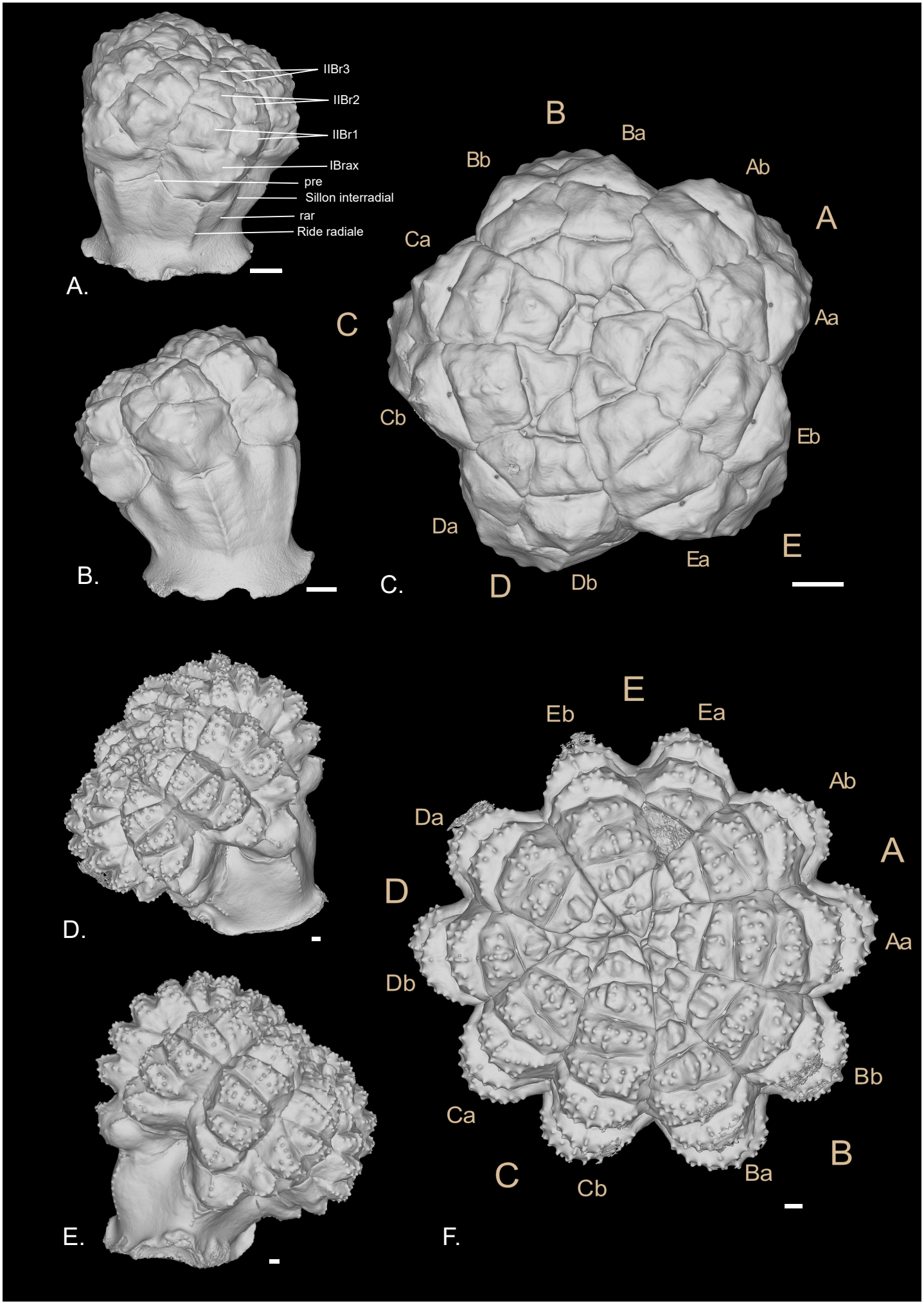

IIBr3
IIBr2
IIBr1
IBrax
pre
Sillon interradial
rar
Ride radiale
A.
B
Ba
Bb
Ab
A
Ca
C
Aa
Cb
Eb
Da
E
Ea
D
Db
B.
C.
E
Eb
Ea
Ab
Da
A
D
Aa
Db
Bb
Ca
B
C
Cb
Ba
D.
E.
F.

Figure 56. Maillage externe avec voûte fermée d'*Holopus rangii*. A-C. IE-2020-506. A. Vue latérale. B. Vue latérale côté opposé à A. C. Surface distale de la voûte. D-F. IE-2020-507. D. Vue latérale. E. Vue latérale côté opposé à D. F. Surface distale de la voûte. Les lettres oranges A, B, C, D, et E indiquent les rayons, les lettres oranges a et b indiquent le bras gauche et droit de chaque rayon, respectivement ; l'ordre des lettres est dans le sens anti-horaire pour le spécimen IE-2020-506. pre : processus interradial externe, rar : rebord délimitant les aires radiales. Échelle = 1 mm.

position interradiale, le calice présente des sillons profonds qui s'étendent du processus interradiaire jusqu'à la constriction. Ces sillons délimitent des aires radiales fortement saillantes et aux bords arrondis. Des grands processus interradiaux externes sont visibles sur le bord adoral du calice entre chacune des IBrax.

Aspect général de la voûte

La voûte de IE-2020-506 se compose de cinq rayons, chacun composé d'une IBrax et de deux bras (Figs 56A-C). Cinq des bras présentent une série proximale composée de trois IIBr. Les cinq autres bras ont une série proximale composée de quatre IIBr. On peut différencier un bivium composé des rayons B et C, et un trivium composé des rayons A, D et E. La voûte est en forme de poing fermé avec une légère dépression centrale. Des sillons marqués séparent les rayons entre eux. Sur les surfaces externes de plusieurs ossicules, on voit des différences de relief dans leur partie distale et latérale (*e.g.* IIBr3Ab, IIBr3Ca, IIBr2Cb le bras Ea).

La voûte de IE-2020-507 est composé de cinq rayons composés chacun d'une IBrax et de deux bras (Figs 56D-F). Le nombre de IIBr par bras varie entre sept (bras Db), huit (bras Ab, Ba, Ca, Da) et neuf (bras Aa, Bb, Cb, Eb). Le bras Ea est cassé après la IIBr5. On différencie difficilement les bras en bivium-trivium. La voûte est en forme de poing fermé avec une dépression centrale. Des profonds sillons séparent les rayons entre eux ; les bras d'un même rayon sont séparés par un sillon légèrement moins profond et plus arrondi.

Les IBrax

Les surfaces externes des IBrax de IE-2020-506 sont subpentagonales et présentent des bords latéraux ondulés (Figs 56B, 58A). Le bord proximal est allongé latéralement, connectant l'extrémité latérale de la crête fulcrale au sommet du processus interradial dans le sillon interradial. Leur ornementation se compose d'un renflement central sur lequel se forme une fine crête médiane dans la moitié proximale et deux fines crêtes distales qui se connectent aux fosses ligamentaires adorales des articulations distales de la IBrax. Ces différentes rides forment ainsi une ornementation en Y. Elles ne sont pas toujours continues et se composent parfois de tubercules alignés. Il n'y a aucune autre ornementation.

Les surfaces externes des IBrax de IE-2020-507 ont une morphologie subpentagonale particulière (Figs 56E, 58E). Le sillon interradial du calice étant très profond et l'angle de la IBrax par rapport au calice étant très pointu, la distance entre la crête fulcrale et le sommet du processus interradial externe est très importante, rallongant fortement la IBrax latéralo-adoralement. Leur ornementation se compose d'un renflement central très important sur lequel s'alignent quelques rares tubercules en position médiane dans la moitié proximale, et en position médiane par rapport aux articulations distales de la IBrax dans la moitié distale de l'ossicule. Ces alignements de tubercules ont tendance à former une ornementation en Y.

Les IIBr1

La surface externe des IIBr1 de IE-2020-506 est subquadratique ; leur bord latéral interne étant plus court que celui externe. Les bords latéraux sont ondulés. Leur ornementation se compose, en position médiane, d'un alignement de tubercules, lesquels forment presque une crête. Quelques rares tubercules supplémentaires peuvent être répartis de chaque côté de cette crête médiane, généralement vers les coins distaux de l'ossicule. Le coin proximal externe reste lisse.

La surface externe des IIBr1 de IE-2020-507 est subquadratique, le côté interne étant beaucoup plus court que le côté externe. Les bords latéraux sont ondulés et se positionnent au fond des sillons séparant les bras, la brachiale est donc allongée latéralo-adoralement surtout sur le côté externe de la brachiale. L'ornementation se compose d'un renflement central important sur lequel s'alignent entre sept et neuf tubercules en position médiane. Des rares tubercules supplémentaires peuvent se trouver sur la partie latérale-distale, s'alignant parfois en direction des coins distaux de la brachiale.

Les autres IIBr non-clé de voûte de la série proximale

Chez IE-2020-506 les IIBr qui ne sont pas des brachiales clé de voûte sont subrectangulaires et présentent généralement une faible ornementation, composée de quelques tubercules alignés en position médiane (Figs 56A-C). Plus la brachiale est distale, plus l'ornementation s'atténue.

Chez IE-2020-507 les IIBr2 à IIBr5 ont tendance à avoir un côté latéral tellement réduit que la surface externe peut être qualifié de triangulaire (Figs 56D-E). Souvent cette pointe latérale n'atteint pas le bras adjacent, bloquée par les extrémités des brachiales qui la précèdent et succèdent. L'ornementation se compose d'un renflement important avec une tuberculation peu dense (une vingtaine de tubercules) sur la surface la plus aborale de la brachiale et absente des côtés du renflement. Une partie des tubercules a tendance à s'aligner en une crête médiane. Les IIBr plus distales sont plutôt subrectangulaires (Figs 56D-F). Les sillons latéraux entre bras sont moins profonds comparés à la partie proximale. La tuberculation diminue progressivement plus la brachiale est distale. Les dernières brachiales possèdent une crête médiane épaisse (Fig. 56F).

Les IIBr clés de voûte

Les brachiales clés de voûte de IE-2020-506 présentent des formes subtriangulaires (Fig. 56C). La plupart d'entre elles présentent une surface externe entièrement lisse. Certaines présentent une faible ornementation se limitant à un ou deux renflements/tubercules en position médiane et proximale. Les clés de voûte les plus grandes présentent des bords latéraux ondulés. La clé de voûte du bras Da est à peine visible et prend la forme d'un très petit triangle.

La surface externe des dernières brachiales de la série proximale de IE-2020-507 possèdent une forme subtriangulaire ou subrectangulaire (Fig. 56F). Elles sont petites et lisses avec une ornementation se limitant à une crête médiane arrondie.

2.1.3. Morphologie interne d'*Holopus rangii*

Synarthries musculaires des radiales

Le calice de IE-2020-506 possède cinq synarthries musculaires similaires en taille et en organisation (Fig. 57, Annexe 9J). L'aire aborale se compose d'une fosse ligamentaire aborale profonde et des aires aborales adjacentes étroites qui s'estompent rapidement. Les maillages ne permettent pas de confirmer la présence d'une crête fulcrale crénelée. Les aires aborales sont larges et symétriques. Elles sont creusées et entourées d'un rebord surélevé. La surface articulaire est orientée vers l'extérieur de la coupe aborale. Le canal axial est fin et bien enveloppé par de l'endosquelette. L'aire adorale est fortement arrondie adoralement. Elle présente deux grandes fossettes adorales profondes, subelliptiques qui sont traversées par des parois irrégulières. On observe un processus interradial externe bien marqué. Il est relié au processus interradial interne par une crête très courte, épaisse et bien démarquée des aires adorales. Elle s'élargit légèrement pour former le processus interradial interne qui est triangulaire. Ce dernier est légèrement plus haut que le processus externe. Du processus interradial interne s'étend un rebord épais jusqu'au sillon adoral délimitant ainsi le bord adoral de l'aire adorale et des fossettes adorales.

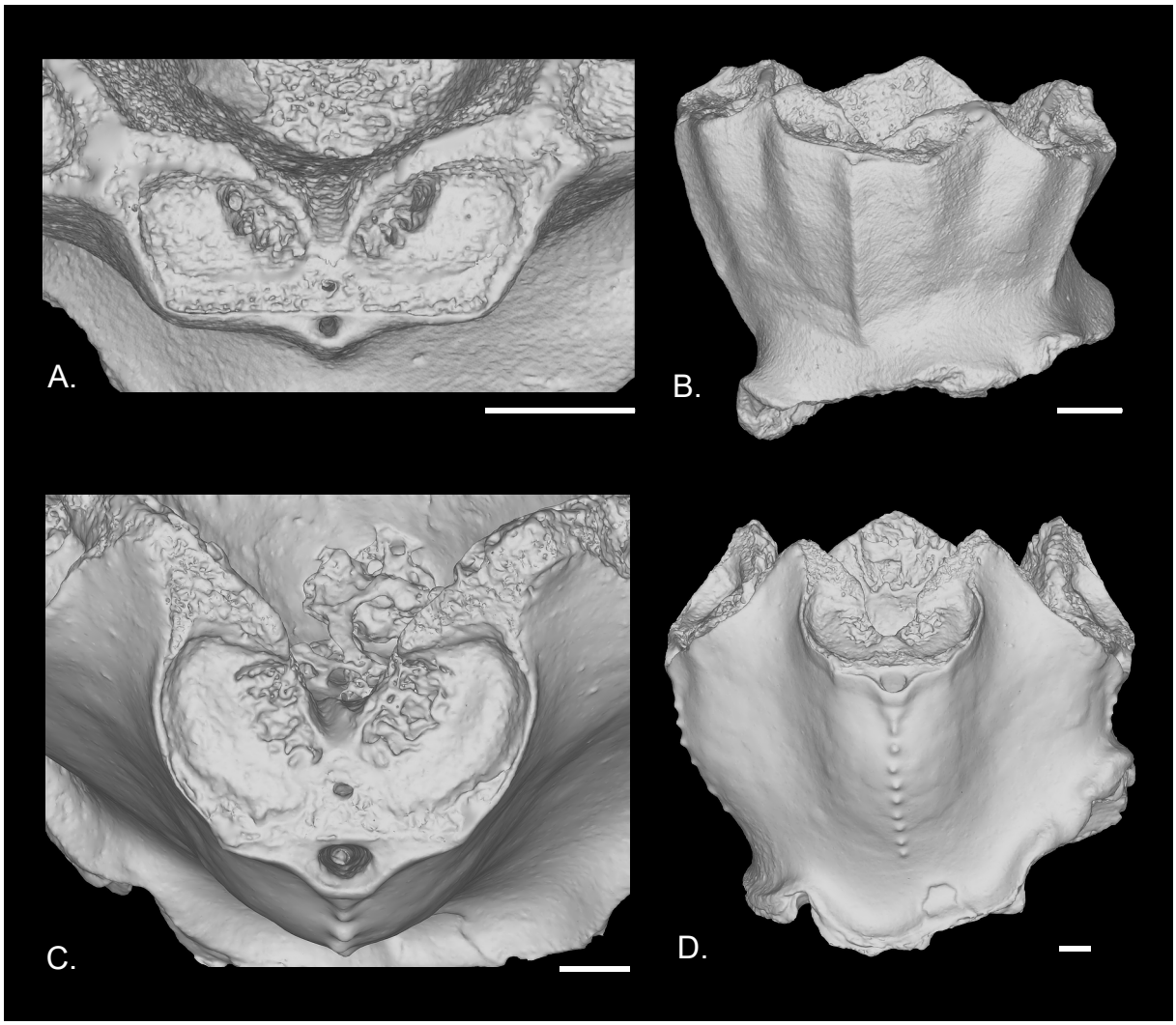


Figure 57. Maillages de la coupe aborale d'*Holopus rangii*. A, B. IE-2020-506. A. Vue adorale de la surface articulaire de la synarthire musculaire radiale. B. Vue latérale. C, D. IE-2020-507. C. Vue adorale de la surface articulaire de la synarthire musculaire radiale. D. Vue latérale. Échelle = 1 mm.

Le calice de IE-2020-507 possède cinq synarthries musculaire similaires en taille et en organisation (Fig. 57). L'aire aborale se compose d'une grande fosse ligamentaire aborale profonde, et des aires aborales adjacentes étroites qui atteignent les extrémités latérales de la crête fulcrale. Cette dernière ne présente pas de crénulations discernables sur les maillages. Les aires aborales sont larges, symétriques et fortement arrondies. Elles sont creusées et entourées d'un rebord surélevé. La surface articulaire est fortement orientée vers l'extérieur de la coupe aborale. Le canal axial est fin et bien enveloppé par de l'endosquelette. L'aire adorale présente deux grandes fossettes aborales profondes, subelliptiques qui sont traversées par des parois irrégulières. L'aire adorale est arrondie adoralement. On observe un processus interradial externe bien marqué, relié au processus interradial interne par une crête pratiquement inexistante au point où on pourrait considérer que les deux processus ne font qu'un. Du processus interradial interne s'étend un rebord épais jusqu'au sillon adoral délimitant ainsi le bord adoral des fossettes adorales. L'aire interradiale est réduite, et est en contact avec l'aire adorale au niveau du bord adoral de cette dernière.

Morphologie des IBrax

Les IBrax du spécimen IE-2020-506 (Figs 58A-D) présentent des synarthries distales asymétriques, le côté interne étant moins large que le côté externe (Fig. 58B). L'aire aborale se

résume à la fosse ligamentaire aborale. Sur les maillages on distingue une crête fulcrale mais pas de crénulations. Les crêtes fulcrales des deux synarthries se rejoignent presque dans l'axe médian et se prolongent presque jusqu'au bord latéral de la brachiale. Les aires adorales sont penchées adoralement (Fig. 58C). Elles présentent deux fossettes adorales bien définies et traversées par des ébauches de rides (Fig. 58B). Adoralement les aires adorales se relèvent de façon progressive et forment des surfaces d'appui étroites par rapport aux aires adorales. Les surfaces d'appui internes forment le processus adoral pointu. L'étroite surface latérale de la IBrax est occupée par trois à quatre crénulations (Fig. 58C). La surface proximale a la forme d'un heptagone concave (Fig. 58D). L'aire aborale proximale se résume aussi à la fosse ligamentaire aborale. On ne distingue pas de crête fulcrale bien définie ou de crénulations sur le maillage. La surface articulaire est plutôt plate. Elle présente deux fossettes adorales très peu profondes traversées par des rides irrégulières.

Les IBrax du spécimen IE-2020-507 (Figs 58E-H) présentent des synarthries distales asymétriques, le côté interne étant moins large que le côté externe (Fig. 58F). L'aire aborale présente une grande fosse ligamentaire aborale et d'étroites aires adjacentes qui s'estompent rapidement. Sur les maillages on distingue une crête fulcrale et une surface adorale irrégulière qui pourrait être des potentielles crénulations adorales mal définies. Les crêtes fulcrales des deux synarthries ne se rejoignent pas dans l'axe médian. Elles se prolongent presque jusqu'au bord latéral de la brachiale. Les aires adorales sont penchées adoralement (Fig. 58G). Elles

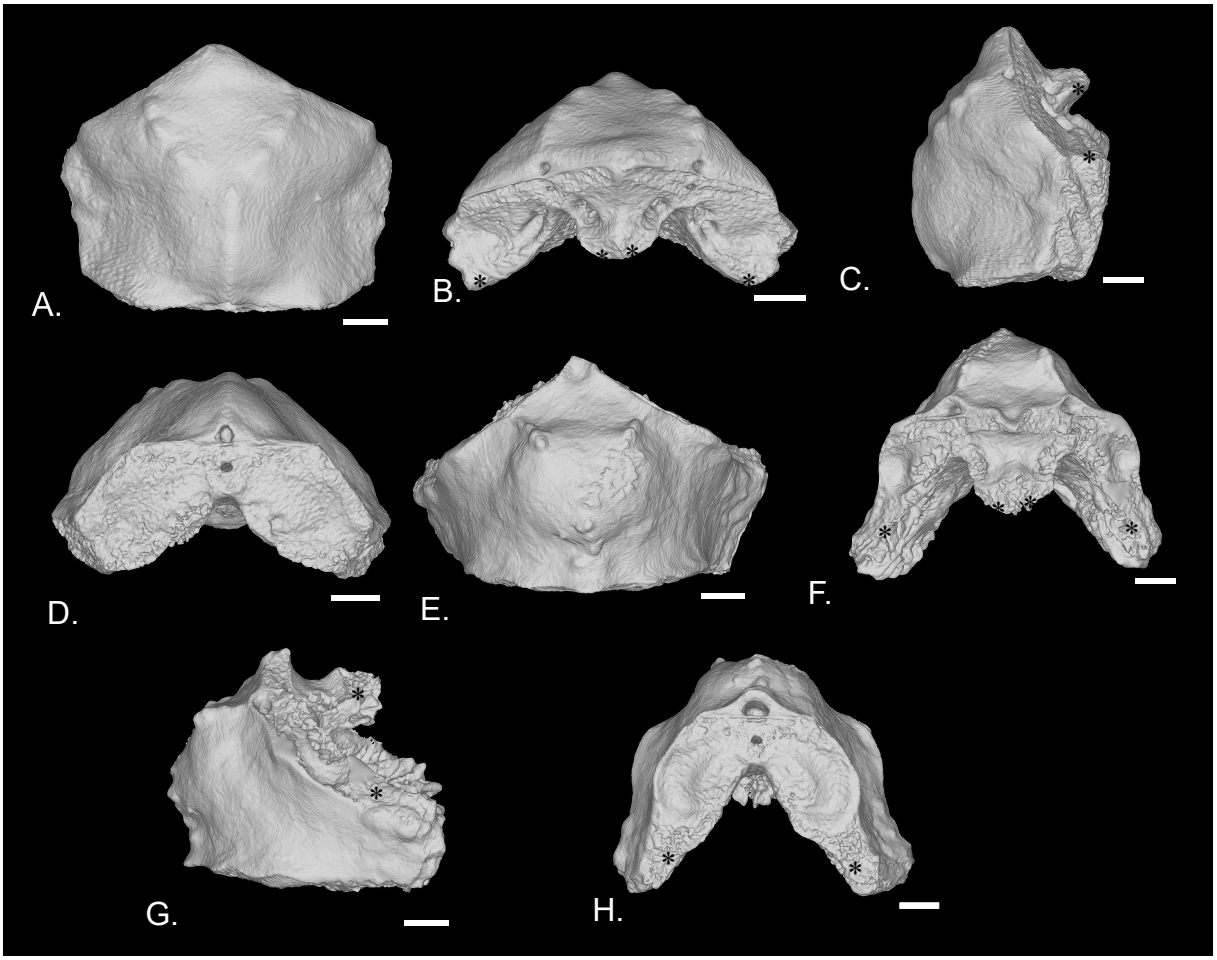


Figure 58. Maillages des IBrax d'*Holopus rangii*. A-D. IE-2020-506. A. Vue adorale. B. Vue distale. C. Vue latérale. D. Vue proximale. E-H. IE-2020-507. E. Vue adorale. F. Vue distale. G. Vue latérale. H. Vue proximale. * : surfaces d'appui. Échelle = 500 µm.

présentent deux grandes fossettes adorales bien définies traversées par plusieurs rides irrégulières (Fig. 58F). Les coins adoraux externes sont très allongés et forment des surfaces d'appui subrectangulaires nettement séparées et surélevées par rapport aux aires adorales. Les surfaces d'appui internes, subtriangulaires, forment le processus adoral qui est aplati (Fig. 58G). La surface latérale de la IBrax est petite et ne présente pas de crénulations ; elle est ondulée (Fig. 58G). La surface proximale est fortement arrondie et présente une forme en U (Fig. 58H). L'aire aborale proximale se compose d'une grande fosse ligamentaire aborale et des aires aborales étroites. On distingue une crête fulcrale mais pas de crénulations adorales sur le maillage. La surface adorale est plate. Les aires adorales ont un bord adoral arrondi qui les sépare de surfaces d'appui allongées. On observe deux fossettes adorales peu profondes sans rides irrégulières discernables.

Morphologie des brachiales clés de voûte

Chez IE-2020-506 les brachiales clés de voûte (Figs 59A-J) présentent une articulation proximale anguleuse avec une petite fosse aborale peu profonde. La crête fulcrale est bien définie et atteint les coins latéralo-aboraux (Figs 59G, I). Les fossettes adorales sont peu profondes et plus ou moins bien délimitées. Elles ne sont pas traversées par des rides irrégulières. Les aires adorales ne sont pas différenciables des surfaces d'appui adorales sauf par un changement de l'angle de la surface articulaire (Figs 59A-C). Les surfaces latérales sont lisses. Les surfaces distales sont plus petites que les surfaces proximales (Figs 59H, J). Elles sont subtriangulaires et légèrement concaves. La fosse ligamentaire aborale et les fossettes adorales sont bien définies et plus profondes que les proximales. Elles ne sont pas traversées par des rides. La crête fulcrale n'est pas bien discernable de même que le passage des aires adorales aux surfaces d'appui. Chez les grandes clés de voûte, on observe une excroissance distale formant une aire aborale distale agrandie, concave et occupant tout le dessous de l'excroissance distale. Chez les petites clés de voûte, l'excroissance distale est plus ou moins tronquée et dépasse que légèrement formant une aire aborale subtriangulaire et concave. Notons aussi que chez ces clés de voûte plus petites l'aire aborale de l'articulation proximale est penchée en direction distale de l'ossicule. En vue latérale, on perçoit que l'angle formé entre l'axe de la brachiale et la droite connectant la partie la plus proximale au point le plus distal de la surface externe diminue de la IIBr3 du bras Da (à peine en surface ; Fig. 59A) à la IIBr4 du même bras Eb (Fig. 59F).

Chez IE-2020-507 les brachiales clés de voûte (Figs 59K-P) présentent une articulation proximale arrondie avec une fosse aborale petite, mais une large aire aborale l'entourant. La crête fulcrale est plus ou moins distinguable et atteint les coins latéralo-aboraux. Les fossettes adorales sont peu profondes et plus ou moins bien délimitées adoralement. Elles peuvent présenter des rides irrégulières les traversant. Les aires adorales ne sont pas différenciables des surfaces d'appui adorales. Les surfaces latérales sont lisses. Les articulations distales sont un peu plus petites que les articulations proximales et sont subtriangulaires à subrectangulaires et arrondies. La surface articulaire distale est légèrement concave. La fosse ligamentaire aborale est bien définie. Au contraire, les fossettes adorales sont plus ou moins bien définies adoralement. Elles peuvent présenter des rides irrégulières. La crête fulcrale n'est pas bien discernable de même que le passage des aires adorales aux surfaces d'appui. Chez les grandes clés de voûte on observe une longue excroissance distale formant une aire aborale distale agrandie, concave et occupant tout le dessous de l'excroissance distale. Il n'y a pas d'excroissance distale à proprement parler ; la brachiale s'allonge aboralement. En vue latérale, l'angle formé entre l'axe de la brachiale et la droite connectant la partie la plus proximale au point le plus distal de la surface externe est d'autour de 45° (Figs 59L, O).

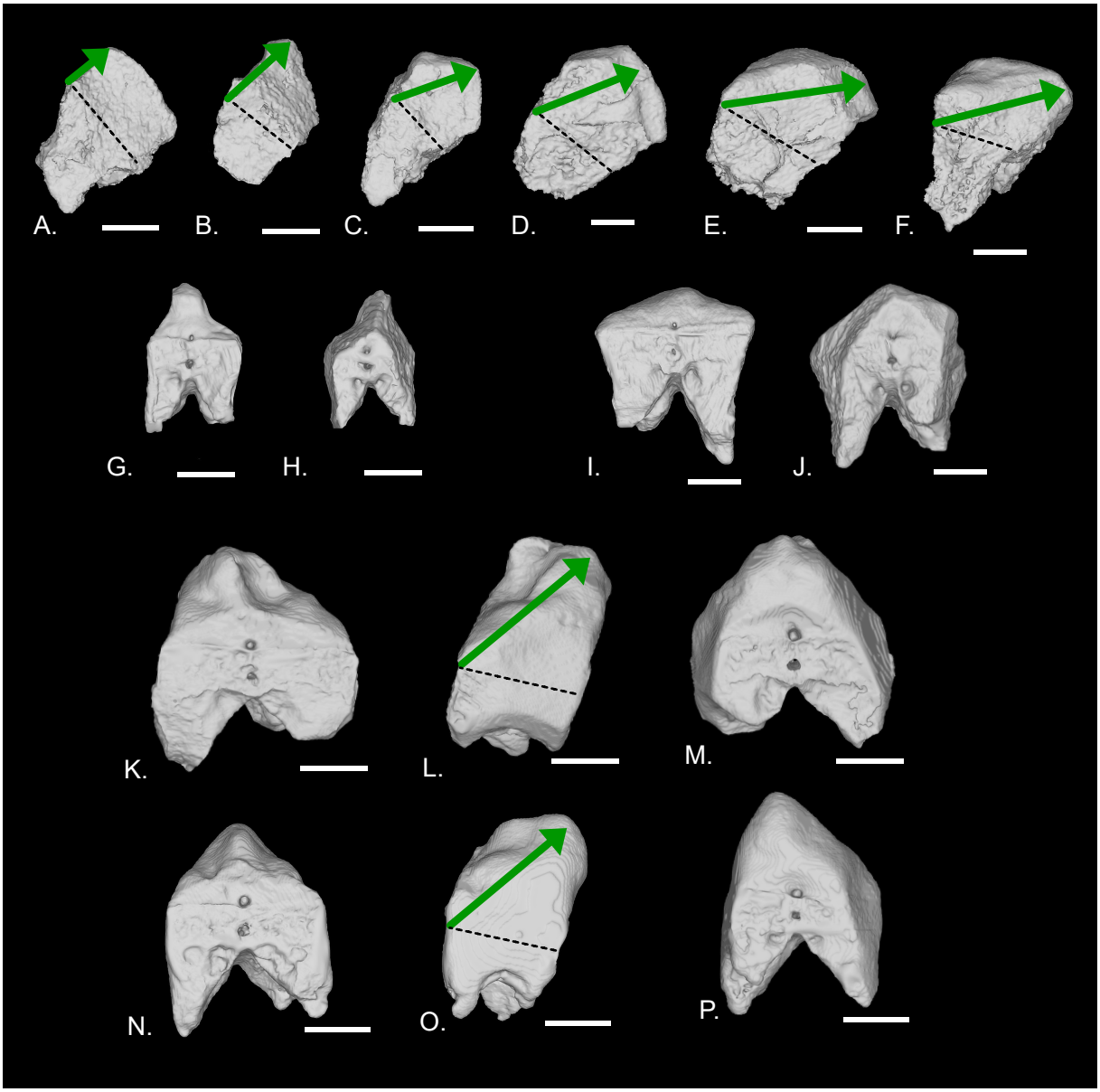


Figure 59. Brachiales clé de voûte d'*Holopus rangii* dont vues latérales des brachiales clés de voûte montrant la direction de croissance de la surface externe par rapport à l'axe du canal central de la brachial. A-J. IE-2020-506. A. IIBr3 Da vue latérale. B. IIBr4 Ba vue latérale. C. IIBr4 Ab vue latérale. D. IIBr4 Ca vue latérale. E. IIBr3 Cb vue latérale. F. IIBr4 Eb vue latérale. G. IIBr4 Ba vue proximale. H. IIBr4 Ba vue distale. I. IIBr4 Eb vue proximale. J. IIBr4 Eb vue distale. K-P. IE-2020-507. L. IIBr8 Da vue proximale. H. IIBr8 Da vue latérale. M. IIBr8 Da vue distale. N. IIBr9 Eb vue proximale. I. IIBr9 Eb vue latérale. O. IIBr9 Eb vue distale. Trait pointillé : axe du canal central de la brachiale. Flèche verte : direction de croissance de l'excroissance distale. Échelle = 1 mm.

Disposition des bras au sein de la voûte

Plusieurs bras de IE-2020-506 montrent des parties distales soit partiellement coupées (bras Aa, Bb, Ca, Cb), soit avec des signes de régénération (bras Db, Ea, Eb). Ce n'est pas toujours le même bras qui est plus grand (Fig. 60A). Pour les rayons A et D c'est le bras droit qui se rapproche de l'axe central de la voûte, alors que pour le rayon B il s'agit du bras gauche. Pour les rayons C et E les deux bras occupent l'espace central de façon similaire.

Chez IE-2020-507, le bras Ea est cassé à partir de la IIBr5 et le bras Aa est cassé à partir de la IIBr9 (Fig. 60B). Tous les autres bras possèdent des extrémités distales réduites en taille pouvant être considérées comme des potentiels signes de régénération. Le bras Cb n'est pas dans l'axe de son rayon mais a subi une rotation anti-horaire. Sur les bras restants, le rayon B a

son bras droit qui atteint l'axe centrale, alors que pour les rayons D et C c'est le bras gauche qui se positionne plus au centre.

Orales

Les Figures 61 A-E montrent la reconstruction des cinq orales du spécimen IE-2020-506. Le cercle qu'elles délimitent a un diamètre de 2,5 mm, soit environ 60 % du diamètre de la cavité centrale. Elles sont de forme subtriangulaires, avec un élargissement à mi-hauteur. Leur largeur à la base est d'environ 1,2 mm et leur hauteur est d'environ 1,1 mm. Elles sont recourbées vers la bouche. Les plaques présentent entre trois et cinq perforations plus ou moins à mi-hauteur de l'ossicule et alignées subparallèlement à la base du triangle.

Les orales du spécimen IE-2020-507 sont triangulaires avec des rebords latéraux épaissis (Figs. 61F-J). Le cercle qu'elles délimitent a un diamètre de 6,7 mm, soit environ 75 % du diamètre de la cavité centrale Leur largeur à la base est d'environ 3 mm et leur hauteur est d'environ 2,6 mm. Leur pointe adorale est effilée et se prolonge par une carène sur la surface donnant vers l'intérieur de la bouche. De ce même côté, on retrouve sur la partie proximale deux crêtes délimitant la moitié proximale et plus creuse de l'ossicule. La surface aborale est perforée par une quinzaine de pores.

Plaques tegminales

Des plaques tegminales calcifiées sont présentes chez IE-2020-506. Elles sont sans forme définie ou peuvent être arrondies (Fig. 62A). Leur longueur maximale est d'environ 0,5 mm. Elles sont souvent directement accolées aux plaques orales en position radiale. Le canal ambulacraire est longé par des plaques arrondies.

Les plaques tegminales de IE-2020-507 sont arrondies ou ne présentent pas de forme définie (Fig. 62B). Leur longueur maximale est d'environ 0,6 mm. Elles forment un fin pourtour autour des orales, pas plus épais que de deux plaques tegminales. Certaines sont directement accolées aux plaques orales. Le canal ambulacraire est longé par des plaques arrondies disposées de façon irrégulière.

Cavités à l'intérieur de la coupe aborale

Les cavités liées au système nerveux à l'intérieur de la paroi de la coupe aborale de IE-2020-506 forment un anneau complet, bien délimité aboralement. On observe des canaux calicinaux *sensu* Grimmer et Holland (1990 ; Figs 62C, D).

Les cavités liées au système nerveux à l'intérieur de la paroi de la coupe aborale de IE-2020-507 forment elles aussi un anneau complet, bien délimité aboralement avec des canaux calicinaux *sensu* Grimmer et Holland (1990 ; Figs 62C, D).

2.1.4. Mesures 3D et nMDS des bras d'*Holopus rangii*

Toutes les mesures des brachiales de *H. rangii* sont listées dans les Annexes 6F-H.

IBrax

Les différentes IBrax de *H. rangii* sont illustrées dans la Figure 58 et dans l'Annexe 9K.

Deux dimensions ont été retenues pour les nMDS avec les deux jeux de données J1 et J2 des IBrax comparant *H. rangii* et *H. alidis* (stress_k2_J1 = 0,00006, stress_k2_J2 = 0,011). Comme pour l'analyse uniquement avec *H. alidis*, avec J1 la distance est tellement importante entre petits et grands spécimens que du stress métrique a dû être appliqué (stress_k2_J1_mspline = 0,015).

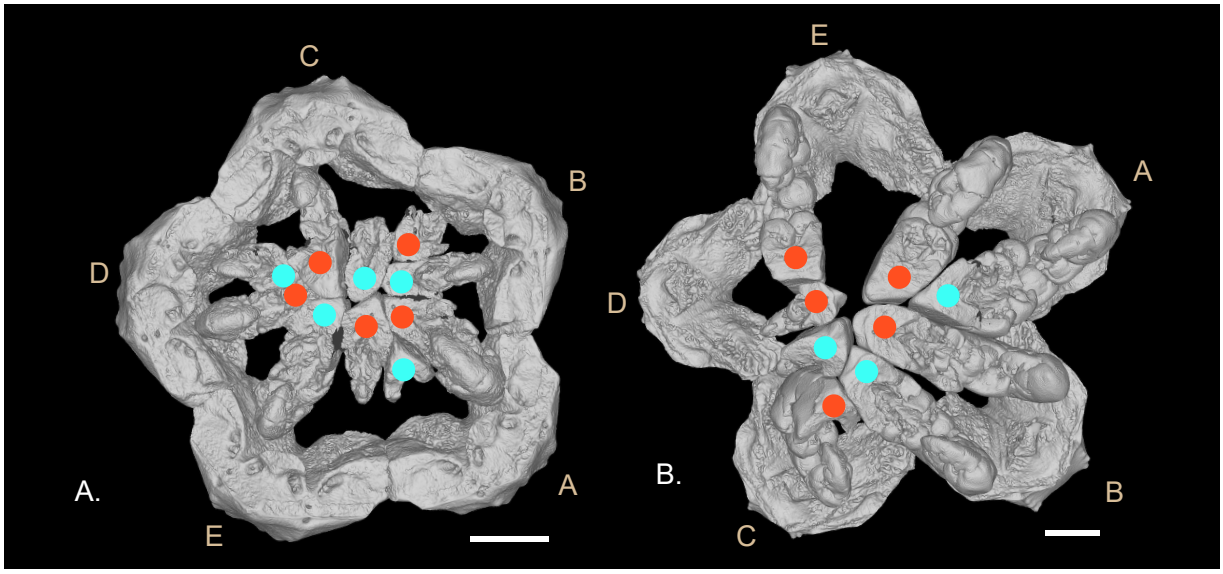


Figure 60. Maillages des séries distales des IIBr d'*Holopus rangii* entourées par le cercle de IBrax, la série proximale des IIBr a été enlevée. A. IE-2020-506. B. IE-2020-507. Points bleus : première brachiale distale d'un bras gauche. Points rouges : première brachiale distale d'un bras droit. Échelle = 1 mm.

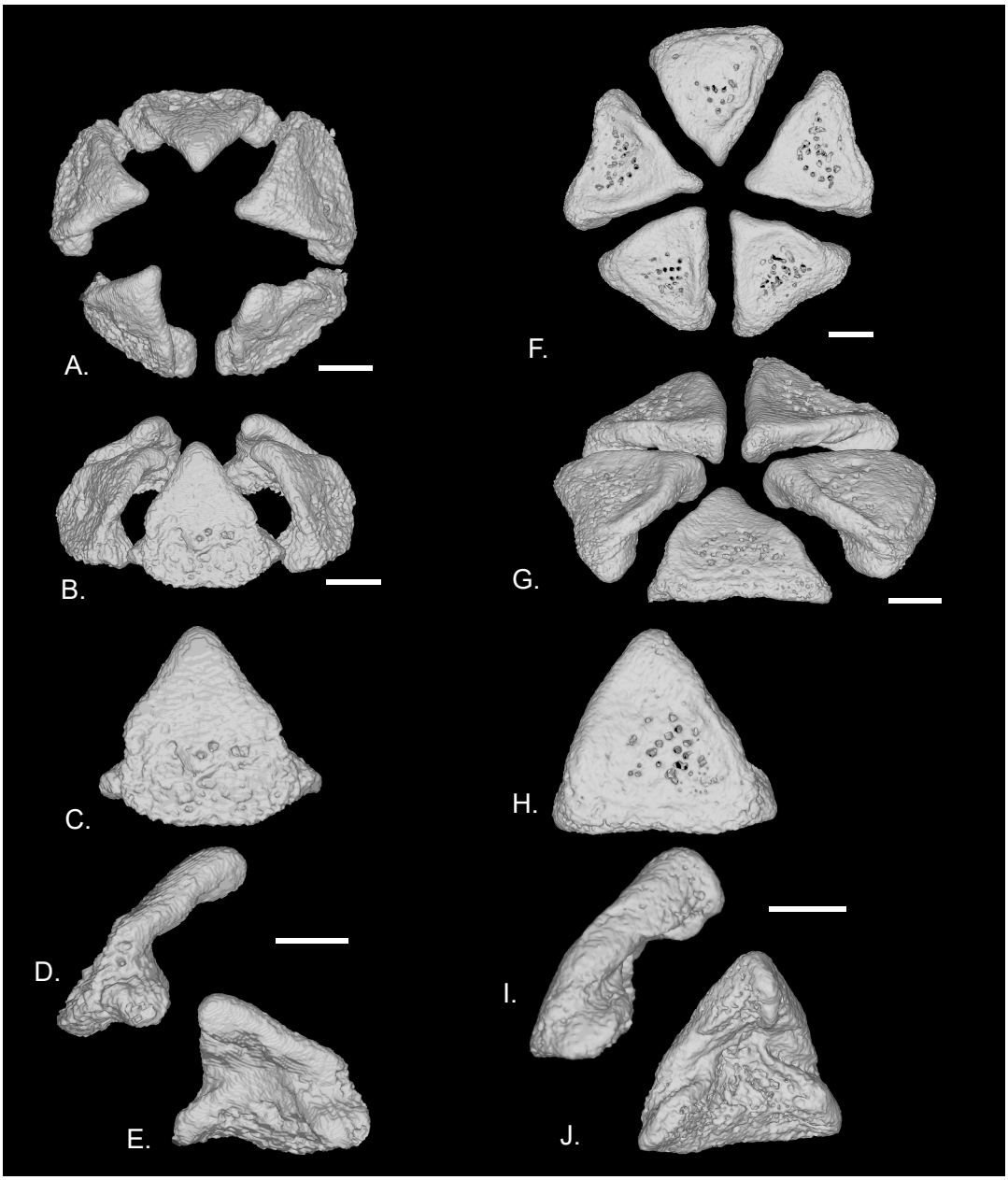


Figure 61. Maillages des orales d'*Holopus rangii*. A-E. IE-2020-506. A. Vue adorale du cercle d'orales. B. Vue latérale du cercle d'orales. C. Vue aborale d'une orale. D. Vue latérale d'une orale. E. Vue adorale oblique d'une orale. F-J. IE-2020-507. F. Vue adorale du cercle d'orales. G. Vue latérale du cercle d'orales. H. Vue aborale d'une orale. I. Vue latérale d'une orale. J. Vue adorale oblique d'une orale. Échelle : A-E = 500 µm, F-J = 1 mm.

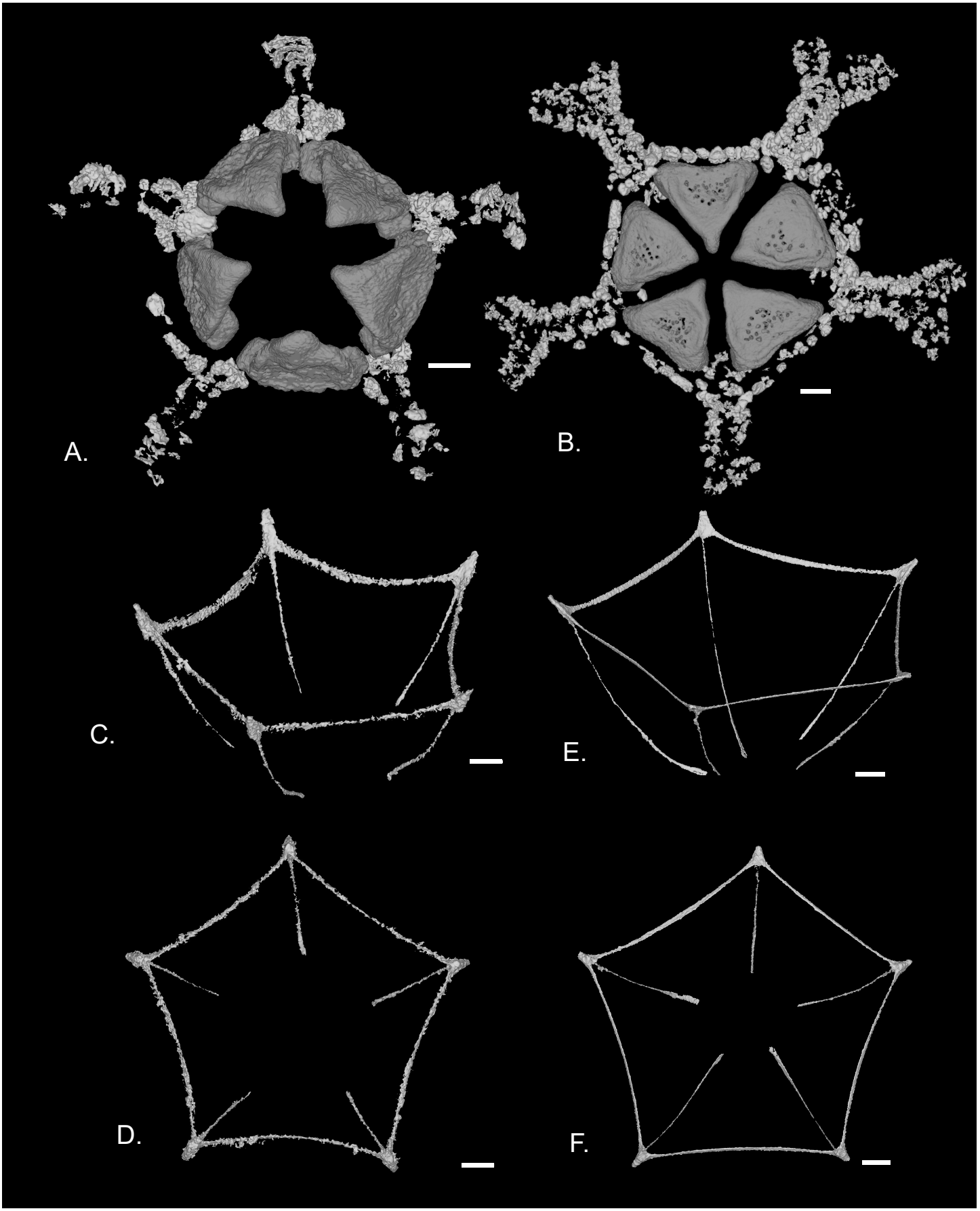


Figure 62. Maillages du tegmen et des cavités du système nerveux aboral d'*Holopus rangii*. A, C, D. IE-2020-506. A. Vue adorale du cercle d'orales (gris foncé) entouré des plaques tegminales. C. Vue lateralo-adorale des cavités au sein de la coupe aborale. D. Vue aborale des cavités au sein de la coupe aborale. B, E, F. IE-2020-507. B. Vue adorale du cercle d'orales (gris foncé) entouré des plaques tegminales C. Vue lateralo-adorale des cavités au sein de la coupe aborale. D. Vue aborale des cavités au sein de la coupe aborale. Échelle : A, C, D = 500 µm, B, E, F. Echelle = 1 mm.

L'analyse du jeu de données J1 des IBrax permet de mettre en évidence cinq groupes (Fig. 63A) : *(i)* un groupe correspondant au spécimen IE-2013-11935 à l'extrême droite de l'espace d'ordination ; *(ii)* deux groupes correspondant aux spécimens IE-2020-506 et IE-2014-2185 qui sont très proches ; *(iii)* un groupe correspondant au spécimen IE-2016-1619 dans le cadran inférieur gauche de l'espace d'ordination ; *(iv)* un groupe correspondant au spécimen IE-2020-507 dans le cadran supérieur gauche de l'espace d'ordination. La variation intraspécimen semble toujours plus faible que la variation interspécimens, à l'exception de IE-2014-2185 et IE-2020-506. L'analyse du jeu de données J2 (Fig. 63B) produit un espace d'ordination relativement similaire où les regroupements de points correspondent aux différents spécimens. La variation intraspécimen est plus importante et les distances interspécimens sont réduites pour tous les spécimens sauf IE-2020-507.

Les vecteurs de corrélation s'étalent en éventail dans l'espace d'ordination. Pour J1 (Fig. 63A), dans ce graphique, l'axe MDS1 est en association avec des vecteurs de variables de l'épaisseur de l'ossicule (B_dmedian, T_central) mais aussi H_ambd. Plusieurs vecteurs sont dirigés vers le cadran supérieur gauche, à savoir les vecteurs des variables d'épaisseur des aires adorales proximales et distales (B_pleft, B_pright, B_dleft, B_dmedian, B_dright) et les mesures de hauteur (H, h_left, h_right, et h_ambp). Les mesures de largeur (Wpmax, Wd, Wr_left, Wr_right, Wp) sont quant à elles dirigées vers le cadran inférieur bas, voir le pôle inférieur de l'axe MDS2. Pour J2 (Fig. 63B), les vecteurs les plus proches de la direction de l'axe MDS1 sont les ratios B_dleft_Wp et Wpmax_Wp. Les ratios B_dright_Wp, T_central_Wp et Wd_Wp sont dirigés plutôt vers le cadran inférieur gauche. Les ratios de largeur Wr_left_Wp et Wr_right_Wp mais aussi le ratio h_ambd_Wp et les vecteurs des ratios d'épaisseur restants sont dirigés vers le pôle inférieur de l'axe MDS2. Seul les vecteurs des ratios de hauteur (H_Wp, h_left_Wp, h_right_Wp, h_ambp_Wp) sont dirigés vers le pôle supérieur de MDS2.

IIBr

Pour les nMDS avec les deux jeux de données J1 et J2 des IIBr, deux dimensions ont été retenues (stress_k2_J1 = 0,032, stress_k2_J2 = 0,035).

L'espace d'ordination est similaire à celui établi uniquement avec les *H. alidis*. Avec J1 (Fig. 64A), le nuage de points formé par les brachiales de IE-2020-506 peut être divisé en deux groupes de points. Un premier groupe plus dense se positionne à droite entre les deux groupes de IE-2013-11935. Le deuxième groupe, plus dispersé, se positionne à gauche du premier. Les groupes de IE-2020-506 se positionnent au-dessus des groupes de IE-2014-2185. Il y a des intersections entre les groupes de points de ces deux espèces, notamment entre les groupes à droite de l'espace d'ordination. Avec J2 (Fig. 64B), la séparation des points de IE-2020-506 en deux groupes est peu nette. On observe une zone plus dense dans le cadran inférieur gauche de l'espace d'ordination et une zone avec des points fortement dispersés s'étalant vers la droite.

Comme dans l'espace d'ordination créé uniquement avec *H. alidis*, les vecteurs de corrélation s'étalent en éventail dans l'espace d'ordination et ils sont dirigés dans des directions opposées le long de MDS1 en fonction de si on utilise J1 (tous vers la gauche) ou J2 (tous vers la droite). Avec J1 (Fig. 64A), dans ce graphique, le vecteur de la variable hauteur Hf et de la hauteur latérale Hi sont dirigés vers la gauche le long de l'axe MDS1. Les vecteurs des mesures Ho, B_abd, Hc et Hextsurf sont dirigés vers le cadran inférieur gauche. Les trois derniers sont plutôt dirigés vers le pôle inférieur de MDS2. Les vecteurs de largeur (Wp, Wd) et d'épaisseur (B_po, B_pi, B_do, B_di) sont dirigés vers le cadran supérieur gauche. Le vecteur de la variable B_abp est dirigé vers le pôle supérieur de l'axe MDS2. Avec J2 (Fig. 64B), dans ce graphique, les vecteurs des ratios de hauteur (Hf_Wp, Ho_Wp, Hi_Wp, Hc_Wp, Hextsurf_Wp) sont dirigés

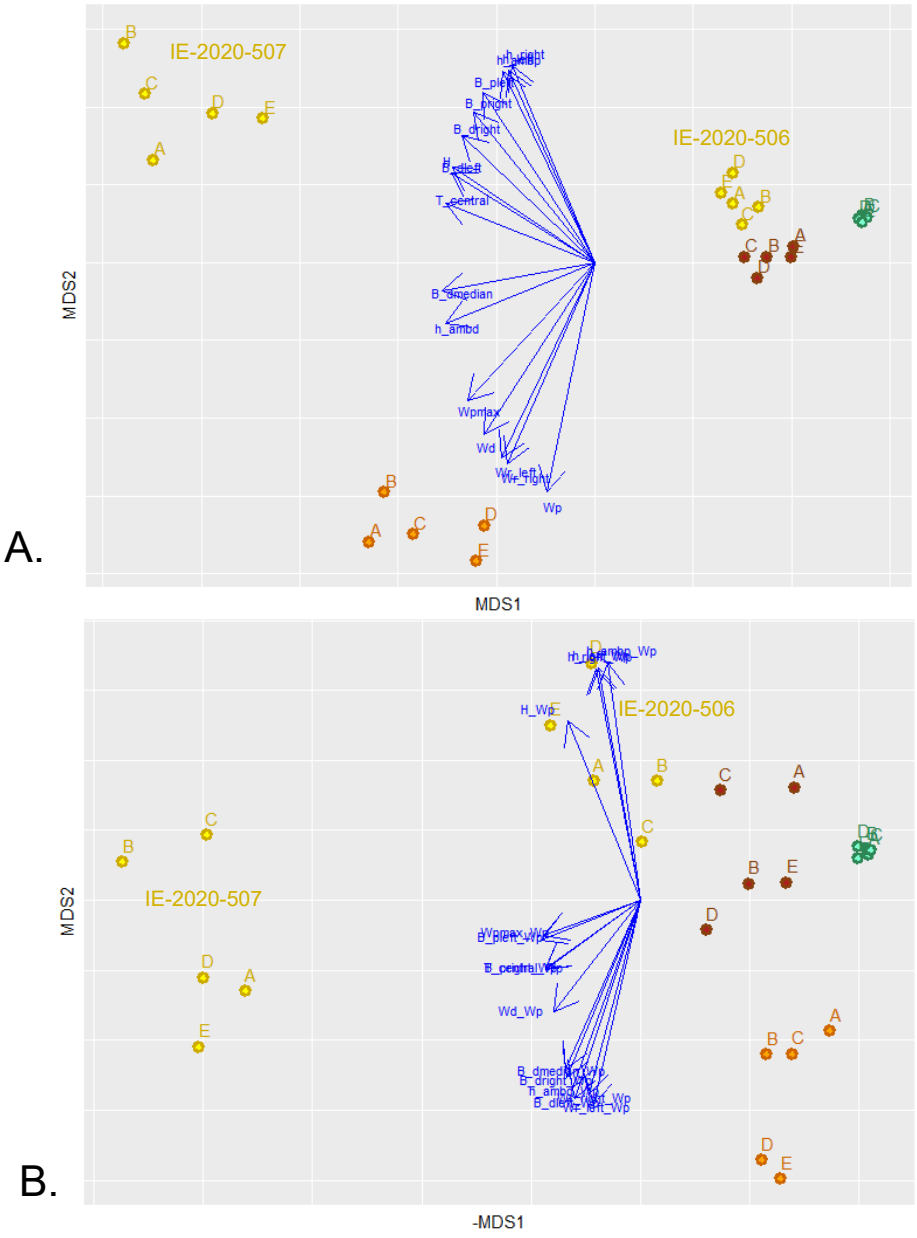


Figure 63. nMDS sur les mesures 3D des IBrax d'*Holopus alidis* : IE-2013-11935 (vert), IE-2014-2185 (marron), IE-2016-1619 (orange), et *Holopus rangii* : IE-2020-506, IE-2020-507 (jaune). Explications des variables dans le Chapitre Généralités section 3.3. et la Figure 10. Les lettres indiquent le rayon de la IBrax.

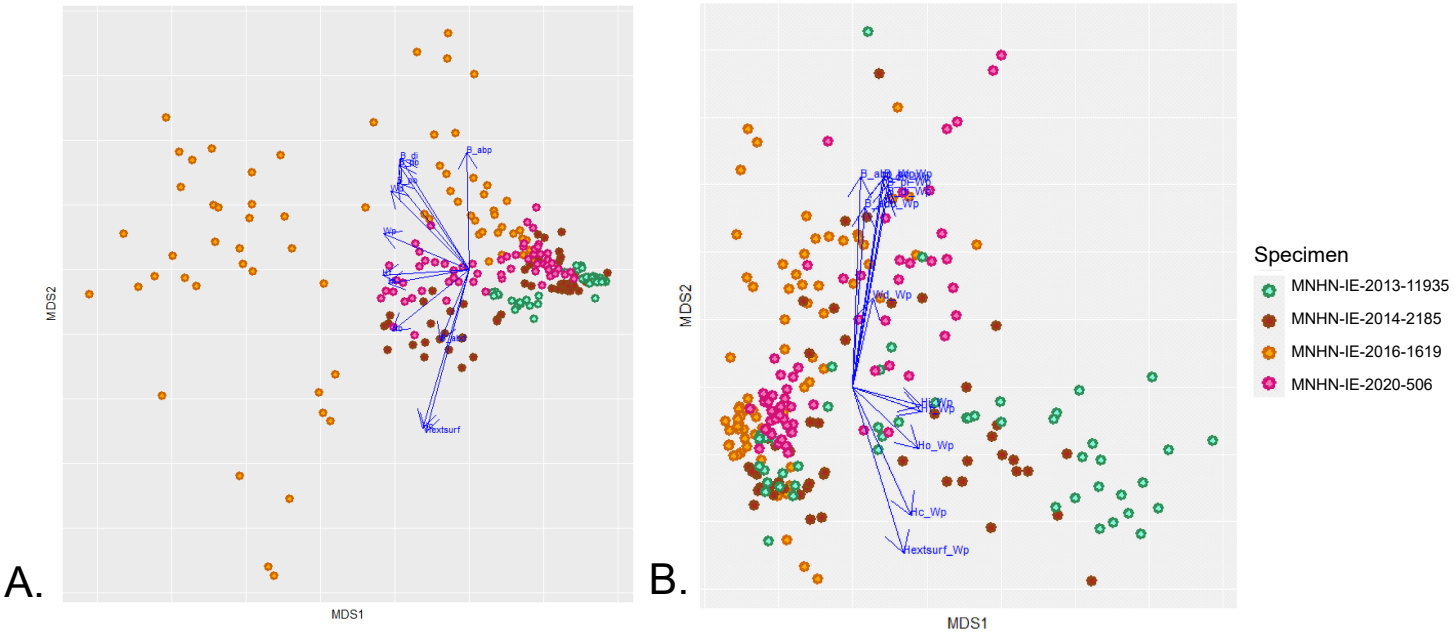


Figure 64. nMDS sur les mesures 3D des IIBr d'*Holopus alidis* : IE-2013-11935 (vert), IE-2014-2185 (marron), IE-2016-1619 (orange), et *Holopus rangii* : IE-2020-506 (rose). A. J1 (mesures brutes). B. J2 (mesures divisées par Wp de la brachiale).Explications des mesures dans la section le Chapitre Généralités section 3.3. et la Figure 11.

vers le cadran inférieur droit. Les vecteurs Hf_Wp et Hi_Wp sont plus dirigés vers le pôle droit de l'axe MDS1. Les vecteurs Hc_Wp et Hextsurf_Wp sont plus dirigés vers le pôle inférieur de l'axe MDS2. Les vecteurs des mesures d'épaisseur (B_abp_Wp, B_adp_Wp, B_po_Wp, B_pi_Wp, B_do_Wp, B_di_Wp) et largeur (Wd_Wp) sont dirigés vers le pôle supérieur de l'axe MDS2.

Analyse des bras de IE-2020-506

La Figure 65 (et l'Annexe 10D) montrent l'occupation de l'espace d'ordination de chaque bras de IE-2020-506 en superposant l'information du type de brachiale. Les brachiales proximales forment le groupe de points le plus à gauche (P). La variation morphologique est importante au sein de ce groupe. La partie droite de P intersecte partiellement le groupe des brachiales clés de voûte (K) : les clés de voûte des bras Ea, Eb et Cb, des bras à quatre brachiales proximales, se trouvent plus à gauche que les IIBr2 des bras Da et Ba. Les brachiales clés de voûtes s'étalent le long de MDS2, entre P et les groupes des brachiales distales (D1-D3). Deux clés de voûte des bras Da et Ba occupent des positions très hautes au-dessus du groupe des premières brachiales de la série distale (D1). Ce dernier s'intersecte à gauche avec le groupe des deuxièmes brachiales de la série distale (D2). Au sein de D1, la brachiale la plus haute est celle du bras Aa, les plus basses sont celles des bras Bb et Da. On peut observer qu'en général plus la clé de voûte est à droite plus sa première brachiale distale sera elle aussi à droite.

2.2. Discussion

2.2.1. Variation morphologique au sein des *Holopus rangii* de Roatán

Les brachiales des spécimens analysés ne possèdent pas de processus unique comme ornementation comme cela est observable chez *H. mikihe* et proviennent d'une station au-dessus de 758 m de profondeur, caractère considéré comme important pour la distinction des espèces caribéennes d'*Holopus* selon Donovan et Pawson (2008). Ceci a justifié leur attribution à l'espèce *Holopus rangii*. Dû à sa petite taille, le spécimen IE-2020-506 a été attribué à un stade juvénile. Vu sa similitude avec IE-2014-2185, j'utiliserai la même qualification et appellerai ce spécimen un *H. rangii* de taille et d'âge « intermédiaire ».

En dehors de la taille et du nombre de brachiales dans la série proximale, les deux spécimens étudiés présentent plusieurs différences. Le grand spécimen possède une coupe aborale avec *(i)* une courbure plus importante ; *(ii)* des sillons interradiaux plus profonds ; *(iii)* des rebords délimitant les aires radiales arrondis ; *(iv)* des alignements de tubercules à la place de rides radiales ; *(v)* des processus interradiaux externes plus hauts. De même, les IBrax sont *(i)* plus arrondies et allongées latéralo-adoralement ; *(ii)* présentent des tubercules marqués mais peu nombreux qui ne forment pas de rides. Concernant les IIBr de la série proximale, les brachiales sont *(i)* plus allongées latéralo-adoralement ; *(ii)* peuvent être subtriangulaires ; *(iii)* présentent plus de tubercules.

Les caractères morphologiques internes présentent également de la variabilité. Ainsi, le grand spécimen possède *(i)* des articulations radiales très arrondies, avec une surface articulaire avec un angle beaucoup plus penché vers l'extérieur et avec une structure interradiale qui se positionne adoralement à l'articulation ; *(ii)* des orales avec des rebords plus marqués et trois à quatre fois plus de perforations ; *(iii)* un tegmen avec plus de plaques tegminales faisant tout le pourtour du cercle d'orales.

De plus, les mesures 3D montrent que les IBrax du grand spécimen sont beaucoup plus épaisses. Ainsi, elles présentent *(i)* un renflement plus important de la surface aborale mais, surtout ; *(ii)* une taille beaucoup plus grande des surfaces adorales d'appui.

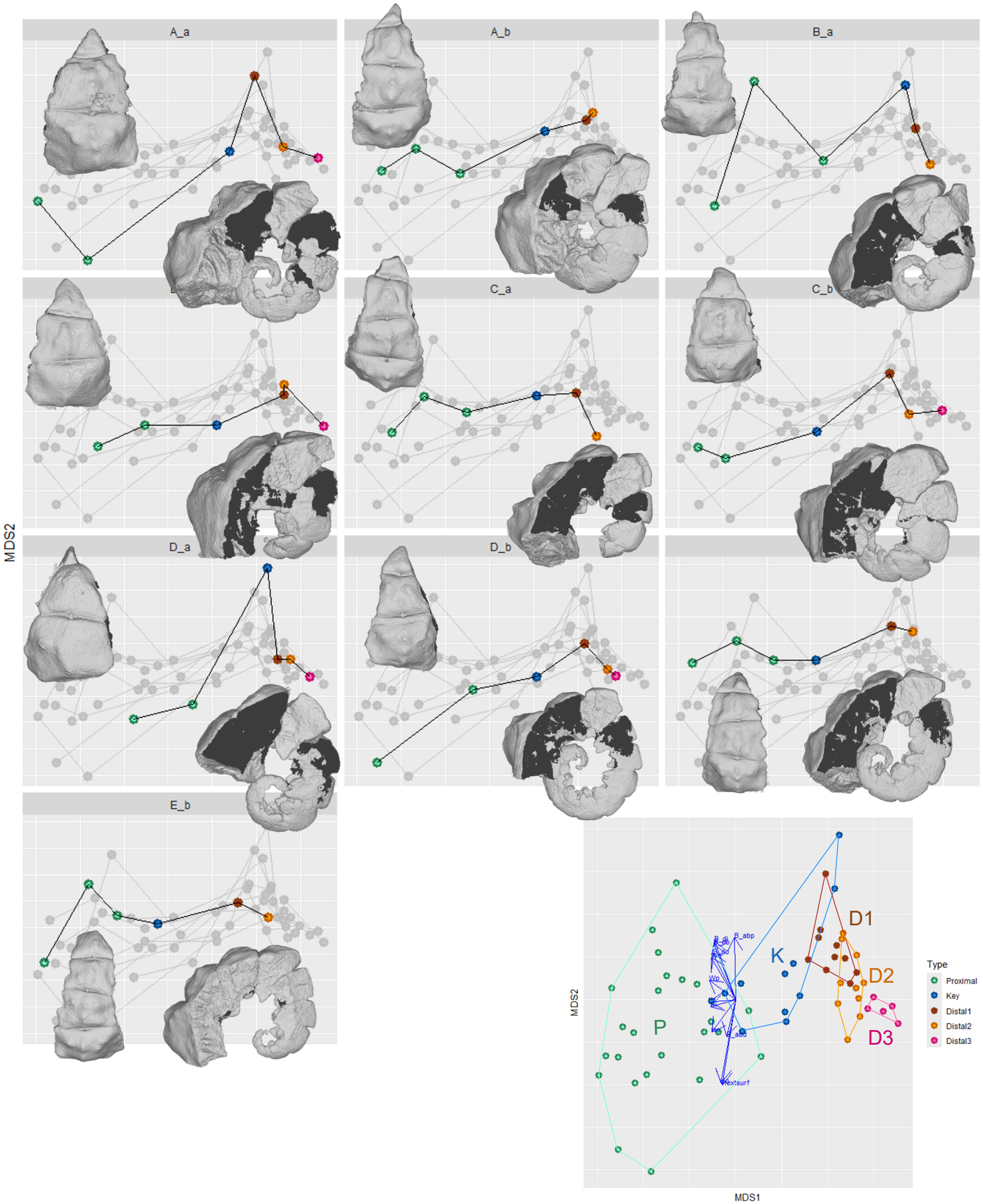


Figure 65. nMDS sur les mesures 3D des IIBr de IE-2020-506 en utilisant J1. Chaque case correspond à la même nMDS avec à chaque fois un autre bras mis en avant. Les différentes brachiales du bras sont connectées dans l'ordre d'apparition le long du bras. Les lettres A, B, C, D, E désignent le rayon, les lettres a, b désignent le bras gauche et droit, respectivement. En haut à gauche de chaque case : figure de la série proximale en vue externe du bras en question. En bas à droite de chaque case : vue latérale de ce même bras avec la série distale. En bas à gauche de la figure, nMDS avec toutes les IIBr de tous les bras. Groupes expliqués dans le texte. Explications des mesures dans le Chapitre Généralités section 3.3. et la Figure 11. Figures avec J2 dans Annexe 10D.

Syverson *et al.* (2015 : fig 2) ont étudié la population d'*Holopus* à Roatán et leurs figures illustrent des spécimens avec une morphologie externe similaire au grand spécimen décrit ici. Ils décrivent une distribution bimodale du diamètre du calice avec un premier mode à 8,4 mm, correspondant à des juvéniles en « forme de bouton », et un deuxième à 17,9 mm, correspondant aux adultes. Les deux spécimens décrits ici ont un diamètre aboral en-dessous de ces valeurs. Syverson *et al.* (2015) décrivent aussi la présence d'une espèce de *Cyathidium* en sympatrie. Ils différencient *Cyathidium* et juvéniles d'*Holopus* par leur couleur. Cependant, la description morphologique qu'ils font de leurs supposés *Holopus* juvéniles en forme de bouton diffère de la description de notre petit spécimen et correspond davantage à la description d'un *Cyathidium* (cf. Syverson *et al.*, 2015 : fig. 3B).

2.2.2. Variation intraspécifique au sein des *Holopus* caribéens

La variabilité morphologique des *Holopus* caribéens a été illustrée notamment par Carpenter (1884), Springer (1924), Donovan (1992), Donovan et Pawson (2008) et Syverson *et al.* (2015). On observe beaucoup de diversité dans leur ornementation et la forme des brachiales. Ainsi, certains spécimens ont des tubercules peu marqués avec des brachiales de la série proximale subrectangulaires (*e.g.* Donovan & Pawson, 2008 : fig. 3B ; Donovan 1992 : fig. 1.1 ; Springer 1924 : pl. 3), d'autres peuvent avoir une tuberculation plus marquée (*e.g.* Carpenter 1884 : pl. 2), ou des brachiales de la série proximale subtriangulaires (*e.g.* Carpenter 1884 : pl. 1). L'holotype de *H. mikihe* est le seul spécimen à présenter une ornementation avec un long processus unique sur chaque brachiale (Donovan & Pawson 2008).

Cette étude, même si elle est exploratoire, permet néanmoins d'ajouter des descriptions de la variation morphologique au sein de *H. rangii* ; notamment pour les caractères morphologiques internes.

Les observations du tegmen et des orales faites ici sont similaires à celles de Carpenter (1884 ; Fig. 17D) et de Donovan (1992 : fig. 11). De même, la description des canaux du système nerveux aboral correspond à celle du SNA par Grimmer et Holland (1990). Quant aux articulations des radiales, les articulations du grand spécimen IE-2020-507 sont beaucoup plus arrondies que celles illustrées par Carpenter (1884 : pl. 3 figs 1, 2). De plus, les processus interradiaires de ces illustrations sont très variables, et forment soit un rapprochement total entre les deux processus interradiaux en une seule pointe unique (Carpenter 1884 : pl. 3 fig. 1), soit deux processus bien séparés mais sans une crête interradiaire bien discernable (Carpenter 1884 : pl. 3 fig. 2).

A la différence des spécimens juvéniles décrits par Syversson *et al*. (2015), le petit spécimen IE-2020-506 est très proche du spécimen juvénile illustré par Carpenter (1884 : pl. 4). Ce dernier a été collecté autour de l'île de la Barbade et présente plusieurs ressemblances avec le petit spécimen IE-2020-506 : *(i)* une ornementation simple avec des côtes radiales et des légers sillons interradiaux sur la coupe aborale ; *(ii)* des brachiales presque lisses avec peu de tubercules et une crête médiane ; *(iii)* des bras avec maximum quatre IIBr dans la série proximale. Cependant, ce spécimen présente une voûte nettement divisible en un bivium et un trivium avec deux rayons présentant des bras particulièrement courts avec deux IIBr dans la série proximale.

2.2.3. Comparaison avec *Holopus alidis*

Comme le spécimen intermédiaire de *H. alidis*, le spécimen intermédiaire de *H. rangii* présente des valeurs biométriques plus petites que les grands spécimens de *H. alidis*. En revanche, le grand spécimen de *H. rangii* présente des valeurs biométriques généralement plus grandes que

les valeurs maximales des grands spécimens de *H. alidis* à l'exception des mesures de hauteur. Les ratios de la hauteur par le diamètre du calice et de la voûte des deux spécimens de *H. rangii* ainsi que le ratio H/h de la courbure de leur coupe aborale rentrent dans le champ de variation de *H. alidis*. Au contraire, leurs ratios D/Wp_{IBrax} et H_{IBrax}/Wp_{IBrax} sont plus grands que les valeurs observées chez *H. alidis* (à l'exception de D/Wp_{IBrax} du *H. alidis* juvénile qui est proche de la valeur du grand *H. rangii*).

En ce qui concerne les caractères morphologiques internes, comparé à *H. alidis*, *H. rangii* présente *(i)* des plaques orales avec des rebords plus marqués et plus de perforations ; *(ii)* des structures interradiales sans séparation nette du processus interradial externe et interne et, de ce fait, sans crête interradiale ; *(iii)* des aires adorales des synarthries radiales très arrondies. Les plaques tegminales sont disposées de façon similaire chez les deux espèces, de même que le système nerveux aboral. Avec nos connaissances actuelles, le système digestif semble différer entre les deux espèces. En effet, *H. rangii* présente un seul grand canal menant vers l'interrayon de l'anus (Grimmer & Holland 1990) alors que le spécimen intermédiaire de *H. alidis* étudié ici en présente deux.

Le spécimen intermédiaire de *H. rangii* diffère du spécimen intermédiaire de *H. alidis* par *(i)* une plus grande taille (à l'exception de la hauteur du calice) ; *(ii)* plus de brachiales dans sa série proximale (ce qui explique potentiellement sa voûte plus grande) ; *(iii)* une légère dépression dans l'axe central de la voûte ; *(iv)* la profondeur des sillons interradiaux sur la coupe aborale (ou l'extension des articulations des radiales vers l'extérieur de la coupe aborale) ; *(v)* des IBrax avec une hauteur légèrement supérieure et surtout par des aires adorales proximales plus épaisses ; *(vi)* une augmentation de l'épaisseur des aires aborales et adorales des IIBr.

Dans le morphoespace des IBrax, IE-2016-1619, le spécimen adulte de *H. alidis*, et IE-2020-507, le spécimen adulte de *H.*rangii, occupent des emplacements très distincts, voire opposés. Vu la proximité des deux spécimens intermédiaires des deux espèces, on peut faire l'hypothèse que les allometries de croissance des IBrax des deux taxons diffèrent. La divergence commencerait peu avant les stades intermédiaires, avec l'extensions des aires articulaires des radiales chez *H. rangii*. De là, la divergence des morphologies s'accentuerait : alors que *H. alidis* subirait surtout une augmentation de sa largeur, *H. rangii* augmenterai fortement en épaisseur accompagnant l'extension des aires articulaires des radiales.

La répartition des IIBr du spécimen intermédiaire de *H. rangii* dans le morphoespace suggére un développement similaire à celui proposé pour *H. alidi*s. Ainsi, on observe des chevauchements des espaces occupés par les différents types de brachiales dans le morphoespace. Il y a une forte variation des morphologies des clés de voûte depuis des brachiales morphologiquement proches des premières brachiales distales, puis descendant dans le morphoespace notamment par une augmentation progressive de Hc, Hextsurf et B_abd (Fig. 56). Finalement, une augmentation de leur hauteur latérale les déplace vers la gauche, c'est-à-dire vers le morphoespace des brachiales proximales non clés de voûtes. Notons que comme chez le spécimen intermédiaire de *H. alidis* (et au contraire de l'adulte IE-2016-1619), les clés de voûte ne sont pas spécialisées, c'est-à-dire qu'elles restent proches du morphoespace des brachiales proximales. Ceci suggère la possibilité de transition du premier type vers le deuxième. Le relief des brachiales semble corroborer notre hypothèse de « tapis roulant » pour ce spécimen : on observe le développement de la surface extérieure de la partie proximale vers la partie distale, ainsi que le passage d'une forme subtriangulaire vers une forme subrectangulaire. Le bras Da est particulièrement spectaculaire : on observe ainsi

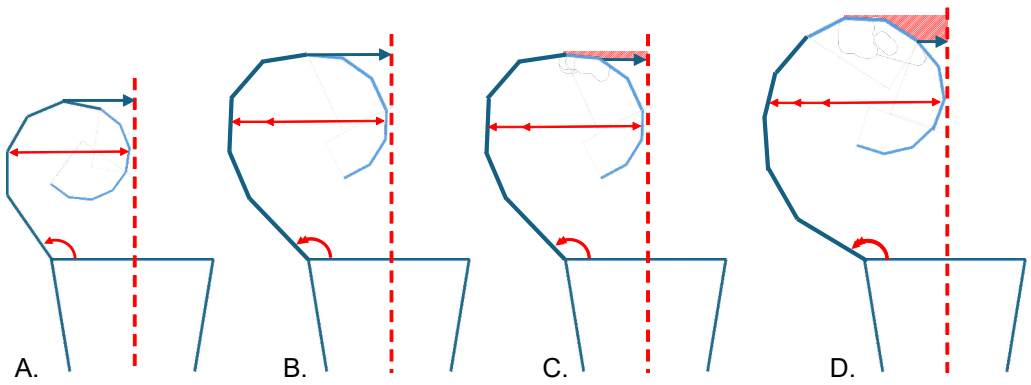


Figure 66. Représentation schématique de l'augmentation de la taille de la voûte si elle n'est pas hémisphérique. A. Situation à quatre brachiales chez *H. alidis* avec excroissance distale et voûte hémisphérique. B. Agrandissement du bras mais impossibilité du maintien de la voûte hémisphérique car croissance à travers la brachiale suivant la clé de voûte. C. Si une excroissance se forme sur la brachiale suivante alors la voûte peut être fermée mais une dépression se forme dans l'axe central (hachuré rouge). D. Le bras peut continuer à grandir mais le creux dans l'axe central continue à augmenter. Ligne pointillé rouge : axe central de la voûte. Flèches rouges : taille et incrémentation de la taille des bras. Angle rouge : angle et augmentation de l'angle entre le calice et la IBrax. Flèche verte : direction de croissance de l'excroissance distale. Segments verts : IBrax et IIBr de la série proximale. Segments bleus : IIBr initialement de la série distale.

l'augmentation de la taille vers la gauche de IIBr2 jusqu'à IIBr4, avec chez IIBr3 une augmentation visiblement plus importante du côté distal.

Selon Bourseau *et al.* (1991), en plus de la différence de leur distribution géographique, la différence majeure entre *H. rangii* et *H. alidis* se trouve dans la voûte hémisphérique de ce dernier où les brachiales forment « une coque parfaitement ajustée ». Cette organisation serait absente chez *H. rangii.* Effectivement, chez l'adulte de *H. rangii* on observe une voûte avec une dépression centrale ; les clés de voûte sont triangulaires et leurs excroissances permettant la fermeture de la voûte se développent sur la surface aborale plutôt que distalement.

Cependant, le spécimen intermédiaire de *H. rangii* a une voûte presque hémisphérique, présentant des brachiales clés de voûte avec des excroissances plutôt distales plus similaire à celle de *H. alidis*. Ainsi, au cours de la croissance de *H. rangii*, on aurait une transition d'une morphologie présentant des clés de voûte avec des excroissances distales vers une morphologie présentant des clés de voûte avec des excroissances aborales. De ce fait, on peut faire l'hypothèse que cette transition est liée à l'augmentation de la taille des bras et du nombre de brachiales qui la composent. En effet, si le nombre de brachiales augmente au-delà du nombre de brachiales permettant la formation d'une voûte hémisphérique cela induit la formation d'une dépression centrale (Fig. 66). La nouvelle brachiale en position clé de voûte forme quand même une excroissance afin de garder une voûte fermée. Plus le bras grandit, plus la dépression centrale se creuse et plus la brachiale en position clé de voûte doit former une excroissance dont l'angle entre sa direction de croissance et l'axe de la brachiale augmente (Fig. 66). Ainsi, en rajoutant des brachiales à la série proximale, la direction de croissance de l'excroissance sera d'abord subparallèle à l'axe de la brachiale, puis deviendra perpendiculaire à l'axe central de la brachiale. C'est ce qui est observé avec l'excroissance aborale des brachiales clés de voûte du spécimen adulte de *H. rangii*.

De ce fait, on peut considérer que *H. alidis* se différencie de *H. rangii* par un arrêt de l'ajout de brachiales à la série proximale au cours du développement. Cet arrêt se fait autour de la quatrième brachiale chez *H. alidis* entrainant la spécialisation de ses brachiales clés de voûte et le maintien d'une voûte hémisphérique. Au contraire, *H. rangii* ne subit pas d'arrêt d'ajout de brachiales à la série proximale ce qui entraîne une dépression de la voûte dans l'axe central.

- Les deux spécimens de Roatán sont attribués à *Holopus rangii*, le petit spécimen est considéré être un juvénile.
- Nombreuses différences morphologiques entre le grand spécimen et le juvénile (e.g. les synarthries des radiales, les IBrax, les orales, le tegmen).
- Ces spécimens augmentent le champ de variation morphologique connu de *H. rangii*.
- La voûte du spécimen juvénile de *H. rangii* présente des brachiales clés de voûte et semble se développer de la même façon que chez *H. alidis*.
- L'arrêt de l'ajout de brachiales à la série proximale à des moments différents induit des morphologies de voûte et de brachiales clé de voûte différentes entre les adultes de *H. alidis* et de *H. rangii*.

3. Étude complémentaire sur *Cyathidium*

3.1. Résultats

3.1.1. Biométrie externe du squelette de *Cyathidium*

Le Tableau 10 et la Figure 67, placent les deux spécimens de *Cyathidium* étudiés au sein du morphoespace établi pour *Holopus* dans les sections précédentes.

3.1.2. Morphologie interne de *Cyathidium plantei*

Le spécimen de *Cyathidium plantei* scanné, IE-2013-11944, est illustré dans la Figure 68. Etant donné les descriptions présentes dans la littérature (Cherbonnier & Guille 1972 ; Heinzeller & Fechter 1995 ; Améziane *et al.* 1999) *Cyathidium foresti* ne sera pas redécrit.

Tableau 10. Mesures classiques des spécimens de *Cyathidium* utilisés pour cette étude. Hc : hauteur centrale. moy. : valeurs moyennes. n : nombre de brachiales de ce type à cette position. sd : écart type. Wp : largeur proximale. Mesures en mm. Abréviations comme dans le Tableau 5. Mesures en mm (sauf ratios).

N° MNHN	Espèce	Coupe aborale		Voûte		IBrax		IIBr	H/D	Hv/Dv	H/h	D/ Wp_{IBrax}	H_{IBrax}/ Wp_{IBrax}
		D	H	Dv	Hv	Wp_{IBrax}	H_{IBrax}	LSP					
IE-2019-2822	*C. foresti*	16,7	13,6	15,7	8,2	9,3	3,9	4,1	0,82	0,52	1,52	1,79	0,42
IE-2013-11944	*C. plantei*	8,4	4,7	8,4	1	4,9	2,1	1,3	0,56	0,12	1,33	1,71	0,43

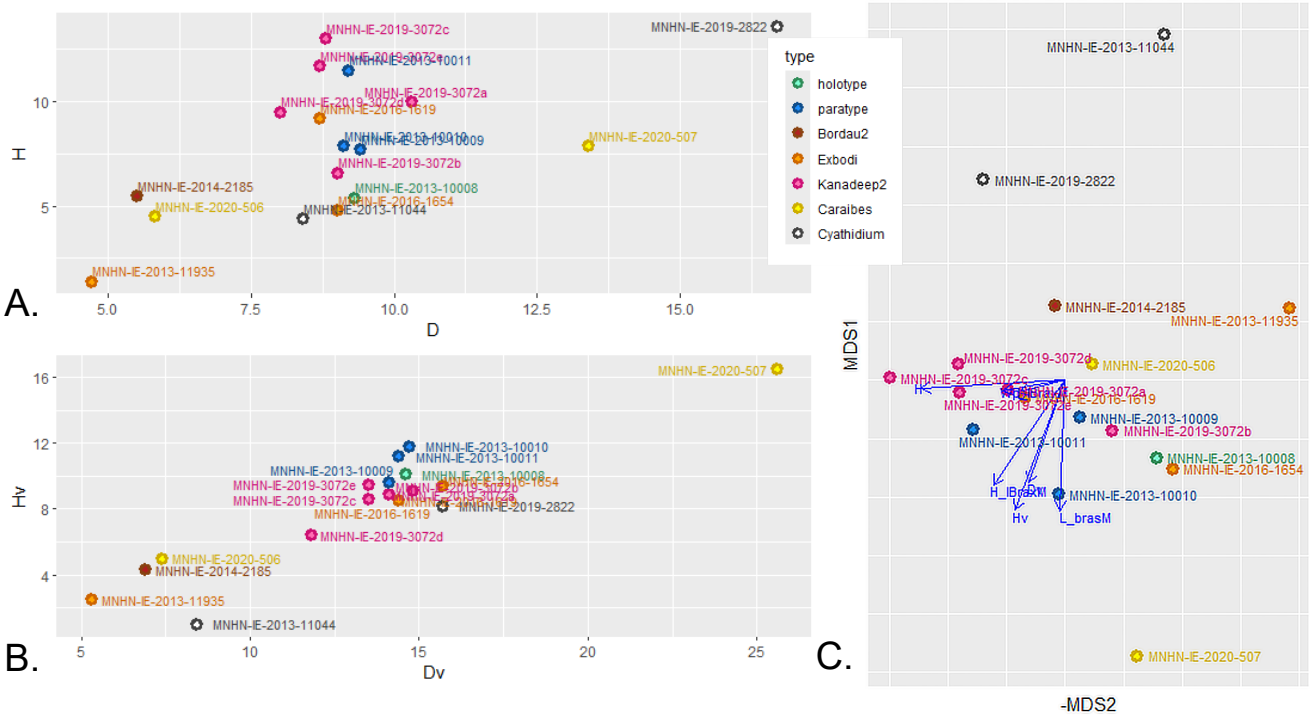


Figure 67. Spécimens d'*Holopus* étudiés précédemment comparés avec deux *Cyathidium*. *C. foresti* : IE-2019-2822. *C. plantei* : IE-2013-11944. A. Hauteur maximale de la coupe aborale (H) par le diamètre adoral maximale de la coupe aborale (D). B. Hauteur maximale de la voûte (Hv) par le diamètre maximal de la voûte (Dv). C. nMDS avec toutes les mesures biométriques. Jaune : spécimens d'*Holopus* de Roatán. Gris : *Cyathidium*.

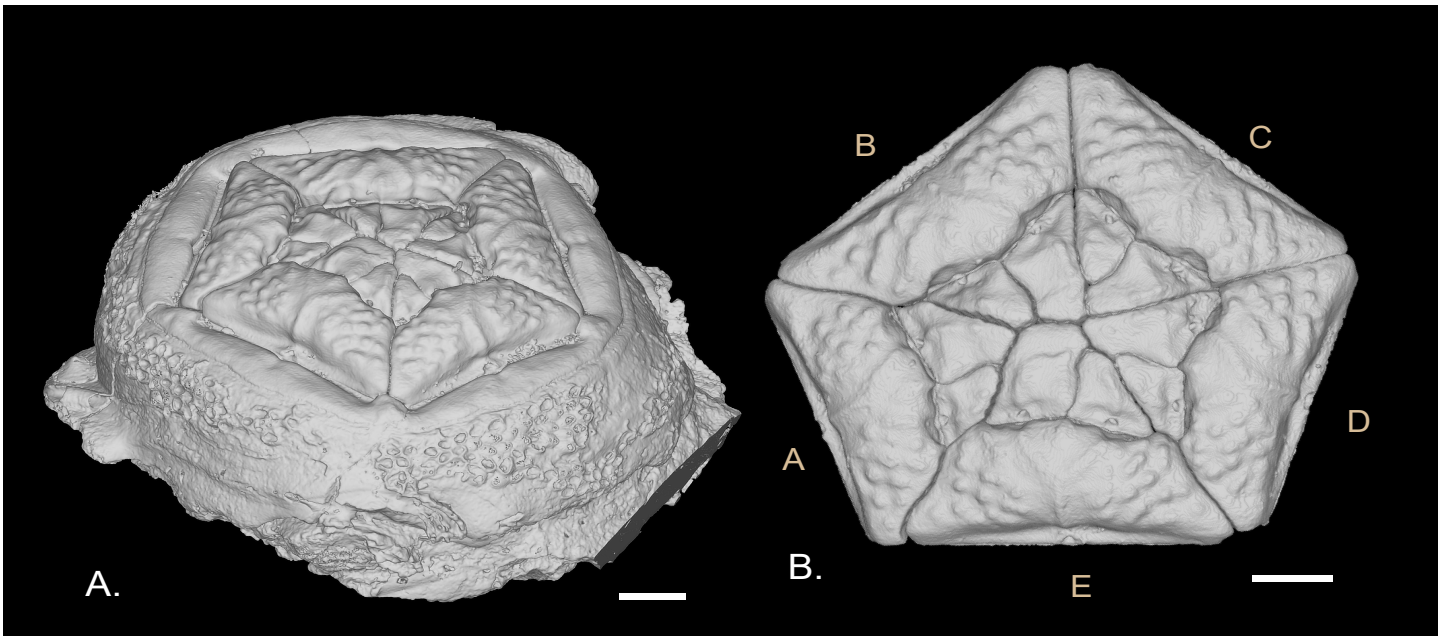


Figure 68. Maillage externe avec voûte fermée de *Cyathidium plantei* IE-2013-11944. A. Vue latéralo-aborale. B. Surface distale de la voûte. Échelle = 1 mm.

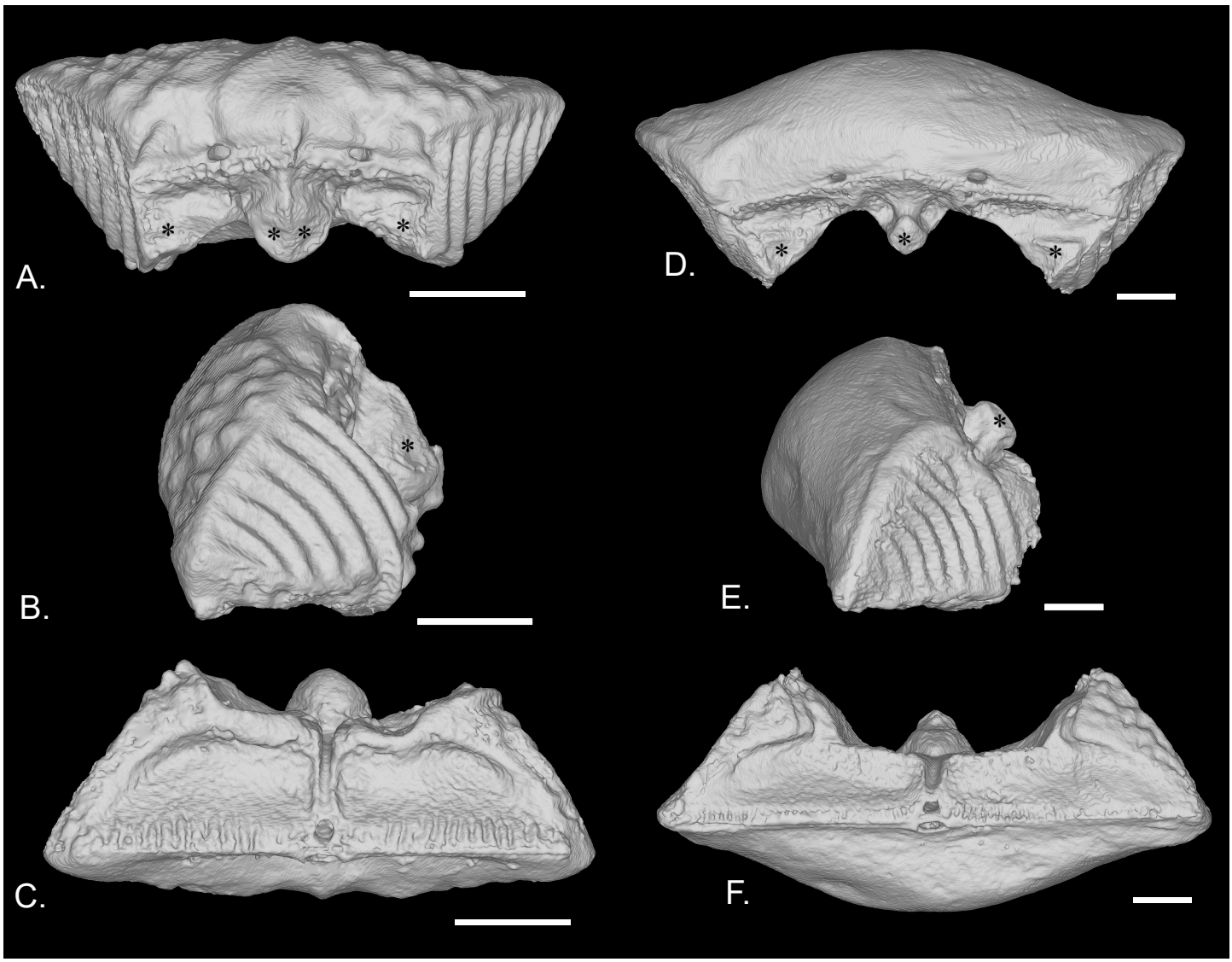


Figure 69. IBrax de *Cyathidium*. A-C. *Cyathidium plantei*, IE-2013-11944. A. Vue distale. B. Vue latérale. C. Vue proximale. D-F. *Cyathidium foresti*, IE-2019-2822. D. Vue distale. E. Vue latérale. F. Vue proximale. * : surfaces d'appui. Échelle = 1 mm.

IBrax

Les IBrax du spécimen IE-2013-11944 (Figs 69A-C) présentent des synarthries distales asymétriques, le côté interne étant plus court que le côté externe. L'aire aborale présente une grande fosse ligamentaire aborale et des aires adjacentes étroites qui semblent s'étendre sur toute la longueur de la crête fulcrale. Sur les maillages, on distingue une crête fulcrale ainsi que des crénulations adorales s'étendant perpendiculairement à l'aire aborale. Les crêtes fulcrales des deux synarthries se rejoignent dans l'axe médian et se prolongent jusqu'au bord latéral de la brachiale. Les aires adorales sont presque perpendiculaires aux crénulations et sont penchées vers le sillon adoral. Elles se prolongent dans deux grandes fossettes adorales sans ride irrégulière les traversant. Les coins adoraux externes forment des surfaces d'appui subtriangulaires surélevées par rapport aux aires adorales. Les grandes surfaces d'appui internes, subtriangulaires, forment le processus adoral qui est penché pratiquement dans le même angle que les aires aborales (Fig. 69B). La surface latérale de la IBrax est entièrement recouverte de crénulations (Fig. 69B). La surface proximale est trapézoïdale. L'aire aborale proximale est presque dans un plan perpendiculaire aux aires adorales. Elle se compose d'une fosse ligamentaire aborale. On distingue une crête fulcrale avec des fortes crénulations adorales. La surface adorale est légèrement concave et entièrement entourée par un rebord se prolongeant depuis les surfaces d'appui des coins adoraux externes jusqu'au canal axial. Les surfaces d'appui présentent des crénulations obliques, empreintes du relief des aires interradiales du calice. On n'observe pas de fossette adorale à l'exception de deux zones légèrement plus profondes longeant le sillon adoral.

IIBr1 clé de voûte

Les brachiales clés de voûte de IE-2013-11944 présentent une articulation proximale anguleuse et asymétrique (Fig. 70D). L'aire aborale se compose uniquement d'une fosse ligamentaire aborale elliptique. La crête fulcrale est discernable ; elle atteint les coins latéralo-aboraux. Adoralement, on observe une crête crénelée plus ou moins discernable sur les maillages. La surface adorale se creuse de façon importante, notamment en direction du sillon adoral. On distingue deux fossettes adorales, sans rides, peu profondes et continues avec les aires adorales. Ces dernières sont étroites et se distinguent nettement des surfaces d'appui subtriangulaires qui sont surélevées. Les surfaces latérales sont fortement crénelées, surtout sur leur partie aborale (Figs 70B, C). La surface articulaire distale est plus petite que la surface proximale. Elle est subtriangulaire et légèrement concave (Figs 70E, F). La fosse ligamentaire aborale est bien définie. La crête fulcrale n'est pas bien discernable. De chaque côté du canal axial, on observe une dépression arrondie. Les aires adorales sont creusées et mènent vers des fossettes adorales. Il n'y a pas de délimitation marquée entre les deux. Les fossettes adorales ne sont pas traversées par des rides. Les surfaces d'appui sont surélevées par rapport aux aires adorales ; elles sont subrectangulaires. Toutes les IIBr1 possèdent une excroissance distale. Cette dernière forme une aire aborale distale agrandie, concave, asymétrique et occupant tout le dessous de l'excroissance distale. Le rebord adoral de l'excroissance distale est plus long du côté interne que du côté externe où il forme un arc. La surface distale de l'excroissance distale présente aussi des crénulations (Fig. 70E).

Les coupes tomographiques permettent d'observer des stries de croissance (Figs 70G, H). En coupe médiane, les stries sont surtout visibles distalement et aboralement.

Disposition des bras au sein de la voûte

Les bras de IE-2013-11944 n'atteignent pas le centre de la cavité centrale (Fig. 71). Ils sont uniquement en contact avec le bras adjacent du même rayon. Les bras avec les IIBr1 plus grandes sont aussi les bras les plus avancés au sein de la voûte, cependant la différence avec les

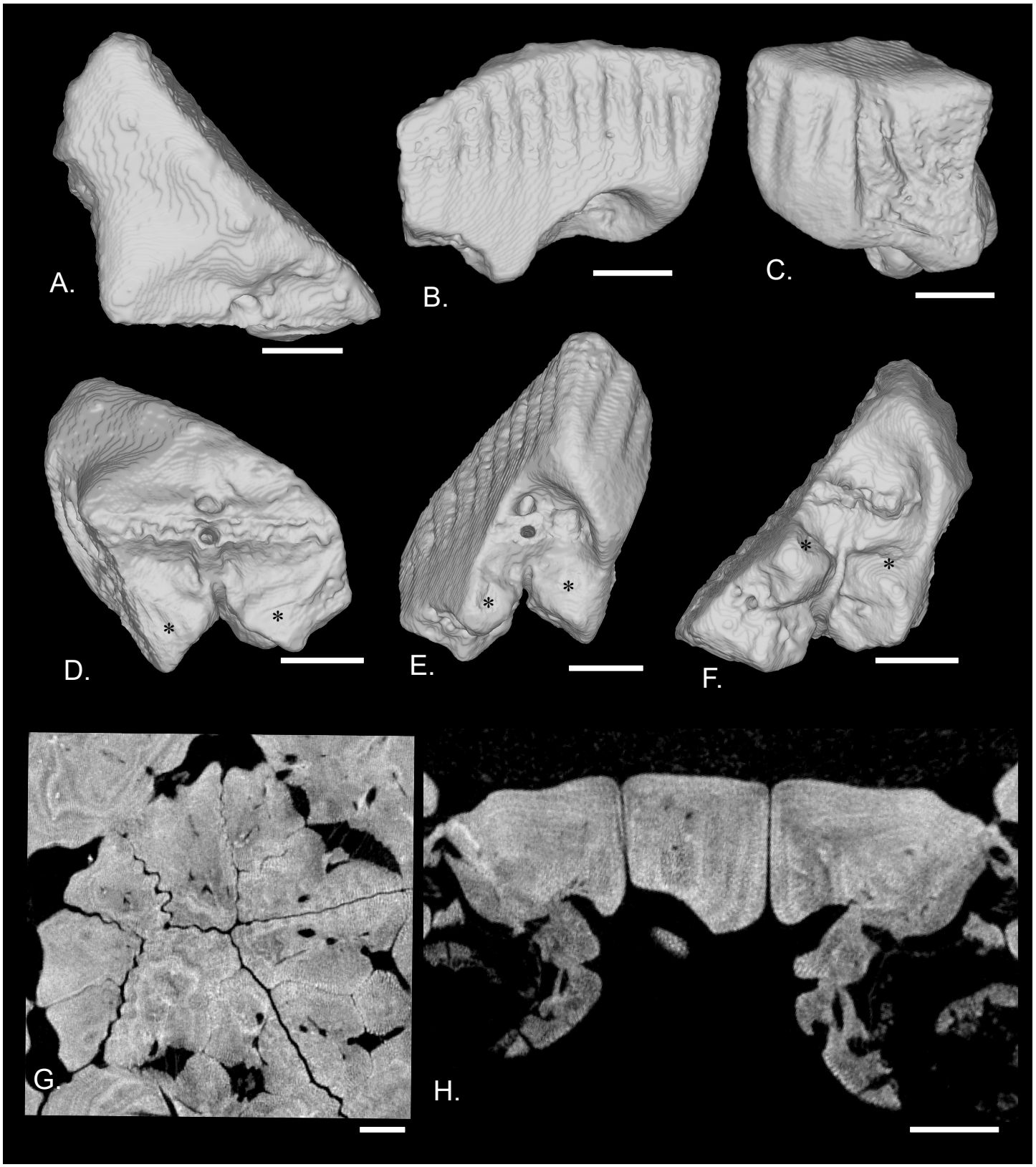


Figure 70. Brachiale clé de voûte bu bras Db de *Cyathidium plantei* IE-2013-11944 et stries de croissance. A. Vue aborale. B. Vue latérale du côté externe. C. Vue latérale du côté interne. D. Vue proximale. E. Vue distale. F. Vue adorale. G. Coupe tomographique dans le plan frontal à travers des IIBr1 formant la voûte. H. Coupe tomographique traversant de gauche à droite les bras Aa (coupe médiane), Ea (coupe transversale) et Db (coupe médiane). * : surfaces d'appui. Échelle = 1 mm.

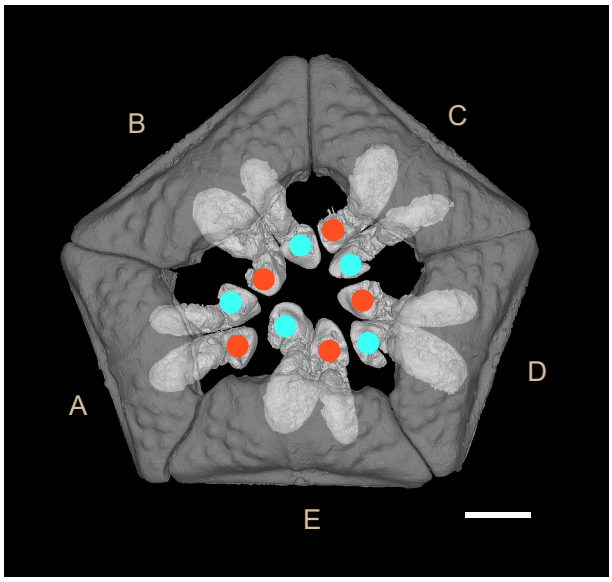


Figure 71. Maillages des séries distales des IIBr de *Cyathidium plantei* IE-2013-11944 entourées par le cercle de IBrax, la série proximale des IIBr1 a été enlevée. Points bleus : première brachiale distale d'un bras gauche. Points rouges : première brachiale distale d'un bras droit. Échelle = 1 mm.

bras périphériques n'est pas très importante. Le bras le plus avancé n'est pas toujours le même. Ainsi, pour les rayons A, B, C et E c'est le bras gauche et pour le rayon D c'est le bras droit. La plus grande partie de la série distale est enroulée en-dessous des IBrax qui recouvrent aussi la cavité centrale.

Orales

Les Figures 72A-E montrent la reconstruction des plaques orales du spécimen IE-2013-11944. Le diamètre du cercle qu'elles délimitent est d'environ 1,8 mm soit environ 25 % du diamètre de la cavité centrale. La forme générale est subtriangulaire avec une forte constriction à mi-hauteur. Leur largeur à la base est d'environ 1 mm et leur hauteur est d'environ 9,9 mm. La pointe distale est épaissie et fortement recourbée vers la bouche. Elles présentent environ quatre perforations plus ou moins distinguables et partiellement fusionnées.

Plaques tegminales

Proportionnellement à l'ouverture de la bouche, le tegmen est très large et présente de nombreuses plaques tegminales de tailles variables (Figs 72F, G). Ces dernières sont arrondies, voire ovoïdes, souvent allongées. Elles sont disposées en deux couches avec des petites plaques à la surface du tegmen et de grosses plaques en-dessous. Le canal ambulacraire présente une très grande concentration de plaques qui semblent le recouvrir au moins partiellement.

Cavités et sillons de la coupe aborale

La reconstruction des cavités à l'intérieur de la paroi et des sillons le long de la coupe aborale montre le canal de l'anneau nerveux (Fig. 73). Il n'est pas entièrement entouré par le squelette notamment sur l'entièreté de sa surface aborale, ce qui en fait plus un sillon qu'un canal. Cela est aussi le cas de la bifurcations du canal en position radiale. Les sillons de l'anneau nerveux s'arrêtent en position interradiale, laissant quelques micromètres sans aucun recouvrement par le squelette. L'intérieur des parois du calice présente de nombreux canaux fins et arborescents. Ils sont connectés aux bifurcations du sillon du SNA en position radiale.

Système digestif

La tomographie a permis de reconstruire le système digestif de ce spécimen (Fig. 74). Il est endocyclique. Il se compose d'une première large cavité qui, après une constriction importante, mène vers une deuxième grande cavité. Cette dernière présente un grand nombre de diverticules qui ont tendance à se diviser. Une constriction associée à la fin des diverticules marque la fin de cette cavité et le début d'un tube plat qui mène vers un anus très petit et discret.

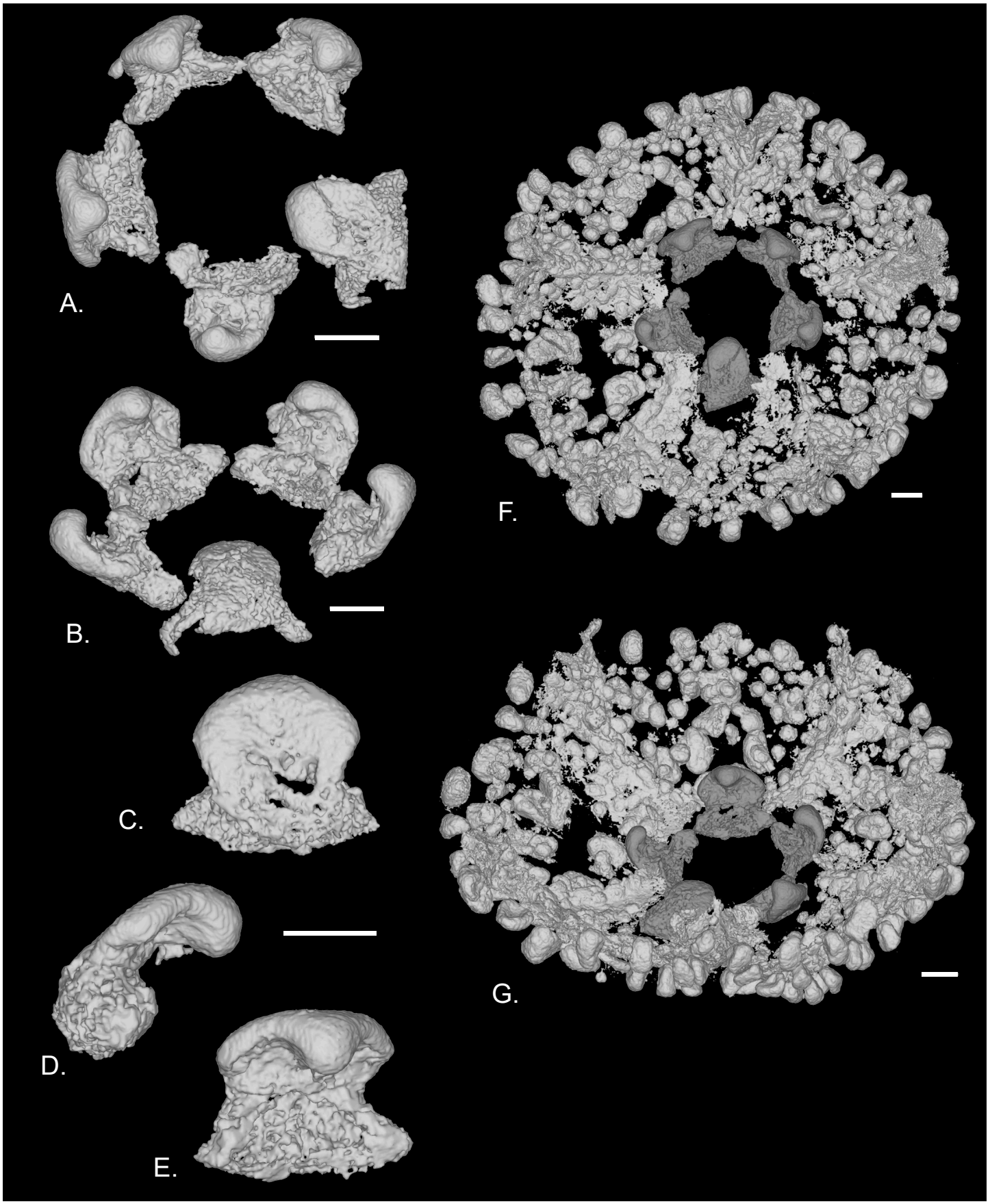


Figure 72. Maillages des plaques orales et des plaques tegminales de *Cyathidium plantei* IE-2013-11944. A. Vue adorale du cercle d'orales. B. Vue adorale oblique du cercle d'orales. C. Vue aborale d'une orale. D. Vue latérale d'une orale. E. Vue adorale oblique d'une orale. F. Vue adorale du cercle d'orales (gris foncé) entouré des plaques tegminales. G. Vue lateralo-adorale de F. Échelle = 1 mm.

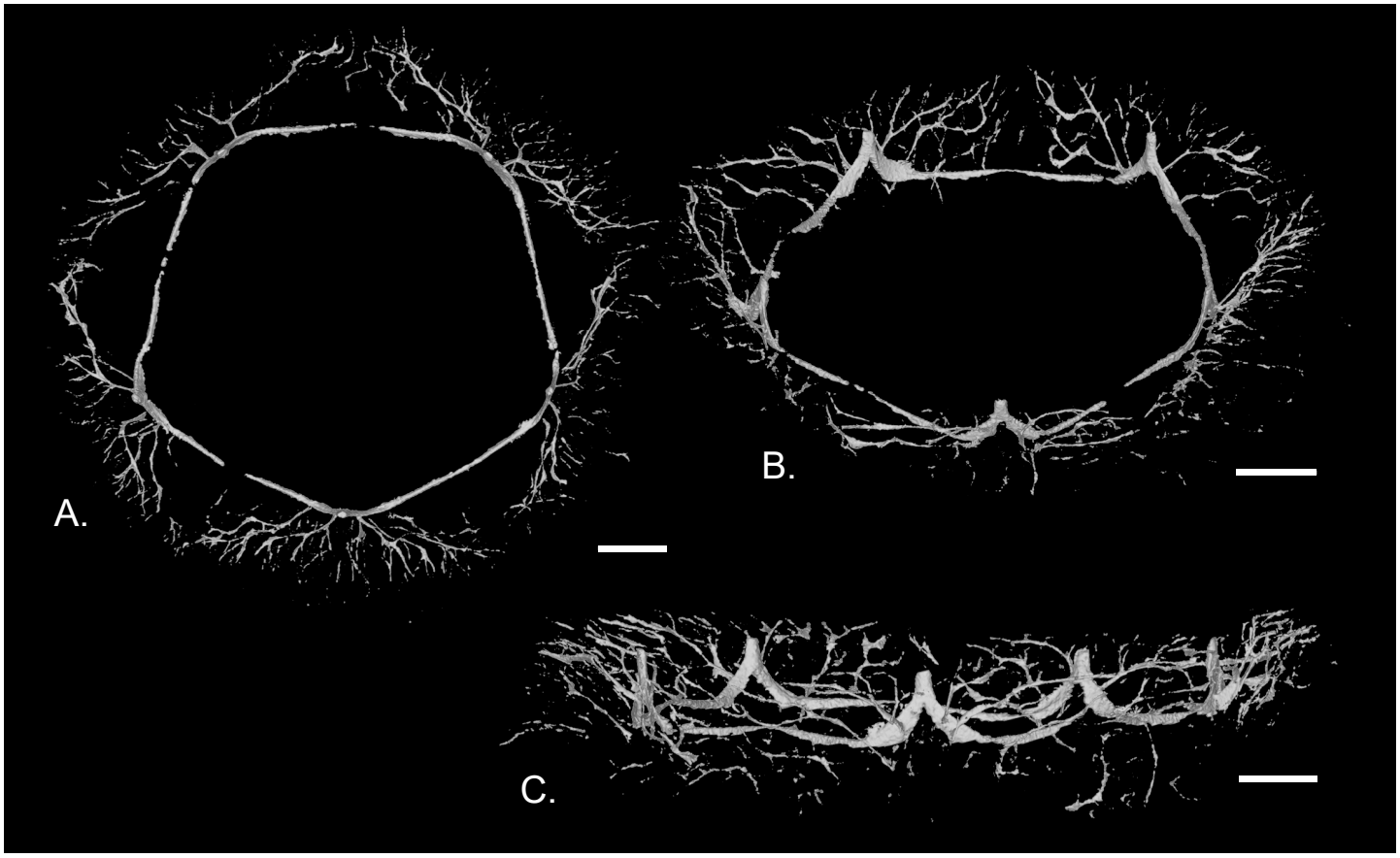


Figure 73. Cavités au sein et sillons le long de la coupe aborale de *Cyathidium plantei* IE-2013-11944. A. Vue adorale. B. Vue adorale oblique. C. Vue latérale. Echelle = 1 mm.



Figure 74. Maillage du système digestif (gris clair) et plaques orales (gris foncé) entournt la bouche de *Cyathidium plantei* IE-2013-11944. A. Vue adorale. B. Vue aborale. C. Vue latérale. D. Vue latérale opposé à C. Echelle = 500 µm.

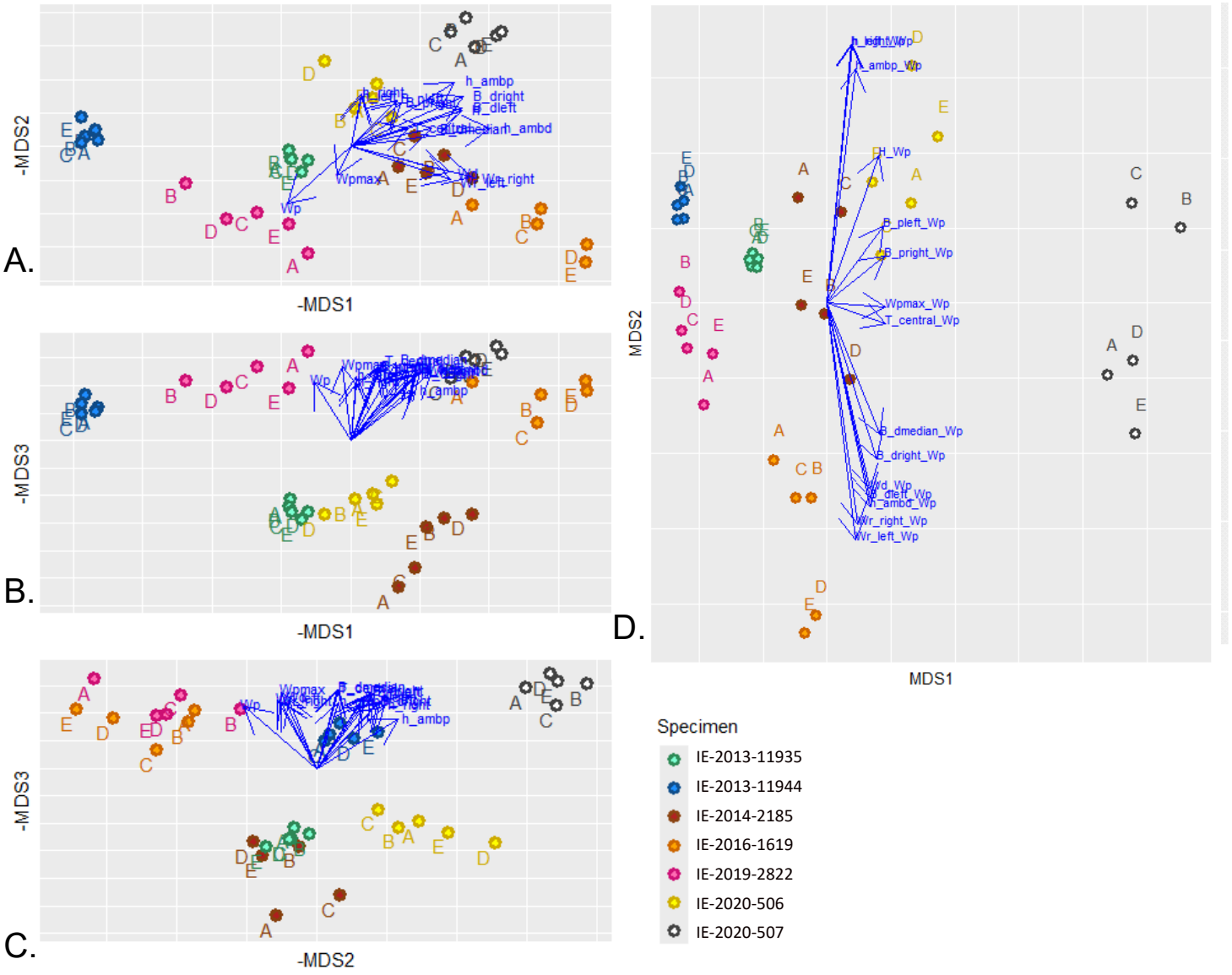


Figure 75. nMDS sur les mesures 3D des IBrax de Holopodidae. Explications des variables dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 10. Les lettres indiquent le rayon de la IBrax. A-C. J1 (mesures brutes), 3 dimensions nécessaires. A. MDS1-MDS2. B. MDS1-MDS3. C. MDS2-MDS3 D. J2 (mesures divisées par Wp de la brachiale).

3.1.3. Mesures 3D et nMDS des brachiales

Les mesures brutes des brachiales faites pour *Cyathidium* sont listées dans les Annexes 6F, H.

Comparaison des IBrax

Pour les nMDS comparant les IBrax de *Cyathidium* et *Holopus* trois dimensions ont été retenues avec le jeu de données J1 (stress_k2_J1 = 0,145, stress_k3_J1 = 0,034) et deux dimensions ont été retenues avec J2 (stress_k2_J2 = 0,013).

Avec J1, le plan MDS1-MDS2 (Fig. 75A) montre que les groupes formés par les IBrax de chaque spécimen sont plutôt bien discriminées. Le cadran supérieure droit est occupé par le groupe des IBrax du grand *H. rangii* IE-2020-507 ; le cadran inférieur droit est occupé par le groupe des IBrax du grand *H. alidis* IE-2016-1619 ; le cadran inférieur gauche est occupé par le groupe des IBrax du *C. foresti* IE-2019-2822 et du *C. plantei* IE-2013-11944. Le centre de l'espace est occupé par les groupes des IBrax du *H. alidis* juvénile IE-2013-11935, du *H. alidis* intermédiaire IE-2014-1619 et du *H. rangii* intermédiaire IE-2020-506. Ces trois groupes sont proches mais restent indépendants.

Dans cet espace (MDS1-MDS2) les vecteurs de corrélation sont presque disposés en rosette (Fig. 75A). Les vecteurs de Wp et Wpmax indiquent vers le cadran inférieur gauche. Les vecteurs de Wd et Wr indiquent vers le cadran inférieur droit. Les vecteurs des mesures de hauteur et épaisseur indiquent principalement vers le cadran supérieur droit.

Dans l'espace d'ordination défini par les axes MDS1 et MDS3 (Fig. 75B), la moitié supérieure de l'espace d'ordination est occupé de gauche à droite par IE-2013-11944, IE-2019-2822 et IE-2020-507 qui se positionne au-dessus de IE-2016-1619. La moitié inférieure de l'espace d'ordination est occupée de gauche à droite par IE-2013-11935, IE-2020-506 et IE-2014-1619. Ces trois groupes sont proches.

Dans cet espace (MDS1-MDS3), tous les vecteurs de corrélation forment un cône étroit dirigé vers le pôle supérieur de l'axe MDS3 (Fig. 75B). Les vecteurs de Wp et Wpmax sont dirigées vers le cadran supérieur gauche alors que les autres vecteurs sont tous dirigés vers le cadran supérieur droit.

Dans le plan défini par les axes MDS2 et MDS3 (Fig. 75C), le cadran supérieur gauche est occupé par les groupes des IBrax des spécimens IE-2016-1619 et IE-2019-2822 qui se chévauchent partiellement ; le spécimen IE-2013-11944 est trouvé en position centrale ; le cadran supérieur droit est occupé par et IE-2020-507. Dans la moitié inférieure de l'axe MDS3 on retrouve les IBrax de IE-2013-11935, IE-2014-2185 et IE-2020-506. Ces trois groupes sont très proches.

Dans cet espace d'ordination défini par les axes MDS2 et MDS3, les vecteurs de corrélation sont aussi disposés en cône dirigés vers le pôle supérieur de l'axe MDS3 (Fig. 75C). Les vecteurs des mesures de largeur sont un peu plus dirigés vers le cadran supérieur gauche, et les vecteurs des mesures de hauteur sont un peu plus dirigé vers le cadran supérieur droit.

L'espace d'ordination obtenu avec le jeu de données J2 des mesures des IBrax ne montre pas de chevauchement entre les brachiales des différentes spécimens (Fig. 75D). Cependant, la distance intraspécimen est souvent aussi grande que la distance interspécimen. Le groupe des IBrax de IE-2020-507 se positionne au pôle droit de l'axe MDS1. Les deux *Cyathidium*, IE-2013-11944 et IE-2019-2822, se positionnent l'un au-dessus de l'autre au pôle gauche de l'axe MDS1. Plus à droite, on retrouve le *H. alidis* juvénile IE-2013-11935 suivi du *H. alidis* intermédiaire IE-2014-2185 qui se positionne au-dessus du grand *H. alidis* IE-2016-1619. Le spécimen *H. rangii* intermédiaire IE-2020-506 se positionne un peu plus à droite et haut que IE-2014-2185.

Dans cet espace d'ordination, les vecteurs de corrélations sont tous dirigées vers la droite de l'axe MDS1 (Fig. 75D). Le vecteur du ratio de la largeur maximale par Wp et l'épaisseur centrale sont les seuls vecteurs à longer l'axe MDS1. Les ratios de la hauteur principale et des épaisseurs de aires adorales proximales sont dirigées vers le cadran supérieur droit. Les ratios des hauteurs latérales et de la hauteur du sillon ambulacral sont dirigés vers le haut de l'axe MDS2. Les ratios des mesures de largeur ainsi que l'épaisseur des aires adorales distales sont dirigées vers le cadran inférieur droit.

Comparaison des IIBr clés de voûte

Pour les nMDS comparant les brachiales clés de voûte de *Cyathidium* et *Holopus* deux dimensions ont été retenues pour le jeu de données J1 (stress_k2_J1 = 0,037) et trois dimensions ont été retenues avec (stress_k2_J2 = 0,104, stress_k3_J1 = 0,057).

Dans l'espace d'ordination créé avec J1 on voit que les distance intraspécimen peuvent être très importantes (Fig. 76A). Cependant, il n'y a pas beaucoup de recouvrement entre spécimens. On retrouve le groupe des clés de voûte du spécimen de *C. foresti* IE-2019-2822 très dispersées principalement dans le cadran supérieur gauche. Le grand spécimen de *H. alidis* IE-2016-1619 se positionne vers le centre de l'espace d'ordination. Il se trouve au-dessus du groupe formé par les brachiales du grand spécimen de *H. rangii* IE-2020-507. Dans la moitié droite de l'espace d'ordination on trouve les spécimens intermédiaires IE-2014-2185 et IE-2020-506 qui se recouvrent partiellement. Les spécimen IE-2013-11935 et IE-2013-11944 présentent relativement peu de distance intraspécimen. Ils se positionnent légèrement au-dessus de IE-2014-2185 et IE-2020-506.

Tous les vecteurs de corrélations sont dirigés vers la gauche de l'espace d'ordination (Fig. 76A). Les vecteurs Ho et Hf sont pratiquement dirigés vers le pôle gauche de l'axe MDS1. Les vecteurs Hextsurf, suivi de l'épaisseur du processus distal et de la largeur de l'aire aborale distale sont principalement dirigés vers le cadran supérieur gauche. Tous les autres vecteurs des variables d'épaisseur et de largeur, notamment la largeur de l'aire aborale proximale, sont principalement dirigés vers le pôle inférieur de l'axe MDS2.

Dans le plan défini par les axes MDS1 et MDS2 de la nMDS faite avec J2 (Fig. 76B) on distingue trois groupes principaux : *(i)* dans le cadran supérieur gauche se trouve un groupe composé uniquement des brachiales de IE-2020-507 et une brachiale de IE-2020-506, *(ii)* dans le cadran inférieur gauche se trouve un grand nuage mélangeant les clés de voûte des spécimens (en ordre d'apparition de gauche à droite) IE-2019-2822, IE-2014-1610, IE-2020-506, IE-2016-1619, IE-2013-11935, et IE-2013-11944, *(iii)* dans la moitié droite de l'espace d'ordination on observe un nuage de six brachiales, deux de IE-2020-506 et quatre de IE-2013-11935.

Les vecteurs de corrélation dans cet espace MDS1-MDS2 sont presque tous dirigés vers la droite de l'espace d'ordination (Fig. 76B). Les vecteurs des ratios d'épaisseur et largeur sont principalement dirigés vers le cadran supérieur droit. Les vecteurs des ratios B_distalprocess_Wp et B_po_Wp sont dirigés le long de l'axe MDS1 vers le pôle droit. Les ratios des mesures de hauteur sont dirigés vers le cadran inférieur droit à l'exception du vecteur Hextsurf_Wp dirigé vers le pôle inférieur de MDS2.

Le plan MDS1-MDS3 de la nMDS faite avec J2 (Fig. 76C) présente aussi trois groupes principaux : *(i)* dans le cadran supérieur gauche on trouve les brachiales clés de voûte des spécimens de *Cyathidium* IE-2019-2822 et IE-2013-11944 qui se chevauchent partiellement, *(ii)* dans le cadran inférieur gauche se trouve un groupe avec les brachiales des spécimens d'*Holopus* (en ordre d'apparition de gauche à droite) IE-2020-507, IE-2020-506, IE-2016-1619, et IE-2013-11935, à l'exception de *(iii)* les même quatre brachiales de IE-2013-11935 et des deux brachiales de IE-2020-506 qui sont dispersées dans la moitié droite de l'espace d'ordination.

Les vecteurs de corrélation dans cet espace MDS1-MDS3 sont presque tous dirigés vers la droite de l'espace d'ordination (Fig. 76C). Les vecteurs B_distalprocess_Wp et Ho_Wp sont les vecteurs les plus dirigés vers le pôle supérieur de l'axe MDS3. Les vecteurs Wd_Wp, Hi_Wp, B_do_Wp, B_di_Wp et B_po_Wp sont dirigés vers le cadran inférieur droit. Les autres vecteurs sont dirigés principalement le long de l'axe mMDS1 à l'exception de H_extsurf_Wp dont la projection dans cet espace est très courte et dirigée vers le cadran inférieur gauche.

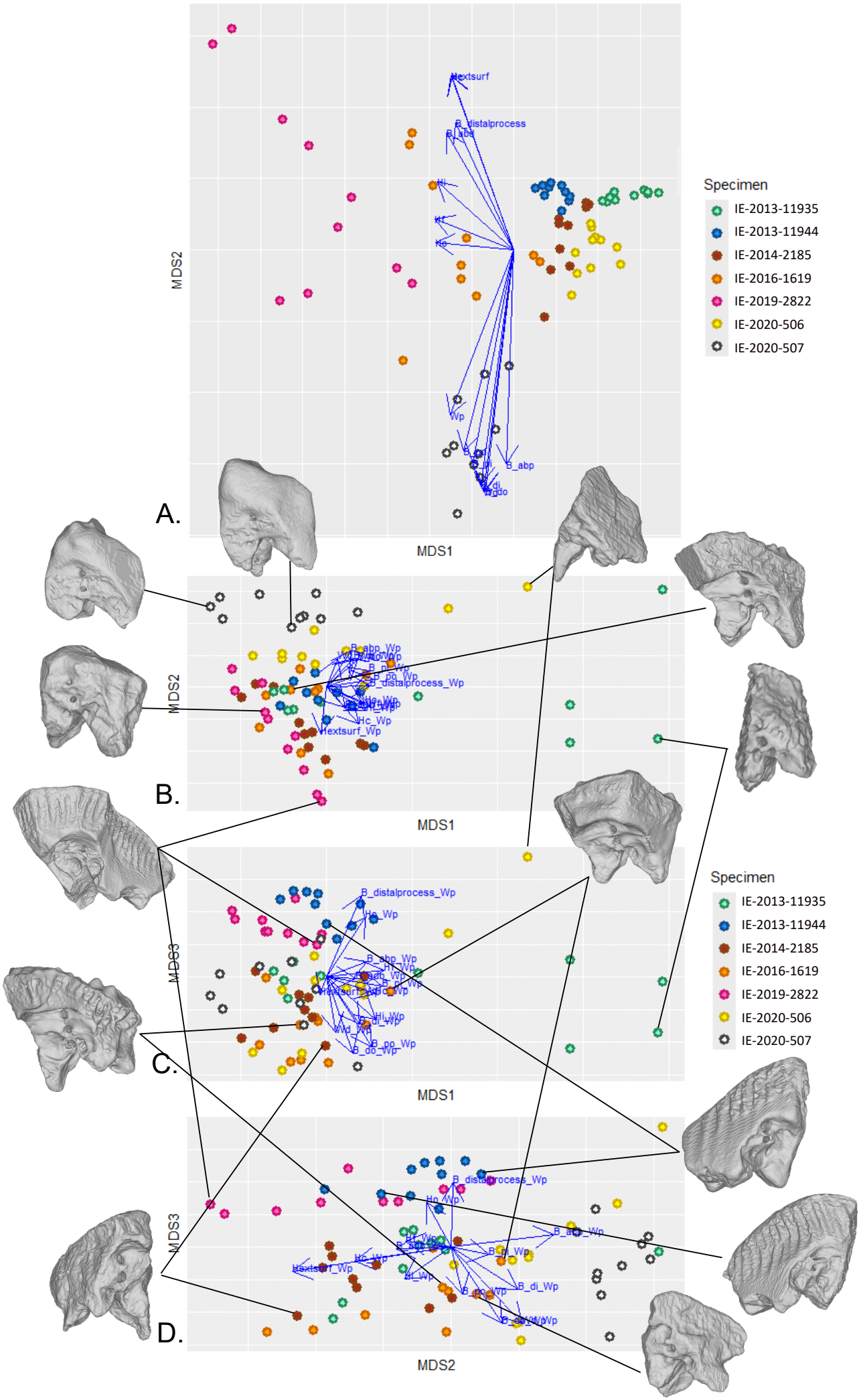


Figure 76. nMDS sur les mesures 3D des brachiales clé de voûtes de Holopodidae. Explications des variables dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 11. A. J1 (mesures brutes). B-D. J2 (mesures divisées par Wp de la brachiale), 3 dimensions nécessaires. B. MDS1-MDS2. C. MDS1-MDS3. D. MDS2-MDS3. Illustrations des brachiales occupant différentes positions dans le morphoespace toujours en vue lateralo-distale.

Le plan défini par les axes MDS2 et MDS3 de la nMDS faite avec J2 (Fig. 76D) nous montre une séparation qui se fait principalement en deux groupes. Dans la moitié supérieure de l'espace d'ordination s'étale un groupe composé des *Cyathidium* IE-2019-2822 et IE-2013-11944 dont les groupes respectifs se recouvrent partiellement. Dans la moitié inférieure s'étale un groupe comprenant les *Holopus* (en ordre d'apparition de gauche à droite) IE-2016-1619, IE-2014-1619, IE-2013-11935, IE-2020-506 et IE-2020-507 dont les groupes respectifs se recouvrent mutuellement.

Dans cet espace MDS2-MDS3, les vecteurs de corrélations sont distribués en rosette (Fig. 76D). Les vecteurs des ratios de Hextsurf_Wp et Hc_Wp sont les vecteurs dirigés vers le pôle gauche de l'axe MDS2 dont les projections sont les plus importantes. Le vecteur des ratios de B_abo_Wp est le principal vecteur dirigé vers le pôle droit de l'axe MDS2. Les vecteurs des épaisseurs des aires adorales et Wd_Wp sont dirigés vers le cadran inférieur droit. Les vecteurs Ho_Wp et B_distalprocess_Wp sont dirigés vers le pôle supérieur de l'axe MDS3.

3.1.4. Géométrie de la voûte

La représentation schématique de la voûte de *Cyathidium* permet de faire différentes observations quant aux relations géométriques entre les différentes parties de la voûte.

Ainsi, on peut noter que Wd change en fonction de Hc : elle diminue plus la IBrax est haute et augmente plus la IBrax est basse (Fig. 77). De plus, dans un pentagone régulier $R = \sqrt{\frac{1}{4} + \frac{\sqrt{5}}{10}}$ Wp. H est donc toujours plus petit que Wp. Comme h' = R - H, pour avoir une série proximale plus longue, H doit encore diminuer. Si la voûte est plane et si on ne peut pas enlever la première brachitaxis, Wd sera toujours plus court que Wp, et H et h' seront toujours plus courts que R. Or, Wd peut se rapprocher plus de Wp si on ajoute une troisième dimension et on fait augmenter l'angle entre H et R (Fig. 78). En effet, si l'angle entre H et R atteint 90°, Wd est égal à Wp et h' est égal à R (Fig. 78C). Si l'angle entre H et R augmente encore alors Wd peut devenir plus grand que Wp, et H et h' peuvent devenir plus grands que R (Fig. 78D). Ainsi, en fonction de

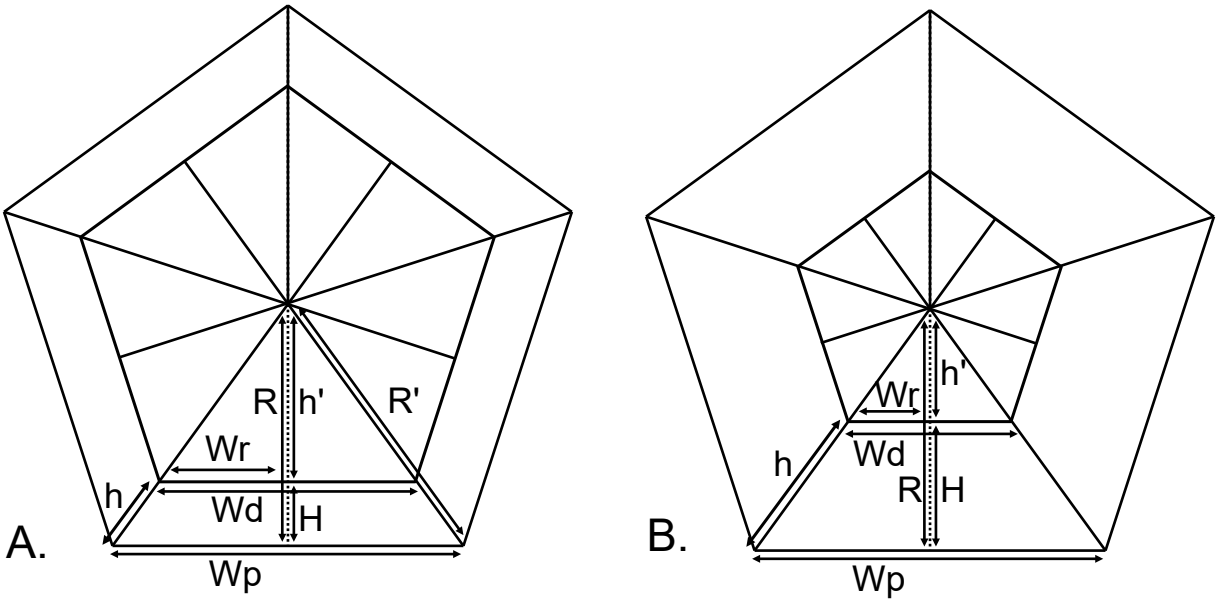


Figure 77. Représentation schématique d'une voûte plane en vue adorale permettant de représenter la corrélation entre différentes largeurs et hauteurs d'une voûte plane. A. Un petit Hc avec un petit h, un grand Wd, un grand Wr et un grand h'. B. Un grand Hc avec un grand h, un petit Wd, un petit Wr et un petit h'. H : hauteur centrale de la IBrax, h : hauteur latérale de la IBrax, h' : hauteur de la série proximale, R : apothème du pentagone, Wd : largeur distale de la IBrax, Wp : largeur proximale de la IBrax. Wr : largeur d'une synarthrie distale de la IBrax.

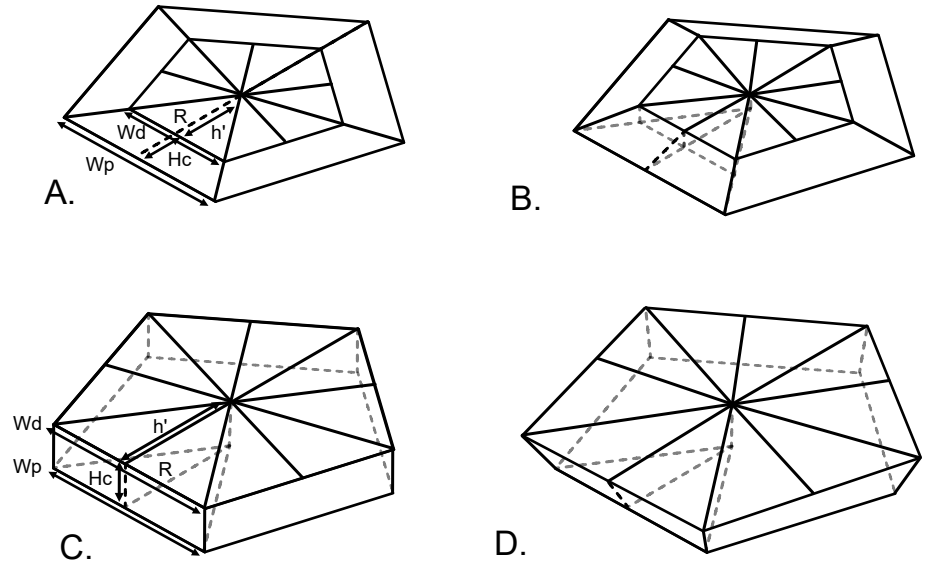


Figure 78. Représentation schématique de la corrélation entre différentes largeurs et hauteurs d'une voûte en 3D. A. Voûte plane comme dans la Figure 77 mais en vue oblique. B. Augmentation de l'angle entre Hc et R (angle aigu) ce qui enlève les corrélations discutées dans la Figure 77 ; h' < R et Wd < Wp. C. Angle droit entre H et R : h' = R et Wd = Wp pour tout Hc. D. Angle obtus entre H et R : h' > R et Wd > Wp pour tout H. H : hauteur centrale de la IBrax, h : hauteur latérale de la IBrax, h' : hauteur de la série proximale, R : apothème du pentagone, Wd : largeur distale de la IBrax, Wp : largeur proximale de la IBrax. Wr : largeur d'une synarthrie distale de la IBrax.

l'angle entre H et R, pour un même H on peut avoir un Wd différent. Ceci décorrèle partiellement Wd de H.

Wr est intrinsèquement lié à Wd : plus Wd est grand plus Wr peut être grand (Fig. 77). Wr peut aussi augmenter si l'angle entre les deux synarthries devient plus aigu (Fig. 79). Cependant, un changement d'angle implique un changement de l'angle d'ouverture des IIBr. Si cet angle est trop aigu, lors de l'ouverture, les grandes IIBr1 clés de voûte du même rayon entrent en collision. Pour augmenter l'angle d'ouverture avant la collision il faut que l'angle se fasse aussi le long du plan frontal. L'angle entre les deux synarthries distales de la IBrax est donc possiblement limité par ce besoin de faciliter l'ouverture.

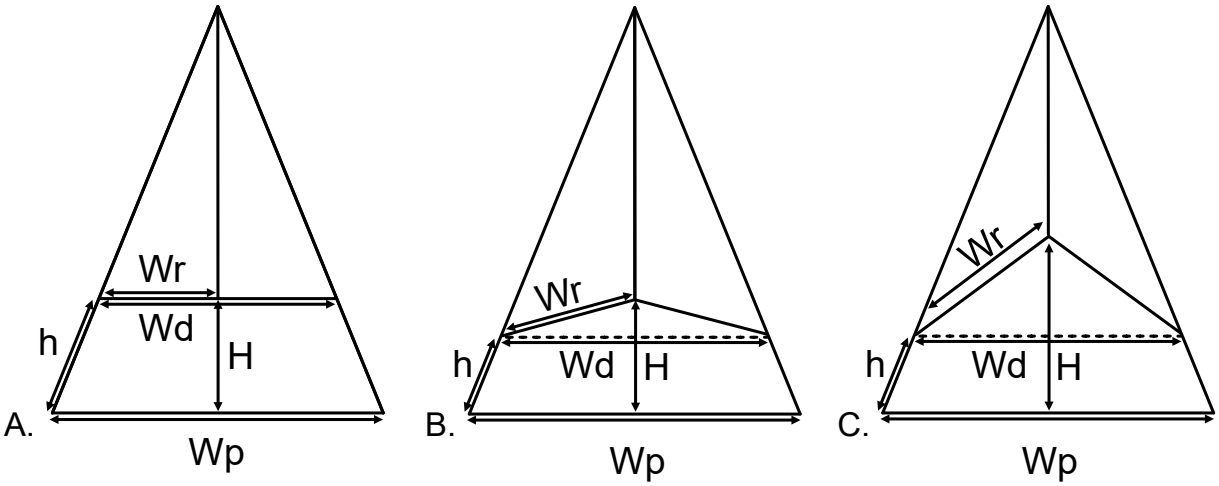


Figure 79. Représentation schématique de la corrélation entre différentes largeurs et hauteurs sur un même rayon en fonction du changement de l'angle entre les deux synarthries distales de la IBrax. A. Représentation schématique sans angle entre les synarthries distales de la IBrax. B. Pour un même Wp et Hc, diminution de l'angle entre les synarthries : h diminue, Wd augmente, et Wr augmente. H : hauteur centrale de la IBrax, h : hauteur latérale de la IBrax, Wd : largeur distale de la IBrax, Wp : largeur proximale de la IBrax. Wr : largeur d'une synarthrie distale de la IBrax.

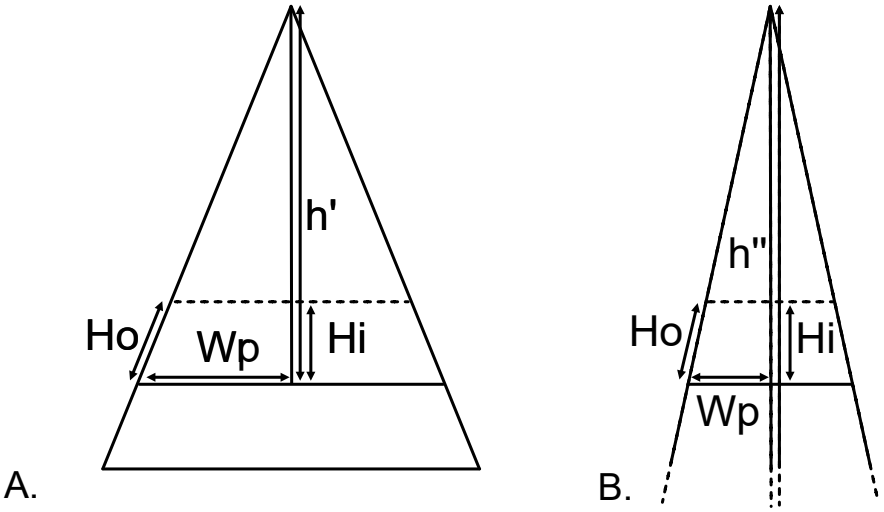


Figure 80. Représentation schématique de la diminution de Ho avec un rallongement de la série proximale. A. IIBr1 clé de voûte sur série proximale de longueur h'. B. Diminution de l'angle distale du rayon par augmentation de la longueur du bras (h" > h'), pour un même Hi, Ho est plus petit. Hi : hauteur interne de la brachiale clé de voûte. Ho : hauteur externe de la brachiale clé de voûte. h' : hauteur de la série proximale dans A. h" : hauteur de ka série proximale dans B. Wp : largeur proximale de la clé de voûte.

En 2D les hauteurs latérales h semblent intrinsèquement liées à H : plus H est grand plus les côtés latéraux sont grands aussi (Fig. 77). De plus, h va varier en fonction de l'angle formé par les synarthries distales. Pour un même H, plus cet angle est aigu plus h sera petit (Fig. 79). Or, comme la relation entre H et Wd, la relation H et h dépend de l'angle entre H et R (Fig. 78). Si l'angle augmente de 0 ° à 90 °, alors, pour un même H, h diminue jusqu'à h = H. Au-delà de 90°, pour un même H, h réaugmente. Ceci décorrèle partiellement h de H.

Le passage vers une forme hémisphérique, correspond à allonger le bras. Un allongement du bras pour un même Wp correspond à la diminution de l'angle de la pointe de la série proximale et à l'augmentation de l'angle entre l'hypoténuse R' et Wr. De ce fait, pour une même hauteur Hi le long de h', Ho sera plus court (Fig. 80).

3.2. Discussion

3.2.1. Variation des caractères morphologiques internes au sein des *Cyathidium* actuels

Notre étude sur la base de tomographie à rayons X permet d'illustrer et décrire l'anatomie interne de *C. plantei* et de la comparer aux autres espèces de *Cyathidium.*

Ainsi, *C. plantei* présente des plaques orales plus grandes comparées à celles de *C. foresti* (description par Cherbonnier et Guille, 1972, illustration dans Améziane *et al.*, 1999). Elles entourent une bouche relativement petite comparée aux descriptions de la bouche de *C. foresti* (Cherbonnier & Guille 1972, Améziane *et al.* 1999). Le nombre de perforations (environ quatre) est moindre comparé à *C. foresti* (huit à dix, Cherbonnier & Guille 1972, Améziane *et al.* 1999) et plus important comparé à *C. pourtalesi* (une à deux, Améziane *et al.* 1999). Les orales de ce *C. plantei* se différencient aussi par une constriction proximale plus importante qui leur donne un air de pointe de flèche courbée.

Comparé à *C. foresti*, le tegmen est très fortement développé (Cherbonnier & Guille 1972, Améziane *et al.* 1999). Comme *C. foresti*, il présente deux couches de plaques tegminales. En surface du tegmen, la densité de plaques tegminales paraît environ aussi importante que chez l'adulte de *C. pourtalesi* (Améziane *et al.* 1999). Les canaux ambulacraires sur le tegmen semblent plus densement recouverts de plaques chez *C. plantei*.

Le spécimen de *C. plantei* analysé ici diffère de celui étudié par Améziane *et al.* (1999) par le fait que le canal central est entièrement fermé adoralement au niveau des synarthries du calice (fig. 4e). Vu le faible nombre de spécimens étudiés, il est difficile de savoir s'il s'agit de stades ontogénétiques différents, d'anomalies de développement, d'un spécimen abîmé lors de l'ouverture de la voûte (la couche de squelette est mince), ou s'il s'agit de variabilité intraspécifique. Aucun sillon n'est visible en position radiale le long de la paroi interne ce qui va dans le sens des observations de Heinzeller (1998) qui confirme histologiquement l'absence de nerfs calicinaux sensu Grimmer et Holland (1990) chez *C. plantei*. L'ouverture aborale du canal de l'anneau nerveux et l'absence de sillons en position radiale est aussi connue chez *C. foresti* (Heinzeller & Fechter 1995). Chez *C. foresti* les nerfs calicinaux sont aussi absent (Heinzeller & Fechter 1995). Améziane *et al.* (1999) ne décrivent pas le SNA de *C. pourtalesi* à part le fait que le canal central est ouvert adoralement chez le spécimen juvénile. Néanmoins, le fait que le stéréome se développe de la même manière autour du canal axial chez les trois espèces de *Cyathidium* pourrait potentiellement être indicatif d'une organisation interne similaire. Notons aussi l'énorme arborescence qui se trouve dans les parois du calice et qui est connectée au SNA par différentes branches. Elle est aussi présente chez *C. foresti* (résultats non montrés). Le type de tissu occupant ces canaux est incertain.

De la varaibilité existe aussi dans l'anatomie du système digestif observé ici chez *C. plantei* et la description du système digestif de *C. foresti* faite par Heinzeller et Fechter (1995). En effet, ce dernier est décrit comme n'ayant aucun diverticule « remarquable » alors que chez *C. plantei* les diverticules sont nombreux et grands. Des légères traces sur les tomographies que j'ai obtenues (résultat non montré) semblent aller dans le sens de la description de Heinzeller et Fechter (1995). Cependant, ces traces de tissu ne sont pas assez bien préservées pour permettre une reconstruction. Le système digestif reste peu étudié chez les crinoïdes (*e.g.* Lahaye & Holland 1984 ; Heinzeller & Welsch 1994 et les références contenues). Aucune des espèces pour lesquelles le système digestif est connu, ne présente de diverticules comme *C. plantei*.

3.2.2. Comparaison entre *Holopus* et *Cyathidium* actuels

Le spécimen de *C. foresti* étudié ici possède un calice beaucoup plus grand que n'importe quel *Holopus*. Cependant, le spécimen de *C. plantei* étudié ici présente une coupe aborale dont le diamètre entre dans le champ de variation des grands *H. alidis* mais dont la hauteur est en-dessous des valeurs minimales. Pour ces deux *Cyathidium,* le rapport H/D se trouve dans le champ de variation des grands *H. alidis*. Avec les mesures classiques, *C. foresti* a une voûte du même diamètre que la valeur maximale observée chez *H. alidis* et d'une hauteur un peu en-dessous de la valeur minimale. Le rapport Hv/Dv est légèrement en-dessous de la valeur minimale observée chez *H. alidis*. Pour *C. plantei,* la voûte a une taille nettement en-dessous des valeurs observées chez *Holopus*. De plus, les valeurs de la longueur moyenne de la série proximale des deux *Cyathidium* se rapprochent des valeurs observées chez les *Holopus* juvéniles et de taille intermédiaire. Finalement, les mesures des IBrax sont aussi partiellement dans le champ de variation d'*Holopus*, cependant le rapport H_{IBrax}/Wp_{IBrax} présentent des valeurs clairement en-dessous. Ceci est en accord avec l'affirmation de Roux *et al.* (2021) que les IBrax d'*Holopus* ont un rapport H_{IBrax}/Wp_{IBrax} supérieur à 0,5.

L'étude de l'anatomie interne des *Holopus* et *Cyathidium* actuels permet de corroborer plusieurs hypothèses proposées par Améziane *et al.* (1999) mais faites sans connaissance de l'anatomie interne de *C. plantei* et *H. alidis* :

1) Toutes les espèces de *Cyathidium* actuelles présentent un tegmen avec des caractères plus péramorphiques que *Holopus* avec des orales relativement petites et des plaques

tegminales bien développées en forme de nodules de tailles différentes. Au contraire, *Holopus* présente des orales relativement grandes et des plaques tegminales plus petites et plus irrégulières – des caractères associés à de la pédomorphie par Améziane *et al.* (1999).

2) Même si cela reste à confirmer pour *C. pourtalesi*, il est fort probable que toutes les espèces de *Cyathidium* actuels possèdent toujours un SNA qui n'est pas entièrement recouvert par le squelette. Au contraire, chez *Holopus*, les cavités sont entourées par le squelette, sauf chez les formes juvéniles. Cependant, les juvéniles d'*Holopus* présentent des prolongements aboraux du squelette formant une plaque recouvrant le canal du SNA. Au contraire, chez les *Cyathidium* actuels, on observe juste une rainure peu profonde. De plus, *Holopus* possède toujours des canaux calicinaux *sensu* Grimmer et Holland (1990). Cette structure est potentiellement absente chez tous les *Cyathidium* actuels mais des travaux histologiques sont nécessaires pour le confirmer.

Ce travail a aussi permis de clarifier des différences au niveau des articulations des synarthries des radiales.

1) Les structures interradiales, utilisées par Améziane *et al.* (1999) pour différencier les espèces actuelles de *Cyathidium*, permettent aussi de distinguer *Cyathidium* d'*Holopus*. En effet, même si elles sont différentes, chez *Holopus* les spécimens adultes et de taille intermédiaire présentent une structure interradiale simple avec une simple crête connectant le processus externe avec un processus interne fort développé. La grande taille de ce processus interne reflète le fait que la surface articulaire est penchée vers l'extérieur. Cependant, le processus interne de IE-2013-11935 est plus petit ou de même taille que le processus externe. Ainsi, sa structure interradiale ressemble à celle de *C. pourtalesi* (Améziane *et al.* 1999 : fig. 6g). Cette même conformation survient avec les spécimens juvéniles des autres espèces de *Cyathidium* où la structure interradiale ne présente pas encore les caractères distinctifs observables chez l'adulte (Heinzeller *et al.* 1997). Ce caractère pourrait être combiné avec l'angle de la surface articulaire (cf. Sieverts 1931) pour aider à la distinction dans des cas où la structure interradiale n'est pas développée.
2) L'organisation de la partie adorale des synarthries des radiales semble aussi permettre de différencier les deux genres. En effet, chez *Holopus*, IE-2013-11935 inclus, on observe des grandes fossettes adorales profondes, bien délimitées, et des aires adorales atteignant ces fossettes, le tout délimité par un rebord adoral. De plus, les fossettes d'*Holopus* sont traversées par des rides irrégulières. Chez *Cyathidium*, la moitié adorale de la synarthrie est très étroite. Elle semble être composée uniquement par des aires adorales qui n'atteignent pas le sillon adoral. Elles sont disposées sur la paroi interne du calice et ne présentent pas de fossettes adorales.

Comme proposée avec les mesures biométriques classiques, la comparaison des mesures 3D des IBrax illustre une séparation entre les deux genres, notamment par l'importance de la largeur proximale chez les *Cyathidium*. Ceci est notamment reflété avec le jeu de données J2 où, en divisant par Wp, *Cyathidium* se distingue par le fait d'avoir des valeurs extrêmement faibles pour chaque ratio. Néanmoins, étant donné la disposition des vecteurs de corrélation il y a certains ratios qui varient plus entre *Holopus* et *Cyathidium*. Ainsi on observe notamment une différence *(i)* d'épaisseur de l'articulation ; *(ii)* de la hauteur centrale de l'ossicule ; *(iii)* de l'épaisseur centrale de l'ossicule.

On peut aussi noter des différences qualitatives entre les IBrax des deux genres.

1) L'articulation proximale de la IBrax chez les *Cyathidium* est pratiquement plate et sur ses bords externes on retrouve l'empreinte de la structure interradiale de la coupe aborale. Comme les structures radiales varient entre espèces, ces parties de la IBrax varient aussi entre espèces (Améziane *et al.* 1999). Chez les adultes de *H. alidis*, les parties latérales de l'articulation proximale se relèvent latéralement. Par contre, chez les spécimens juvéniles et intermédiaires des deux espèces d'*Holopus*, la surface proximale est pratiquement plane. Cependant, au contraire de celles de *C. foresti* et *C. plantei*, elles ne présentent pas l'empreinte d'une structure interradiale. La face proximale de la IBr1 de *C. pourtalesi* n'a pas été décrite par Améziane *et al.* (1999). Probablement, comme il n'y a pas de structure interradiale, elles ne présentent pas d'empreinte sur les IBrax. Il n'est donc potentiellement pas possible de différencier les IBrax des *Cyathidium* avec des structures interradiales pédomorphes des IBrax des stades juvéniles d'*Holopus* uniquement sur base de ce caractère.
2) Chez *Cyathidium* la surface latérale de la IBrax est entièrement recouverte de crénulations fortement marquées (Améziane *et al.* 1999). Cette partie de la IBr1 n'est pas décrite et n'est pas clairement illustré pour *C. pourtalesi* (Améziane *et al.* 1999 : figs 6b, h, i). Les crénulations semblent absentes de la IBr2ax de cette espèce. Chez les *Holopus* adultes, la surface latérale n'est que faiblement crénelée. Ce n'est pas le cas des stades juvéniles, qui montrent des crénulations importantes. Ce caractère est donc difficile à utiliser en présence de juvéniles.
3) N'ayant pas de fossettes adorales différenciées sur les articulations des radiales, les articulations proximales de la IBrax des *Cyathidium* n'en présentent pas non-plus. Notons néanmoins, que sur les articulations proximales des *Holopus*, les fossettes adorales sont toujours moins profondes. Ce caractère peut donc être difficile à utiliser.
4) Les surfaces adorales des articulations distales des IBrax semblent davantage penchées vers l'intérieur chez *Cyathidium*. Ceci rend le passage de l'aire adoral à la fossette adorale peu net, surtout sur l'aire adorale externe (Améziane *et al.* 1999 : figs 3c, 5e). Chez *Holopus*, les fossettes adorales sont toujours bien délimitées de l'aire adorale. Cette délimitation des fossettes adorales est probablement en lien avec la distribution des fibres musculaires tel que montré par Carpenter (1884) pour *H. rangii* et par Heinzeller et Fechter (1995) pour *C. foresti*.

L'étude morphométrique permet aussi de clarifier les différences entre les deux genres en ce qui concerne les brachiales clés de voûte. En enlevant l'effet de la taille (J2), les différences morphologiques deviennent plus évidentes et il devient plus facile de détecter des différences entre organismes et entre types de brachiales. Dans le plan défini par les axes MDS1 et MDS2, les brachiales clés de voûte de *Cyathidium* se retrouvent dans le même groupe que les brachiales clés de voûte d'*Holopus* qui présentent une hauteur proportionnellement longue et une largeur distale proportionnellement courte, indicative de la transition entre deux séries de brachiales morphologiquement très distinctes. C'est MDS3 qui permet de différencier les clés de voûte de *Cyathidium* et d'*Holopus*. Selon cet axe, les clés de voûte de *Cyathidium* se différencient par : *(i)* une augmentation proportionnelle de l'épaisseur du processus distal ; *(ii)* une augmentation proportionnelle de la hauteur externe (Ho) ; *(iii)* une diminution proportionnelle du ratio Wd/Wp ; *(iv)* une diminution proportionnelle de l'épaisseur des aires adorales, notamment les aires distales et externes.

Des caractères morphologiques qualitatifs peuvent être ajoutés à la distinction des brachiales clés de voûte des espèces actuelles des deux genres.

1) Les clés de voûte chez *Cyathidium* semblent présenter des fossettes adorales plus larges que chez *Holopus*. Comme sur le calice et les IBrax, les fossettes adorales ne sont pas toujours clairement délimitées chez *Cyathidium*.
2) Chez *Cyathidium*, les crénulations latérales sont plus importantes et couvrent l'entièreté des surface latérales et distales de la clé de voûte. Des crénulations existent aussi chez *Holopus* mais elles semblent se limiter avant tout aux surfaces latérales et majoritairement sur la partie proximale aborale de ces surfaces. Rappelons qu'elles sont entièrement absentes chez IE-2013-11935 et elles sont faiblement marquées chez les stades intermédiaires.
3) Etant directement connectés aux IBrax, l'articulation proximale des clés de voûte de *Cyathidium* reflètent l'asymétrie de l'articulation distale des IBrax.

3.2.3. Caractères affectés par des contraintes architecturales

Plusieurs caractères décrits ci-dessus sont liés à des contraintes architecturales des différentes brachiales.

Les mesures de H et Wd des IBrax sont liées à l'ouverture de l'angle des IBrax par rapport au calice. De ce fait, comme la voûte chez *Cyathidium* est relativement plane, H sera systématiquement plus petit que Wp, et cela d'autant plus pour mettre à disposition le plus d'espace possible pour les bras. De même, les hauteurs latérales h auront aussi tendance à être plus courtes, et Wd sera systématiquement plus petit que Wp. De ce fait les rapports H/Wp, h/Wp et Wd/Wp seront contraints à être plus petits chez *Cyathidium* comparé à *Holopus*.

Concernant les différences des brachiales clés de voûte, la longueur plus importante de Ho chez *Cyathidium* est liée au fait que ce genre possède une série proximale très courte. De ce fait, Ho sera proportionnellement toujours plus grand chez *Cyathidium* comparé à *Holopus*.

- *Cyathidium plantei* présente des différences morphologiques avec les autres *Cyathidium* actuels (orales, plaques tegminales, structures interradiales).
- Des différences entre *Cyathidum* et *Holopus* sont confirmées au niveau des plaques tegminales, du système nerveux aboral, des synarthries musculaires des radiales, des IBrax, et des brachiales clé de voûte.
- Plusieurs de ces différences morphologiques (morphologie générale des IBrax et des brachiales clé de voûte) sont reconnues comme étant en lien avec des contraintes architecturales de la voûte.

4. Observations *in situ* d'*Holopus alidis*

4.1. Résultats

Les vidéos faites par le ROV Viktor 6000, montrent qu'entre 450 et 385 m de profondeur, la pente du mont Munida devient moins raide et le substrat rocheux devient moins irrégulier (Figs 81A, B, 82). Entre 452 et 388 m de profondeur, on observe des *H. alidis* en relativement grand nombre attachés sur le fond rocheux. La distance entre les spécimens varie (Figs 81B, C, 82). Il n'y a pas de laser pour estimer directement la taille des spécimens et l'espace entre eux.

Le substrat est presque de la roche nue (*e.g.* Fig. 81D). Il présente des formes encroûtantes, des fragments de coquilles, de bryozoaires, des piquants d'oursins, etc. Dans les photos et vidéos prises autour des *Holopus,* on peut observer une faune sessile avec des éponges, des bryozoaires, des tuniciers, des oursins cidaroïdes, de rares scléractiniaires et une anthipathaire.

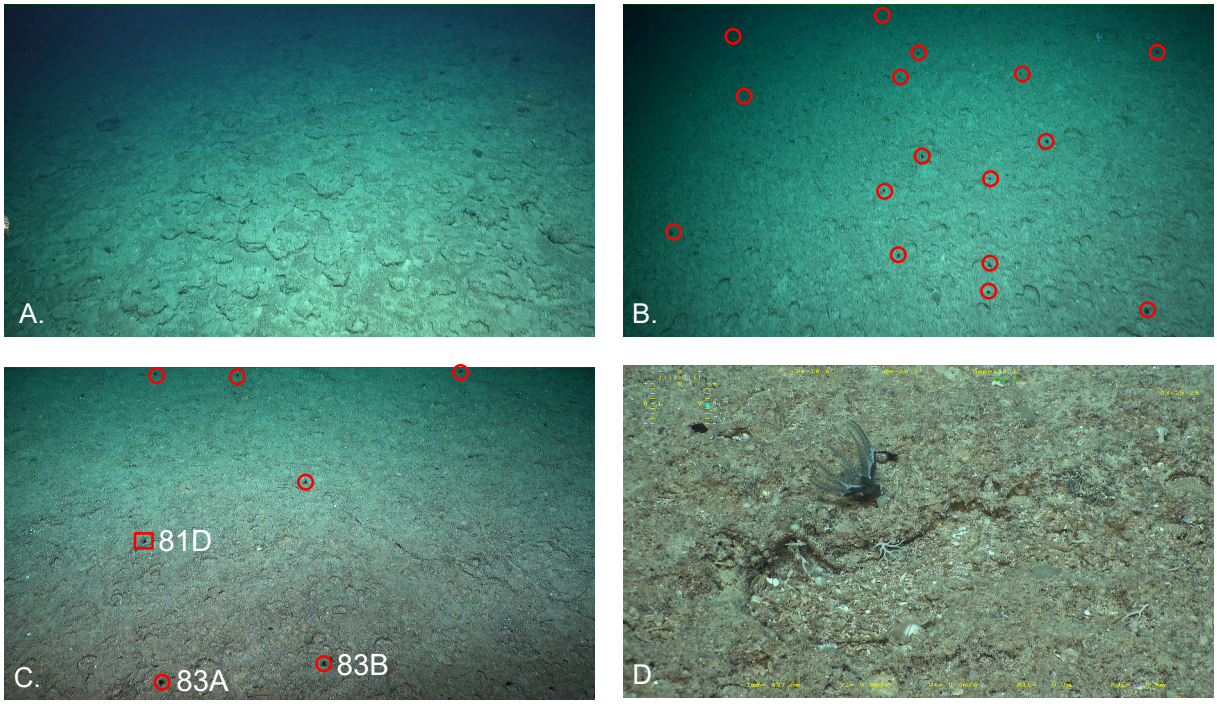


Figure 81. Habitat d'*Holopus* sur le Mont Munida. A-D. Vidéo 41339. A. 475 m de profondeur, habitat avant apparition des points noirs qui pourraient être des *Holopus*. B. 452 m de profondeur, habitat avec points noirs qui pourraient être des *Holopus*. C. 437,5 m de profondeur, premier zoom sur points noirs s'avérant être des *Holopus*, entourés par cercles rouges. Les chiffres et lettres indiquent la figure dans lequel ce spécimen est zoomé. D. Zoom très proche sur spécimen dans cadre rectangulaire de C.

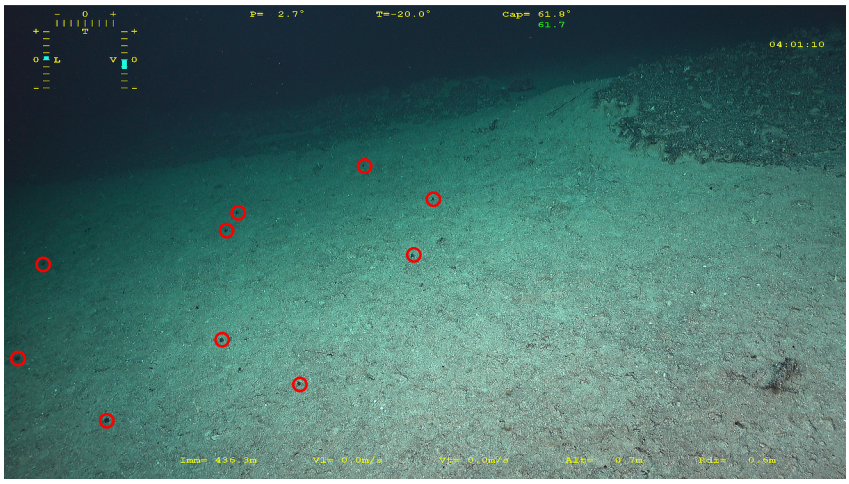


Figure 82. Paysage qualifié par l'équipage comme paysage à *Holopus alidis*. Les cercles rouges entourent les probables *Holopus*. Vidéo 41341. 436 m de profondeur.

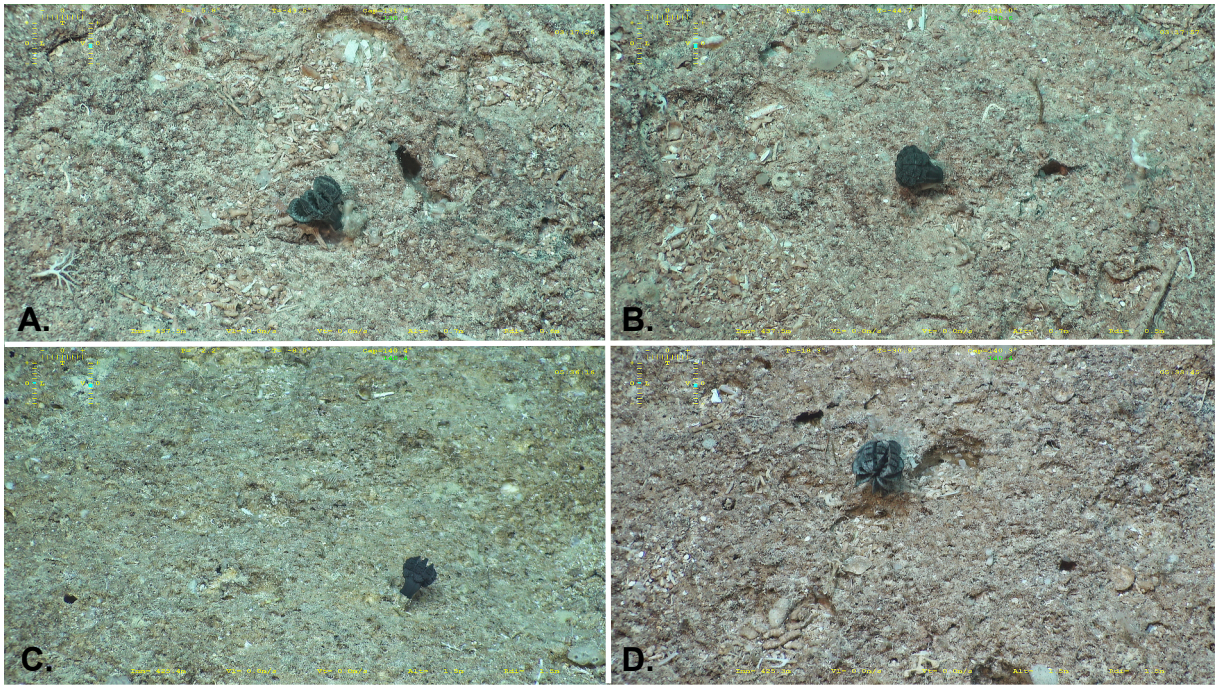


Figure 83. Zooms sur quatre spécimens différents d'*Holopus in situ*. A. Spécimen visible dans Fig. 81C. B. Spécimen visible dans Fig. 81C. C. Spécimen visible dans vidéo 31343, 425 m de profondeur. D. Spécimen visible dans vidéo 31343, 425 m de profondeur.

En faune mobile, on observe plusieurs galathées, une crevette caridée, ainsi que quelques rares gastéropodes (*Bufonaria* ? et *Conus* ?) et des téléostéens.

Les spécimens de *H. alidis* observés sont fixés sur le fond rocheux. Sur les photos, les spécimens présentent tous un calice courbé (Fig. 83). Les bras déroulés forment une sorte d'entonnoir/cône (Fig. 83D). Plusieurs spécimens sont observables avec différents degrés de fermeture de la voûte (Fig. 83).

La vidéo 41339 a enregistré la fermeture entière des bras d'un spécimen depuis une position avec les bras entièrement dépliés (début de la séquence à 26 min 54 s ; Fig. 84A). Ce spécimen n'a que quatre bras visibles. Il n'est pas possible d'estimer la distance entre le bras du ROV et l'organisme. La fermeture de la voûte se fait en quatre étapes.

La première étape commence lors de la première approche lente du bras du ROV pour prélever l'animal. On observe un rapide enroulement de la partie la plus distale des bras, suivi d'un rapprochement des rayons. Cette première étape de fermeture de l'organisme se fait en 0,84 s environ. Elle s'arrête à un stade entrouvert avec les pointes des bras enroulées mais la série distale encore au-dessus de la série proximale (Fig. 84B). Cette position des bras est maintenue pendant environ 17,5 s.

La deuxième étape se compose de la fin de l'enroulement de la série distale (qui s'effectue rapidement) suivi d'un nouveau léger rapprochement des rayons. L'étape entière s'effectue en 0,45 s et se finit avec la série distale enroulée qui est perpendiculaire à la série proximale (Fig. 84C).

La troisième étape est une étape lente et continue de fermeture des rayons qui s'effectue sur environ 4 s. Ce mouvement s'arrête avec une voûte encore entrouverte et où la série distale n'est presque plus visible (Fig. 84D).

Enfin, lors de la quatrième étape, après un arrêt d'environ 4 s, la fermeture se poursuit de façon lente et continue sur environ 6 s. Elle se termine avec la fermeture totale de la voûte (Fig. 84E).

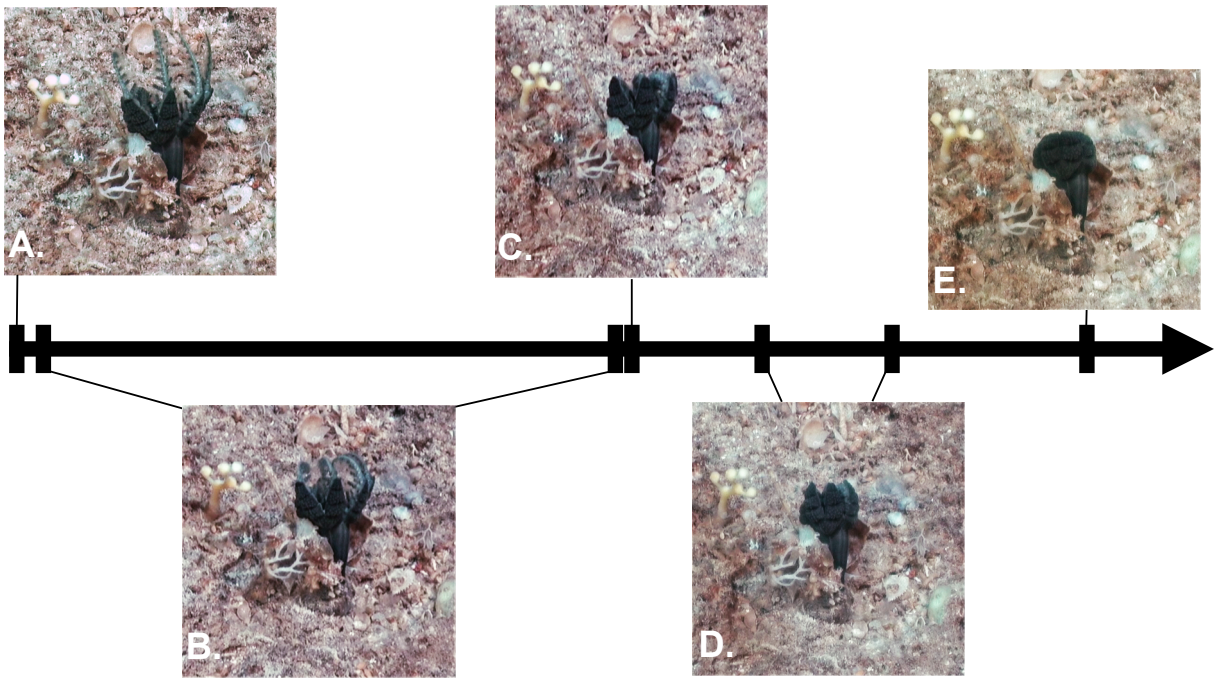


Figure 84. Zooms de la vidéo 41339 montrant les différentes étapes de la fermeture d'un spécimen d'*Holopus alidis*. La flèche indique la direction du temps A. Position initiale avec bras déroulés. B. Stade intermédiaire atteint en environ 0,84 s et qui perdure pendant 17,5 s. C. Stade atteint après une nouvelle étape de fermeture rapide d'environ 0,45 s. D. Stade atteint après une lente phase de fermeture de 4s et qui perdure pendant 4 s. E. Stade final avec voûte entièrement fermée atteint après une nouvelle phase de fermeture lente qui dure 6 s.

4.2. Discussion

4.2.1. Habitat

Comme toutes les espèces de Holopodidae connues, les *Holopus* ici observés se fixent à des substrats rocheux.

Cependant, les observations *in situ* d'Holopodidae décrites dans la littérature présentent toujours des habitats rocheux escarpés. Ainsi, au large de la Jamaïque et du Honduras, *Holopus rangii* est observé sur des parois rocheuses verticales, ou fixé à des surplombs rocheux avec les bras orientés vers le bas (Macurda & Meyer 1974 ; Syverson *et al.* 2015). Il en est de même pour *Cyathidium* qui est aussi observé sous des surplombs rocheux au large de Faial, aux Açores (Wisshak *et al.* 2009a), et sur le toit des grottes sous-marines au large de Grande Comores (Heinzeller *et al.* 1996).

Contrairement à ces observations, tous les spécimens d'*Holopus* observés sur le mont Munida sont attachés à un fond rocheux presque plat, avec une légère pente et des irrégularités peu profondes.

Richter (1930) propose que les Holopodidae se fixent sur des surplombs ou sur les toits de grotte pour éviter de se faire couvrir par la sédimentation. Si cela est le cas alors pourquoi dans nos observations *H. alidis* se fixe sur le fond ? Une explication possible est que, vu le type de substrat rocheux et nu, la sédimentation locale n'est probablement pas très importante. De plus, la courbure du calice pourrait aussi aider à éviter du sédiment inopportun comme cela est envisagé pour certaines espèces de coraux (*e.g.* Rogers 1990).

L'espacement entre spécimens est très irrégulier. Cependant, il paraît généralement plus élevé que l'espacement observé sur certaines photos d'*Holopus* à Roatán (*e.g.* Syverson *et al.* 2015 ;

Figs 1IE, F). En supposant une taille de 2 cm par spécimen on peut estimer approximativement une dizaine d'individus par m². Cela équivaut à des densités similaires à celles observés pour *Endoxocrinus wyvillethomsoni* (Thomson, 1872) et des crinoïdes xénomorphes dans le Golfe de Gascogne (Roux 1976, 1987).

4.2.2. Posture des organismes dans leur environnement

La posture en cône des bras déroulés de *H. alidis* est un comportement aussi observé chez d'autres Holopodidae. Ainsi, Macurda et Meyer (1974), Grimmer et Holland (1990) et Syverson *et al.* (2015) documentent ce comportement chez *H. rangii*. Cela semble aussi être le cas chez *C. foresti* (Wisshak *et al.* 2009a), seule espèce de *Cyathidium* dont l'ouverture des bras est documentée par des observations *in situ*.

Par leurs observations, Grimmer et Holland (1990) suggèrent la possibilité que la direction du cône de filtration de *H. rangii* soit en aval du courant. Ceci est congruent avec le mode de filtration chez d'autre crinoïdes actuels : dans un courant laminaire unidirectionnel la position optimale de la couronne de bras est orthogonale au courant et avec le côté adoral en aval (Macurda & Meyer 1974 ; Meyer *et al.* 2021).

Sur la Figure 81C, les quatre spécimens au premier plan de l'image ont la coupe plus ou moins penchée vers la gauche. Aucune information sur les courants locaux n'est disponible dans la littérature, et les vidéos à ma disposition sont des observations très courtes ne donnant pas d'informations sur les courants à différentes échelles spatiales et temporelles. Il n'est donc pas possible actuellement d'estimer l'impact des courants sur le positionnement de *H. alidis* dans son environnement.

La posture d'un organisme filtreur dans son environnement est souvent comprise comme une façon d'optimiser la capture de nutriments. Cela est notamment le cas pour les crinoïdes chez qui on observe différentes façons de disposer les bras en fonction du courant et de la topographie (Messing 2021). *Holopus* étant sessile, il ne peut pas adapter sa position dans le cas où le courant change, à l'exception de l'ouverture et la fermeture de ses bras.

4.2.3. Effet du courant sur la morphologie

Les organismes marins sessiles ont besoin du courant pour obtenir de la nourriture, disperser les gamètes, éliminer les excréments, etc. Le lien entre courant et morphologie est démontré chez plusieurs espèces d'invertébrés marins (*e.g.* Wildish & Kristmanson 1997 ; Todd 2008 et les références contenues). Par exemple, l'orientation et le mode de croissance de différents coraux permettent d'optimiser leur taux d'alimentation en fonction des courants ambiants (*e.g.* Helmuth & Sebens 1993). Chez certaines espèces d'anémones, il a été montré que la courbure de la colonne permet d'échapper à des courant laminaires importants (Koehl 1977). Et chez certains coraux, la courbure permettrait d'éviter la sédimentation (*e.g.* Rogers 1990).

Grimmer et Holland (1990) font l'hypothèse que c'est la présence d'un courant unidirectionnel qui pourrait potentiellement être à l'origine de la courbure du calice chez *Holopus*. Cette idée est soutenue par Syverson *et al.* (2015) qui, en étudiant les *Holopus* de Roatán, observent qu'en l'absence d'un courant unidirectionnel, les coupes aborales grandissent supposément perpendiculaires au substrat. Selon ces auteurs, et comme déjà proposé par Jaekel (1910), il est probable que la courbure du calice permettrait d'optimiser la disposition du cône de filtration dans le courant.

Cependant, à ce jour il n'existe aucune preuve d'un lien entre morphologie, courants et capacités de filtration chez les Holopodidae. Rappelons que Grimmer et Holland (1990) et

Syverson *et al.* (2015) n'étudient pas en détail les courants locaux. C'est pourquoi ils insistent sur le fait que leurs observations sont anecdotiques et qu'une vraie étude des courants serait nécessaire pour tester leur hypothèse.

Notons que les spécimens provenant de Roatán décrits dans ce manuscrit possèdent une coupe aborale courbe. Cela pourrait contredire l'affirmation de Syverson *et al.* (2015), selon laquelle les *Holopus* sont orthogonaux à la paroi rocheuse. Cependant, cette courbure de la coupe aborale pourrait permettre à la couronne de bras (déployée en cône de filtration) d'être orthogonale à la surface rocheuse dans le cas où le point de fixation du calice n'est pas dans le bon angle à cause des irrégularités du substrat.

Au contraire, Clark (1919) propose que l'asymétrie d'*Holopus* est similaire à celle de certaines espèces de Comatulidae. L'asymétrie de ces derniers est expliquée par Clark (1915a, p. 154 et figs 27, 28 p. 69) comme étant due au déplacement de la masse viscérale par l'ajout de tours du système digestif (exocyclique). Or, Grimmer et Holland (1991) suspectent que l'asymétrie de *H. rangii* n'a pas de lien avec le système digestif, vu que chez les deux spécimens qu'ils dissèquent l'anus se positionne une fois dans le secteur du bivium et une fois dans le secteur du trivium. Pour *H. alidis,* le seul système digestif segmenté a l'anus dans l'interradius entre le trivium et le bivium (Fig. 44E).

L'effet de l'environnement et notamment du courant sur la morphologie est envisagé pour plusieurs clades de crinoïdes (*e.g.* Meyer 1973 ; Améziane & Roux 2005 ; David *et al.* 2006). Roux (1978a) estime que les asymétries du calice du genre fossile *Apiocrinus*, et du genre *Democrinus* (avec des représentants actuels et fossiles) sont dus à des effets de courants réguliers. De même, Jaekel (1891, 1907) et Žítt (1983) proposent que l'asymétrie observée chez plusieurs espèces fossiles (et actuelles) de Cyrtocrinida serait probablement majoritairement due à des courants unidirectionnels et/ou à l'exploitation des courants turbulents proches du substrat. Si les hypothèses sur *Democrinus* se basent partiellement sur des observation *in situ* (*e.g.* Roux 1987), les estimations de l'effet du courant sur les Cyrtocrinida sont purement théoriques.

D'autres cas d'asymétrie du calice existent chez les crinoïdes comme chez les Hyocrinidae Carpenter, 1884. Par exemple, les spécimens de la série type d'*Anachalypsicrinus nefertiti* Clark, 1973 présentent tous un calice penché vers le rayon C (définis avec la position de l'anus). De plus, les bras des rayons C et D sont plus courts et plus fins que ceux des autres bras (Clark 1973). Cette asymétrie n'a actuellement pas d'explication.

Palmer (2009, 2016) relève différentes formes d'asymétrie avec des origines différentes. Ainsi, on peut différencier l'asymétrie fixe et héritée, l'asymétrie aléatoire et entièrement stochastique et l'asymétrie aléatoire déterminée par des stimuli environnementaux pendant l'ontogenèse. Dans l'état actuel de nos connaissances, sans une étude précise du relief du substrat et des courants affectant l'organisme au cours de sa vie, et sans des études anatomiques sur plusieurs spécimens permettant de déterminer l'axe d'asymétrie par rapport à l'anus, il est difficile de déterminer une origine stochastique, environnementale ou héréditaire de l'asymétrie des Holopodidae et Cyrtocrinida en général.

4.2.4. Fermeture de la voûte

Comme décrit par Syverson *et al.* (2015) pour *H. rangii*, aucune réaction à la lumière produite par le ROV n'a été observée. Selon ces auteurs, il serait plus probable que la réaction de fermeture soit une réaction au mouvement d'eau créé par leur sous-marin. Dans notre cas, au moins pour la deuxième étape de fermeture, la réaction de l'organisme se produit presque

simultanément à un mouvement brusque du bras articulé du ROV. Cela ayant été observé uniquement sur un spécimen, nous ne pouvons pas être certain qu'il ne s'agisse pas juste d'une coïncidence et nous ne pouvons avoir aucune certitude sur le stimulus déclenchant la fermeture.

A Roatán, Syverson *et al.* (2015 : fig. 4) ont observé différents spécimens d'*Holopus* présentant différents stades de fermeture de la voûte. Pour ces auteurs, ces positions intermédiaires permettraient de protéger la partie distale des bras tout en permettant une filtration réduite. Les vidéos de *H. alidis* présentent aussi différents degrés de fermeture de la voûte. Néanmoins, à l'exception du spécimen dans la Figure 83A, les zooms obtenus montrent des positions bien plus fermées que celles de Syverson *et al.* (2015).

L'observation de différents spécimens avec différents degrés de fermeture de la voûte, ainsi que l'observation de la fermeture de la voûte en plusieurs étapes chez un spécimen, suggèrent que la fermeture de la voûte n'est pas une action « tout ou rien » mais peut présenter des états intermédiaires. Des travaux futurs devront tester si ces états intermédiaires sont atteints par réflexe, par des contraintes morpho-fonctionnelles ou par un contrôle volontaire.

Ayant observé un seul spécimen et un seul évènement de fermeture, il n'est pas prudent de tirer des conclusions à son égard. Cependant, il est possible que les différentes vitesses de fermeture des différentes étapes soient liées à une difficulté à fermer la voûte. Ainsi, l'enroulement de la série distale se fait avec des mouvements rapides car il se fait en dehors de la voûte, avec de la place. Au contraire, les étapes de rapprochement de la série proximale des rayons ainsi que la phase finale de fermeture se font avec des mouvements lents. Ces mouvements lents pourraient être expliqués par le fait qu'ils sont effectués dans un espace réduit et en permettant la bonne imbrication des crénulations latérales des brachiales de la série proximale.

Finalement, notons que les prises de vue à disposition sont trop courtes et sporadiques pour pouvoir faire une affirmation sur le mode d'alimentation de *H. alidis*. Aucune observation de capture de particules par les bras ou pinnules n'a été faite. Cependant, des légères flexions des pointes des bras ont été observées. Leur déclencheur reste incertain. Syverson *et al.* (2015) estiment que la fermeture de la voûte est trop lente pour faire de la capture active de proies comme cela a été suggéré par Grimmer et Holland (1990). Etant donné que la « vitesse optimale » pour capturer une proie varie en fonction de la proie, et que les proies de *H. alidis* restent inconnues, il est difficile de se prononcer. Néanmoins, la fermeture telle que décrite ici et commençant par l'enroulement de la série distale ne permet probablement pas de capturer des proies en formant un « poing » ou une « cage » autour de celle-ci comme proposé par Grimmer et Holland (1990).

Comme déjà proposé par Carpenter (1884), il est probable que la fermeture de la voûte ait comme utilité principale la protection de la partie distale des bras et du tegmen.

- Au contraire des autres Holopdodidae actuels connus, les *Holopus alidi*s observés étaient tous fixés sur des fonds rocheux relativement plat.
- On peut estimer une dizaine d'individus par m² entre 450 et 400 m de profondeur.
- Des stades intermédiaires de fermeture de la voûte peuvent être atteints et maintenus.

5. Discussion générale sur la faune actuelle

5.1. Morphologie de la voûte et contraintes architecturales

L'étude des différents Holopodidae a permis d'illustrer comment une grande partie de la morphologie de la voûte est directement liée à des contraintes architecturales. Ainsi, l'angle entre les rayons et la coupe aborale dépend de la taille de la voûte. Différents caractères biométriques sont directement ou indirectement liés à cet angle. Cela inclut notamment la largeur distale maximale de la IBrax, sa hauteur centrale, ses hauteurs latérales et la longueur de la série proximale. De même, la position de la clé de voûte affectera sa morphologie. De ce fait, étant directement connectées à la IBrax, les clés de voûte chez *Cyathidium* seront plus asymétriques. En outre, le nombre de brachiales de la série proximale détermine la capacité de former une voûte hémisphérique. Par conséquent, la morphologie de la brachiale clé de voûte sera aussi modifiée en fonction de l'angle de croissance de l'extension distale.

Plusieurs aspects morphologiques peuvent être liés à la croissance des bras et à l'augmentation de l'espace qu'ils occupent dans la voûte. Ainsi, chez *H. rangii* l'augmentation du nombre de brachiales et la perte de la voûte hémisphérique sont liées. Il en va de même pour l'augmentation de l'angle entre les rayons et le calice au cours de la croissance mais aussi entre spécimens adultes de *H. alidis* et *H. rangii*. De plus, la formation de sillons entre aires radiales vient de l'extension des aires radiales vers l'extérieur du calice, ce qui permet aussi d'augmenter la taille des bras.

La connaissance de ces contraintes permet aussi de rester critique face aux caractères morphologiques qu'on pourrait utiliser pour la systématique de ces espèces. Comme soulevé par Sieverts (1931) lors de l'étude de *C. depressum*, l'utilisation de caractères contraints par l'architecture peut masquer le signal phylogénétique.

5.2. Variation morphologique au cours de la croissance chez *Holopus*

Notre étude de spécimens (supposément) de la même espèce et de stades de développement différents permet de réaliser la variation des caractères au cours du développement (Fig. 85).

On peut ainsi observer le recouvrement du SNA, l'augmentation du nombre de perforations des orales, l'augmentation du nombre et de la taille des plaques tegminales, l'augmentation des rides au sein des fossettes adorales, l'augmentation de l'angle entre calice et les IBrax, le creusement des surfaces proximales latérales des IBrax, la différenciation des structures interradiales, l'augmentation du nombre de brachiales dans la série proximale, la diminution de l'angle de l'excroissance distale de la brachiale clé de voûte, l'augmentation de l'espace occupé par les séries distales dans la voûte, etc.

Cette étude a également permis de proposer une hypothèse de développement des bras et des brachiales clé de voûte chez *Holopus* : le développement par « tapis roulant ». Cette hypothèse, combinée à la réflexion sur les contraintes architecturales des brachiales et des bras, permet de clairement comprendre la différence morphologique principale de la voûte entre *H. alidis* et *H. rangii*.

L'ontogenèse de *C. foresti* décrite par Heinzeller *et al.* (1996) et rediscutée par Améziane *et al.* (1999) a permis à ces auteurs de comprendre les différences entre espèces actuelles de *Cyathidium* comme un « continuum de formes qui résultent de processus hétérochroniques ». De la même façon, notre étude de la croissance de *H. alidis* suggère que cela serait aussi le cas chez *Holopus*. Avec sa grande taille et ces caractères morphologiques d'aspect « adulte » (*i.e.*

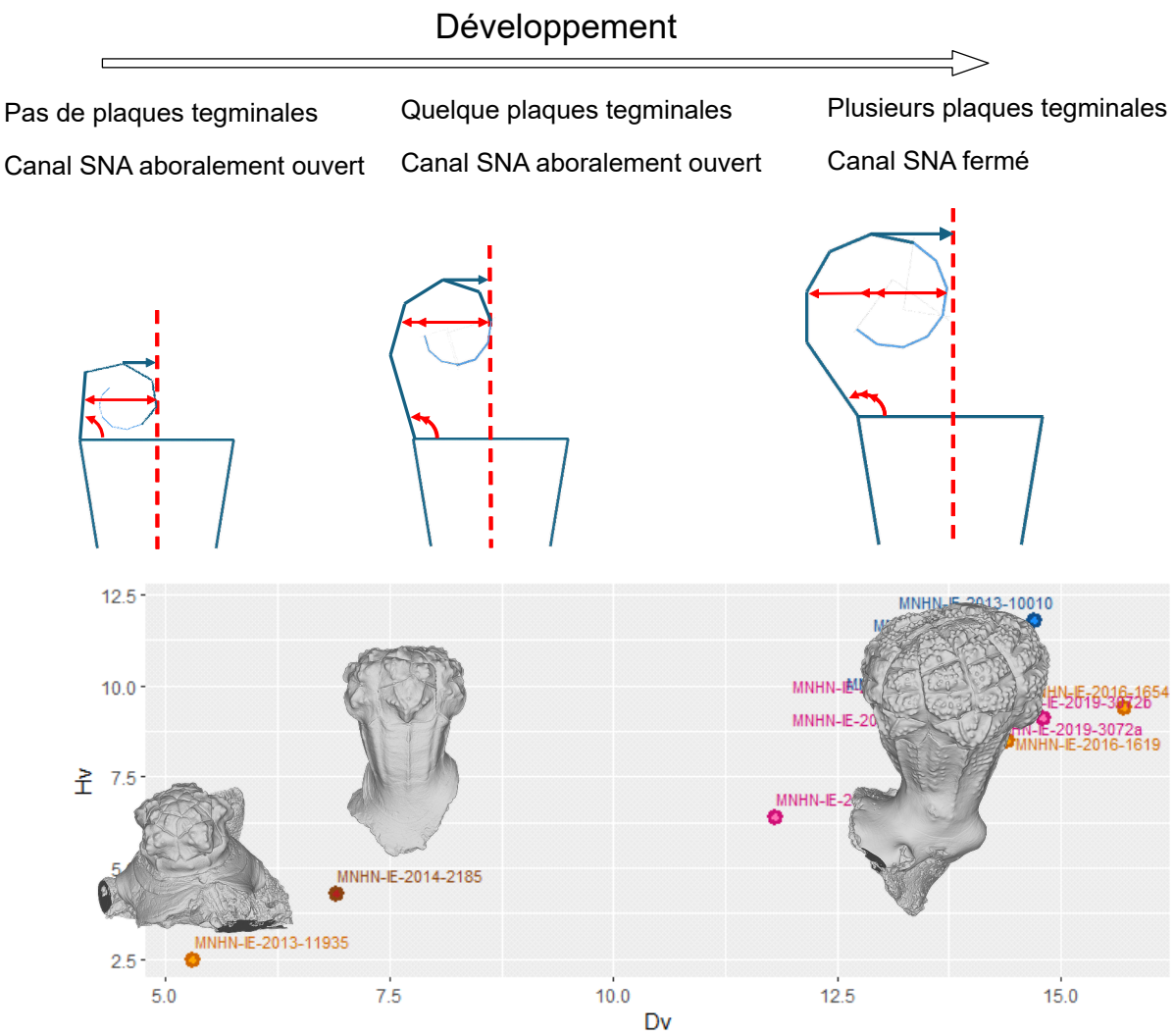


Figure 85. Développement d'*Holopus alidis*. La hauteur de la voûte (Hv) en fonction du diamètre de la voûte (Dv) et illustrations de la surface externe des spécimens et la schématisation de l'augmentation du diamètre et de l'angle de leurs bras en fonction du stade de développement. SNA : système nerveux aboral.

plus de brachiales, plus de perforations sur les orales, des plaques tegminales plus développées), *H. rangii* pourrait être qualifié de hypermorphique (*e.g.* Dommergues *et al.* 1986).

5.3. Caractères diagnostiques de la faune actuelle

L'introduction listait les caractères utilisés dans la littérature pour différencier les deux genres *Cyathidium* et *Holopus* et différencier les espèces au sein des deux genres. Le travail fait ici sur la faune actuelle permet de réévaluer la pertinence de la plupart de ces caractères pour la systématique.

5.3.1. Distinction des deux genres

Le Tableau 11 reprend les caractères retenus de la littérature pour différencier *Cyathidium* et *Holopus*. A ceux-ci viennent s'ajouter les nouveaux caractères retenus par ce travail.

Plusieurs caractères, compris comme indépendants de l'architecture, permettent de différencier les deux genres (*e.g.* développement du tegmen et des orales, SNA, fossettes adorales) malgré le fait que les stades juvéniles présentent des similitudes.

De ce fait, dans l'état actuel de nos connaissances, les différents caractères en lien avec des contraintes architecturales restent utilisables pour distinguer les deux genres.

Tableau 11. Caractères retenus comme permettant de différencier les représentants actuels des genres *Cyathidium* et *Holopus*.

Cyathidium	***Holopus***	**Remarques**
Orales petites proportionnellement à la taille du tegmen (cercle < 50 % du diamètre de la cavité centrale)	Orales grandes proportionnellement au tegmen (cercle > 50 % du diamètre de la cavité centrale)	Les plaques orales sont proportionnellement grandes chez les stades juvéniles des deux genres
Plaques tegminales nombreuses et beaucoup de plaques grandes	Plaques tegminales peu nombreuses, grandes plaques rares	Les plaques tegminales sont absentes des stades juvéniles.
SNA découvert	SNA couvert par l'endosquelette	Le SNA n'est pas couvert chez les stades juvéniles
SNA s'arrêtant à l'anneau nerveux	SNA avec nerfs calicinaux	L'abscence de nerfs calicinaux n'est pas confirmé par des travaux histologiques chez *C. pourtalesi*
Fossettes adorales absentes des aires adorales des radiales	Fossettes adorales présentes sur les aires adorales des radiales	Différence valable à tous les stades de développement étudiés
Fossettes adorales généralement continues avec aires adorales	Fossettes adorales bien délimitées, généralement traversées par rides irrégulières	Différence valable à tous les stades de développement étudiés
Rapport H/Wp des IBrax en-dessous de 0,45	Rapport de H/Wp des IBrax au-dessus de 0,6	Potentiellement lié à une contrainte architecturale de la taille de la série proximale
Structures interradiales avec aires interradiales différenciés des aires adorales	Structures interradiales avec aires interradiales continues avec aires adorales	*C. pourtalesi* présente une structure interradiale sans aires interradiales bien différenciées ; *H. rangii* peut avoir la crête interradiale réduite au point de donner l'impression qu'il n'y a pas de structure interradiale à l'exception du processus externe.
IBrax avec surface articulaire proximale plane	IBrax avec surface articulaire proximale surélevée latéralement	Ce caractère augmente au cours de la croissance de *H. alidis*
IBrax avec surfaces latérales entièrement recouvertes de crénulations	Ibrax avec surfaces latérales non entièrement recouvertes de crénulations	Les crénulations et la taille de la surface latérale diminuent au cours de la croissance d'*Holopus*
Brachiale clé de voûte proportionnellement épaisse (croissance à la fois distale et aborale)	Brachiale clé de voûte proportionnellement peu épaisse (croissance uniquement distale)	*C. pourtalesi* ne possède pas de IIBr clé de voûte
Brachiale clé de voûte avec synartrie proximale et face adorale asymétrique	Brachiale clé de voûte avec synarthrie proximale et face adorale pratiquement symétrique	Lié à la position de la clé de voûte le long du bras et sa connexion à la IBrax ; *C. pourtalesi* ne possède pas de IIBr clé de voûte
Aires adorales des radiales le long de la cavité centrale et structures interradiales descendant vers la cavité	Aires adorales des radiales et structures interradiales sur la surface adorale du calice	Lié à une contrainte architecturale de taille de la série proximale, mais vrai à tous les stades de développement
Calice avec stries généralement horizontales et sans constriction	Calice avec rides et sillons verticaux marquant les zones radiales, présente souvent une constriction aborale	L'ornementation du calice est très variable ; présence de sillons en lien avec contraintes architecturales ; une légère constriction peut exister chez *Cyathidium*

Cependant, plusieurs caractères présentés dans le Tableau 11 sont impossibles à utiliser avec le registre fossile. Ainsi, on n'a pas encore découvert un tegmen fossile avec plaques orales et plaques tegminales. De même, l'observation du système nerveux aboral est impossible, et on peut uniquement utiliser les sillons et cavités du calice comme proxy. Les caractères liés aux

contraintes architecturales sont donc potentiellement la meilleure façon de déterminer la morphologie de l'organisme, et donc de pouvoir faire une attribution taxonomique.

Il est crucial de rester conscients des limites de ces caractères subissant des contraintes. En cas de nouvelles sources d'informations (probablement à partir de données moléculaires) qui remettraient en cause la classification actuelle, ces caractères doivent être les premiers à être suspectés d'homoplasie. L'étude de l'ontogenèse pourrait potentiellement permettre de déceler des cas d'homoplasie. Cependant, l'acquisition de nouveaux échantillons juvéniles pour les différentes espèces est difficile.

5.3.2. Distinction des espèces au sein des genres

Améziane *et al.* (1999) ont établi les caractères permettant la distinction des espèces actuelles de *Cyathidium*. Aucun des caractères proposés n'est remis en question par mon travail.

De même, le travail ici présenté permet de confirmer qu'une des différences principales entre *H. alidis* et *H. rangii* est la forme de la voûte telle que proposée par Bourseau *et al.* (1991). En effet, cette forme est le résultat de plusieurs différences morphologique résultant de différences développementales, *H. rangii* étant péramorphe quant au développement de ces bras. Néanmoins, d'autres différences ont été mises en évidence : des différences de la structure interradiale et des articulations des radiales, ainsi que des différences de la morphologie des IBrax. La présence d'une clé de voûte en elle-même n'est par définition pas une différence entre les deux espèces : les deux espèces présentent une dernière brachiale de la série proximale, et cette brachiale adapte sa morphologie pour permettre une fermeture serrée chez les deux espèces. Cependant, le rajout de brachiales à la série proximale s'arrêtant à quatre brachiales chez *H. alidis*, cette brachiale subit une spécialisation plus importante développant une grande excroissance distale qui permet de maintenir une voûte hémisphérique.

Holopus rangii est une espèce présentant beaucoup de variabilité morphologique. Une étude détaillée de la diversité morphologique et génétique serait nécessaire pour déceler la présence de différentes espèces dans la région des Caraïbes. En effet, cette dernière présente plusieurs écorégions avec différents degrés de connectivités en fonction des espèces et des saisons, pouvant potentiellement induire de la spéciation allopatrique (*e.g.* Palumbi 1994 ; Grober-Dunsmore & Keller 2006 ; Schill *et al.* 2015). Dans l'état actuel des connaissances de la variabilité morphologique d'*Holopus*, les caractères diagnostiques de *H. mikihe* (calice sans tubercules et IIBr proximales avec un grand tubercule aboral) ne peuvent pas être considérés comme robustes et la validité de ce taxon devrait être revue. Notons que la population d'*Holopus* de Roatán décrite par Syverson *et al.* (2014), ne peut pas être attribué à cette dernière espèce sur la base de la diagnose de Donovan et Pawson (2008).

- Différents caractères morphologiques sont influencés directement ou indirectement par des contraintes architecturales liées à la formation d'une voûte, ce qui appelle à la prudence quand ils sont utilisés.
- Un aperçu de la variabilité morphologique au cours de la croissance a pu être fait pour *Holopus* et le développement par « tapis roulant » est proposé pour l'accroissement de la voûte.
- Les caractères diagnostiques des genres et espèces ont pu être évalués de façon critique rendant compte des limites de leur utilisation.
- La validité d'*Holopus mikihe* est remise en question.

Chapitre IV : Les Holopodidae fossiles

1. Étude bibliographique des *Cyathidium* fossiles

1.1. Résultats

1.1.1. Mesures biométriques des espèces fossiles de *Cyathidium*

Les mesures récupérées proviennent de tableaux, graphiques ou ont été mesurées à partir de figures dans des articles scientifiques. Quelques nouvelles mesures ont été effectuées pour *C. senessei* et *C. holopus* sur des spécimens à notre disposition. Toutes les mesures sont listées dans le Tableau 12 et dans l'Annexe 6A.

1.1.2. Redescription de certains caractères des *Cyathidium* fossiles

Le recouvrement du système nerveux aborale (SNA)

Pour *C. depressum* (Cénomanien), Sieverts (1931) décrit que les commissures interradiales sont visibles chez certains spécimens érodés (pl. 12 fig. 8). Elle décrit que même les spécimens juvéniles présentent des commissures enveloppées par l'endosquelette (Sieverts 1931, p. 164). Cependant, sur la plupart des spécimens on perçoit des sillons en position radiale, en continuation du canal central (*e.g.* pl.12 figs 1a, 6a, 12).

Žítt *et al.* (2014) illustrent plusieurs cavités centrales de *C.* aff. *depressum* (Turonien ; figs 4, 10A). On n'observe les commissures interradiales sur aucune d'entre elles. Par contre, un sillon radial, prolongeant le canal central est observable (figs 4A, 10A).

Sur aucune illustration de *C. senessei* (Santonien) on ne perçoit des sillons du SNA. Il peut être considéré comme probablement entièrement enveloppé. Le scan d'un spécimen de la collection du docteur Godet n'a pas permis de visualiser les cavités au sein du calice dû à la recristallisation du spécimen.

Les coupes de *C. phosphaticola* (Campanien) ne sont pas assez bien préservées pour faire des observations sur le recouvrement du SNA.

De même, les illustrations de *C. vlieksi* (Maastrichtien) ne permettent pas de percevoir avec certitude des sillons attribuables au SNA.

Nielsen (1913) illustre à plusieurs reprises des cavités centrales et on y perçoit des commissures interradiales (figs 18, 19) ainsi qu'un sillon radial (figs 17-19, pl. 4). Selon cet auteur les commissures seraient recouvertes par l'endosquelette chez les spécimens adultes et ouvertes chez les juvéniles alors que le sillon radial serait visible chez les spécimens de toutes les tailles (Nielsen 1913, p. 20). Les illustrations de Donovan et Jakobsen (2004) semblent corroborer les description antérieures (figs 2A, 3A, 3M).

La structure interradiale

Les figures de Sieverts (1931) illustrent des structures interradiales simples. On perçoit un processus interradial externe depuis lequel se prolonge une crête simple menant vers un processus interradial interne plus petit que le processus externe, et positionné plus bas dans la cavité centrale (*e.g.* pl. 12 figs 2, 9). Chez certains spécimens, le processus interne semble s'élargir latéralement en une aire interradiale entourant partiellement les aires adorales (*e.g.* pl. 12 figs 4, 5). Chez le spécimen ME1 (pl. 12 fig. 1), le dessin semble illustrer une aire interradiale avec des rides parallèles à la direction de la crête interradiale (similaire au spécimen de la Fig. 15D).

Tableau 12. Valeurs minimales, maximales et moyennes de différentes mesures accessibles dans la littérature sur les espèces fossiles d'Holopodidae. Abréviations expliquées dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 9. * : mesures obtenues à partir de figures, ' : nouvelles mesures, ° : mesures obtenues à partir de graphiques. Mesures en mm (sauf n).

Espèce	Sources	Variable	min.	moy.	max.	n
C. holopus	Nielsen 1913 ; Rasmussen 1961 ; Donovan & Jakobsen 2004	D	0,5*	9,8	17'	16*'
		H	0,1*	10,3	22'	16*'
		Wp_{IBrax}	0,2*	4	8,6*	11*
		H_{IBrax}	3,4*	4	4,6*	3*
		Wp_{IIBr1}	2,6*	3,6	4,4*	3*
		H_{IIBr1}	4*	5,3	6,8*	3*
C. holopus (Seymour Island)	Baumiller & Gazdicki 1996	D	24,1*	-	-	1*
		H	35,3*	-	-	1*
		Wp_{IBrax}	11*	-	-	1*
		H_{IBrax}	6,2*	-	-	1*
		Wp_{IIBr1}	6*	-	-	1*
		H_{IIBr1}	8,8*	-	-	1*
C. depressum	Sieverts 1931	D	2,5	4,2	7,8	11
		H	0,5	2,4	6,4	11
		Wp_{IBrax}	1	1,9	4,7	12*
		H_{IBrax}	2,1*	-	-	1*
		Wp_{IIBr1}	-	-	-	0
		H_{IIBr1}	-	-	-	0
C. senessei	Senesse 1939 ; Rasmussen 1961	D	8	13	16	10*'
		H	5,6	10,8	17	10*'
		Wp_{IBrax}	5	6,8	8	16*'
		H_{IBrax}	3'	4	4,8'	14*'
		Wp_{IIBr1}	-	-	-	0
		H_{IIBr1}	-	-	-	0
C. vlieksi	Jagt 1986	D	14,5	17,5	20,5	3
		H	3,1	21,5	34,0	3
		Wp_{IBrax}	5,0	7,9	11,9	6
		H_{IBrax}	3,6	4,1	4,9	3
		Wp_{IIBr1}	2,8	4,1	6,0	3
		H_{IIBr1}	-	-	-	0
C. aff. *depressum*	Žítt *et al.* 2014	D	2,5°	10,14	13,8°	125°
		H	0,5°	6,27	12°	125°
		Wp_{IBrax}	3,6*	4,5	6,1*	5*
		H_{IBrax}	-	-	-	0
		Wp_{IIBr1}	1,5	1,9	2,7	3
		H_{IIBr1}	1,4	2,9	4,5	4
C. phosphaticola	Gale & Jagt 2024	D	10,2*	11,4	12,3*	3*
		H	5,4*	-	-	1*
		Wp_{IBrax}	1,8*	7,3	9,3*	13*
		H_{IBrax}	1,1*	-	-	1*
		Wp_{IIBr1}	1,3*	1,95	2,6*	2*
		H_{IIBr1}	1,7*	2,7	3,7*	2

Les figures de Žítt *et al.* (2014) montrent que la structure interradiale de *C.* aff. *depressum* présente un processus interradial externe généralement grand (figs 4, 10A). La crête interradiale s'étend le long de la paroi de la cavité centrale et il n'y a pas de processus interne (Žítt *et al.* 2014 : fig. 10A ; Žítt 1996 : pl. 1). Les aires interradiales s'étalent de part et d'autre de la crête entourant les aires adorales de la synarthrie musculaire. Une bordure généralement marquée sépare les deux. L'aire interradiale elle-même est recouverte de tubercules alignées formant parfois des rides parallèles. Cette tuberculation s'étend interradialement le long de la paroi interne du calice au-delà de l'articulation.

La structure interradiale de *C. senessei* a été illustrée et décrite en détail par Améziane *et al.* (1999). Les processus interradiaux externes sont généralement peu marqués, voire absents. La crête interradiale est fine et ne s'abaisse que peu dans la cavité centrale. Les aires interradiales sont larges et présentent des rides perpendiculaires ou légèrement obliques à la crête médiane (Améziane *et al.* 1999 : figs 7e, 7f ; Rasmussen 1961 : pl. 34 figs 5a, 6a ; Fig. 15F).

Les coupes de *C. phosphaticola* ne sont pas assez bien préservées pour décrire la structure interradiale.

Les structures interradiales de *C. vlieksi* sont simples. Le processus interradial externe est bien marqué, la crête est simple, le processus interradial interne semble légèrement plus bas que le processus externe, et les aires interradiales ne présentent aucune ornementation.

Cyathidium holopus semble présenter beaucoup de variabilité au niveau des structures interradiales. Les illustrations de Nielsen (1913) et Rasmussen (1961) présentent surtout des structures simples comme chez *C. vlieksi* (*e.g.* Nielsen 1913 : fig. 17, pl. 4). Cependant, les images au MEB de Donovan & Jakobsen (2004) montrent certains spécimens possédant de grandes structures interradiales avec des aires interradiales subrectangulaires (fig. 2A, 3C). Une articulation proximale d'une IBrax est illustrée par Nielsen (1913 : pl. 5 fig. 6) comme présentant des crenelations sur les aires externes qui s'emboîtent avec les aires interradiales.

Les fossettes adorales

Les figures de Sieverts (1931) ne permettent pas de définir avec certitude si des fossettes adorales sont présentes chez *C. depressum*. Sur certains spécimens (Sieverts 1931 : pl. 12 figs 1A, 5A, 6a) les aires adorales sont entourées par un rebord.

Chez *C.* aff. *depressum* on n'observe pas de fossettes adorales sur les aires adorales du calice (*e.g.* Žítt *et al.* 2014 : fig. 10A). Cependant, les aires adorales proximales des IBrax semblent présenter des fossettes adorales peu profondes et mal délimitées (*e.g.* Žítt *et al.* 2014 : fig. 10E). Sur les articulations distales, délimitées par un rebord important, on observe des fossettes adorales surtout dans l'aire adorale interne (Žítt *et al.* 2014 : figs 10B, C).

Les aires adorales de *C. senessei* ne présentent pas de fossettes adorales (Améziane *et al.* 1999 : fig. 7e). Elles sont aussi absentes de l'articulation proximale et des synarthries distales des IBrax (Améziane *et al.* 1999 : fig. 8).

Les coupes de *C. phosphaticola* ne sont pas assez bien préservées pour décrire la présence des fossettes adorales (Gale & Jagt 2024). Les IBrax, mieux préservées, présentent des aires adorales penchées et entourées par un rebord bien marqué. Adoralement au canal central on observe des fossettes adorales. Elles ont très petites et mal délimitées sur l'articulation proximale (*e.g.* Gale & Jagt 2024 : fig. 4B) et sont plus importantes sur les articulations distales (Gale & Jagt 2024 : figs 4A, V, W).

Les ossicules de *C. vlieksi* illustrés par Jagt (1986) semblent érodés et ne permettent pas de déterminer la présence de structures avec certitude. Aucune fossette adorale n'est discernable, que ce soit sur les coupes aborales ou sur les IBrax. Jagt (1986) n'en fait pas mention.

Sur aucune figure de *C. holopus* on ne distingue de fossettes adorales, que ça soit sur la coupe aborale, les IBrax ou les IIBr1 (Nielsen 1913 ; Rasmussen 1961).

Les IIBr1 clés de voûte

Les IIBr sont inconnues pour *C. depressum* et *C. senessei*. Une première secondibrachiale a récemment été trouvée pour C. *vlieksi* mais n'a pas encore été décrite (Jagt *et al.* 2018).

Žítt *et al.* (2014) illustrent quelques IIBr1 de *C.* aff. *depressum* (figs 10J-K) dont certaines ont des processus distaux courts (fig. 10K), voire inexistants (figs 10I-J). Les crénulations occupent pratiquement l'entièreté de la surface latérale à l'exception d'un petit bord adoral. Il semblerait qu'il n'y a pas de crénulations sur la surface distale (Žítt *et al.* 2014 : fig. 10J, K ; Žítt 1996 : pl. 1 figs 10, 11). On n'a pas de figure des surfaces articulaires.

Les figures faites pour *C. phophaticola* n'illustrent pas la surface adorale, la surface distale et les faces articulaires des clés de voûte. Les surfaces latérales sont entièrement recouvertes par des crénulations.

Les figures des clés de voûte de *C. holopus* présentent les côtés latéraux entièrement recouverts de crénulations (Nielsen 1913 ; Rasmussen 1961). Cependant, la surface distale est lisse sur la IBrax illustrée. La brachiale est toujours asymétrique (Ho > Hi) à l'exception de deux fossiles illustrés par Nielsen (1913 : pl. 5 figs 31, 36). L'aire aborale distale présente parfois plusieurs dépressions successives (Nielsen 1913 : pl. 5 fig. 28 ; Rasmussen 1961 : pl. 35 fig. 9b).

1.2. Discussion

1.2.1. Limites de la bibliographie

Cette étude bibliographique montre que le registre fossile de *Cyathidium* devrait être réétudié en tenant compte des caractères déterminés comme d'intérêt pour la systématique des Holopodidae actuels.

Certaines espèces (*C. vlieksi*, *C. depressum*) ont été illustrées de façon insuffisante pour nos besoins et mériteraient d'être réillustrées avec des méthodes actuelles. Par contre, dans certains cas, si on ne peut pas observer tous les caractères c'est parce qu'ils ne sont pas assez bien conservés (*e.g.* les structures interradiales de *C. vlieksi* et *C. phosphaticola*) ou parce que certains ossicules restent inconnus (*e.g.* les IIBr1 de *C. depressum* et *C. senessei*).

1.2.2. Comparaison actuel-fossile dans le genre *Cyathidium* et conséquences sur les caractères diagnostiques

Plusieurs différences peuvent être observées entre les espèces actuelles et fossiles de *Cyathidium*.

Chez les espèces fossiles, les cavités du SNA, notamment l'anneau nerveux, est souvent recouvert par l'endosquelette, contrairement aux espèces actuelles. De plus, plusieurs espèces fossiles possèdent un sillon radial très marqué en continuité du canal central. Ceci semble être l'équivalent du canal du nerf calicinal des *Holopus* actuels. Des études histologiques montrent que ce nerf serait absent chez *C. foresti* et *C. plantei* (Heinzeller & Fechter 1995, Heinzeller 1998). De plus, ni *C. foresti* ni *C. plantei* ne présentent de sillon marqué à la surface de leur

cavité centrale. Il ne peut pas être exclu que l'absence de sillon calicinal chez certains fossiles pourrait-être dû à la taphonomie.

C. aff *depressum* et *C. senessei* présentent des structures interradiales uniques. Ceci conforte le potentiel diagnostique de ce caractère. Cependant, notamment chez *C.* aff. *Depressum*, le pattern des aires interradiales n'est pas observable chez tous les spécimens. Cela est probablement dû en partie à la préservation (érosion, cavité centrale bouchée par des sédiments) mais aussi potentiellement à de la variation intraspécifique stochastique ou à l'ontogenèse. L'échantillon de coupes aborales fossiles de Žítt *et al.* (2014) présente des spécimens de tailles assez différentes (D entre 2,5 et 13,8 mm), pouvant éventuellement permettre l'étude de la variation de ce caractère au cours de la croissance si la préservation des spécimens le permet.

Contrairement aux deux taxons précédents, *C. holopus*, *C. vlieksi* et *C. depressum* semblent présenter majoritairement des structures interradiales simples comme celle de *C. pourtalesi*. Cet état de caractère ne permet pas la distinction des espèces.

La présence de fossettes adorales varie en fonction du type d'ossicule. Comme chez les espèces actuelles, elles sont absentes sur les aires adorales des synartries des radiales, faiblement distinguables sur les synarthries proximales des IBrax, et souvent distinguable sur les articulations distales des IBrax. On n'observe jamais les rides transversales qu'on voie souvent dans les fossettes adorales dans le genre *Holopus*. Il ne peut pas être exclu qu'il y ait un effet de la taphonomie.

Finalement, contrairement aux IIBr1 clés de voûte des *Cyathidium* actuels, les IIBr1 fossiles retrouvées ne semblent presque jamais présenter de crénulations sur leur surface distale. Cependant, comme les espèces actuelles les surfaces latérales sont généralement entièrement recouvertes par les crénulations.

- Le registre fossile de *Cyathidium* devrait être réétudié en tenant compte des caractères évalués ici comme d'intérêt pour la systématique et en utilisant des techniques modernes d'analyse.
- Beaucoup de variabilité existe au sein des *Cyathidium* fossiles.
- Des différences existent entre la faune actuelle et fossile (canaux du SNA, crénulation des brachiales clés de voûte).

2. Les Holopodidae de l'Eocène du nord-est de l'Italie

Cette partie se base en grande partie sur la publication Martinez-Soares et al. *(2024) New Eocene species of the crinoid genera* Holopus *and* Cyathidium *(Cyrtocrinida: Holopodidae) from north-eastern Italy (Annexe 3B).*

Les caractères diagnostiques établis au cours de Chapitre III sur la faune actuelle seront ici utilisés pour répondre à un cas d'étude : l'attribution taxonomique de différents matériel fossiles d'Holopodidae du nord-est de l'Italie. En effet, Manni et Pacioni (2021) ont décrit du matériel de Chiampo (Lutétien, Eocène). Ils attribuent des coupes aborales à *Cyathidium gastaldii*, une espèce du Miocène de Turin, et des brachiales à *Holopus spileccense*, une espèce de l'Yprésien (Eocène) de Spilecco mais qui est uniquement connue sur la base de coupes aborales isolées.

Afin de vérifier les attributions de Manni et Pacioni (2021), nous avons réévalué le matériel type disponible et avons étudié du nouveau matériel de la localité type de *H. spileccense* afin de le comparer avec du nouveau matériel de Chiampo.

2.1. Contexte géologique

Ci-dessous, j'ai traduit (et légèrement adapté) la description du contexte géologique de Spilecco et Chiampo décrite par R. Luca et L. Giusberti dans notre publication commune sur les Holopodidae du nord-est de l'Italie (Annexe 3B).

Les deux sites étudiés avec des Holopodidae sont situés dans deux vallées parallèles au sein des monts Lessini orientaux (Alpes du Sud, provinces de Vérone et de Vicence, région de Vénétie, nord-est de l'Italie ; Fig. 86) et appartiennent à l'avant-pays alpin méridional. D'un point de vue paléogéographique, les monts Lessini faisaient partie d'un haut plateau structural (le plateau de Trente, caractérisé par une sédimentation pélagique) appartenant à la plaque adriatique initialement dérivée du Gondwana. À partir de la fin du Paléocène, une tectonique active associée à une activité magmatique a développé des structures d'extension dans cette région en réponse à la convergence active entre les plaques européenne et adriatique (*e.g.* Barbieri *et al.* 1991 ; Zampieri 1995 ; Beccaluva *et al.* 2007 ; Brombin *et al.* 2019 ; Fig. 86). Le magmatisme et la tectonique ont tous deux eu un impact marqué sur la sédimentation dans la région lessinienne qui, au moins depuis le début de l'Éocène, a été caractérisée par une sédimentation carbonatée en eau peu profonde avec des blocs soulevés et des grabens induisant divers environnements instables. Finalement, le plateau de Trente a été partiellement transformé en une plate-forme carbonatée, le « plateau de Lessini », qui a persisté jusqu'à l'Oligocène (*e.g.* Bosellini 1989 ; Luciani 1989 ; Bosellini & Papazzoni 2003). La zone orientale des monts Lessini appartient à une structure d'extension appelée le demi-graben d'Alpone-Agno ou d'Alpone-Chiampo (Barbieri *et al.* 1991 ; Zampieri 1995), limitée à l'ouest par la faille normale de Castelvero (Fig. 86). Cette faille a été active pendant l'Éocène, contrôlant l'accumulation de roches volcaniques, de leurs produits remaniés ainsi que de carbonates interstratifiés (Barbieri & Zampieri 1992). Plusieurs impulsions magmatiques ont été séparées par des périodes d'inactivité magmatique pendant lesquelles de la sédimentation marine a eu lieu (De Vecchi & Sedea 1995).

Le site le plus ancien est la colline de Spilecco, dans la vallée de l'Alpone, à moins d'un demi-kilomètre au nord-ouest du village de Bolca (Fig. 86). Ses marnes et calcaires fossilifères rougeâtres et grisâtres sont principalement caractérisés par la présence de grands foraminifères, de crinoïdes, de bryozoaires, de brachiopodes et de dents de requins (*e.g.* Massalongo 1850 ; Medizza 1980 ; Papazzoni *et al.* 2014 ; Fig. 87). Ces couches ont été datées du début de

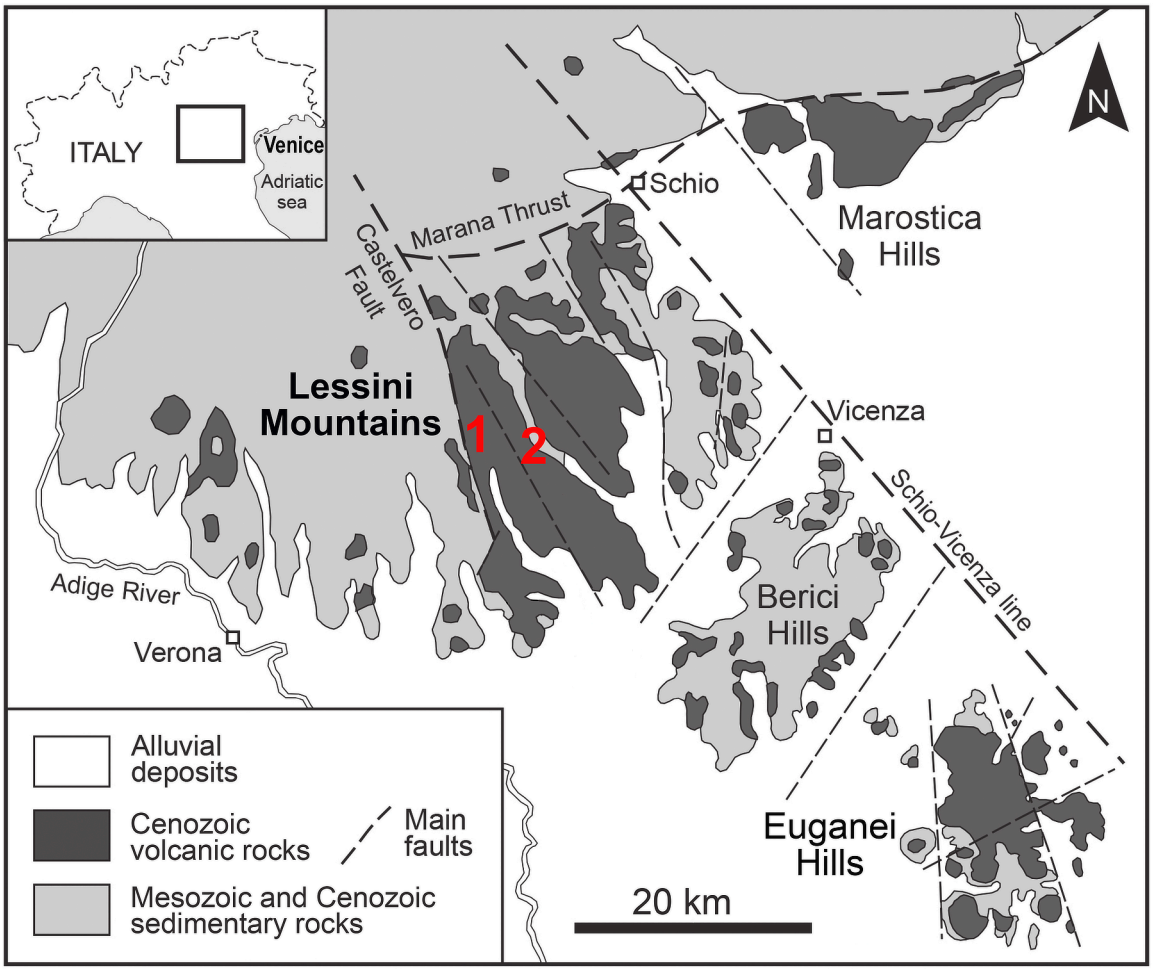


Figure 86. Carte géologique simplifiée de la région d'étude, indiquant la colline de Spilecco (1), près de Bolca (province de Vérone), et la carrière de Cengio dell'Orbo (2) (aussi connue comme la carrière de « Boschetto di Chiampo »), près de Chiampo (province de Vicence), monts Lessini de la région de Vénétie, nord-est de l'Italie. Adaptée depuis Mattioli *et al.* 2016.

l'Yprésien (zone de nannofossiles calcaires NP10 de Martini (1971) et zone SB 7 de Serra-Kiel *et al.* (1998) ; voir Papazzoni *et al.* (2014) ; Fig. 87) et représentent des dépôts de plateformes resédimentés dans un cadre de bassin, attestant de l'initiation à proximité d'une sédimentation en eau peu profonde (Trevisani & Papazzoni 2003 ; Papazzoni *et al.* 2014). Spilecco a livré une abondante faune de crinoïdes, dominée par des taxons à pédoncules xénomorphes, et constitue la localité type de *H. spileccense*.

Le principal site étudié ici est situé sur le versant occidental de la vallée de Chiampo, dans la carrière de Cengio dell'Orbo (45° 32' 25,56 N, 11° 15' 44,47 E, aussi appelée « Cava Boschetto di Chiampo » dans Beschin *et al.*, 1991, Beccaro *et al.*, 2001, Manni & Pacioni, 2021 ; Fig. 86). Le long de la vallée de Chiampo, la pierre de construction était extraite du « calcaire de Chiampo » dans plusieurs carrières jusqu'aux années 1990 (aujourd'hui fermées et en grande partie inaccessibles). Il s'agit d'une unité locale informelle appartenant aux « calcaires nummulitiques » de l'Éocène inférieur-moyen, répandus dans la région de la Vénétie occidentale (Frisone *et al.* 2020). De nombreux horizons volcanoclastiques avec une extension latérale limitée et appartenant à différents niveaux stratigraphiques sont intercalés dans les « calcaires nummulitiques » et certains d'entre eux sont très fossilifères, comme le « tuf de *Lophoranina* » dans la vallée de Chiampo qui est particulièrement riche en crustacés (voir Beschin *et al.* 1991, 2016).

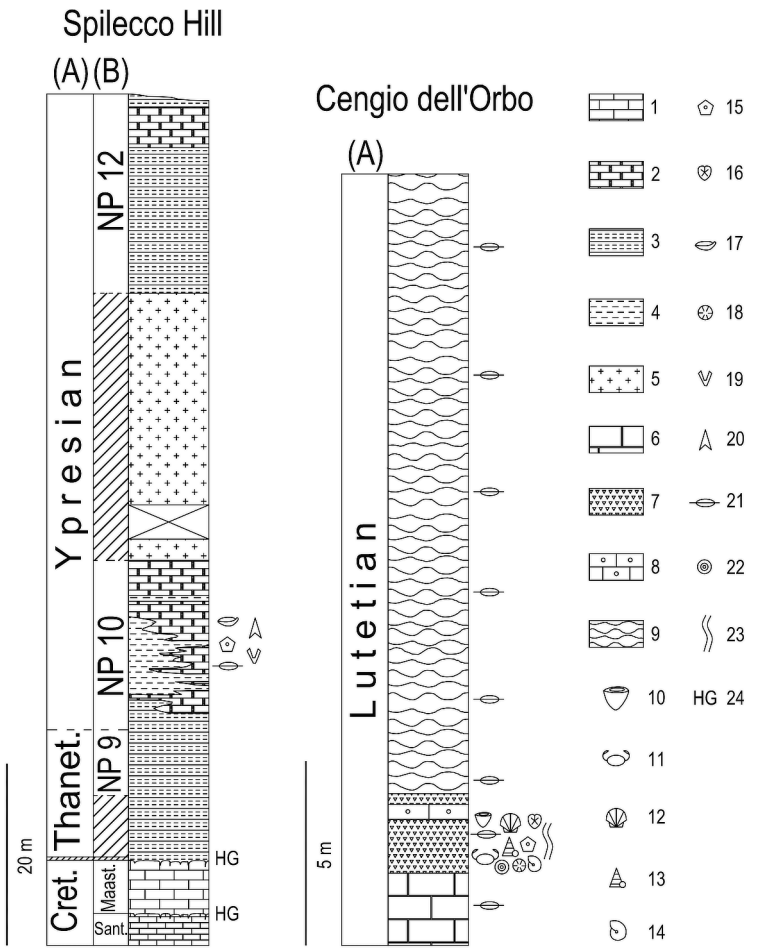


Figure 87. Section stratigraphique simplifiée de la succession à Spilecco, Bolca (adapté depuis Medizza 1980 et Papazzoni *et al.* 2014) et section stratigraphique de la carrière de Cengio dell'Orbo, près de Chiampo, monts Lessini de la région de Vénétie, nord-est de l'Italie (adapté depuis Beccaro *et al.* 2001 et Beccaro 2003). A. Chronostratigraphie. B. Zones de nanofossiles calcaires de Martini (1971). Légende : 1) calcaires pélagiques (Scaglia Rossa) ; 2) calcaires, calcaires marneux et marnes calcaires ; 3) roches volcanoclastiques stratifiées ; 4) marnes argileuses et argiles volcaniques ; 5) hyaloclastites et roches volcaniques ; 6) packstones/ grainstones fossilifères à stratification plane ; 7) tufites ruditiques et hyaloclastites fossilifères (« tuf de *Lophoranina* » Aut.) ; 8) calcaires arénacés ; 9) packstones/grainstones subnodulaires fossilifères ; 10) éponges ; 11) crabes ; 12) bivalves ; 13) gastéropodes ; 14) céphalopodes ; 15) crinoïdes ; 16) échinides ; 17) brachiopodes ; 18) coraux ; 19) bryozoaires ; 20) dents de requins ; 21) foraminifères de grande taille ; 22) algues calcaires ; 23)bioturbations ; 24) fonds durs. Crét. = Crétacé ; Sant. = Santonien ; Maast. = Maastrichtien ; Thanet. = Thanétien.

Dans la carrière de Cengio dell'Orbo, un tel horizon, une tuffite composée de fragments volcaniques arrondis, de bioclastes calcaires et de ciment calcitique, a donné un assemblage représentant un mélange d'organismes marins peu profonds et profonds tels que des foraminifères plus grands, des crustacés décapodes, des mollusques, des éponges, des échinodermes (crinoïdes et échinides), des bryozoaires, des coraux rares et des algues calcaires (Fig. 87). Les éponges siliceuses représentent l'élément macrofaunique le plus caractéristique de cette tuffite (Frisone *et al.* 2016, 2020) dont le contenu en nannofossiles calcaires suggère un âge lutétien inférieur (zones CNE8-CNE9 d'Agnini *et al.*, 2014a, probablement en corrélation avec la partie supérieure des zones NP14 et la partie inférieure des zones NP15 de Martini 1971 ; Frisone *et al.* 2016, 2020). Selon Beccaro *et al.* (2001) et Frisone *et al.* (2020), le site représente la partie oligophotique à aphotique distale d'une rampe carbonatée à pente distale à une profondeur d'eau inférieure à 200 m. Les crinoïdes de l'horizon de tuffite fossilifère de la carrière de Cengio dell'Orbo ont été récemment étudiés par Frisone *et al.* (2020), Manni et Pacioni (2021) et Manni (2022).

2.2. Résultats

2.2.1. Description des illustrations de *Holopus spileccense*

Schlüter (1878) a figuré quatre coupes aborales d'*Holopus spileccense* dans son manuscrit sans les décrire (Fig. 88, Tab. 13). Actuellement, la collection où sont hébergées ces pièces n'est pas connue. Trois d'entre elles sont plutôt droites sans courbure significative (Figs 88A-C). Elles ont une forme générale variable (1,2<H/D<1,5, 1,7<D/Dcs<2,4). La quatrième (Figs 88D, E)

est nettement incurvée (H/h = 1,8). Cette dernière semble être le spécimen le mieux conservé. Schlüter (1878) a fait des vues agrandies de sa face adorale et de sa vue latérale (Figs 74F, G ; Schlüter 1878 : pl. 3, fig. 11, 12). La coupe est pentagonale, plus haute que large (H/D = 1,3), avec une constriction visible (D/Dsc = 2) dans la partie inférieure (H/ht = 1,3), des côtes radiales marquées, de légères dépressions interradiales avec un processus interradial externe. Les synarthries musculaires sont symétriques et arrondies. Elles semblent présenter des grandes fossettes adorales traversées par des rides. La présence d'une crête interradiale et d'un processus interradial interne n'est pas discernable.

Bien qu'elle ne soit pas explicitement représentée sur le dessin, la cavité calicinale est décrite dans le texte comme étant partiellement remplie de sédiments.

Jaekel (1891, p. 616, fig. 14) a représenté une coupe aborale (envoyée par Schlüter), similaire au spécimen de la Figure 88D, à l'exception qu'elle n'est pas incurvée (H/D 1,3, H/h = 1,03, H/ht = 1,5, D/Dcs = 2 ; Fig. 15I). Schlüter (1878) et Jaekel (1891) ne donnent pas de mesures précises. Les mesures prises à partir d'une copie imprimée de Schlüter (1878) sont listées dans le Tableau 13. Manni (2005) a décrit et figuré une seule coupe aborale de la collection Michelotti (H/D = 1, H/h = 1, H/ht = 1,9, D/Dcs = 1,3).

Tableau 13. Mesures et ratios d'*Holopus spileccense* estimés depuis un exemplaire imprimé de Schlüter (1878). Abréviations expliquées dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 9. Valeurs en mm à l'exception des ratios.

Figure	D	H	h	Db	Dcs	Wr	H/D	H/h	D/Dcs
86A	5,6	8	6,4	4,1	2,3	2,6	1,4	1,3	2,4
86B	3,5	5,3	4	3,9	2,1	2,1	1,5	1,3	1,7
86C	3,9	4,8	4,2	2,3	2	1,8	1,2	1,1	2
86D-G	5,8	7,7	4,3	4,4	2,9	3,2	1.3	1.8	2

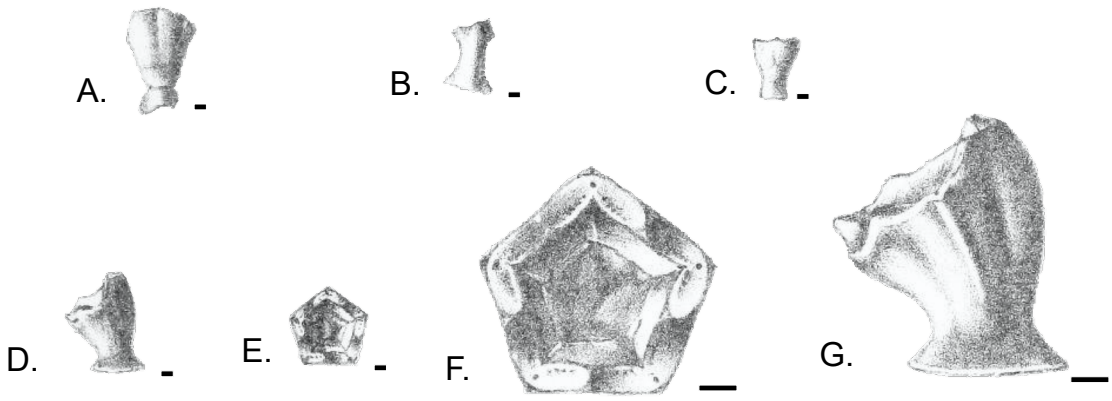


Figure 88. Illustrations de coupes aborales d'*Holopus spileccense* faites par Schlüter (1878). Échelle = 1 mm.

2.2.2. Redescription de l'holotype de *Cyathidium gastaldii*

L'holotype provient du Serravallien (Miocène moyen) de la colline de Superga près de Turin. Ce spécimen et deux moulages en plâtre sont conservés dans les collections paléontologiques du MNHN à Paris (MNHN-F-R68284). Plusieurs moulages de cet holotype ont été envoyés à des collections hors de France. Deux d'entre eux sont conservés au Musée paléontologique de l'Université de Turin (Manni & Pacioni 2021). Le moulage d'une coupe aborale (MPURLS NS 6/800) ayant quasiment la même taille et appartenant au Musée de Paléontologie de l'Université de Rome « La Sapienza » (Manni 2005) est également un moulage de l'holotype. Manni (2005)

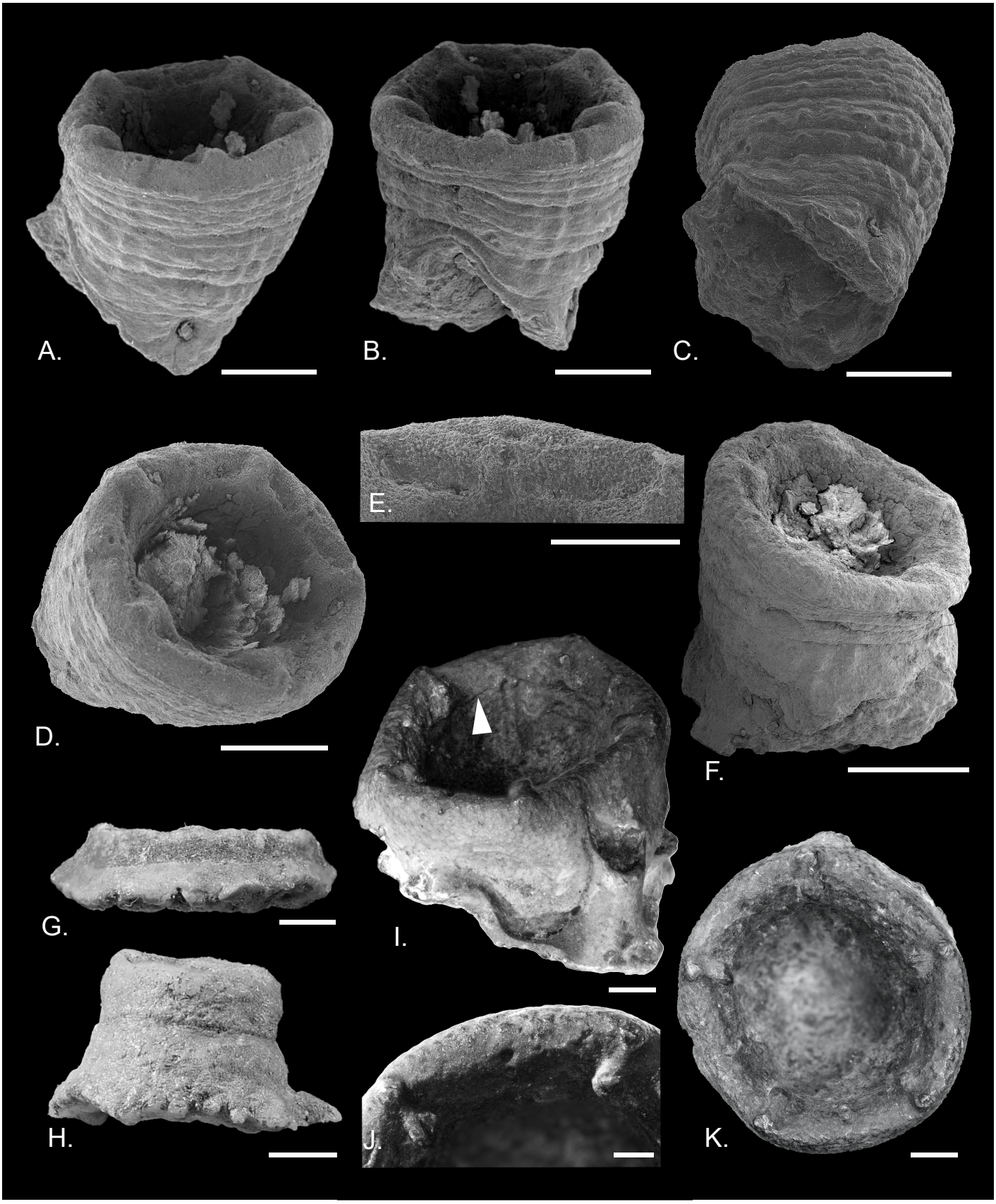


Figure 89. Coupes aborales de *Cyathidium* fossiles. A-H. *Cyathidium* sp. de Chiampo. A-E. MGP-PD 33229. A. Vue lateralo-adorale. B. Vue du côté opposé de A. C. Vue latéralo-aborale. D. Vue lateralo-adorale. E. Zoom sur l'articulation radiale. F. MGP-PD 33230, vue lateralo-adorale. G. MGP-PD 31469, vue latérale, vue aborale dans Manni et Pacioni (2021). H. MGP-PD 31471 vue latérale, vue aborale dans Manni et Pacioni (2021). I-K. *Cyathidium gastaldii*, holotype, MNHN-F-R68284. I. Vue lateralo-adorale. J. Zoom sur l'articulation radiale. K. Vue adorale. La flèche indique la possible rainure de la commisure interradiale du système nerveux aborale. Échelle = 1 mm.

a représenté une petite coupe aborale (caractères quantitatifs listés dans le Tableau 14) avec une surface externe tuberculée appartenant à la collection Michelotti (MPURLS 2534).

La coupe aborale de l'holotype est de forme subpentagonale. Sa surface externe est tuberculée comme indiqué dans la diagnose de Michelin (1851). La tuberculation est dense et régulière (Fig. 89I). Elle est particulièrement bien développée sur la partie supérieure de la surface externe et s'étend jusqu'à proximité de la crête fulcrale de l'articulation radiale. La surface externe ne présente pas de stries de croissance. La coupe est fortement penchée (H/h 1,6). Le côté de la hauteur maximale présente une discontinuité de croissance avec une structure subconique convexe et une surface lisse qui est liée à la surface d'attache (Fig. 89I). Les structures interradiales sont bien visibles mais semblent plus ou moins érodées. Un processus interradial externe est connecté par une crête courte à un processus interradial interne peu affaissé. Les synarthries des radiales sont sur la paroi interne de la cavité calicinale (Fig. 89J). Les surfaces adorales semblent usées et ne présentent pas de fossettes adorales. Le canal central est entouré par l'endosquelette. Adoralement au canal axial on observe un épaississement de l'endosquelette formant une bifurcation (Fig. 89I). Le long des aires adorales, se distinguent des sillons qui sont probablement des rainures des commissures interradiales du système nerveux aboral (Fig. 89I). En position radiale, en continuation du canal axial, on distingue un sillon vertical le long de la paroi de la cavité centrale.

Tableau 14. Mesures des coupes aborales de *Cyathidium gastaldii*. Abréviations expliquées dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 9. Holotype : MNHN-F-R68284. Les mesures de MPURLS 2534 se basent sur le texte et figures dans Manni (2005: fig.4 and pl.1 fig. 8). Valeurs en mm à l'exception des ratios.

Specimen	Figure	D	H	h	Db	Wr	H/D	H/h	D/Db
Holotype	89I-K	14.22	10.05	6.27	13.27	6.8–7.1	0.71	1.6	1.07
MPURLS 2534		4.6	2.4	~0.9	5.4	~2.2	0.52	2.7	0.86

2.2.3. Description du matériel de Chiampo

Au total, 11 nouvelles coupes aborales et 51 IBrax et 97 IIBr ont été récoltées. Tous les ossicules ont été trouvés sous forme d'ossicules isolés. A ce matériel s'ajoute celui décrit par Manni et Pacioni (2021) : trois coupes aborales et cinq IBrax.

Les mesures des coupes aborales sont reprises dans le Tableau 15. Une seule coupe aborale (MGP-PD 33229) présente des articulations bien discernables (Figs 89A-E). Elles sont orientées vers l'intérieur et possèdent des aires adorales courtes sans fossettes adorales définies. Ce spécimen possède une face adorale subcirculaire sans asymétrie. Le bord externe est large et arrondi, présentant des processus interradiaux externes grossiers, menant grâce à une crête épaisse, vers un processus interne émoussé. La coupe est incurvée et sa surface externe présente huit à neuf lignes de croissance parallèles bien visibles et qui sont interrompues par de nombreuses crêtes perpendiculaires. Sa base, plus petite que D, est droite d'un côté (Fig. 89A) et présente une rainure grossière de l'autre côté, correspondant probablement à la fixation sur un substrat irrégulier (Fig. 89B). Seule la coupe du spécimen MGP-PD 33230 possède aussi des crêtes perpendiculaires aux stries de croissance (Fig. 89F). Les trois coupes de Manni et Pacioni (2021 ; MGP-PD 31469-71) ainsi que MGP-PD 33231 sont toutes sans ornementation à l'exception d'une légère tuberculation et avec une forme de coupe très variable, de déprimée (H/D 0,36) à plus haute que large (H/D 1,15). Elles sont plus ou moins usées. Toutes présentent des processus interradiaux externes et des crêtes interradiales plus ou moins érodées. Les aires adorales sont localisées sur la surface interne de la cavité centrale (Manni & Pacioni 2021 : fig.

Tableau 15. Mesures classiques principales des coupes aborales de Holopodidae provenant de Chiampo. Abbréviations expliquées dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 9. ° : figures de Manni et Pacioni (2021). * : mesure estimée car l'ossicule est abîmé. C : *Cyathidium*. H : *Holopus*. Valeurs en mm à l'exception des ratios.

Specimen	Genre	Figure	D	H	h	Db	Dcs	Wr	H/D	H/h	D/Db	D/Dcs
MGP-PD 31469	C	89G, 3A°	3,9	1,4	1,1	5,0	4,2	2,2	0,36	1,27	0,78	0,93
MGP-PD 31470	C	3B°	3,5	2,2	0,6	4,2	3,6	1,9	0,63	3,67	0,83	0,97
MGP-PD 31471	C	89H, 3C°	2,2	2,5	1,9	4,1	2,8	1,1	1,15	1,32	0,54	0,79
MGP-PD 33229	C	89A-E	2,59	2,10	1,17	2,17	1,65	1,30	0,42	1,79	1,19	1,57
MGP-PD 33230	C	89F	2,72	2,80	1,26	2,10	1,71	1,40	1,03	2,22	1,29	1,59
MGP-PD 33231	C	-	2,06	1,73	1,57	1,71	1,49	0,96	0,81	1,10	1,19	1,38
MGP-PD 33234	H	90F-I	1,8	1,7	1,7	1,2–1,7	1,6	1,2	0,98	1,00	1-1,5	1,13
MGP-PD 33233	H	90E	2,5	3,0	2,8	1,7–2,3	1,7	1,4	1,21	1,06	1,1-1,5	1,49
MGP-PD 33232	H	90A-D	2,7	3,9	3,7	3,1	1,8	1,7	1,39	1,02	0,9	1,49
MGP-PD 33234	H		>3*	4,4	-	3,2–4,1	3,1	-	<1,4*	-	0,7*-0,9*	1,06
MGP-PD 33234	H		3,3	4,9	3,8	5,0	3,2	-	1,48	1,29	0,7	1,03
MGP-PD 33234	H		>4*	5,1	-	>2,7*	2,4	-	<1,4*	-	1,5*	>1,5*
MGP-PD 33234	H		-	>5*	>3*	4,5–5,3	-	-	-	1,6*	-	-
MGP-PD 33234	H		4,6	6,5	6,5	7,3–8,1	3,9	2*	1,42	1,00	0,6-0,7	1,17

3). Le spécimen MGP-PD 31469 a une cavité calicinale plutôt bien préservée sur laquelle se distingue le sillon du système nerveux aboral (Manni & Pacioni 2021 : fig. 3). Tous ces spécimens présentent au moins une fine bande de croissance au-dessus de la surface d'attache (Figs 89G-H).

Les huit coupes restantes (MGP-PD 33232-34) présentent toutes une constriction nette du calice dans leur moitié aborale et sont lisses à l'exception de rides verticales (*e.g.* Fig. 90). Elles sont de tailles variables (H 1,72 à 6,55 mm, D 1,76 à 4,62 mm), généralement plus hautes que le diamètre adoral (H/D 1,21 à 1,48) sauf pour un spécimen (H/D 0,98), H/D augmentant de près de 1 à plus de 1,4 avec la taille (Fig. 91). Le spécimen MGP-PD 33232 est celui qui est probablement le mieux conservé (Figs 90A-D). De taille moyenne, il présente une partie adorale à section transversale pentagonale arrondie. Ce pentagone est délimité par cinq côtes radiales bien visibles avec des côtes intermédiaires délimitant les aires radiales plus prononcées d'un côté (Fig. 90A) que de l'autre (Fig. 90B). Sa face adorale semble abîmée. Elle ne présente pas de processus interradial externe et la cavité calicinale est remplie de sédiments recristallisés. La surface d'attache est généralement plus petite que le diamètre adoral et est très irrégulière (Fig. 90E). Une seule coupe présente une courbure modérée (H/h~1,3), les autres sont toutes plutôt droites. Le plus petit spécimen du lot MGP-PD 33234 (Figs 90F-I) semble présenter des processus interradiaux externes avec des fines aires articulaires sur le bord adoral du calice, penchées légèrement vers l'intérieur de la coupe aborale (Fig. 90H). Sa cavité centrale est plutôt bien dégagée. Il n'y a pas de crête interradiale ou de processus interradial interne.

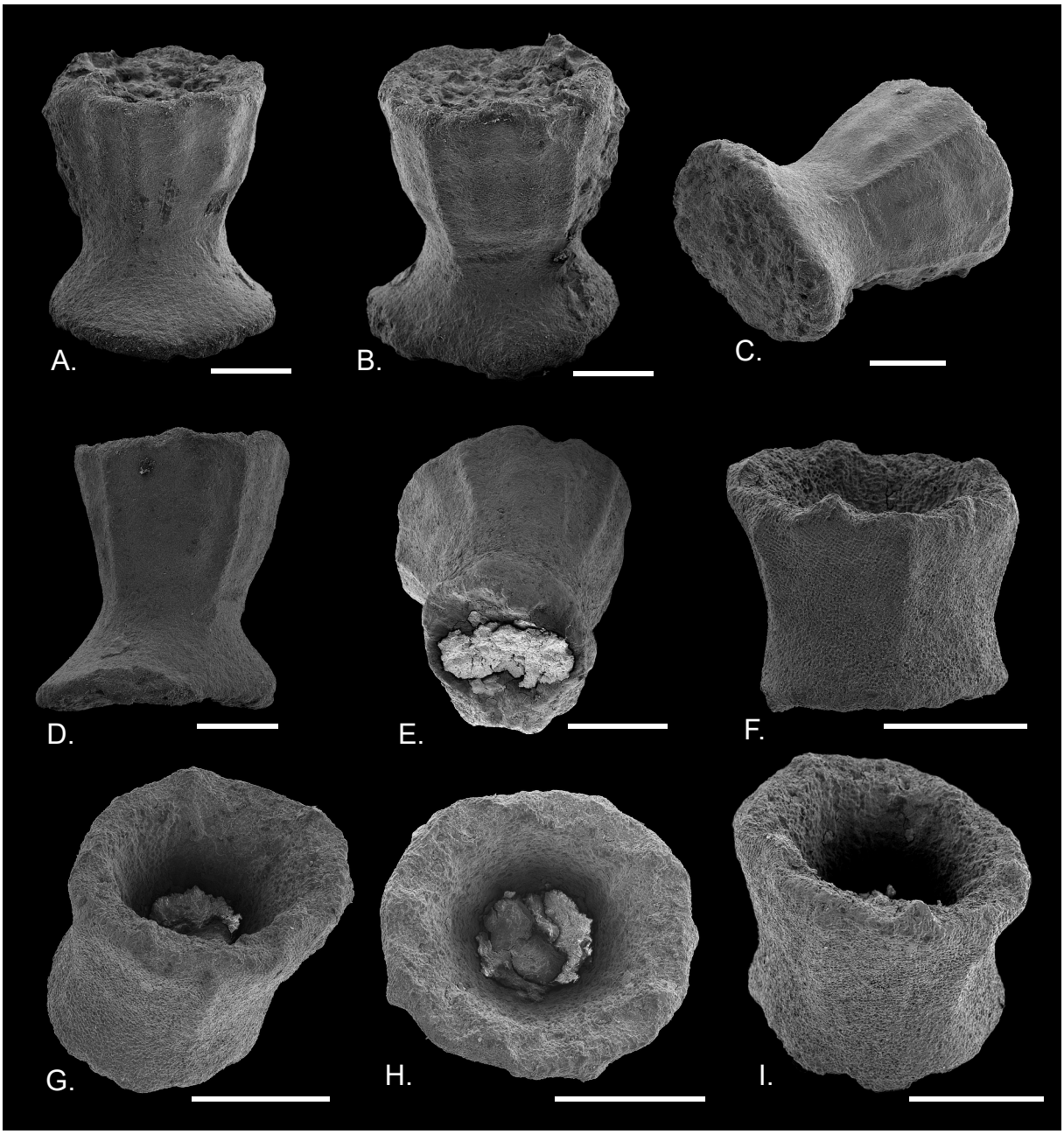


Figure 90. Coupes aborales d'*Holopus* sp. de Chiampo. A-D. MGP-PD 33232. A. Vue lateralo-adorale. B. Côté opposé de A. C. Vue lateralo-aborale. D. Vue latérale. E. MGP-PD 33233, vue lateralo-aborale. F-H. MGP-PD 33234, plus petit spécimen. F. Vue lateralo-adorale G. Vue lateralo-adorale. H. Vue adorale. I. Vue lateralo-adorale. Échelle = 1 mm.

Les IBrax du lot MGP-PD 33235 illustrent les changements de forme et d'ornementation avec la taille (Fig. 92, Tab. 16). Les plus petits IBrax sont presque aussi hauts que larges. Leur surface externe (Figs 92A-E) présente une crête en Y plus ou moins épaisse. La partie distale de la crête (en forme de V) est irrégulièrement doublée : les branches externes atteignant généralement les angles de la largeur brachiale maximale (Wp) et les branches internes correspondant à l'axe radial des ramifications brachiales. La surface externe proximale est dépourvue de tubercules de part et d'autre de la crête axiale. Les plus grandes IBrax sont à peu près aussi larges que hautes, à l'exception de deux spécimens dont le rapport H/Wd est respectivement de 0,82 et 0,84. L'ornementation externe (Figs 92I-L) est constituée par une crête en Y composée d'un court segment proximal et de segments distaux plus longs en forme

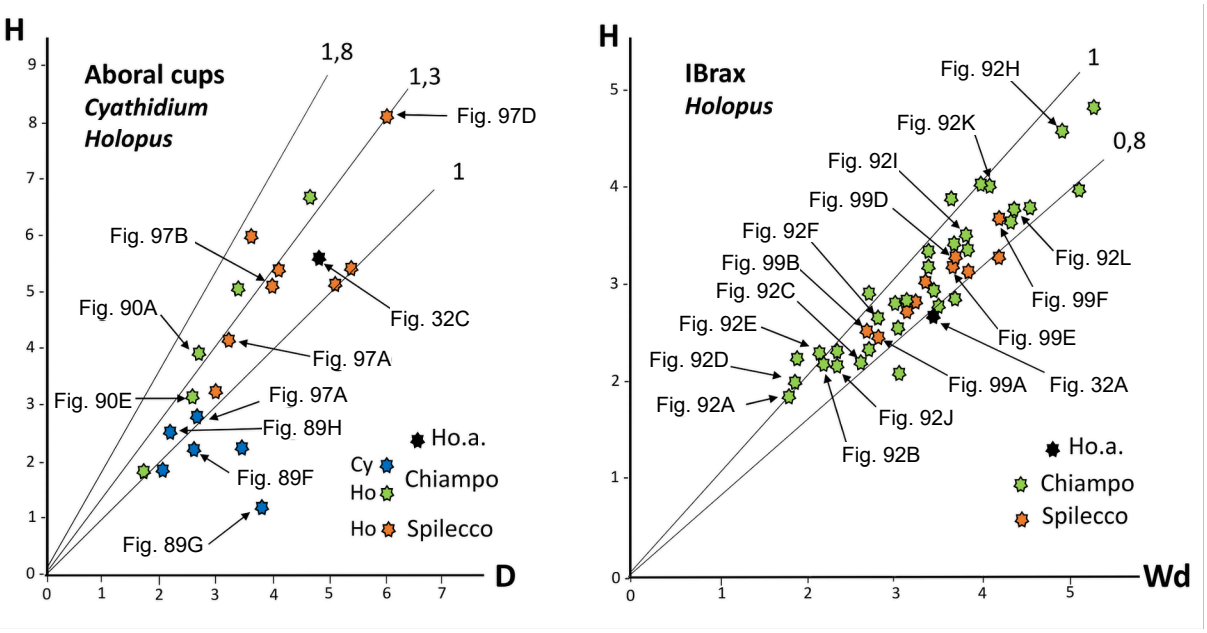


Figure 91. Mesures de hauteur maximale (H) et largeur (D, Wd) des fossiles de Chiampo et Spilecco. A. Hauteur maximale de la coupe aborale (H) par le diamètre adoral maximale de la coupe aborale (D). B. Hauteur maximale de la IBrax (H) par sa largeur distale (Wd). Cy : *Cyathidium*, Ho : *Holopus*, Ho.a : *Holopus alidis*

de V correspondant à l'axe médian des synarthries distales. On dénombre entre une dizaine et une vingtaine de gros tubercules qui se développent irrégulièrement sur toute la surface externe (Figs 92K-L). Ils ont tendance à former des alignements connectant la bifurcation de l'ornementation en Y aux coins latéro-distaux. Certaines brachiales sont asymétriques (*e.g.* Figs 92I, J). Les IBrax des spécimens de Chiampo ont une faible épaisseur (Fig. 93). L'articulation proximale présente des fossettes adorales peu marquées (Fig. 93A), voir non-visibles (Fig. 93B). Les extrémités latérales de la surface proximale s'élèvent vers le côté distal, coupant les coins proximaux des IBrax. Les articulations distales ont leurs extrémités latérales qui se courbent adoralement. De ce fait, les deux crêtes fulcrales des articulations distales ne

Tableau 16. Mesures d'une partie des IBrax de Holopodidae de Chiampo. Lot : MGP-PD 33235. Abréviations expliquées dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 9. Valeurs en mm à l'exception des ratios.

Figure	Wd	H	Wp	Wm	H/Wd	H/Wp	Wp/Wm	Wp/Wd
92A	1,8	1,8	1,0	1,1	1,02	1,78	0,93	0,57
92D	1,9	1,9	1,0	1,0	1,03	1,90	0,97	0,54
92E	2,2	2,2	1,5	1,3	1,01	1,46	1,16	0,69
92B	2,2	2,1	1,1	1,3	0,96	1,96	0,85	0,49
92H	2,3	2,2	1,2	1,2	0,95	1,82	0,98	0,52
92C	2,6	2,1	1,2	1,3	0,82	1,76	0,96	0,46
92G	2,7	2,4	-	1,8	0,89	-	-	-
92F	2,8	2,6	2,6	1,7	0,92	1,01	1,51	0,91
92I	3,8	3,4	3,4	2,0	0,90	1,02	1,64	0,88
92J	4,1	4,0	2,9	2,4	0,97	1,35	1,24	0,72
92K	4,4	3,7	3,1	2,4	0,84	1,18	1,30	0,71
92L	4,9	4,5	3,9	2,4	0,92	1,17	1,58	0,78

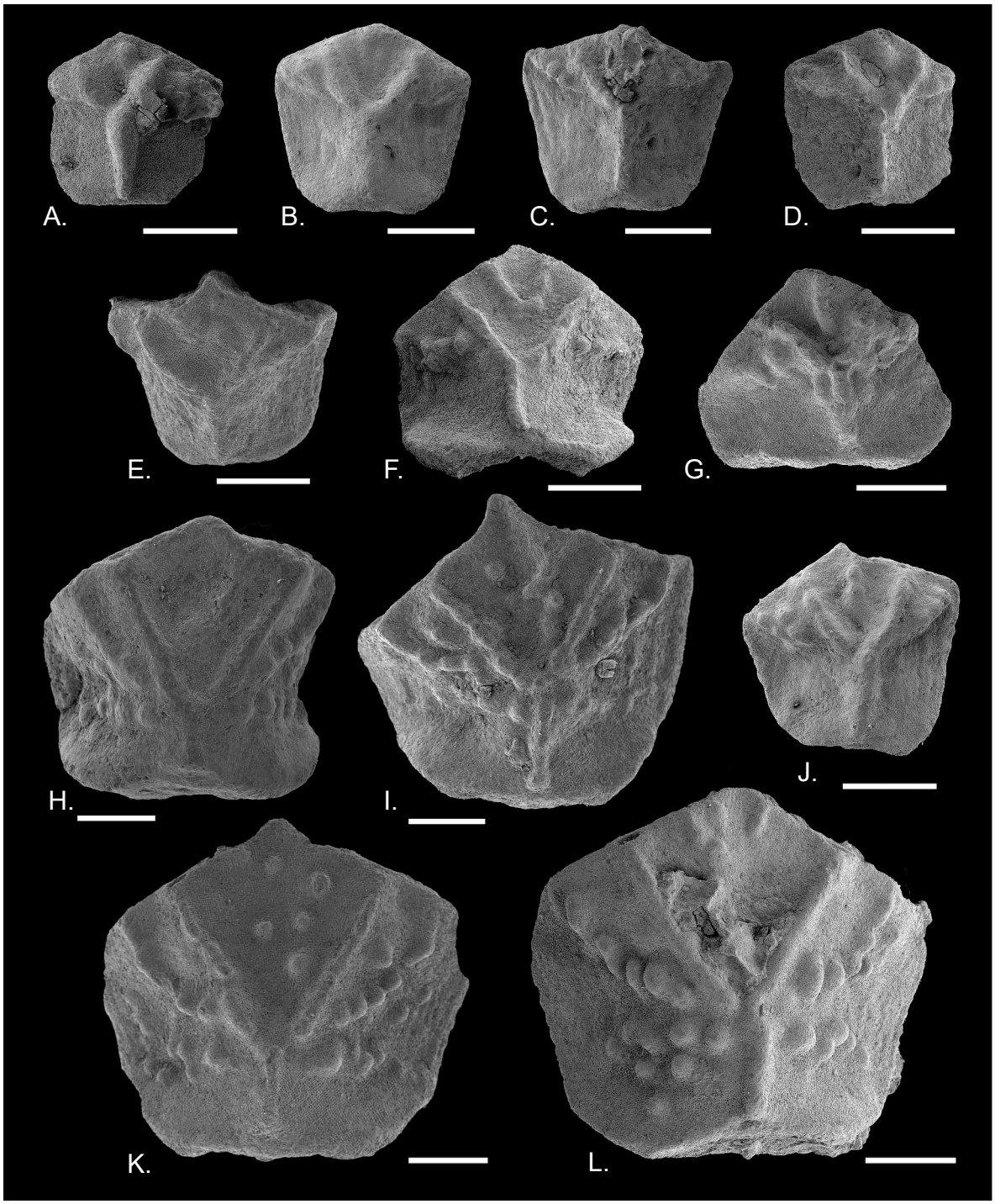


Figure 92. IBrax d'*Holopus* sp. de Chiampo. A-L. Différentes brachiales de MGP-PD 33235. Échelle = 1 mm.

sont pas en contact (Fig. 93C). Les fossettes adorales sont bien visibles et se positionnent dans un angle obtus. Latéralement, les brachiales sont très fines et ne présentent pas de crénulations (Fig. 93D).

Les mesures des IIBr sont reprises dans le Tableau 17. On distingue clairement des IIBr appartenant à une série proximale et des IIBr appartenant à une série distale.

Les IIBr de la série proximale non clé de voûte (en partie dans MGP-PD 33236 et MGP-PD 33238) présentent pour la plupart des synarthries musculaires, dont la crête fulcrale est plus courte que la largeur maximale de la brachiale (W). Ainsi, on observe deux types de synarthries

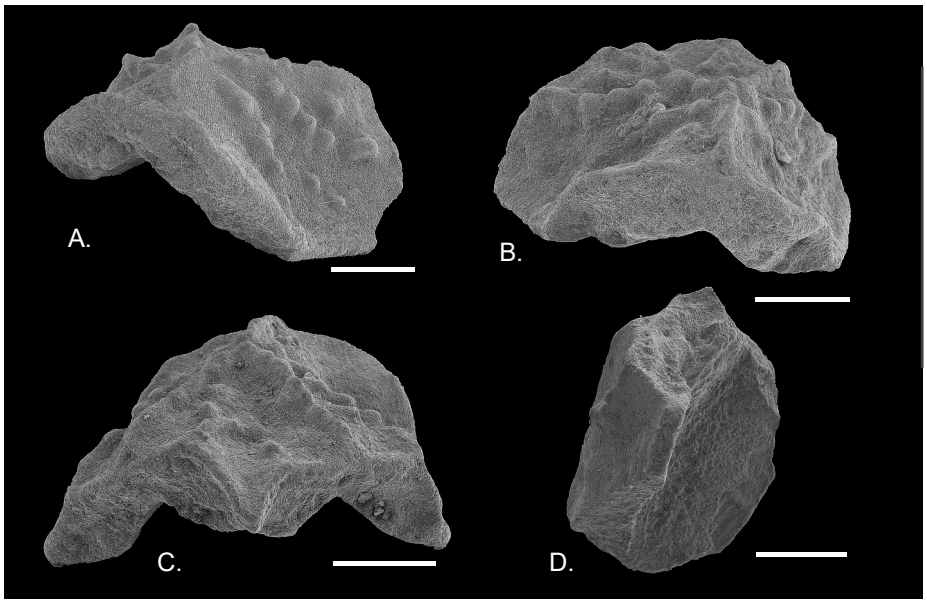


Figure 93. IBrax d'*Holopus* sp. de Chiampo. A-L. Différentes brachiales de MGP-PD 33235. A. Vue lateralo-proximale de la IBrax Fig. 92K. B.Vue proximale de la IBrax Fig. 92I. C. Vue distale de la IBrax Fig. 92I. Vue latérale d'une IBrax non-figurée ailleur. Échelle = 1 mm.

musculaires : l'une symétrique avec des segments de crête fulcrale égaux et parallèles à W (Fig. 94A), l'autre asymétrique avec des segments de crête fulcrale inégaux et obliques par rapport à W (Fig. 94C). La plupart de ces IIBr ont à la fois une synarthrie asymétrique et une symétrique. Quatre IIBr sont presque aussi hautes que larges et asymétriques (Fig. 94D). Certaines petites brachiales présentent des articulations où la crête fulcrale se rapproche des côtés latéraux de la brachiale (Figs 94F, H). Les articulations ont leur rebord adoral qui forme un angle obtus avec un sillon adoral peu profond (*e.g.* Figs 94A, C). Cela donne à l'ossicule une section en V ou U relativement plate. Les fossettes adorales sont toujours visibles et profondes (*e.g.* Fig. 94F). L'ornementation externe est majoritairement en forme de X, toujours avec une crête axiale plus ou moins marquée et quelques tubercules (Figs 94D, G). Les rapports H/h, H/Wp et Wp/Wd sont indépendants de D. On a 12 cas avec H/h<1,3, 4 cas avec 1,5<H/h<1,7 (Fig. 94D) et 3 cas avec 1,95<H/h<2,05 (Fig. 94G). Les faces latérales ont 4 à 6 crénelures parallèles (Fig. 94B).

Tableau 17. Mesure d'une partie des IIBr non-clé de voûte de la série proximale de Holopodidae provenant de Chiampo. Abréviations expliquées dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 9. Valeurs en mm à l'exception des ratios.

N° Cat.	Figure	Wp	H	h	Wd	H/h	H/Wp	Wp/Wd
MGP-PD 33236	94C	2.9	1.5	1.3	2.9	1.17	0.52	1.00
	94D	3.3	2.9	1.7	2.9	1.67	0.90	1.11
	94E, G	3.6	2.0	1.0	3.6	2.03	0.57	1.00
	94A, B	5.1	2.4	1.4	4.6	1.97	0.48	1.10
MGP-PD 33238	94H?	2.1	1.5	1.3	2.1	1.15	0.78	0.99
	94F?	2.3	2.2	1.8	2.1	1.22	0.95	1.12
		2.5	1.8	1.5	2.0	1.22	0.73	1.22
		2.7	1.6	1.3	2.7	1.26	0.60	1.00
		2.7	2.5	1.4	2.3	1.70	0.91	1.17
		2.7	2.2	1.9	2.6	1.15	0.79	1.04
		2.8	2.0	1.6	2.8	1.25	0.72	1.00
		3.1	1.5	0.7	2.6	2.05	0.50	1.20
		3.6	2.3	1.4	3.5	1.64	0.65	1.03
		3.9	2.5	2.3	3.8	1.08	0.65	1.03
	94I, J?	3.9	2.4	1.9	3.9	1.22	0.60	1.01
		4.0	2.6	2.0	3.7	1.28	0.64	1.07
		4.2	3.1	2.0	4.1	1.53	0.74	1.00
		4.3	2.2	1.7	4.3	1.24	0.51	1.00
		4.4	4.0	3.1	3.6	1.27	0.91	1.20

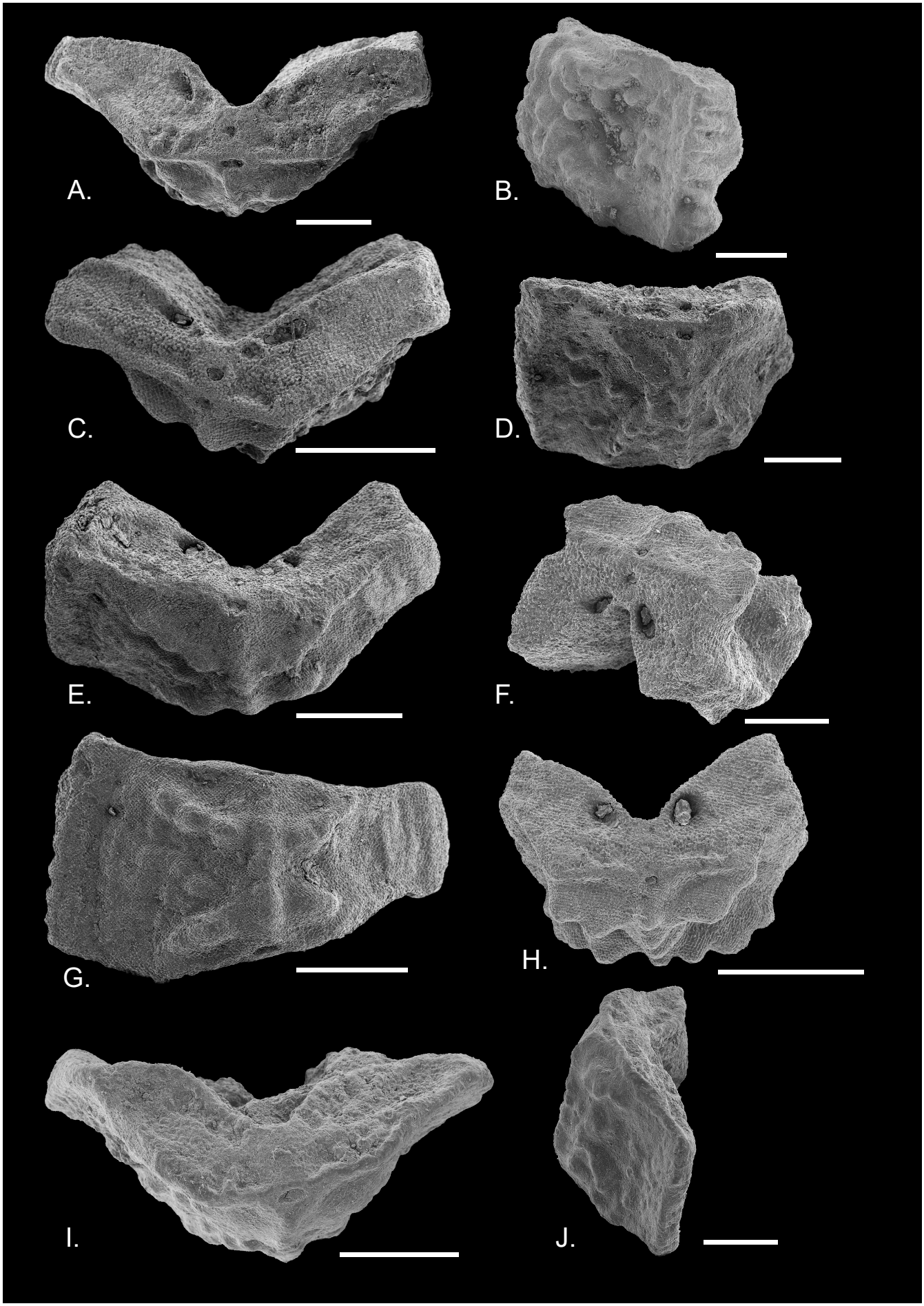


Figure 94. IIBr de la série proximale d'*Holopus* sp. de Chiampo. A-E, G. MGP-PD 33236. F, H-J. MGP-PD 33238. A. Synarthrie musculaire symétrique. B. Vue latérale externe de A. C. Synarthrie musculaire asymétrique. D. Vue d'une surface externe. E. Vue oblique externe d'une synarthrie musculaire. F. Vue latéralo-distale d'une synarthrie musculaire. G. Vue de la surface externe de E. H. Synarthrie musculaire symétrique. I. Synarthrie musculaire. J. Vue latérale oblique de I. Échelle = 1 mm.

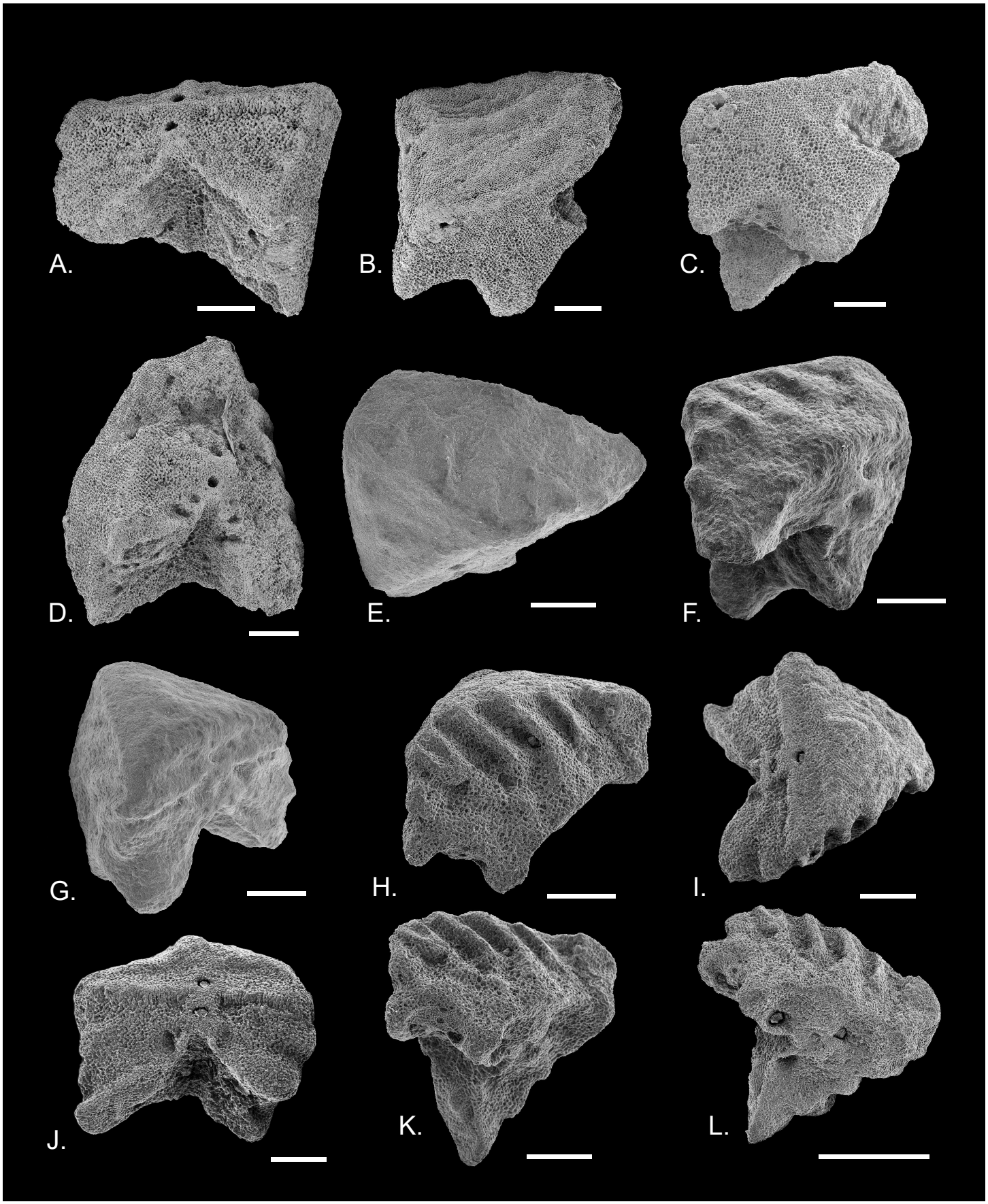


Figure 95. IIBr clé de voûte d'*Holopus* sp. de Chiampo. A-G. trois brachiales de MGP-PD 33238. A-D. P42. A. Synarthrie musculaire proximale. B. Vue latérale externe. C. Vue latérale. D. Synarthrie musculaire distale. E. P41. Vue externe. F-G. P40. Vue distale latérale. G. Vue proximale externe. H-L MGP-PD 33236. H. Vue matérale. I. Vue proximal externe. J. Synarthrie musculaire proximale. K. Vue latérale oblique. L. Vue oblique de la synarthrie musculaire distale. Échelle : 500 µm.

Les mesures des brachiales clés de voûte se trouvent dans le Tableau 18. Les brachiales clés de voûte se caractérisent par une synarthrie proximale symétrique, avec une crête fulcrale aussi longue que Wp (Figs 95A, I). La surface externe est pratiquement lisse et en forme de triangle isocèle (Figs 95B, E, G, I). Elles présentent jusqu'à quatre crénulations parallèles bien visibles de chaque côté (Figs 95C, F, H). La synarthrie musculaire distale est subtriangulaire et arrondie (Figs 95F, K, L).

Tableau 18. Mesure des IIBr clé de voûte de Holopodidae provenant de Chiampo. Abréviations expliquées dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 9. Valeurs en mm à l'exception des ratios.

N° Cat	Figure	Wp	H	Wd	H/h	H/Wp	Wp/Wd
MGP-PD 33236	95H-L	2.0	1.2	1.8	-	0.59	1.11
MGP-PD 33238	95F, G	2.1	1.7	1.9	-	0.83	1.08
	95 E	2.4	2.5	2.1	-	1.05	1.12
	95A-D	2.1	2.1	-	-	0.98	-

Quelques brachiales de la série distale ont été trouvées (Fig. 96, Tab. 19). Leur surface aborale est lisse. La forme est très variable : certaines ont la surface aborale arrondie (Figs 96A, E), d'autres sont anguleuses (Figs 96D, F). Les synarthries ressemblent à l'articulation distale des brachiales clés de voûte de par leurs formes légèrement arrondies, soit concave (Fig. 96D), soit convexe (Fig. 96F). Leur crête fulcrale est peu visible. La fosse aborale et les fossettes adorales sont généralement bien visibles.

La taille maximale de l'organisme peut être estimée en comparant la largeur des articulations des ossicules les plus grands et en déduire la taille que devraient avoir les ossicules qui y seraient connectés. Ainsi, l'articulation proximale de la plus grande IIBr mesure 5,1 mm. Elle

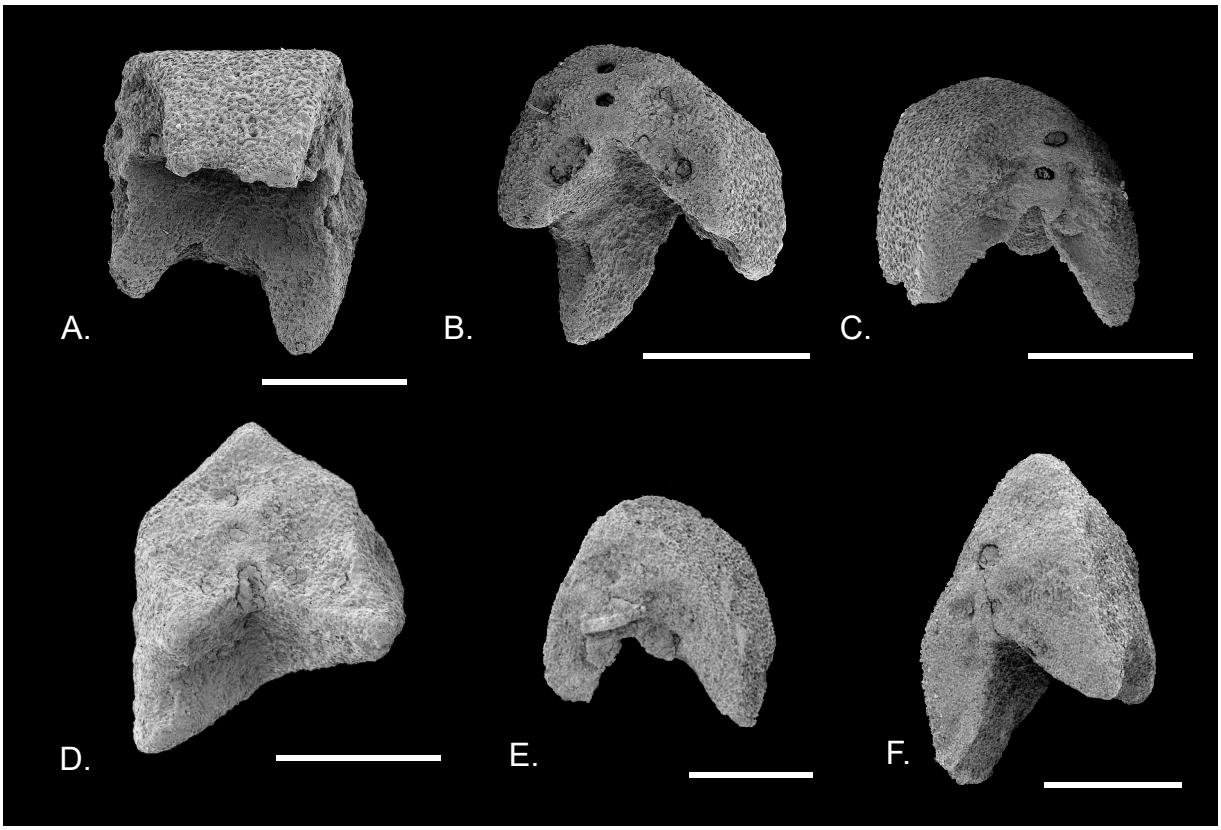


Figure 96. IIBr distales d'*Holopus* sp. de Chiampo. Lot: MGP-PD 33238. A. Vue latérale-adorale. B. Vue de la surface distale de A. C. Vue de la surface proximale de A. D-F. Différentes IIBr distales. Échelle = 1 mm.

est environ 1,5 fois plus grande que la plus grande articulation distale d'une IBrax (3,3 mm). De même, la plus grande articulation proximale d'une IBrax est de 4,2 mm soit 1,9 fois plus large que la plus grande articulation des coupes aborales disponibles (2,2 mm). Ainsi, la taille de la coupe aborale estimée de l'individu auquel appartenait la plus grande IIBr était 2,9 fois plus grande que le spécimen avec les plus grandes articulations sur le calice. Par conséquent, en prenant les dimensions de la coupe aborale la plus grande trouvée, la coupe aborale du spécimen auquel aurait appartenu la plus grande IIBr retrouvée aurait mesuré 18,9 mm de haut et 13,3 mm de diamètre.

Tableau 19. Mesure d'une partie des IIBr de la série distale de Holopodidae de Chiampo. Abréviations expliquées dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 9. Valeurs en mm à l'exception des ratios.

N° Cat	Wp	H	h	Wd	H/h	H/Wp	Wp/Wd
MGP-PD 33238	1.3	1.2	1.1	1.3	1.04	0.86	1.04
	1.5	1.2	1.2	1.3	1.00	0.84	1.08
	1.5	-	-	-	-	-	-

2.2.4. Description du matériel de Spilecco

Au total, ont été trouvées neuf coupes aborales, 12 IBrax et quatre IIBr. Tous les ossicules ont été trouvés sous forme d'ossicules isolés.

Les caractères quantitatifs des coupes aborales sont relativement variables (Tab. 20), avec le ratio H/D de 1,02 à 1,63 variant indépendamment de D. Les coupes ont des constrictions à mi-hauteur bien visible (D/Dcs jusqu'à 1,73), leur moitié adorale et face adorale sont nettement pentagonales (Fig. 97A) avec chaque angle formant une crête radiale (Fig. 97B). Il n'y a pas d'autre ornementation (crêtes ou tubercules). Les surfaces adorales sont abîmées et on ne trouve ni des traces de l'articulation, ni des traces des structures interradiales (Fig. 97A). Les surfaces d'attache sont plates à légèrement concaves (Fig. 97C). La courbure de la coupe est généralement marquée, surtout chez les deux plus grands spécimens (H/h de 1,5 à 1,6 ; Fig. 97D).

Tableau 20. Mesures classuques principales des coupes aborales de Holopodidae provenant de Spilecco. Abréviations expliquées dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 9. * : mesure estimée car ossicule abîmé. Valeurs en mm à l'exception des ratios.

Specimen	Figure	D	H	h	Db	Dcs	Wr	H/D	H/h	D/Dcs
MGP-PD 33243 CD9		3.0	3.2	2.9	4.1	2.8	-	1.06	1.11	1.09
MGP-PD 33242 A7	97A	3.3	4.1	3.5	2.1	1.9	1.9	1.25	1.17	1.73
MGP-PD 33243 A4		3.5	>4*	>3*	-	3.1	2.2	>1.0*	-	1.16
MGP-PD 33243 A5		3.6	5.9	5.2	3.9	2.9	2.2	1.63	1.15	1.26
MGP-PD 33242 A6	97B-C	4.0	5.1	4.4	3.2	2.6	2.2	1.27	1.16	1.54
MGP-PD 33243 A3		4.0	5.3	3.0	4.4	3.7	-	1.32	1.79	1.09
MGP-PD 33243 A1		>4*	5.6	-	3.9	3.1	2.7	<1.3*	-	-
MGP-PD 33243 CD8		5.0	5.1	3.4	4.5	4.1	-	1.02	1.50	1.23
MGP-PD 33242 A2	97D	6.0	8.1	5.1	5.0	3.8	4.0	1.36	1.58	1.58

Les mesures faites sur les IBrax sont présentées dans le Tableau 21. Les IBr sont pentagonales à l'exception d'une potentielle IBr quadrangulaire MGP-PD 33245 (Fig. 98C). Elles sont plus larges que hautes (0,75<H/Wd<0,86), mais les plus petites sont presque aussi larges que hautes (Figs 99A-B). Leur face externe présente des côtes grossières en forme de Y sans aucune autre ornementation (Figs 99A-B). Ce motif en Y est plus visible pour les petits spécimens (Fig. 99A) que pour les plus grands (Figs 99E-F). Les articulations sont mal conservées.

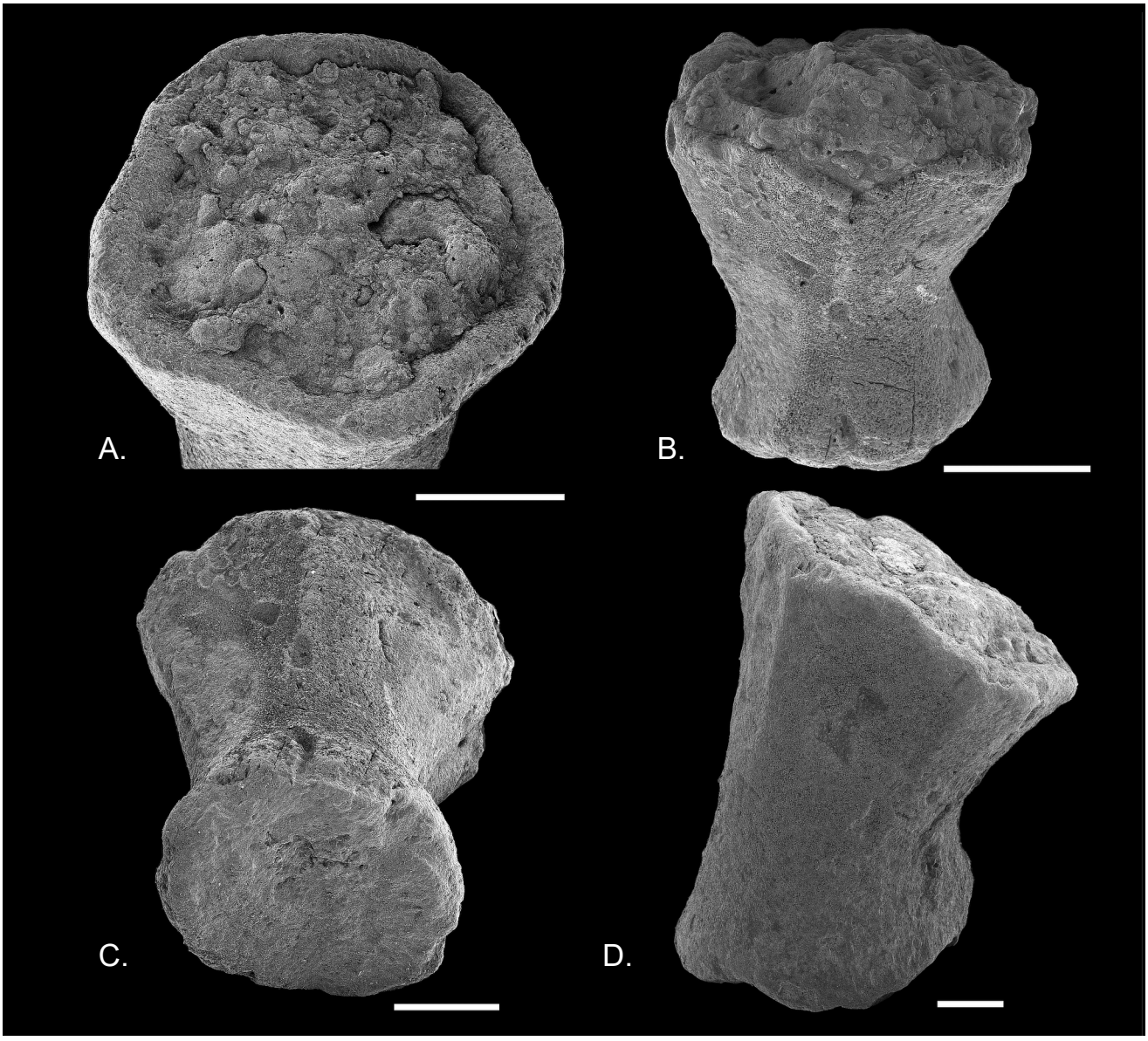


Figure 97. Coupes aborales d'*Holopus spileccense* de Spilecco. A-D. Deux coupes aborales de MGP-PD 33242. A. Vue adorale oblique. B. Vue latérale oblique d'une coupe différente de A. C. Vue aborale oblique de B. D. Vue latérale. Échelle = 1 mm.

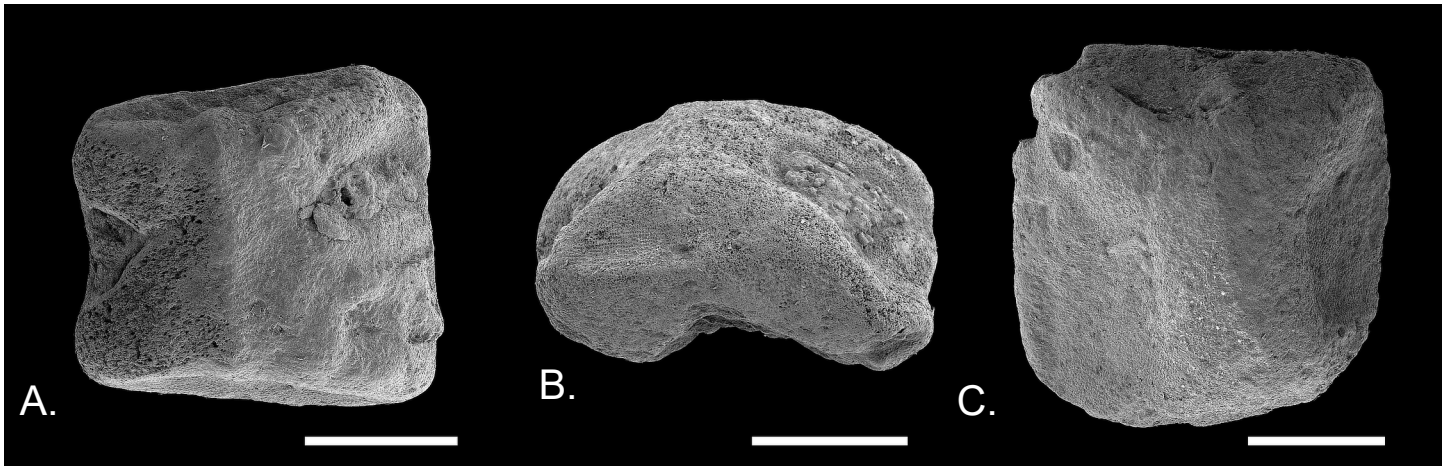
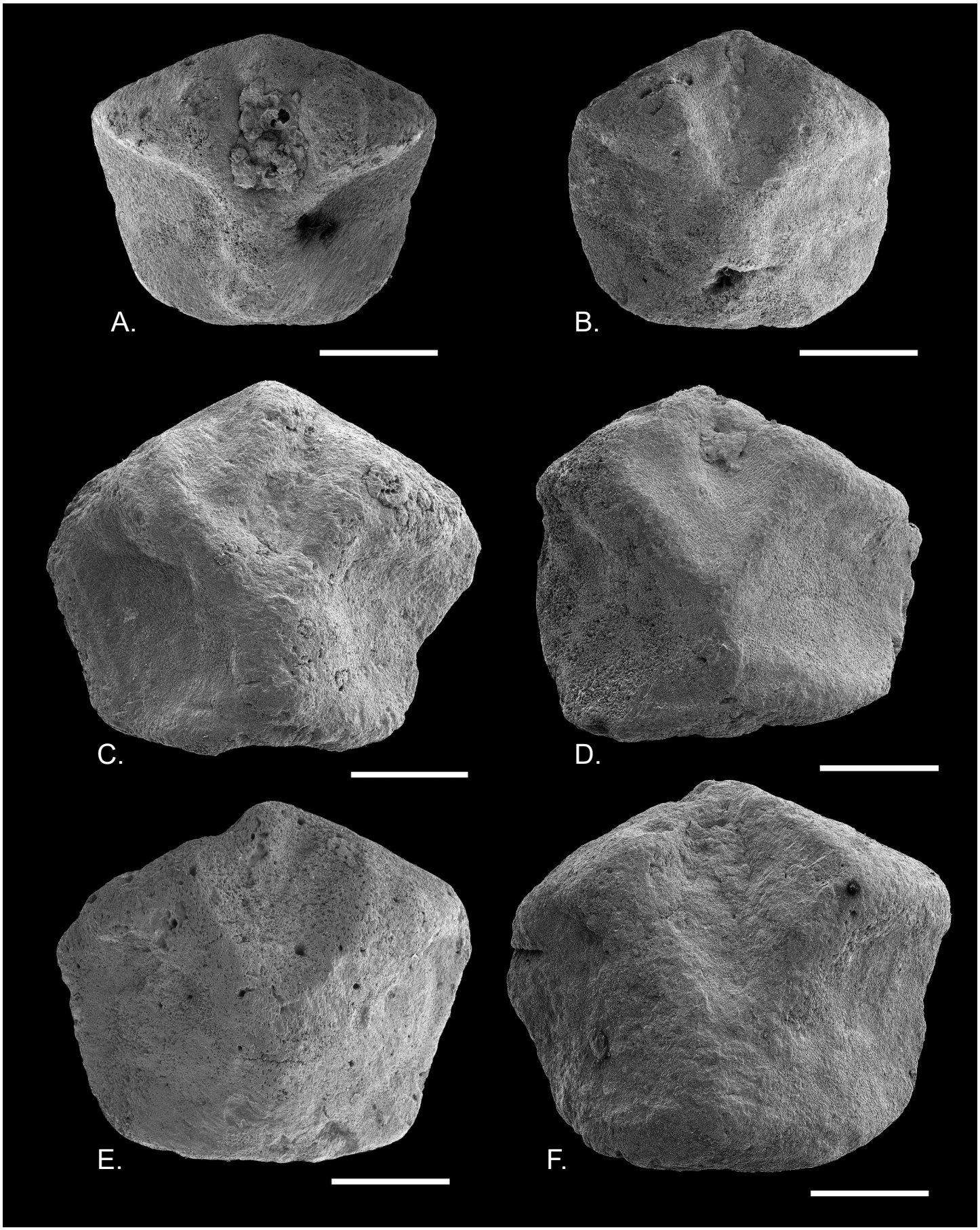


Figure 98. Brachiales d'*Holopus spileccense* de Spilecco. A, B. Deux IIBr de MGP-PD 33247. A. Vue externe. B. Vue de la synarthrie. C. IBrax non-axilaire (?) de MGP-PD 33245, vue externe. Échelle = 1 mm.



| Figure 99. IBrax d'*Holopus spileccense* de Spilecco. A-F. MCP-PD 33244, vue externe. Échelle = 1 mm.

Tableau 21. Mesure des IBrax de Holopodidae provenant de Spilecco. Abréviations expliquées dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 9. Valeurs en mm à l'exception des ratios.

Specimen	Figure	Wd	H	Wp	Wm	H/Wd	H/Wp	Wp/Wm	Wp/Wd
MGP-PD 33244 Br9	99B	2.7	2.5	1.9	1.4	0.92	1.30	1.34	0.70
MGP-PD 33245 Br7	98C	2.8	2.8	2.2	-	1.00	1.24	-	0.81
MGP-PD 33244 Br12	99A	2.9	2.5	1.8	1.6	0.86	1.38	1.16	0.63
MGP-PD 33246 Br5		3.2	2.7	2.3	2.0	0.85	1.17	1.18	0.72
MGP-PD 33246 Br15		-	2.7	2.2	1.6	0.84	1.24	1.38	0.68
MGP-PD 33244 Br13	99D	>3	3.1	2.9	2.0	<0.91	1.06	1.45	<0.85
MGP-PD 33246 Br10		3.5	3.0	2.4	2.1	0.86	1.22	1.17	0.70
MGP-PD 33244 Br1	99E	3.8	3.2	2.7	2.1	0.84	1.18	1.29	0.71
MGP-PD 33244 Br14	99C	3.8	3.2	2.3	2.0	0.86	1.40	1.17	0.61
MGP-PD 33246 Br11		3.9	3.1	3.8	2.7	0.78	0.82	1.39	0.95
MGP-PD 33246 Br2		4.2	3.2	3.5	2.2	0.76	0.94	1.59	0.81
MGP-PD 33244 Br16	99F	4.2	3.6	2.8	2.3	0.85	1.28	1.25	0.67

Les IIBr appartenant à la série proximale sont légèrement plus larges que hautes avec H/h de 1,12 à 1,42 (Tab. 22). Il n'y a pas de brachiale clé de voûte identifiée. La face externe montre une côte grossière en forme de X avec une crête médio-radiale discrète (Fig. 99A). Les articulations des IIBr sont plutôt asymétriques (Fig. 99B). Les brachiales semblent présenter une crête fulcrale légèrement plus courte que la largeur maximale de la brachiale. La fosse aborale est petite et les fossettes adorales ne sont pas discernables.

Tableau 22. Mesure des IIBr non-clé de voûte de Holopodidae provenant de Spilecco. Abréviations expliquées dans le Chapitre Généralités section 3.3 et la Figure 9. Valeurs en mm à l'exception des ratios.

Specimen	Figure	Wp	H	h	Wd	H/h	H/Wp	Wp/Wd
MGP-PD 33248 Br17		2.0	1.9	1.7	1.8	1.12	0.98	1.10
MGP-PD 33248 Br6		2.4	2.3	1.6	2.3	1.42	0.95	1.06
MGP-PD 33247 Br8	98A	2.3	2.2	1.8	1.9	1.20	0.92	1.22
MGP-PD 33247 Br4	98B	2.7	2.2	1.9	2.7	1.15	0.81	1.01

Les tailles maximales de la coupe aborale et des IBrax attendues pour ce matériel ont été estimées de la même façon que pour le matériel de Chiampo. Cependant, la plus grande IIBr a une largeur proximale aussi grande que la plus grande articulation distale d'une IBrax (2,7 mm) et la largeur proximale la plus importante pour une IBrax (3,8 mm) est plus petite que la plus grande largeur d'une aire radiale mesurée sur les coupes abordales retrouvées (4 mm). La taille la plus grande que nous pouvons estimer à partir du matériel à notre disposition est donc une coupe de la taille de MGP-PD 33242 A2.

2.3. Discussion

2.3.1. Remarques sur *Cyathidium gastaldii*

Jaekel (1891) considère *Micropocrinus gastaldii* comme très semblable à *C. holopus* du Danien et estime que la différence de granulation est le résultat d'une meilleure conservation. Rasmussen (1961, p. 246) souligne que *C. gastaldii* est « très semblable aux grands spécimens de *C. depressum* et aux spécimens de *C. holopus* avec une thèque basse et une base large ». Manni et Pacioni (2021) ont attribué à *C. gastaldii* trois spécimens mal conservés de Cengio dell'Orbo, spécimens ici maintenus en nomenclature ouverte. Cependant, au niveau de l'espèce, toutes ces affinités présumées ne sont pas bien soutenues par des caractères discriminants. Du matériel supplémentaire est nécessaire pour confirmer la validité de *C. gastaldii*.

2.3.2. La faune de Chiampo

On peut distinguer des coupes pouvant être attribuées à *Cyathidium* et d'autres à *Holopus*. Les premières possèdent des stries de croissance et les aires adorales sur la face interne alors que les deuxièmes ont des rides radiales et les articulations sur la surface adorale du calice. Les IBrax, par leur grand Wd et les fossettes adorales bien délimitées (quand conservées), sont attribuées à *Holopus*. Les IIBr non-clés de voûte sont attribuées à *Holopus* par la présence de fossettes adorales bien délimitées. Les brachiales clés de voûte présentent *(i)* des fossettes adorales bien délimitées présentant parfois des rides irrégulières, *(ii)* peu de crénulations sur les surfaces latérales, voir aucune, *(iii)* des excroissances distales courtes et peu épaisses. Ceci suggère aussi une attribution à *Holopus*.

Cyathidium

Parmi les coupes aborales attribuées à *Cyathidium*, l'ornementation des deux coupes MGP-PD 33229-30 est unique. En effet, l'ornementation constituée de bandes de croissance régulières et de crêtes perpendiculaires est inconnue chez d'autres congénères. Comme établi dans la description des espèces fossiles, l'ornementation chez les *Cyathidium* est très variable. Ainsi, des spécimens attribués à *C. holopus* peuvent présenter des bandes de croissance variables, soit avec des bandes relativement larges (Rasmussen, 1961 : pl. 35, fig. 6) ou seulement de nombreuses lignes très dentelées (Donovan & Jakobsen 2004 : figs 2 f, h), des tubercules (Donovan & Jakobsen 2004 : fig. 2 d) ou une surface externe presque lisse dans le spécimen de l'île Seymour (Baumiller & Gaździcki 1996). Les stries verticales pourraient être des alignements de tubercules sur différentes stries de croissance (cf. Fig. 89C). Il n'est pas possible de tirer des conclusions sur base de la morphologie sans avoir plus de spécimens préservant les articulations et structures interradiales (même si à cette taille, la structure interradiale est probablement non-différenciée comme chez *C. pourtalesi*) et sans retrouver des brachiales.

Toutes les coupes de *Cyathidium* de la carrière de Cengio dell'Orbo appartiennent-elles à la même espèce ? Les deux spécimens avec rides perpendiculaires se trouvent au sein (ou sont au moins proche) du champ de variation des caractères quantitatifs des quatre spécimens ne présentant pas de rides perpendiculaires. La bioérosion et l'usure qui vraisemblablement affectent les faces adorales (Manni & Pacioni 2021 : figs 3B, C) pourraient aussi avoir effacé les fines rides perpendiculaires. Cependant, avoir des spécimens lisses et tuberculés dans un même gisement pourrait aussi être expliqué par de la variation intraspécifique de l'ornementation comme observé chez plusieurs espèces. La présence d'une très légère granulation sur la coupe MGP-PD 31471 a conduit Manni et Pacioni (2021) à attribuer ces spécimens à *C. gastaldii*, bien que ce caractère, qui se développe de manière variable chez différentes espèces d'Holopodidae, ne puisse pas être utilisé comme élément discriminant. Dans l'actuel, une seule localité est décrite où cohabitent deux espèces d'Holopodidae (Syverson *et*

al. 2015). Il s'agit d'une espèce d'*Holopus* et une espèce de *Cyathidium*. Avec nos connaissances actuelles, il paraît peu probable que deux espèces de *Cyathidium* cohabitent dans le même biotope. L'association fossile du gisement de Chiampo comprend à la fois des spécimens bien conservés et d'autres qui sont plus biocorrodés ou usés. Ceci suggère un potentiel mélange d'ossicules provenant de différents biotopes, avec éventuellement des éléments remaniés. On ne peut donc pas exclure l'existence de deux espèces de *Cyathidium*, l'une vivant dans l'environnement de dépôt (avec des stries verticales), l'autre provenant d'une niche écologique différente. Etant donné la conservation et le manque de caractères discriminants, il n'est pas prudent de faire des attributions taxonomiques. Une nomenclature ouverte serait appropriée. Etant donné la non-différenciation ou non-conservation des structures interradiales et l'absence de brachiales pour comprendre l'organisation de la voûte, nous n'avons pas assez d'éléments pour établir avec certitude un nouveau taxon.

Holopus

Manni et Pacioni (2021) ont attribué 30 brachiales de Cava Boschetto (= carrière de Cengio dell'Orbo) à *H. spileccense* (Schlüter), un taxon connu uniquement par des coupes trouvées dans les strates de l'Yprésien de la colline de Spilecco (voir ci-dessous). Ces 30 brachiales sont conservées dans les collections du MGP-PD. Manni et Pacioni (2021) ont figuré l'ornementation de 5 IBrax et 6 IIBr de la série proximale mais n'ont pas identifié de plaques de clé de voûte. La variation des crêtes en forme de X sur IIBr a été bien illustrée et correspond à la gamme observée aussi dans notre matériel. Les caractères quantitatifs de ces brachiales se situent également dans la gamme de variation (sauf IBrax MGP-PD 31442 qui présente le plus grand Wd, 5,3 mm). Leur attribution à la même espèce que notre matériel semble être une hypothèse raisonnable.

Le nombre élevé d'ossicules isolés provenant de Chiampo donne un aperçu unique de la variation des caractères intraspécifiques dans le genre *Holopus*. À ce jour, aucune donnée comparable n'a été publiée pour les espèces actuelles. Cependant, l'absence d'une voûte entièrement conservée avec des brachiales connectées ne permet pas d'établir son aspect ou le nombre précis de IIBr dans la série proximale du bras. La combinaison de l'asymétrie H/h, qui semble augmenter proximalement chez les espèces actuelles, et le fait que 50 % des IIBr ont un H/h proche de 1 suggèrent qu'il y aurait eu au moins 2 ou 3 IIBr précédant la plaque de la clé de voûte. Comme chez l'espèce actuelle *H. alidis*, la position de la clé de voûte a pu varier en fonction du bras et du stade de développement.

Aucun calice retrouvé ne présente des aires articulaires bien préservées. Le plus petit spécimen du lot MGP-PD 33234 présente des aires adorales fines avec des processus interradiaux externes grands et pratiquement fusionnés avec les processus interradiaux internes. Ceci est congruent avec les articulations proximales des IBrax très fines latéralement et avec les coins proximaux surélevés. Comme cette morphologie ne semble pas varier en fonction de la taille des IBrax, il est probable que les calices plus grands des *Holopus* de Chiampo devraient aussi posséder au moins un processus interradial externe, qui est vraisemblablement érodé. Comme *H. alidis*, les coupes aborales de Chiampo possèdent également des côtes radiales assez marquées et des rebords intermédiaires délimitant les coins des articulations radiales. Cependant, les spécimens classiques de *H. alidis* se distinguent par une coupe externe nettement granulée. En revanche, le supposé spécimen juvénile de *H. alidis*, IE-2014-2185, possède juste les rides, sans tuberculation.

L'ornementation varie aussi entre les fossiles trouvés et les grands spécimens de *H. alidis*. L'ornementation des IBrax avec des crêtes en Y ou en V, fréquente à Chiampo est limitée au

spécimen de *H. alidis* de taille intermédiaire. Elle semble disparaître sous l'ornementation tuberculée chez les spécimens plus grands (*e.g.* IE-2016-1619). De plus, le côté adoral de la crête fulcrale des brachiales les plus proximales est souvent crénelé chez *H. alidis*. Ce caractère semble absent sur nos IIBr fossiles les plus asymétriques. En outre, les crêtes fulcrales des IIBr chez *H. alidis* et *H. rangii* font en général la largeur entière de la brachiale. Cela contraste fortement avec ce qui est observé sur les brachiales de Chiampo où la crête fulcrale est généralement plus courte. Des exceptions existent, surtout sur les grands *H. rangii* et même certaines brachiales du *Holopus* intermédiaire (résultats non-montrés). Cette morphologie pourrait être atteinte en déplaçant latéralement les aires adorales, « ouvrant » l'articulation, et en les étirant. Je suspecte qu'il s'agisse là d'une réorganisation pour combler l'espace se formant entre les bras lors de la croissance, permettant en même temps plus d'espace dans la voûte par augmentation de son diamètre sans augmenter l'épaisseur des ossicules. Cela diffère de la série proximale de *H. alidis* (IE-2014-2185 inclus) et *H. rangii* qui ont des ossicules plus épais. Cette morphologie des IIBr, rallongées latéralement, suggère donc probablement une morphologie de la voûte différente : élargir les brachiales implique élargir la voûte et, en fonction de leur angle, créer des sillons entre les bras.

Aucune des clés de voûtes retrouvées ne présente une longue excroissance distale comme les clés de voûte spécialisées des grands *H. alidis*. En effet, la croissance des processus distaux n'est pas subparallèle et ressemblent de ce fait plus aux clés de voûte de IE-2014-2185 ou IE-2020-506. Cependant, on retrouve quand même des crénulations latérales bien marquées absentes chez IE-2014-2185 et IE-2020-506 en ce nombre et ce degré de développement.

Comme pour les clés de voûte, le fait que des IIBr de la série distale aient été trouvées est une première, et suggère que ces organismes possédaient une voûte qu'ils pouvaient fermer au-dessus de la série distale. Leur forme anguleuse suggère que, comme chez IE-2016-1619, des bras étaient en contact dans l'axe central de la voûte.

Les IBrax retrouvées à Chiampo présentent plusieurs similarités avec les IBrax de IE-2014-2185 : l'ornementation, les dimensions externes, et l'épaisseur des articulations, la direction de la surface articulaire distale. Cependant, des différences existent : les surfaces latérales sont fines et non-crénelées, les articulations distales avec des crêtes fulcrales plus courtes que la largeur de l'articulation, et qui semblent être aussi plus symétriques ce qui forme un processus adoral plus large et plat. Une autre différence est assez remarquable : les IBrax de petite taille ne ressemblent pas aux IBrax du probable petit *H. alidis* IE-2013-11935. Elles présentent des ratios H/Wp et Wp/Wd similaires aux IBrax plus grandes. Avec Wd qui est plus grand que Wp, différentes possibilités se présentent : *(i)* soit la voûte de ces petits spécimens est une version miniature des voûtes hémisphériques des adultes, *(ii)* soit ces petites IBrax sont des IBrax de biviums de spécimens adultes, *(iii)* soit il s'agit uniquement de IBrax qui ont subi une première phase de croissance en hauteur, sans forcément avoir le même nombre de brachiales dans la série proximale que les adultes. Les coupes aborales observées ne semblent pas présenter de différences importantes au niveau des surface articulaires qui iraient dans le sens d'une grande différence de largeur proximale entre bivium et trivium. L'échantillon actuel n'est pas assez grand pour comprendre l'organisation des voûtes de ces organismes.

Etant donné les similitudes entre le spécimen intermédiaire de *H. alidis* et ces espèces fossiles, cela soulève la question du stade de développement des spécimens de Chiampo. Le spécimen intermédiaire de *H. alidis*, IE-2014-2185, est-il vraiment un stade juvénile de *H. alidis* ? Notre échantillon de Chiampo est-il composé majoritairement de juvéniles ? Sans nouveaux échantillons fossiles et actuels il sera difficile de trancher sur ces questions.

Les différences au niveau des synarthries musculaires et des IIBr suggèrent une utilisation différente des brachiales pour former la voûte. Il est fort probable que les spécimens de Chiampo appartiennent à une nouvelle espèce d'*Holopus*.

2.3.3. La faune de Spilecco

Provenant de la localité type et ressemblant aux illustrations de Schlüter (1878), nous pouvons attribuer nos coupes aborales en provenance de Spilecco à *H. spileccense.* Les IBrax retrouvées à cette localité étant pentagonales elles peuvent aussi être attribuées avec (presque) certitude à *Holopus*. En l'occurrence je les attribue à *H. spileccense*. Il en va de même pour les IIBr. Cependant, les faces articulaires de ces IIBr observées, même si probablement érodées, ne présentent pas de traces de fosses aborales et ni de fossettes adorales, et présente une large aire aborale. Ceci diffère des *Holopus* actuels et des fossiles de Chiampo.

De plus, *H. spileccense* se distingue par une coupe aborale avec une surface adorale plus nettement pentagonale. Les aires radiales, avec des côtes radiales généralement bien marquées, sont séparées par des dépressions interradiales plus ou moins prononcées. Ceci ressemble à une version moins prononcée des extensions des synarthries musculaires des radiales chez *H. rangii*. Cette hypothèse semble aussi être soutenue par les IBrax qui ont leur partie proximale courbe. Comme les coins proximaux des IBrax sont tous tronqués il est probable que *H. spileccense* possédait au moins des processus interradiaux externes. La faible épaisseur des IBrax suggère probablement une structure interradiale similaire à celle observée sur le plus petit spécimen du lot MGP-PD 33234.

Bien que le nombre de brachiales disponibles soit limité, les motifs d'ornementation restent cohérents : côtes grossières sans granulation chez *H. spileccense* contre des crêtes plus fines avec des tubercules prononcés chez les spécimens de Chiampo. Néanmoins, les deux espèces partagent le même schéma de crêtes en forme de Y sur les IBrax et de crêtes en forme de X sur les IIBr. La comparaison des caractères quantitatifs sur notre faible échantillon de brachiales de *H. spileccense* avec celles d'*Holopus* sp. suggère que le premier se distinguerait par des IBrax proportionnellement légèrement plus larges et des IIBr moins asymétriques tendant à être presque aussi hautes que larges.

L'absence de brachiales clés de voûte et de brachiales distales ne nous permet pas d'être certains que cette espèce fermait sa voûte comme les *Holopus* actuels ou le *Holopus* sp. de Chiampo.

Etant donné les différences des aires radiales de la coupe aborale et l'organisation particulière des synarthries des IIBr, il est probable que *H. spileccense* soit une espèce différente du *Holopus* sp. de Chiampo.

- Il n'y a pas de caractères morphologiques discriminants pour *C. gastaldii*.
- A Chiampo ont été trouvées une espèce de *Cyathidium* (coupes aborales) et une espèce d'*Holopus* (coupes aborales, IBrax, IIBr de la série proximale et distale dont des brachiales clé de voûte).
- Le *Cyathidium* de Chiampo n'est probablement pas *C. gastaldii* ; plus de matériel et notamment des brachiales sont nécessaires pour évaluer s'il s'agit d'une nouvelle espèce.
- Le matériel de Spilecco est attribué à *Holopus spileccense*, la morphologie des articulations des IIBr semble être différente des autres *Holopus*.
- Le *Holopus* de Chiampo n'est pas *H. spileccense* ; il est probable qu'il s'agisse d'une nouvelle espèce étant donné la morphologie des brachiales.

3. Discussion générale sur les Holopodidae fossiles

3.1. Etude morphologique des espèces fossiles

L'étude des figures et descriptions faites dans la littérature pour les espèces fossiles a permis de mettre en évidence l'existance de lacunes et de formuler des perspectives de travail pour la compréhension des Holopodidae fossiles. Cela a aussi permis de mettre en lumière les limites de certains caractères, comme la structure interradiale dont la simplicité des structures chez plusieurs espèces la rend difficile à utiliser. De même, la plupart des espèces fossiles de *Cyathidium* semblent présenter un sillon radial potentiellement indicatif d'un nerf calicinal – nerf qui dans l'actuel semble permettre de distinguer *Holopus* de *Cyathidium*. La présence de ce caractère plésiomorphe chez *C. gastaldii* suggère qu'il est perdu pendant ou après le Miocène.

La plupart des autres caractères permettant la distinction des deux genres restent utilisables, comme la présence de rides radiales et fossettes adorales sur les coupes aborales d'*Holopus*, ou l'aire articulaire sur la surface interne de la cavité centrale du calice chez *Cyathidium*.

La distinction des espèces reste cependant floue et est souvent uniquement liée à des attributions stratigraphiques différentes. Par example, Salamon et Gorzelak (2011) attribuent une IBrax en très mauvais état de conservation à *C. senessei* uniquement car c'est la seule espèce connue du Santonien. Des espèces comme *C. phosphaticola* ou *C. gastaldii* n'ont pas toutes les parties anatomiques préservées et on ne distingue aucune autapomorphie claire.

Les brachiales de la série proximale permettent de distinguer clairement *H. spileccense* de *H. plaziati*. Cependant, les brachiales des deux espèces restent rares et celles de *H. spileccense* ne sont pas très bien préservées. Des nouvelles découvertes pourraient augmenter le champ de variation morphologique des deux taxons et ainsi compliquer la distinction entre les deux espèces. De même, *H. plaziati* reste mal défini. Des coupes aborales ainsi que plus de brachiales seraient nécessaires pour permettre une description et une diagnose fiable. La description du *Holopus* du Campanian de Kronsmoor (Jagt *et al.* 2010) apportera certainement plus d'informations pour comprendre l'apparition de ce genre.

3.2. Peut-on inférer des relations phylogénétiques entre Holopodidae ?

L'absence de centre nerveux aboral et la présence de canaux calicinaux chez *Holopus* et dans les espèces fossiles de *Cyathidium* semblent être un caractère unique au sein des Articulata (Heinzeller 1998). Il suggère la monophylie de la famille. La potentielle perte des canaux calicinaux dans toute la faune actuelle de *Cyathidium* pourrait être un argument pour proposer la distinction générique entre les *Cyathidium* fossiles et actuels. La perte d'une partie du système nerveux aboral, assez conservé au sein des Articulata actuels (Heinzeller 1998), suggère une différence potentiellement majeure dans l'organisation et le développement de ces organismes. Plus d'études sont nécessaires pour pouvoir réévaluer les liens de parenté entre la faune actuelle et fossile.

Actuellement, le signal phylogénétique des différents caractères reste encore à déterminer. Les différentes espèces fossiles, plus ou moins bien préservées et étudiées, correspondent à des mosaïques de caractères (Tab. 23). Chez *Cyathidium*, la structure interradiale est le caractère montrant le plus de diversité. Cependant, son ontogenèse n'a pas été étudiée. Sans compréhension de la mise en place des différents rebords et dépressions, il est difficile de concevoir comment les différentes morphologies pourraient potentiellement être en relation. De

Tableau 23. Matrice de caractères rassemblant espèces actuelles et fossiles. ? = donnée manquante. **1**. Système nerveux aboral : 0 = SNA avec nerf calicinal, tout recouvert ; 1 = SNA avec nerf calicinal, commissures recouvertes ; 2 = SNA avec nerf calicinal, tout découvert ; 3 = SNA sans nerf calicinal, tout découvert. **2**. Crête interradiale individualisée : 0 = présente ; 1 = absente. **3**. Aires interradiales individualisées : 0 = présentes ; 1 = absentes. **4**. Ornementation des aires interradiales : 0 = lisses ; 1 = puits ; 2 = rainures. **5**. Position du processus interradial interne : 0 = sur surface interne de la cavité centrale, 1 = flottant dans cavité, 2 = sur extension de paroi adorale, 3 = sur paroi adorale. **6**. Aire des fossettes adorales : 0 = fossette adorale, 1 = petit puit formé par bord adoral, 2 = aire plate, 3 = vide. **7**. IBr2 : 0 = présent, 1 = absent. **8**. Crénelation des surfaces latérales : 0 = présente, 1 = absente. **9**. Ratio Hc/Wp < 0.45 : 0 = présent, 1 = absent. **10**. Aire adorale latérale de l'articulation proximale : 0 = plat, 1 = plat avec surfaces d'appui, 2 = extension sur surface latérale. **11**. Fossettes adorales de l'articulation proximale : 0 = présent, 1 = présent mais plat, 2 = présent mais continue avec aires adorales, 3 = absent. **12**. Crête fulcrales des articulations distales : 0 = adjacentes, 1 = distantes. **13**. Fossettes adorales des articulations distales : 0 = continues avec aires adorales, 1 = fossette adorale, 2 = fossettes adorales avec rides irrégulières. **14**. Position de la clé de voûte : 0 = IIBr1, 1 = IBr1, 2 = IIBr4, 3 = au-delà de IIBr4. **15**. Crénelation : 0 = sur tout le pourtour, 1 = surfaces latérales, 2 = surface lateralo-aborale, 3 = aucune.

	Coupe aborale						IBrax							Clé de voûte	
	1.	**2.**	**3.**	**4.**	**5.**	**6.**	**7.**	**8.**	**9.**	**10.**	**11.**	**12.**	**13.**	**14.**	**15.**
C. depressum	1	1	0	?	0	1	1	0	0	?	?	?	?	0	?
C. aff. *depressum*	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1
C. senessei	0	0	0	2	2	2	1	0	0	1	1	0	0	?	?
C. phosphaticola	?	?	?	?	1	?	1	0	0	1	2	0	1	0	1
C. vlieksi	?	1	0	0	1	2	1	0	0	?	2	0	1	?	?
C. holopus	1	1	0	0	2	1	1	0	0	1	3	?	?	0	?
C. sp. (Chiampo)	2	1	0	0	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?
C. gastaldii	2	1	0	0	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?
C. foresti	3	1	0	1	2	3	1	0	0	1	3	0	1	0	0
C. plantei	3	0	0	1	1	3	1	0	0	1	2	0	0	0	0
C. pourtalesi	?	1	0	0	?	1	0	1	0	0	3	0	1	1	3
H. spileccense	?	1	1	0	3	0	1	?	1	0	?	?	?	?	?
H. plaziati	?	?	?	0	?	?	1	1	1	0	?	0	2	?	?
H. sp. (Chiampo)	?	1	1	0	3	0	1	1	1	0	1	0	2	?	2
H. alidis	0	0	1	0	3	0	1	1	1	2	1	1	2	2	2
H. rangii	0	1	1	0	3	0	1	1	1	0	1	1	2	3	3

plus, l'ignorance des potentielles adaptations morphologiques à l'environnement, sources de convergence phénotypique (*e.g.* Arendt & Reznick 2008), reste une complication majeure à la compréhension et à l'analyse des caractères. En effet, les caractères morphologiques retenus à ce jour ne permettent pas d'établir des phylogénies morphologiques robustes permettant de détecter de l'homoplasie. Les phylogénies moléculaires pourraient potentiellement apporter des nouvelles perspectives pour la faune actuelle.

3.3. Paleobiogéographie

Au cours de l'Éocène, les monts Lessini faisaient partie de la marge septentrionale de la microplaque gondwanienne Adriatique, qui n'était pas encore entrée en collision avec la marge européenne. L'Ibérie, la Corse et la Sardaigne restent attachées au domaine pyrénéo-provençal avant l'ouverture du bassin ligurien et plus généralement de la Méditerranée occidentale qui ne débute qu'à l'Oligocène (Angrand & Mouthereau 2021). Ainsi, à l'époque de *H. plaziati* et *H. spileccense*, il n'y avait pas de connexion marine directe entre les domaines alpin et atlantique pour permettre des échanges faunistiques importants, notamment pour le benthos circalittoral à bathyal (Fig. 100). En effet, l'extension maximale de la mer Eocène depuis l'Atlantique se produit à l'Yprésien dans le domaine pyrénéen franco-espagnol et s'arrête à l'est en Catalogne

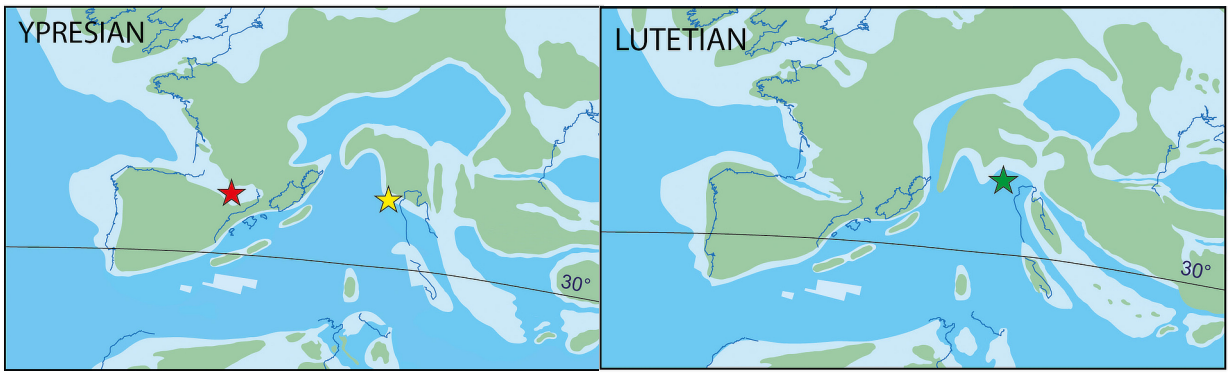


Figure 100. Carte simplifiée du sud de l'Europe pendant l'Yprésien et le Lutétien. Figure par R. Gatto. Vert : terres émergées. Bleu clair : plateau continental. Bleu foncé : eaux profondes. Étoile rouge : localité d'*Holopus plaziati*. Étoile jaune : localité d'*Holopus spileccense*. Étoile verte : localité d'*Holopus* sp.

et dans les Corbières (Plaziat 1981 ; Roux et al. 2021). La transgression nummulitique de la mer alpine de l'Italie vers l'ouest et le nord-ouest pendant l'Éocène moyen-tardif s'est arrêtée dans les chaînes subalpines du sud-est de la France (Cavelier 1984).

Les deux genres d'Holopodidae sont connus dans l'ouest de l'Eurasie dès le Crétacé supérieur. La découverte de *Cyathidium* dans l'Éocène de l'Antarctique illustre cependant une large distribution géographique, y compris le long de la marge du Gondwana, au moins à partir de cette période (Baumiller & Gaździcki 1996). La Nouvelle-Calédonie-Kanaky, où vit actuellement *H. alidis*, est également une microplaque d'origine gondwanienne. Comme présenté ci-dessus, les affinités entre *H. alidis* et *H.* sp. de Chiampo suggèrent que ces deux espèces pourraient potentiellement appartenir à une même lignée d'origine gondwanienne.

L'hypothèse de la similitude entre la faune téthysienne et les faunes indo-pacifiques est faite pour plusieurs groupes d'organismes marins (*e.g.* Renema *et al.* 2008 et les références contenues). Elles le sont aussi pour d'autre groupes de crinoïdes. Ainsi, Saulsbury et Baumiller (2023), ont estimé grâce au registre fossile que cela est probablement le cas pour plusieurs espèces de comatules. De même, Roux (1987), propose cette hypothèse comme une des routes de migration des faunes de crinoïdes pédonculés.

La connexion entre la Téthys et l'Atlantique Ouest est aussi proposée pour certains groupes d'organismes benthiques (Johnson & Kauffman 1990 ; Néraudeau & Mathey 2000 ; Zezina 2009 ; Merle *et al.* 2022) mais semble rester peu étudiée. L'apparition d'*Holopus* au Campanian aurait pu potentiellement permettre une dispersion avec les courants de surface principaux depuis la région méditerranéenne de la Téthys vers la région caribéenne (Vrielynck *et al.* 1995 ; Ifrim *et al.* 2015 ; Hou & Li 2018).

Évidemment, l'absence de données fossiles ne constitue pas une preuve de l'absence d'organismes et des futures découvertes pourront changer les hypothèses biogéographiques actuelles.

- Davantage de recherches sont nécessaires pour pouvoir correctement délimiter les taxons fossiles.
- Davantage de recherches sont nécessaires pour pouvoir appréhender les liens entre Holopodidae fossiles et actuels.
- Avec nos connaissances actuelles les Holopodidae actuels auraient une origine téthysienne à partir d'où ils se seraient dispersés vers l'Indo-Pacifique et vers l'Atlantique Ouest.

Chapitre V : Conclusion et perspectives

L'étude détaillée de l'anatomie et de l'ontogenèse des ossicules d'Holopodidae a permis d'établir des caractères diagnostiques pour différencier les deux genres au sein de la faune actuelle. L'étude de l'ontogenèse d'*Holopus alidis* a permis de proposer un modèle de développement expliquant la mise en place de la voûte et clarifier les différences entre espèces actuelles. De plus, ce travail donne plusieurs nouveaux critères pour l'identification de brachiales dans le registre fossile. Plusieurs contraintes architecturales ont pu être déterminées incitant à la vigilance lors de l'utilisation de certains caractères utilisés jusqu'à présent.

Plusieurs manquements et limites peuvent être notés. Le manque de spécimens pour faire des analyses statistiques robustes de la variation morphologique est probablement le problème principal de ce travail. Néanmoins, il est presque tautologique quand on travaille sur des espèces provenant d'habitats difficiles d'accès. On ne peut mieux faire que répéter que cela est une limite importante et que des nouveaux échantillons pourront changer entièrement notre compréhension de ces espèces.

Il serait intéressant d'effectuer la comparaison morphologique des IIBr le long du bras du spécimen adulte de *H. rangii*, de *C. plantei* et de *C. foresti* afin de permettre une réelle comparaison des modifications morphologiques le long du bras et notamment des potentielles convergences morphologiques dans la série distale. En effet, il serait pertinent d'étudier ces dernières, non-seulement pour faciliter leur identification dans le registre fossile mais aussi pour comprendre si des morphologies différentes mènent à des méthodes d'enroulement différentes des bras.

Comme indiqué dans la partie sur les Holopodidae fossiles, il serait d'intérêt de réétudier les différentes espèces fossiles avec des méthodes actuelles et avec nos connaissances actuelles. Une meilleure compréhension de la diversité morphologique pourrait affiner notre compréhension des états de caractères pour permettre des analyses cladistiques sur la morphologie de ces organismes et mieux comprendre le lien entre faune actuelle et fossile.

Il en va de même pour la diversité morphologique d'*Holopus rangii*. Plusieurs spécimens de cette espèce existent dans différentes collections autour du monde (dont les spécimens de Carpenter, 1884, au NHM pour vérifier la présence des IBr2 du spécimen de la planche I). Le travail sur *H. rangii* devrait s'accompagner de méthodes moléculaires pour ajouter une source supplémentaire d'information.

Partie
Bourgueticrinina

Table des matières de la Partie

Partie Bourgueticrinina

Chapitre I : Introduction

1. Quelques généralités sur la morphologie des Bourgueticrinina 197
2. Faune fossile des Bourgueticrinina 200
3. Caractères diagnostiques au sein des Bourgueticrinina : quel rôle pour les brachiales et le calice ? 202
4. Objectifs 203

Chapitre II : Généralités

1. Morphologie des Bourgueticrinina 204
1.1. Le pédoncule 204
1.2. La coupe aborale 206
1.3. La couronne de bras 209
1.4. Les pinnules 211
1.5. Le *knobby process* 213
2. Hypothèses phylogénétiques 215
2.1. Historique de la classification (1912-2011) 215
2.2. Phylogénies moléculaires et travaux après Hess & Messing (2011) 217
2.3. Relations entre espèces actuelles et fossiles 219
3. Caractères diagnostiques 219
4. Matériel étudié 228
4.1. Matériel actuel 228
4.2. Matériel fossile 228
5. Techniques 228

Chapitre III : Les Bourgueticrinina actuels

1. Nouvelles observations de la morphologie des stades adultes 230
1.1. Résultats 230
1.1.1. Synarthries des radiales 230
1.1.2. Cavités du système nerveux aboral 236
1.1.3. Primibrachiales et axillaires 240
1.1.4. Articulation IBr1+2 245
1.1.5. *Knobby process* 248
1.1.6. Pinnules 251
1.1.7. Columnales 254
1.2. Discussion 259
1.2.1. Variabilité morphologique au sein des Atelecrinidae 259
1.2.2. Variabilité morphologique au sein des Bathycrinidae 261
1.2.3. Variabilité morphologique au sein des Phrynocrinidae 267
1.2.4. Liens entre les différentes familles 269
1.2.5. Commentaires sur les Septocrinidae 271
1.2.6. Conclusion 273
2. Variabilité intraspécifique au cours de la croissance 274
2.1. Résultats 274
2.1.1. Étude de *Paratelecrinus* sp. nov. 1 274
2.1.2. Étude de *Monachocrinus* cf. *aotearoa* 278

2.1.3. Étude de *Bathycrinus complanatus* 279
2.1.4. Étude de *Bathycrinus carpenterii* 281
2.2. Discussion 287
2.2.1. Discussion sur les observations faites chez *Paratelecrinus* sp. nov. 1 287
2.2.2. Discussion sur les observations faites chez *Monachocrinus* cf. *aotearoa* 288
2.2.3. Discussion sur les observations faites chez *Bathycrinus carpenterii* 289
2.2.4. Discussion sur les observations faites chez *Bathycrinus complanatus* 291
2.2.5. Discussion générale et conclusion 292
3. Phylogénie moléculaire 293
3.1. Résultats 293
3.2. Discussion 295
4. Discussion générale sur la faune actuelle 297
4.1. Variabilité morphologique au sein des Bourgueticrinina actuels 297
4.2. Tendances ontogénétiques au sein des Bourgueticrinina 298
4.3. Consilience entre données moléculaires et morphologie 298
4.4. Hypothèses de synapomorphies des différents clades 299

Chapitre IV : Les Bourgueticrinia fossiles
1. Étude de *Paleobathycrinus windi* 304
1.1. Contexte géologique de Hvalløs 304
1.2. Description morphologique de *Paleobathycrinus windi* 306
1.3. Discussion 311
2. Étude de *Paraconocrinus pyriformis* 314
2.1. Contexte géologique 314
2.2. Description morphologique de *Paraconocrinus pyriformis* 315
2.3. Discussion 322
3. Diversité du réseau de canaux du SNA des Rhizocrinidae fossiles 325
3.1. Résultats 325
3.2. Discussion 328
4. Discussion générale sur la faune fossile 331

Chapitre V : Conclusion et perspectives 334

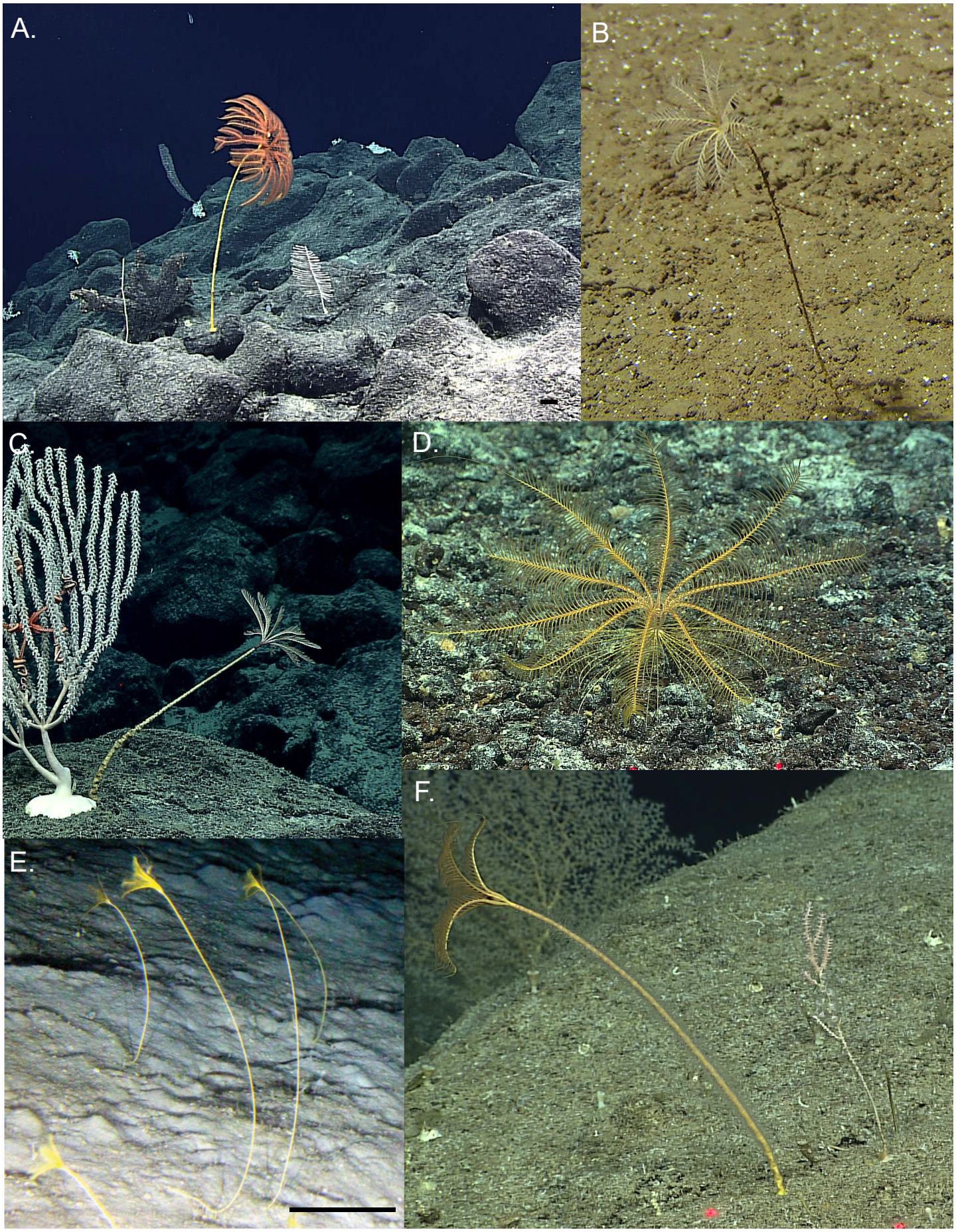


Figure 101. Photographies *in situ* de différents genres de Bourgueticrinina actuels. A. *Phrynocrinus* (Phrynocrinidae) (NOAA EX1605L1-d8, îles Marianes, 1166 m). B. *Bathycrinus* (Bathycrinidae) (Mareano 2013, Atlantique Nord). C. *Naumachocrinus* (Bathycrinidae) (NOAA, EX1605L1, îles Marianes). D. *Paratelecrinus* (Atelecrinidae) (NOAA EX1702-d2, îles Samoa, 506 m). E. *Democrinus* (Rhizocrinidae) (Veitch 2022, Idabel 2015, île Roatán, 240 m). F. *Porphyrocrinus* (Phrynocrinidae) (NOAA EX1605L1-d2, îles Marianes, 321 m). Échelle : A,D-F = 10 cm (barre noire ou distances lasers) ; B, C = échelle inconnue.

Chapitre I : Introduction

Les Bourgueticrinina Sieverts-Doreck, 1953 sont des crinoïdes pour la plupart pédonculés (Fig. 101), actuellement reconnus comme un sous-ordre au sein de l'ordre des Comatulida Clark, 1908 (Hess & Messing 2011). Il s'agit de l'un des trois clades contenant des crinoïdes pédonculés au sein des comatules, les deux autres étant les Guillecrinidae Mironov & Sorokina, 1998 et les Septocrinidae Mironov, 2000 (Fig. 102).

Initialement, ce sous-ordre a été placé au sein des Millericrinida Sieverts-Doreck, 1952 (Fig. 103) par Sieverts-Doreck (1953) en raison de l'absence de cirres sur leur pédoncule. Rasmussen (1969, 1978) est le premier à exprimer des doutes sur le lien entre Bourgueticrinina et Millericrinida. Ces interrogations sont liées à l'absence des articulations synarthriales au sein des pédoncules des Millericrinida (Fig. 103) alors qu'elles sont présentes au sein des pédoncules des Bourgueticrinina (Simms 1988b). Les synarthries sont également connues des stades pentacrinoïdes des comatules (*e.g.* Thomson 1865) et des stades juvéniles des Isocrinida (*e.g.* Clark 1908).

L'emplacement des Bourgueticrinina au sein des Comatulida a été confirmé par les données moléculaires. Ainsi, la première publication d'une phylogénie moléculaire des crinoïdes (Cohen *et al.* 2004) a révélé plus de proximité entre le genre *Bathycrinus* Thomson, 1872 (Bourgueticrinina) et deux genres de comatules qu'avec tous les autres crinoïdes pédonculés séquencés dans cette étude. Les phylogénies moléculaires de Hemery *et al.* (2013) et Rouse *et al.* (2013), confirment que les Bourgueticrinina sont inclus dans le clade des Comatulida. Ces études ont aussi relevé que le genre *Caledonicrinus* Avocat & Roux, 1990 (*in* Améziane-Cominardi *et al.*, 1990*)* et le genre *Rouxicrinus* Mironov & Pawson, 2010 (par extension les Septocrinidae), classiquement inclus au sein des Bourgueticrinina à cause de leur pédoncule xénomorphe, n'en font en fait pas partie (Rouse *et al.* 2013 ; Cohen & Pisera 2016). De plus, l'étude moléculaire de Hemery et al. (2013) a montré qu'une famille de comatules bathyales, les Atelecrinidae Bather, 1899, seraient le clade frère des genres *Bathycrinus* et *Democrinus* Perrier, 1883 et donc au sein des Bourgueticrinina. Ainsi, les Bourgueticrinina tels que définis notamment par les différents traités de paléontologie (Moore & Teichert 1978, Hess & Messing 2011) seraient polyphylétiques, et le pédoncule xénomorphe serait un caractère homoplasique. La question des synapomorphies des Bourgueticrinina se pose (Roux *et al.* 2013).

Actuellement, quatre familles au sein des Bourgueticrinina sont reconnues : les Atelecrinidae Bather, 1899, les Bathycrinidae Bather, 1899, les Rhizocrinidae Jaekel, 1894 et les Phrynocrinidae Clark, 1907.

1. Quelques généralités sur la morphologie des Bourgueticrinina

Les Bourgueticrinina ont longtemps été définis par la présence d'un pédoncule xénomorphe (et sans cirre comme chez les Thiolliericrinidae Clark, 1908). Xénomorphe veut dire que le pédoncule présente différents types de columnales en fonction des régions (Fig. 104A). En général, se différencient : *(i)* une partie proximale, la proxistèle, avec des columnales discoïdes ; *(ii)* une partie moyenne, la mesistèle, avec des columnales généralement cylindriques, plus hautes que larges ; *(iii)* une partie distale, la dististèle, avec des columnales souvent en forme de sablier très marquées (Moore & Teichert 1978). Ce pédoncule s'ancre au substrat soit par un disque d'attache (*e.g.* Figs 101A, F), soit par un appareil radiculaire (Fig. 104A) ; ce dernier étant formé par un réseau d'ossicules non-mobiles souvent fortement ramifié, donnant ainsi l'impression d'un système racinaire (*e.g.* Donovan 2021).

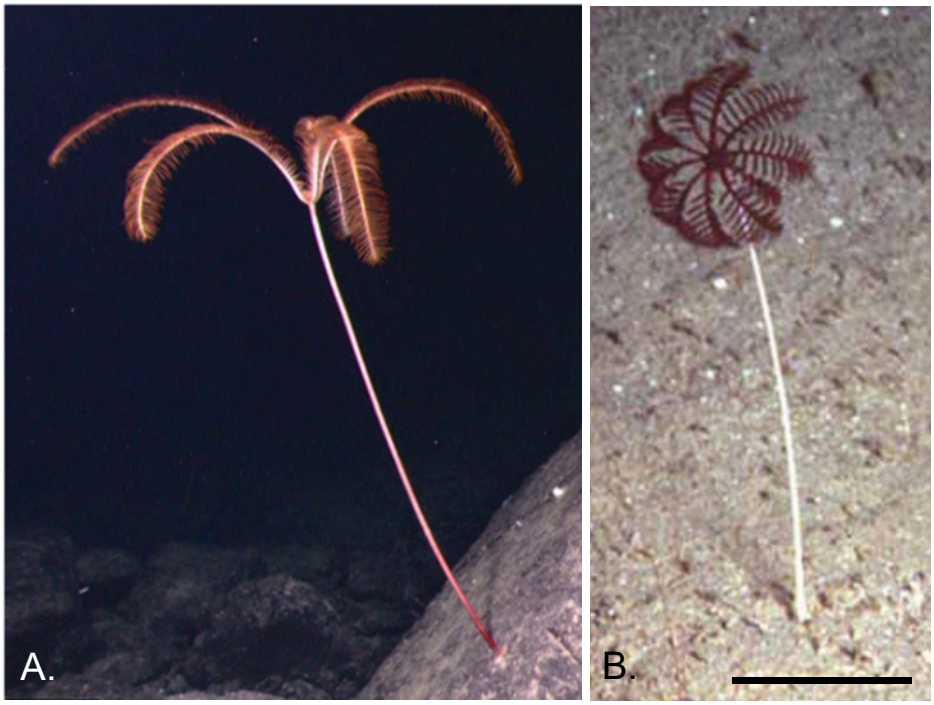


Figure 102. Photographies *in situ* de spécimens des deux autres familles de Comatulida actuels pédonculés. A. *Guillecrinus neocaledonicus* (Guillecrinidae) (NOAA EX1004L3, Mer de Célèbes,1598 m) (d'après Tunnicliffe *et al.* 2016). B. *Rouxicrinus vestitus* (Septocrinidae) (JSL-II-1731, Barbade, 747 m) (d'après Mironov & Pawson 2010). Échelle : A = échelle inconnue ; B* = 5 cm. * : échelle non indiquée dans la figure originale et estimée à partir des descriptions dans le texte.

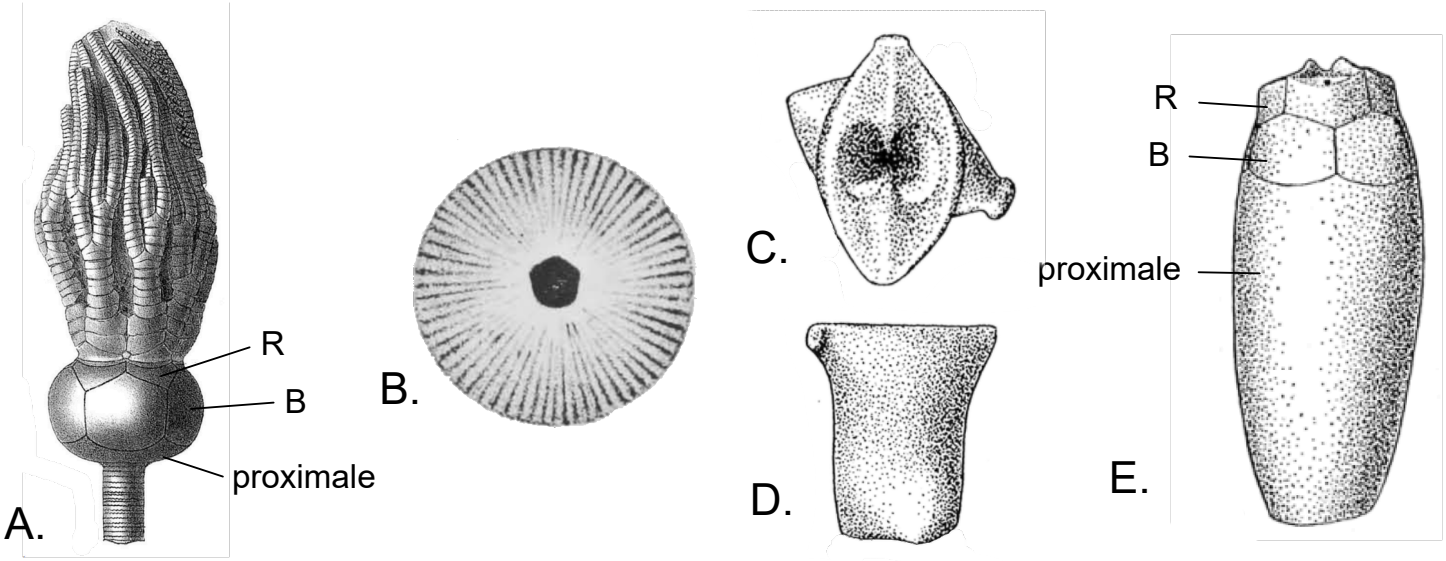
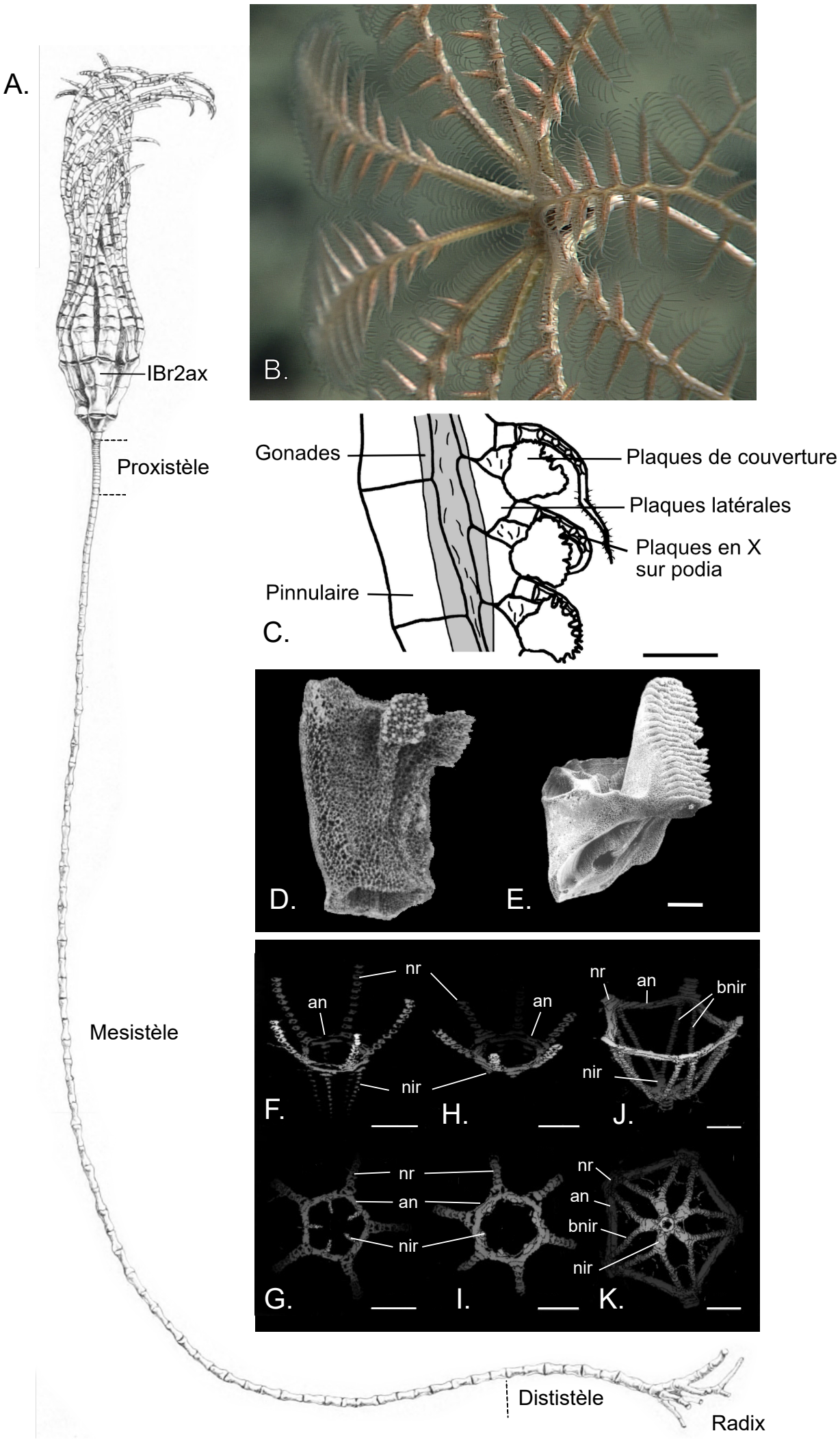


Figure 103. Comparaison entre Bourgueticrinina et Millericrinida. A, B. *Pomatocrinus magnificus* (Millericrinida) (d'après Moore & Teichert 1978). A. Vue latérale d'une coupe aborale avec début de pédoncule et couronne de bras. B. Articulation d'une columnale. C-E. *Carstenicrinus danicus* (= *Bourgueticrinus danicus*) (Bourgueticrinina) (d'après Rasmussen 1961). C. Articulation synarthriale d'une columnale. D. Vue latérale de C. E. Vue latérale d'une coupe aborale. Pas d'échelle indiquée dans les figures originales.

Figure 104. Morphologie générale des Bourgueticrinina pédonculés. A. *Bathycrinus australis* (Bathycrinidae) avec subdivisions du pédoncule xénomorphe (d'après Carpenter 1884). B. Zoom sur face adorale d'un disque de filtration probablement d'un *Bathycrinus* (crédits NOAA, EX1605L1, îles Marianes). C. Représentation schématique d'un bout de pinnule de *Hirsutocrinus duplex* (Bathycrinidae) illustrant les plaques (d'après Mironov & Fujita 2021). D. Photo MEB de la IBr1 de *Bathycrinus aldrichianus* (Bathycrinidae) illustrant le *knobby process* (d'après Macurda & Meyer 1976). E. Photo MEB de la IBr2ax de *Paratelecrinus wyvilli* (Atelecrinidae) illustrant le *knobby process* (d'après Messing 2003). F-K. Reconstruction du système nerveux aboral chez deux Rhizocrinidae *Democrinus chuni* (F-G), *Rhizocrinus lofotensis* (avec six rayons, H-I) présentant une organisation de type B, et l'Isocrinida *Metacrinus levii* (J, K). F, H, J. Vue adoralo-latérale. G, I, K. Vue aborale. An : anneau nerveux, bnir : bifurcation du nerf interradial, nir : Nerf interradial, nr :nerf radial. Échelle : C, F-I = 250 µm, E, J, K = 500 µm.


A.
IBr2ax
Proxistèle
Mesistèle
Dististèle
Radix
B.
Gonades
Plaques de couverture
Plaques latérales
Plaques en X
sur podia
Pinnulaire
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.
nr
an
nir
bnir

Leur coupe aborale se compose d'un cercle de cinq basales et cinq radiales qui peuvent être fusionnées. Les proportions du calice et des différents ossicules qui le composent peuvent présenter beaucoup de variabilité intraspécifique (*e.g.* Gislén 1927).

Un autre caractère présent chez les Bourgueticrinina actuels, est l'absence de pinnules proximales (Fig. 104B). En effet, la pinnulation chez les Bourgueticrinina actuels commence généralement au-delà de la IIBr6.

Les Bourgueticrinina présentent, en général, une seule dichotomie des rayons au niveau de la IBr2 qui est axillaire (*e.g. Bathycrinus*, *Monachocrinus* Clark, 1913 ; Fig. 104A). Certains genres ont plusieurs dichotomies (*e.g. Phrynocrinus* Clark, 1907 ; Fig. 101A) et d'autres n'en ont aucune (*e.g. Democrinus* et certains *Porphyrocrinus* Gislén, 1925 ; Figs 101E, F).

Les sillons ambulacraires des pinnules et bras sont généralement recouverts de différents types de plaques qui varient suivant les genres (*e.g.* Mironov 2008 ; Mironov & Pawson 2014 ; Mironov & Fujita 2021 ; Fig. 104C). Les travaux de A. Mironov (*e.g.* 2000, 2008) proposent l'utilisation de l'organisation des plaques recouvrant le canal ambulacraire comme caractère diagnostique. Cela permet notamment de différencier les genres attribués aux Bathycrinidae (Mironov 2008).

De plus, Macurda et Meyer (1976) chez *Bathycrinus*, puis Messing (2003) chez les Atelecrinidae, ont découvert une structure qui sera baptisé par Mironov et Pawson (2014) le « *knobby process* » (Figs 104D, E). Il s'agit d'un processus attaché généralement sur la surface adorale des primibrachiales et qui présente une surface recouverte d'épines ou de rides. Cette structure a été par la suite découverte chez la plupart des autres Bourgueticrinina actuels, à l'exception des Phrynocrinidae et de certaines espèces de *Bathycrinus* hadales (*e.g.* Mironov & Pawson 2014 ; Mironov 2019). Ce caractère est utilisé pour argumenter l'exclusion des Septocrinidae et des Caledonicrinidae Mironov, 2000 des Bourgueticrinina pédonculés actuels et permet d'y rapprocher les Atelecrinidae (Mironov & Pawson 2014).

Bohn et Heinzeller (1999), ont décrit le système nerveux aboral (SNA) de certains Bourgueticrinina et ont constaté une organisation différente à celle des Isocrinida (Figs 104F-K).

Il est important de noter que, indépendamment de la complétude des spécimens (*e.g.* Clark 1909), beaucoup de (re)descriptions d'espèces sont limitées par le nombre d'échantillons (*e.g.* Clark 1907 ; McKnight 1973 ; Roux & Messing 2017 ; Mironov & Fujita 2021). Ainsi, plusieurs études sur la diversité des plaques des pinnules, des *knobby process*, ou du SNA sont faites sur peu de spécimens par espèce et peu d'espèces par genre résultant de la relativement faible disponibilité du matériel (*e.g.* Bohn & Heinzeller 1999 ; Mironov 2008 ; Mironov & Pawson 2014). Se pose ainsi la question de la généralisation de ces observations. Cependant, pour certaines espèces, l'échantillonnage utilisé pour la (re)description est considérable (*e.g.* Roux 1978b ; Lach & Salamon 2016 ; Mironov 2019) et permet en général de souligner que la variation intraspécifique peut être importante pour certains caractères alors que d'autres sont robustes.

La morphologie des Bourgueticrinina sera abordée avec davantage de détails par la suite.

2. Faune fossile des Bourgueticrinina

Les fossiles généralement attribués aux Bourgueticrinina sont des columnales avec des articulations synarthriales ainsi que des coupes aborales (*e.g.* Rasmussen 1961). Ils peuvent être

très abondants par endroits (*e.g.* Roux 1978a, 1978b ; Kjaer & Thomsen 1999). La description de brachiales est rare et la découverte de bras avec des brachiales en connexion est exceptionnelle (*e.g.* Rasmussen 1961 ; Moore 1967 ; Roux *et al.* 2021).

Les plus anciens fossiles connus de Bourgueticrinina sont des columnales du Cénomanien de Pologne et attribuées au genre *Bourgueticrinus* d'Orbigny, 1841 (Salamon 2007). Les premières coupes aborales de ce genre sont, quant à elles, datées du Turonien (Rasmussen 1961 ; Jagt & Salamon 2007 ; Žítt & Vodrážka 2008). *Bourgueticrinus* diffère des genres actuels principalement par la présence d'une proximale, une columnale proximale modifiée faisant partie du calice (Fig. 103E). Rasmussen (1978) a illustré les cavités du SNA de la coupe aborale d'un *Bourgueticrinus*. Au contraire des Bourgueticrinina actuels, cette dernière présente une organisation avec deux canaux interradiaux débouchant sur la commissure interradiale.

Selon Roux *et al.* (2019), entre le Crétacé supérieur et le Danien, il y aurait trois lignées attribuées initialement au genre *Bourgueticrinus*. Une première lignée datée du Turonien au niveau de la crise K-Pg, et contenant notamment *Bourgueticrinus ellipticus* (Miller, 1821) (= *B. suedicus* (Carpenter, 1881) selon Lach et Salamon (2016) et le genre *Dunnicrinus* Moore, 1967, avec des bras sans dichotomie et la P1 sur la IBr2. Ils appartiendraient à un ordre distinct des Bourgueticrinina. Une deuxième lignée datée du Turonien avec *Bourgueticrinus* ex gr. *fischeri* (Geinitz, 1872) décrit par Žítt & Vodrážka (2008) et présentant des IBr2ax. De cette lignée seraient potentiellement dérivés les Bathycrinidae actuels. Une troisième lignée avec le genre *Carstenicrinus* Roux, Eléaume & Améziane, 2019 (regroupant notamment *B. constrictus* (von Hagenow, *in* Quenstedt, 1876) et *B. danicus* Brünnich Nielsen, 1913) caractérisé par des articulations radiales particulières, une IBr2ax et des columnales de type *Conocrinus*. C'est de cette dernière lignée que seraient dérivés les Rhizocrinidae *sensu* Roux *et al*. 2019 (cf. aussi Kjaer & Thomsen 1999).

Les Rhizocrinidae auraient commencé à se diversifier après la crise K-Pg. Ainsi, les genres *Paraconocrinus* Roux, Eléaume & Améziane, 2019, *Pseudoconocrinus* Roux, Eléaume & Améziane, 2019, *Cherbonniericrinus* Roux, Eléaume & Améziane, 2019 et *Democrinus* sont connus dès le Paléocène. Au cours de l'Eocène, s'y ajoutent les genres *Conocrinus* d'Orbigny, 1850 (coupes aborales les plus anciennes datées de l'Yprésien) et *Globulocrinus* Roux, Martinez & Vizcaïno, 2021 (coupes aborales les plus anciennes datées de l'Yprésien). Les fossiles les plus récents de Rhizocrinidae sont des columnales datées du Miocène (Donovan & Veltkamp 2001 ; Roux & Philippe 2021).

Les fossiles attribués à la famille des Bathycrinidae sont rares. Seulement deux lots de fossiles sont reconnus par Roux *et al.* (2019) comme appartenant à cette famille. Pour le premier, il s'agit de columnales, coupes aborales et brachiales du Danien de Hvaløse attribués par Rasmussen (1961) à une espèce qu'il nomme *Bathycrinus windi* Rasmussen, 1961 et qui a été par la suite attribuée à un nouveau genre, *Paleobathycrinus* Roux, 1978c. Pour le deuxième, il s'agit de plusieurs centaines de columnales attribuées par Klikushin (1982) à *Paleobathycrinus endelmani* Klikushin, 1982.

Un seul genre fossile est attribué à la famille des Phrynocrinidae. Il s'agit de *Eocenocrinus* Merle & Roux, 2018, qui compte deux espèces : *Eocenocrinus hessi* Merle & Roux, 2018 de l'Yprésien supérieur et *E. bayani* Merle & Roux, 2018 du Lutétien moyen. Toutes les deux sont décrites uniquement à partir de columnales. Dans le Miocène d'Espagne, Roux (1977) a trouvé des columnales qu'il a attribuées à une espèce fossile de *Porphyrocrinus* : *Porphyrocrinus fossilis* Roux & Montenat, 1977.

Aucun fossile n'est attribué aux Atelecrinidae depuis que le genre *Jaekelometra* Gislén, 1924 en a été exclu (Messing 2003, 2013).

3. Caractères diagnostiques au sein des Bourgueticrinina : quel rôle pour les brachiales et le calice ?

L'utilisation des columnales, préconisée par Roux (1977) pour la systématique des Bourgueticrinina, présente certaines difficultés. Parmi les quatre types de synarthries proposées par Roux (1977), Roux *et al.* (2019) observent que les columnales de type *Conocrinus* ne devraient pas être considérées comme une catégorie à part entière car elles sont une variation péramorphe des columnales de type *Democrinus*. De plus, les columnales de type *Bourgueticrinus* seraient présentes dans divers clades et devraient donc être considérées comme plésiomorphes. Les caractères de la microstructure des articulations sont rarement discriminants au-delà du niveau taxonomique de la famille ou alors permettent de différencier certaines espèces entre elles (Eléaume *et al.* 2012). En outre, à ce jour, à elles seules, elles ne permettent pas de clarifier les liens de parenté entre genres et familles. C'est pourquoi des caractères non liés au pédoncule doivent être explorés.

Plusieurs pistes ont déjà été explorées dans la littérature.

Ainsi, Roux *et al.* (2019) proposent d'utiliser les articulations distales des radiales. Ces structures ont permis de différencier et d'établir plusieurs genres à partir du genre *Conocrinus*. Par contre, la pertinence de ce caractère n'a pas été explorée au-delà de la famille des Rhizocrinidae.

Similairement, Mironov (2000, 2008) a montré l'intérêt des plaques des pinnules au sein de certains Bathycrinidae et Septocrinidae, tout en permettant de clairement séparer ces deux familles. Cependant, ce caractère n'a pas été étudié de façon systématique chez les autres Bourgueticrinina. Roux et Messing (2017) ont montré que la microstructure du *knobby process* peut participer à différencier deux espèces de *Bathycrinus*. Mironov (2019), Mironov *et al.* (2021) et Mironov et Fujita (2021) proposent que la position du *knobby process* pourrait permettre de différencier entre clades au sein des Bathycrinidae. Or, comme pour les plaques des pinnules, ces caractères n'ont pas été étudiés de façon systématique en dehors des Bathycrinidae et leur variation reste mal comprise.

De même, Heinzeller (1998) et Bohn et Heinzeller (1999) proposent que l'organisation du SNA pourrait être d'intérêt pour la classification des crinoïdes. Or, leurs travaux sont limités par le nombre de spécimens étudiés et l'échantillonnage taxonomique qui ne permet pas de déterminer si l'organisation des type B est une synapomorphie des Bourgueticrinina actuels.

Les découvertes relativement fréquentes de brachiales fossiles isolés (*e.g.* Rasmussen 1961 ; Žítt & Vodrážka 2008 ; Roux *et al.* 2021) soulève la question de savoir s'il est possible de les attribuer correctement à un taxon malgré des contraintes morphofonctionelles et de la variation intraspécifique.

Les brachiales et le calice présentent-ils des caractères morphologiques robustes, indépendants des fonctions de filtration, qui permettent de mettre en évidence la systématique des Bourgueticrinina, et ainsi d'obtenir une meilleure interprétation du registre fossile afin de mieux comprendre leur évolution dès leur apparition au Crétacé supérieur ?

4. Objectifs

Cette Partie a pour objectif principal de répondre à la question de la pertinence de différents caractères des bras et du calice pour la systématique des Bourgueticrinina et d'essayer de clarifier les relations de parenté au sein du sous-ordre.

En découlent quatre sous-objectifs :

1. Compléter l'échantillonnage de ces caractères dans la faune actuelle ;
2. Caractériser les tendances ontogéniques de ces caractères ;
3. Identifier les synapomorphies au sein des genres actuels ;
4. Identifier les formes fossiles.

Je commencerai cette partie par un état de l'art sur *(i)* la morphologie des Bourgueticrinina actuels ; *(ii)* les caractères diagnostiques des genres tels qu'ils sont actuellement définis ; *(iii)* les hypothèses systématiques les plus récentes.

Je me focaliserai sur trois parties anatomiques principales : les radiales (surfaces articulaires et organisation des canaux du SNA) ; les primibrachiales (morphologie générale, articulation non-musculaire et *knobby process*) et les pinnules (plaques). La variabilité morphologique intragenre sera évaluée au sein de la faune actuelle à l'aide du MEB et du CTscan.

Pour établir un aperçu de la variabilité morphologique au cours de la croissance, j'étudierai les rares stades juvéniles d'Atelecrinidae et de Bathycrinidae à ma disposition.

Ces observations morphologiques devraient me permettre d'émettre des hypothèses de liens de parenté entre les différents genres actuels et proposer des synapomorphies.

Afin de comparer ces hypothèses de parenté à une autre source d'information, j'établirai une phylogénie moléculaire incluant le plus de genres et espèces possibles. Ceci devrait permettre de mettre en avant de potentielles homoplasies.

Toutes ces nouvelles connaissances pourront ensuite alimenter l'étude de la faune fossile, notamment en tenant compte des brachiales fossiles.

Ainsi, j'étudierai *Paleobathycrinus windi* Rasmussen, 1961 du Danien de Hvaløse, Jutland, Danemark, qui est le seul matériel avec coupes aborales et brachiales attribué aux Bathycrinidae.

De plus, j'étudierai *Paraconocrinus pyriformis* des marnes Eocènes de Possagno, Vénétie, Italie. Ce site marneux contient des brachiales de cette espèce actuellement attribuée aux Rhizocrinidae.

Pour compléter les observations, j'étudierai plusieurs coupes aborales fossiles attribuées aux Rhizocrinidae incluant des représentants de genres *Cherbonniericrinus*, *Conocrinus Democrinus*, *Globulocrinus*, et *Pseudoconocrinus*. L'observation de l'organisation des canaux du SNA contribuera à la discussion sur la radiation de ce groupe au début du Cénozoïque.

Je conclurai ce chapitre en discutant de ce que l'utilisation de ces différents caractères implique pour les relations entre les espèces actuelles et fossiles, et ce qu'elle peut nous apporter pour la compréhension de l'évolution de ce clade depuis le Crétacé supérieur jusqu'à nos jours.

Chapitre II : Généralités

Ce chapitre vise à présenter au lecteur l'état de l'art des connaissances sur les Bourgueticrinina. Y sont discutés la morphologie, les caractères diagnostiques et les hypothèses phylogénétiques actuelles. Le matériel utilisé y est également présenté.

1. Morphologie des Bourgueticrinina

Cette section rapporte l'état de l'art concernant la morphologie des Bourgueticrinina. Elle aborde en détails différents caractères qui seront utiles pour répondre aux objectifs de ce chapitre.

1.1. Le pédoncule

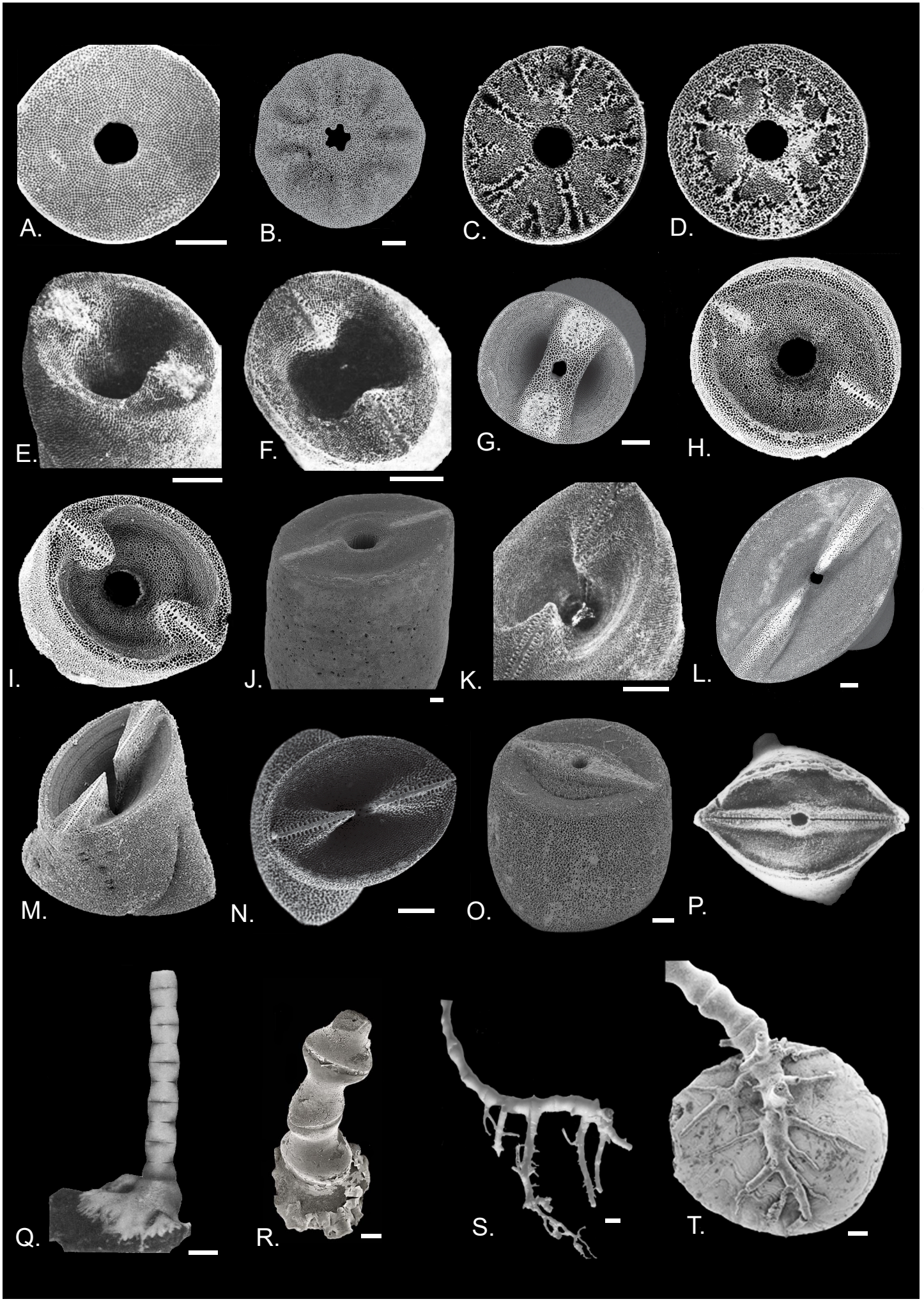
Chez les Bourgueticrinina, la proxistèle est composée de colonnes discoïdales à cylindriques, avec un diamètre (D) plus grand que la hauteur (H). Les articulations entre les columnales de la proxistèle sont généralement des synostoses plates, mais peuvent présenter des structures radiées voire en syzygie (*e.g.* Roux 1977) (Figs 105A-D). La longueur de la proxistèle varie entre espèces mais présente aussi de la variabilité intraspécifique (*e.g.* Mironov 2000, 2019). Elle peut être composée de plusieurs dizaines de columnales (*e.g.* 17 à 69 chez *Bathycrinus volubilis* Mironov 2000, 2019) comme d'une seule (*e.g. Democrinus aoteanus* McKnight, 1973)

La mésistèle est généralement la partie la plus longue du pédoncule. Les columnales de la mésistèle présentent généralement un rapport H/D supérieur à 1 qui atteint un plateau. Les articulations entre les columnales de la mésistèle sont des synarthries qui changent généralement de forme depuis la partie proximale jusqu'à la partie distale (Figs 105E-I). Elles sont plus marquées distalement.

La dististèle est généralement courte et présente des columnales avec des morphologies bien distinctes (souvent en forme de sablier). Le rapport H/D tend à diminuer. Les articulations sont souvent des synarthries elliptiques (Figs 105K-N) qui peuvent se transformer en cryptosynarthries dans la partie la plus distale (Roux *et al.* 2019).

Le long du pédoncule, le passage d'une région à l'autre peut être plus ou moins progressif.

Figure 105. Types de synarthries et de structures d'attache chez les Bourgueticrinina et autres crinoïdes à pédoncule xénomorphe. A-D. Proxistèle. E-J. Mesistèle. J-P. Dististèle. Q-T. Structures d'attache. A. Synostose, proxistèle, *Democrinus parfaiti* (Rhizocrinidae) (d'après Roux 1977). B. Synostose radiée, proxistèle, *Bathycrinus longipinnus* (Bathycrinidae) (d'après Mironov 2019). C. Synostose radiée, proxistèle, *Porphyrocrinus thalassae* (Phrynocrinidae) (d'après Roux comm. pers.). D. Synostose radiée légèrement plus distale que C, proxistèle, *Porphyrocrinus thalassae* (Phrynocrinidae) (d'après Roux comm. pers.). E. Synarthrie, mesistèle, *Democrinus parfaiti* (Rhizocrinidae) (d'après Roux 1977). F. Synarthrie plus distale que E, mesistèle, *Democrinus parfaiti* (Rhizocrinidae) (d'après Roux 1977). G. Synarthrie, mesistèle, *Bathycrinus rozhnovi* (Bathycrinidae) (d'après Mironov 2019). H. Synarthrie, mesistèle, *Porphyrocrinus thalassae* (Phrynocrinidae) (d'après Roux comm. pers.). I. Synarthrie, mesistèle plus distale que H, *Porphyrocrinus thalassae* (Phrynocrinidae) (d'après Roux comm. pers.). J. Synarthrie, mesistèle, *Naumachocrinus hawaiiensis* (Bathycrinidae) (d'après Roux *et al.* 2019). K. Synarthrie, dististèle, *Democrinus parfaiti* (Rhizocrinidae) (d'après Roux 1977). L. Synarthrie, dististèle, *Bathycrinus longipinnus* (Bathycrinidae) (d'après Mironov 2019). M. Synarthrie, dististèle, *Porphyrocrinus thalassae* (Phrynocrinidae) (d'après Roux comm. pers.). N. Synarthrie, dististèle, *Bathycrinus aldrichianus* (Bathycrinidae) (d'après Eléaume *et al.* 2012). O. Synarthrie, dististèle *Zeuctocrinus gisleni* (Septocrinidae) (d'après Roux *et al.* 2019). P. Synarthrie, probablement dististèle, *Bourgueticrinus aequalis* Bourgueticrinidae (d'après Klikushin 1982). Q. Disque d'attache, *Phrynocrinus nudus* holotype (Phrynocrinidae) (d'après Donovan & Pawson 1994). R. Disque d'attache, *Bathycrinus equatorialis* (d'après Roux & Messing 2017). S. Radix, *Democrinus* sp. (d'après Merle & Roux 2021). T. Radix, *Democrinus* sp. (d'après Merle & Roux 2021). Échelle : A-O, R, T = 250 µm, Q* = 10 mm, S = 1 mm. * : échelle non indiquée dans la figure originale et estimée à partir des descriptions dans le texte. Pas d'échelle donnée dans les figures originales de C, D, H, I, M, et P.


A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.
L.
M.
N.
O.
P.
Q.
R.
S.
T.

Différents types de synarthries ont été décrits par Roux (1977) et rediscutés par Roux e*t al.* (2019). Dans ce dernier, trois types différents sont retenus :

- le type *Bourgueticrinus* comprend des synarthries où les dépressions aréolaires peuvent être de très peu profondes à très profondes. Le lumen est toujours entouré par la crête fulcrale (Figs 105G, O-P). Il n'y a généralement pas de crénulation secondaire sur l'axe de la crête fulcrale (mais cf. *e.g.* Klikushin 1982 ; Fig. 105P). Ce type est observé notamment dans la mesistèle des Bathycrinidae (Fig. 105G) mais aussi chez les Septocrinidae (Fig. 105O) et chez *Guillecrinus.* Il est donc considéré comme un état plésiomorphe (Roux *et al.* 2019) ;
- le type *Conocrinus* comprend une dépression aréolaire en forme de huit due à une crête fulcrale étroite qui n'entoure pas le canal axial (Figs 105E, F, K). La crête fulcrale présente une crénulation secondaire et un axe qui peut être rempli ou non de calcite (Roux 1977). L'ancien type *Democrinus* (Fig. 105K) est considéré comme une variation péramorphique de ce type et est donc inclus dans ce type. Dans la faune actuelle, ce type de synarthrie se retrouve chez *Rhizocrinus*, *Democrinus*, *Cherbonniericrinus* et dans la mésistèle de certaines espèces de *Porphyrocrinus* (Roux 1977 ; Roux *et al.* 2019) ;
- le type *Porphyrocrinus* est proche du type *Conocrinus,* mais les fosses ligamentaires de part et d'autre de la crête fulcrale occupent l'entièreté de la surface aréolaire (Figs 105L-N). La crête fulcrale présente généralement une crénulation secondaire dont l'axe est rempli de calcite (Figs 105M, N) (or cf. Fig. 105L, Mironov 2019 : figs 3K, 6K pour des columnales de dististèle sans crénulation secondaire). Ce type est observé dans la dististèle de la plupart des Bourgueticrinina actuels (Roux *et al.* 2019).

Les axes les plus longs des deux synarthries opposées sur une même columnale (c'est-à-dire deux articulations successives) ont des angles différents (*e.g.* Figs 105M, N). Cela donne au pédoncule un contour torsadé.

Le pédoncule s'ancre au substrat soit par un disque d'attache (Figs 105Q, R) soit par un appareil radiculaire (Figs 105S, T). Dans la faune actuelle, le premier mode de fixation est trouvé chez : les Phrynocrinidae (*e.g.* Clark 1907) ; *Naumachocrinus* (*e.g.* Clark 1912a) ; certains *Bathycrinus* (Roux & Messing 2017). Ces espèces sont inféodées à des substrats généralement rocheux ou grossiers (*e.g.* Roux 1977 ; Tunnicliffe *et al.* 2016). Les genres *Monachocrinus*, *Democrinus*, et la grande majorité des *Bathycrinus* possèdent un appareil radiculaire, c'est-à-dire un réseau d'ossicules connectés par des synostoses (articulations non-fonctionnelles) bifurquant depuis les columnales les plus distales. Cette structure est souvent fine et ramifiée, donnant l'impression du système racinaire d'une plante. Elles permettent l'ancrage dans des substrats meubles mais aussi de s'accrocher à des surfaces solides (Mironov 2000 ; Merle & Roux 2018).

1.2. La coupe aborale

Le calice des Bourgueticrinina se compose d'un cercle de basales qui alterne avec un cercle de radiales. Chez le genre fossile *Bourgueticrinus,* on observe aussi une proximale (Fig. 103E).

Les caractères de la coupe aborale utilisés pour l'identification sont (Fig. 106) : la forme et la taille relative des radiales et des basales, ainsi que l'angle entre elles et la présence de lignes de suture (utilisé comme proxy pour la fusion des ossicules ; *e.g.* Rasmussen 1978 ; Lach & Salamon 2016). Ainsi, les Rhizocrinidae actuels se caractérisent par des basales beaucoup plus grandes que les radiales (Fig. 106A), alors que chez *Naumachocrinus* les radiales beaucoup plus grandes que les basales (Fig. 106B). À l'exception de ces deux cas de différence de taille,

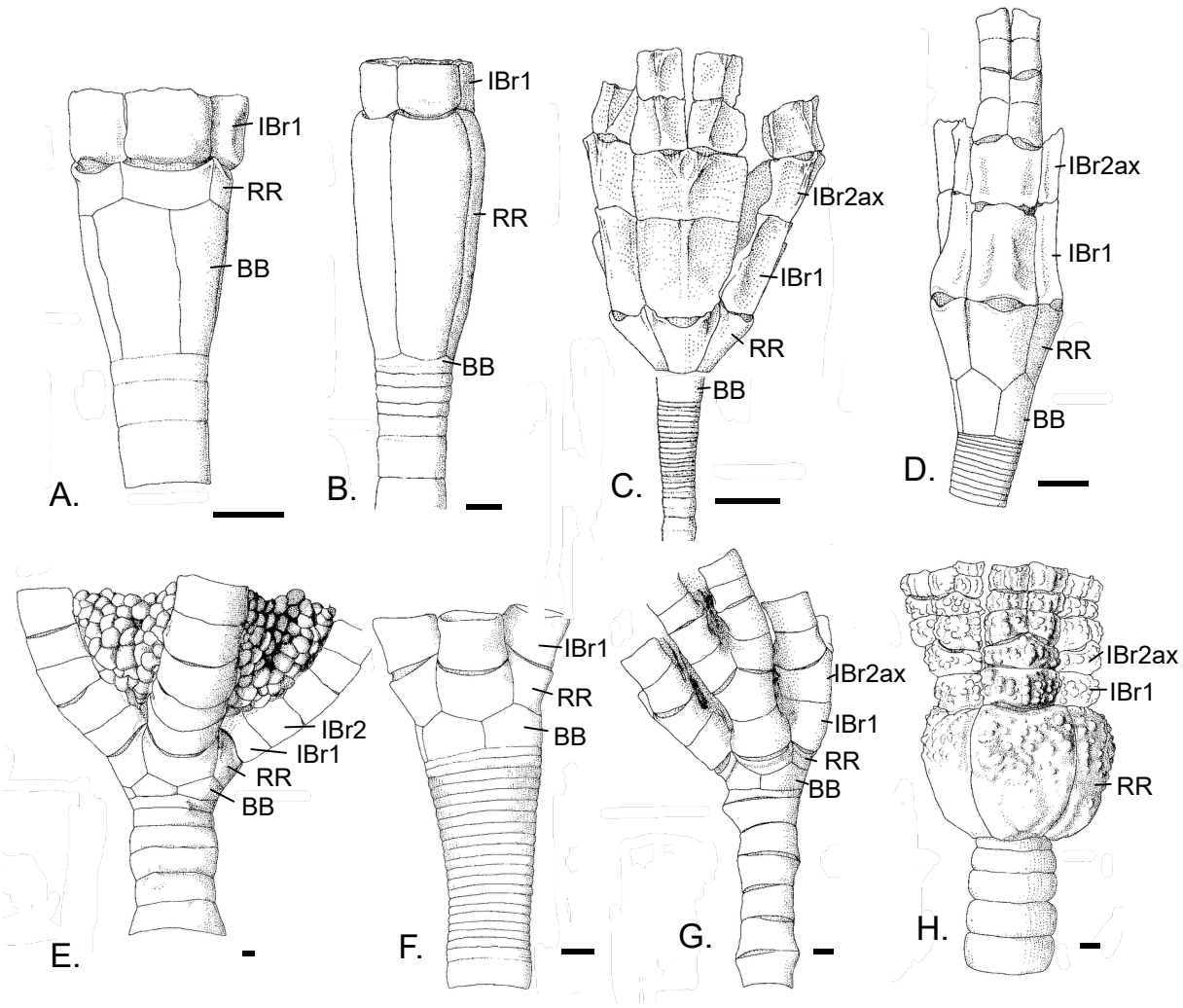


Figure 106. Dessins des vues latérales des coupes aborales de différents Bourgueticrinina (A-F) ainsi que de Septocrinidae (G) et de Caledonicrinidae (H) (tous d'après Roux *et al.* 2002). A. *Democrinus parfaiti* (Rhizocrinidae). B. *Naumachocrinus hawaiiensis* (Bathycrinidae). C. *Bathycrinus gracilis* (Bathycrinidae). D. *Monachocrinus recuperatus* (Bathycrinidae). E. *Phrynocrinus nudus* (Phrynocrinidae). F. *Porphyrocrinus thalassae* (Phrynocrinidae). G. *Zeuctocrinus gislenii* (Septocrinidae). H. *Caledonicrinus vaubani* (Caledonicrinidae). Échelle = 1 mm. BB : cercle de basales, RR : cercle de radiales, IBr1 :première primibrachiale, IBr2 : seconde primibrachiale, non-axillaire, IBr2ax :seconde primibrachiale, axillaire.

ces caractères externes semblent avoir une utilité limitée pour la classification, car ils ne sont pas toujours pertinents au sein des genres. Par exemple, chez les genres *Bathycrinus* et *Monachocrinus*, différentes espèces sont définies par le fait de présenter des basales fusionnées (*e.g.* Fig. 106C) ou non, ou par un certain angle entre les basales et les radiales (*e.g.* Gislén 1938 ; McKnight 1973 ; Roux 1977). Or, il a été montré que ces caractères présentent beaucoup de variabilité intraspécifique à la fois chez certaines espèces fossiles (Roux 1977 ; Lach & Salamon 2016) et chez certaines espèces actuelles (Gislén 1927).

Conscients de la limite des proportions des pièces du calice pour la taxonomie, Roux *et al.* (2019) ont discuté d'un autre caractère : les synarthries musculaires des radiales (Fig. 107). L'étude de différents caractères leur a permis de mettre en évidence des différences majeures au sein du genre fossile *Conocrinus* et d'établir des nouveaux genres fossiles et actuels au sein de la famille des Rhizocrinidae.

Les synarthries musculaires des radiales chez les Bourgueticrinina sont peu illustrées, à l'exception des Rhizocrinidae (Roux *et al.* 2019 ;Fig. 107). Chez les représentants actuels de cette famille (Figs 107A, B), les articulations présentent une aire ligamentaire aborale arrondie, généralement de la même largeur que la crête fulcrale. Elle présente une fosse ligamentaire en position médiane en-dessous du canal axial. Adoralement à la fine crête fulcrale, on observe généralement deux aires ligamentaires adorales étroites et dont la limite adorale est parallèle à la crête fulcrale. Adoralement aux aires ligamentaires adorales, se trouvent généralement deux grandes aires musculaires adorales souvent transformées en fosses ligamentaires profondes. Entre les synarthries musculaires, peut se trouver une crête interradiale qui s'étend jusqu'à un processus interradial interne. Depuis ce dernier, s'élancent des parois surélevées qui entourent adoralement les aires musculaires adorales. Ces dernières séparent ainsi les synarthries musculaires d'une dépression centrale entre les radiales qui est fermée par une structure calcitique nommé bouchon axial par Roux *et al.* (2019). Un sillon adoral se prolonge depuis le canal axial. Deux crêtes adorales forment généralement deux parois délimitant le côté interne des aires musculaires. Les espèces fossiles de Rhizocrinidae présentent souvent des processus interradiaux externes, séparant les synarthries.

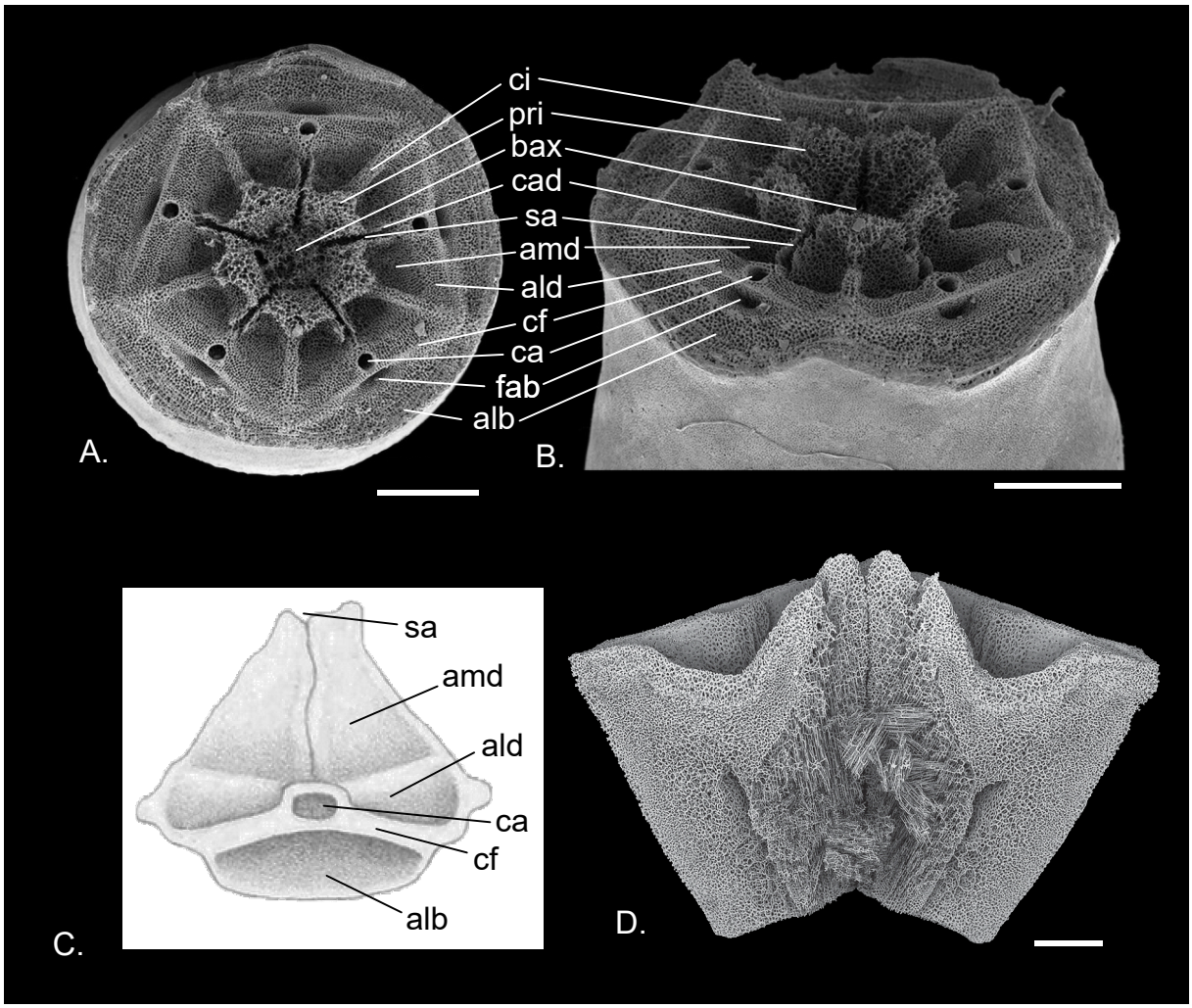


Figure 107. Surface adorale et synarthries musculaires des radiales. A, B. Cercle de radiales de *Democrinus japonicus* (Rhizocrinidae) (d'après Roux *et al.* 2019). A. Vu adorale. B. Vue latéralo-adorale. C. Vue adorale d'une radiale de *Bathycrinus australis* (Bathycrinidae) (d'après Carpenter 1884). D. Vue latérale de deux radiales adjacentes de *Bathycrinus rozhnovi* (Bathycrinidae) (d'après Mironov 2019). alb : aire ligamentaire aborale, ald : aire ligamentaire adorale, amd :aire musculaire adorale, bax : bouchon axial, ca : canal axial, cad :crête adorale, cf :crête fulcrale, ci :crête interradiale, fab :fosse ligamnetaire aborale, pri : processus interradial interne, sa : sillon adoral. Échelle = 500 µm.

Historiquement, l'organisation des canaux du système nerveux aboral (SNA) a été illustrée et/ou décrite par Carpenter (1884) et par Gislén (1938) pour *Bathycrinus australis*, par Gislén (1927) pour *Democrinus japonicus* et pour *Bathycrinus australis*, et par Macurda & Meyer (1976) pour *Bathycrinus aldrichianus*. Bohn et Heinzeller (1999) ont étudié les tissus nerveux du SNA au sein des coupes aborales de deux espèces de *Bathycrinus*, de deux espèces de *Democrinus* et de *Rhizocrinus lofotensis*. Ils l'ont comparé au SNA de *Metacrinus levii* Améziane-Cominardi, 1990 (Isocrinida) (Figs 104F-K). Ils trouvent une organisation unique du SNA qu'ils nomment type B (pour *Bathycrinus-type*). Cette organisation est concordante avec les canaux que l'on retrouve à l'intérieur de la coupe aborale (*e.g.* Fig. 107D). Ils diffèrent du type I (pour *Isocrinus-type*) dans le fait que les nerfs interradiaux surgissent directement des positions interradiales de l'anneau nerveux au lieu d'avoir deux canaux nerveux surgissant des commissures interradiales de l'anneau nerveux et fusionnant aboralement. Ils concluent en faisant l'hypothèse que les Bourgueticrinina avec un SNA de type B sont monophylétiques, ce qui exclut *Caledonicrinus* (SNA décrit dans Heinzeller 1998) ainsi que certains *Bourgueticrinus* fossiles car ceux-ci présentent un type I (illustré par Rasmussen 1978).

1.3. La couronne de bras

Les bras des Bourgueticrinina ont généralement une organisation assez simple, et leur ramification est un caractère classique utilisé pour leur classification. Jusqu'à présent, les Bathycrinidae sont définis comme des Bourgueticrinina ayant une ramification isotomique sur la deuxième primibrachiale (Figs 106C, D). Cinq bras non ramifiés peuvent être trouvés chez les Rhizocrinidae et chez les espèces de petite taille de *Porphyrocrinus* (Figs 101E, F). Les espèces de *Phrynocrinus* et de *Porphyrocrinus* de plus grande taille peuvent présenter des ramifications multiples (souvent anisotomiques) (Fig. 101A). Chez ces dernières, l'axillaire est positionnée sur une brachiale plus distale (IBr6, IBr7) et est considérée comme homologue à la brachiale portant la première pinnule (P1) (Roux 1977). Selon Roux *et al.* (2019), contrairement à ce qui se passe chez les Phrynocrinidae, l'axillaire chez les Bathycrinidae et les Atelecrinidae ne doit pas être considérée comme homologue à une IBr2 portant une pinnule. Ceci n'est pas le cas pour tous les Bourgueticrinina fossiles. En effet, les genres fossiles *Dunnicrinus* Moore, 1967 et *Bourgueticrinus suedicus* (Carpenter, 1881) présentent leur P1 sur la IBr2. Ainsi, les espèces apparentées (*e.g. Bourgueticrinus* ex gr. *fisheri* Žítt & Vodrážka, 2008) forment une lignée où l'IBr2ax doit être considérée comme homologue à la première brachiale portant une pinnule, ce qui les exclut du clade contenant les Bourgueticrinina actuels (Roux *et al.* 2019).

Le schéma d'organisation des bras, c'est-à-dire l'alternance entre articulations non musculaires et articulations musculaires le long du bras (Fig. 108), est aussi un caractère classiquement utilisé pour la classification des Bourgueticrinina. On parle de « paire de brachiales » pour désigner deux brachiales connectées par une articulation ligamentaire et on parle de « brachiale libre » pour désigner une brachiale dont les deux articulations, proximale et distale, sont des synarthries musculaires. Le symbole « + » est utilisé pour désigner l'articulation ligamentaire entre deux brachiales. Ainsi, l'articulation ligamentaire entre IBr1 et IBr2 peut être désigné comme IBr1+2. Notons que chez les comatules, ce symbole est réservé aux articulations syzygiales. Le schéma d'organisation du bras est généralement étudié uniquement dans la partie proximale du bras. En effet, la partie distale des bras chez les Bourgueticrinina est généralement composée d'une suite de paires de brachiales et ne présente que rarement des brachiales libres. Ainsi, chez *Bathycrinus*, le schéma de bras le plus courant est 1+2 3 4+5 6 7+8 9 10+11 (*e.g.* Mironov 2019) (Fig. 108). Ceci diffère de la plupart des autres Bourgueticrinina existants où le nombre de brachiales libres est généralement plus faible. Par exemple, *Monachocrinus*,

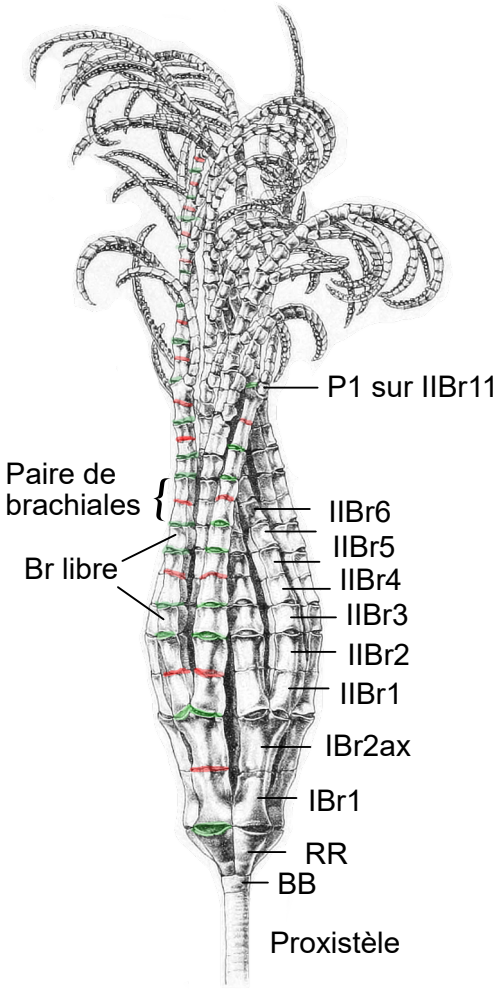


Figure 108. Vue latérale de la couronne de bras, du calice et d'une partie de la proxistèle de *Bathycrinus autralis* (Bathycrinidae) illustrant le schéma d'organisation des bras (d'après Carpenter 1884). Les articulations marquées en vert sont des synarthries musculaires. Les articulations marquées en rouge sont des articulations ligamentaires, ici des synarthries trifasciales. Pas d'échelle disponible dans la figure originale.

Porphyrocrinus et les Rhizocrinidae n'ont généralement pas de brachiales libres (1+2 3+4 5+6 7+8 etc), alors que *Phynocrinus* en possède (Roux 1977 ; Messing 2016). Ce caractère est également considéré comme important à un niveau taxonomique inférieur. Ainsi, au sein de *Bathycrinus,* il permet d'identifier *B. rozhnovi* Minorov, 2019. Chez les Atelecrinidae, si on compte toutes les articulations non-musculaires, le schéma d'organisation le long du bras est 1+2 3+4 5 6+7 8 9+10 où 1+2 est une synarthrie ligamentaire transverse et à partir de l'articulation 3+4 ce sont des syzygies (comme chez la majorité des comatules, *e.g.* Clark & Clark 1967).

À l'exception des Atelecrinidae, les Bourgueticrinina actuels ne possèdent jamais des syzygies classiques comme articulations non-musculaires (Roux *et al.* 2019). La plupart présentent des articulations ligamentaires trifasciales (Fig. 109). Ces dernières se composent de deux aires ligamentaires latérales séparées par une crête qui s'étend du sillon adoral vers le canal axial. Aboralement à ce dernier, la crête bifurque délimitant une aire ligamentaire aborale généralement petite. En général, la bifurcation de la crête en Y est en relief sur l'articulation distale de la IBr1. Elle est faite de stéréome syzygial (Roux *et al.* 2019). Au contraire, sur l'articulation proximale de la IBr2 se forment des sillons dans lesquels s'emboîtent la crête en relief sur la face opposée. La partie adorale de la crête est généralement en relief sur les deux faces articulaires, et les deux crêtes sont disposées de façon à se placer l'une à côté de l'autre (Roux et *al.* 2019).

Vu le nombre de spécimens collectés pour lesquels manque la partie distale à la IBr1, il semblerait que cette articulation soit le principal point d'autotomie des bras (Roux *et al.* 2019).

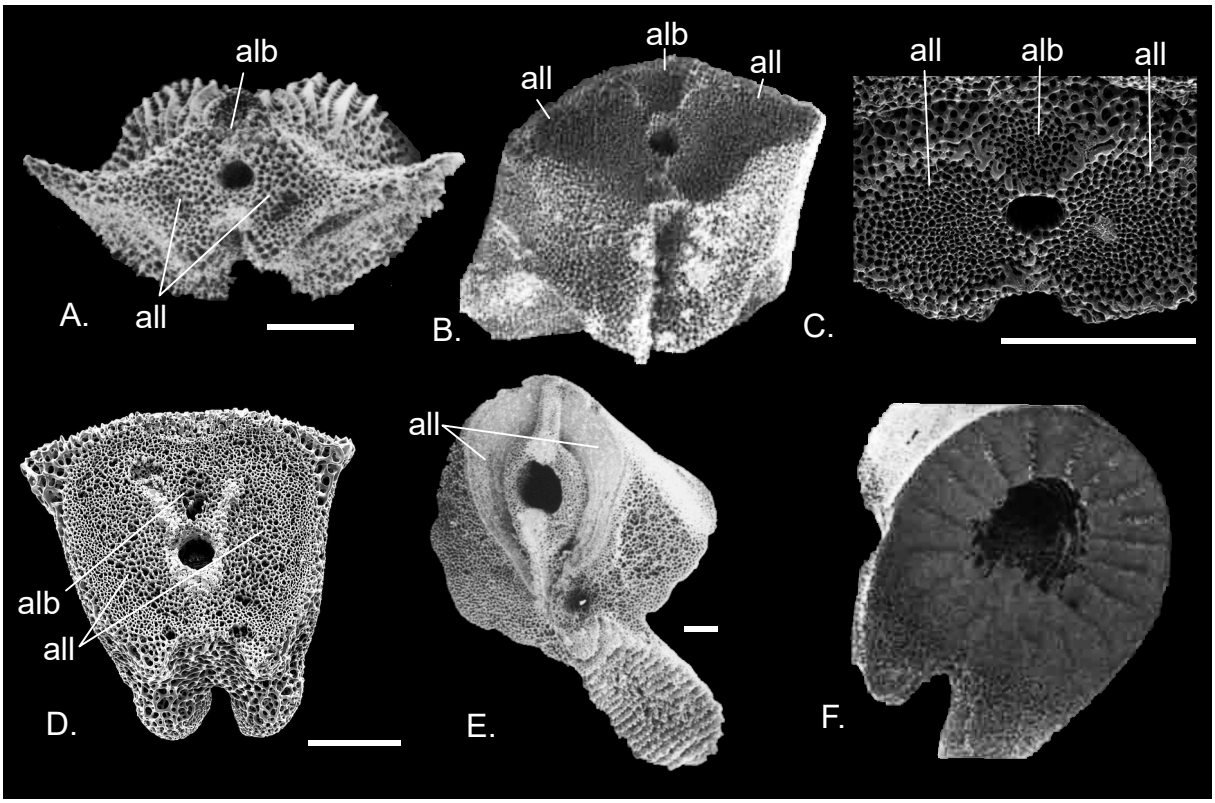


Figure 109. Articulations ligamentaires entre IBr1+2 chez différents Bourgueticrinina. Rebord aboral toujours en haut de l'image. A-D. Synarthries ligamentaires trifaciales. E. Synarthrie ligamentaire transverse. F. Syzygie. A. Articulation proximale de la IBr2ax de *Bathycrinus aldrichianus* (Bathycrinidae) (d'après Macurda & Meyer 1974). B. Articulation distale de la IBr1 de *Democrinus* sp. (Rhizocrinidae) (d'après Macurda & Meyer 1975). C. Articulation distale de la IBr1 de *Democrinus japonicus* (Rhizocrinidae) (d'après Roux *et al.* 2019). D. Articulation distale de la IBr1 de *Porphyrocrinus daniellalevyae* (Phrynocrinidae) (d'après Messing 2016). E. Articulation proximale de la IBr2ax de *Paratelecrinus wyvilli* (Atelecrinidae) (d'après Messing 2003). F. Articulation syzygiale d'une IIBr d'*Atelecrinus balanoides* (Atelecrinidae). alb :aire ligamentaire aborale, all : aire ligamentaire latérale. Échelle : A*, C, D, E = 250 µm. * : échelle non indiquée dans la figure originale et estimée à partir des descriptions dans le texte. Pas d'échelle indiquée dans les figures originales de B et F.

Roux *et al.* (2019) ont discuté des différences observées dans l'articulation ligamentaire trifasciale entre IBr1 et IBr2 des espèces actuelles. Ils considèrent qu'elles sont « typiques » chez *Bathycrinus*, *Democrinus*, *Porphyrocrinus* et *Naumachocrinus* (Figs 109A-D), et « discrètes » chez *Rhizocrinus* et *Cherbonniericrinus*. Ces dernières ne sont pas illustrées et les auteurs font référence aux travaux de Carpenter (1884) (pour *R. lofotensis* il s'agit de pl. 10 fig. 1). En ce qui concerne *Monachocrinus*, ils affirment qu'il s'agit d'une synarthrie transverse comme chez les Atelecrinidae, c'est-à-dire sans fosse ligamentaire aborale (Fig. 109E). Ils n'illustrent pas la synarthrie transverse de *Monachocrinus*.

1.4. Les pinnules

Chez la plupart des Bourgueticrinina actuels, la première pinnule (P1) se développe de manière distale le long du bras : autour de la IBr6 chez les Phrynocrinidae et les Rhizocrinidae (*e.g.* Fig. 104B, autour de la IIBr10 chez les Bathycrinidae, autour de la IIBr17 chez les Atelecrinidae,). La position de la P1 est généralement variable, et peut varier au sein d'une espèce, au sein d'une population et au sein d'un même individu (*e.g.* Rogacheva *et al.* 2013 ; Mironov 2019). Au sein de *Bathycrinus*, la position la plus fréquente de la P1 peut être utilisée pour distinguer certaines espèces (*e.g.* Mironov 2019).

Mironov (2008) a établi six types d'organisation des plaques pinnulaires :

(i) un type *Bathycrinus* avec une rangée de grandes plaques de couverture bordant chaque côté du sillon ambulacraire, des podia avec des plaques en forme de X, et aucune articulation musculaire au-delà de la première articulation pinnulaire (Fig. 110A) ;

(ii) un type *Cingocrinus* Mironov, 2000 similaire au *type Bathycrinus* mais avec une alternance d'articulations musculaires et non-musculaires le long de la pinnule (Fig. 110B) ;

(iii) un type *Monachocrinus* avec des plaques de couverture et des plaques latérales arrondies, et quelques petits spicules en forme de tige ou ramifiées à la base des podia, mais sans plaque en forme de X (Fig. 110C) ;

(iv) un type *Discolocrinus* Mironov, 2008 sans aucune plaque, à l'exception des plaques en forme de X sur les podia (Fig. 110D) ;

(v) un type *Septocrinus* Mironov, 2000 avec de grands spicules en forme de tige à la place des plaques, et sans plaque sur les podia (Fig. 110E) ;

(vi) un type *Caledonicrinus* avec des plaques de couverture arrondies et des plaques latérales quadrangulaires, et sans plaque sur les podia (Fig. 110F).

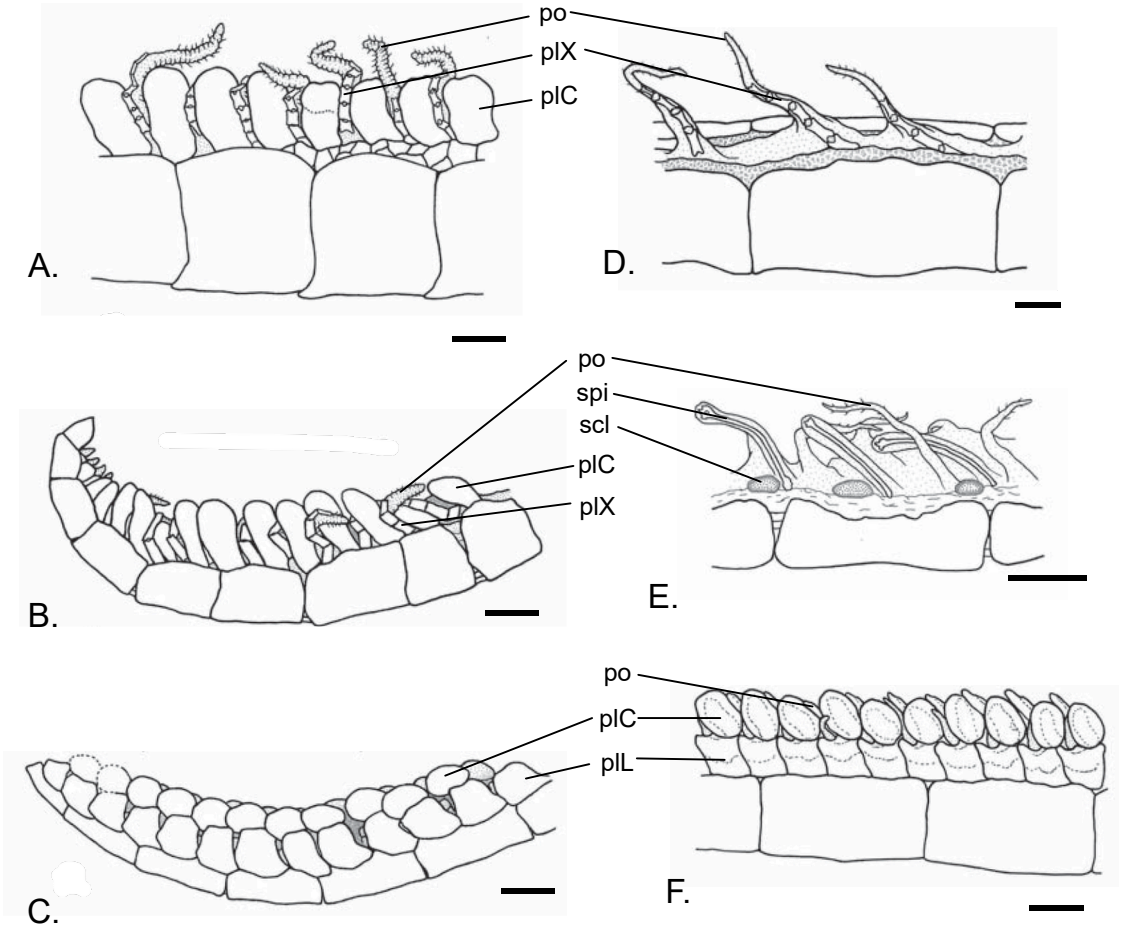


Figure 110. Organisation des plaques des pinnules chez différents Boutgueticrinina, Septocrinidae et Caledonicrinidae en vue latérale (d'après Mironov 2008). Surface aborale des pinnulaires en bas de l'image et canal ambulacraire en haut de l'image. A. *Bathycrinus mendeleevi* (Bathycrinidae). B. *Cingocrinus radicatus* (Bathycrinidae). C. *Monachocrinus recuperatus* (Bathycrinidae). D. *Discolocrinus thieli* (Bathycrinidae). E. *Septocrinus disjunctus* (Septocrinidae). F. *Caledonicrinus vaubani* (Caledonicrinidae). plC : plaques de couverture, plL : plaques latérales, plX : plaques en X, po : podia, spi :spicules, scl : sacculi. Échelle = 250 µm.

En ce qui concerne les Rhizocrinidae, la morphologie des pinnules et des plaques a été illustrée pour *Rhizocrinus lofotensis* Sars, 1868 dans la description originale faite par Sars (1868). Néanmoins, Sars n'a pas pu observer les podia des pinnules, recouverts par les plaques. On peut noter que d'après ses illustrations, il n'y a pas de plaques en X sur les podia des bras (cf. pl. I.5 et pl. III.62*). Comme pour *Bathycrinus, Rhizocrinus* semble présenter deux rangées de grandes plaques de couverture arrondies, sans plaque latérale, et sans articulation musculaire (Fig. 111A). Messing (2016) a décrit les pinnules de *Porphyrocrinus daniellalevyae* Messing, 2016 : les pinnules génitales sont recouvertes de plaques irrégulières et arrondies (Fig. 111B) et les pinnules plus distales présentent principalement des spicules en forme d'aiguilles fines et irrégulièrement ramifiées (Fig. 111C). Notons que les pinnules portant les gonades peuvent présenter un recouvrement irrégulier par des plaques réticulées (Mironov 2000 : fig 2.6) (Fig. 111D). La disposition des plaques des pinnules a été utilisée comme caractère par Roux et Messing (2017) pour attribuer *Bathycrinus equatorialis* Clark, 1908 à *Bathycrinus*. En effet, contrairement aux autres espèces de *Bathycrinus*, le seul pédoncule distal connu pour *B. equatorialis* présente un disque d'attache, et dans deux des trois couronnes connues, les bras sont dépourvus de brachiales libres (caractère rappelant *Monachocrinus*). Cette argumentation a été reprise plus tard par Mironov et Fujita (2021) pour établir le genre *Hirsutocrinus*, ce dernier présentant des plaques latérales (Fig. 104C).

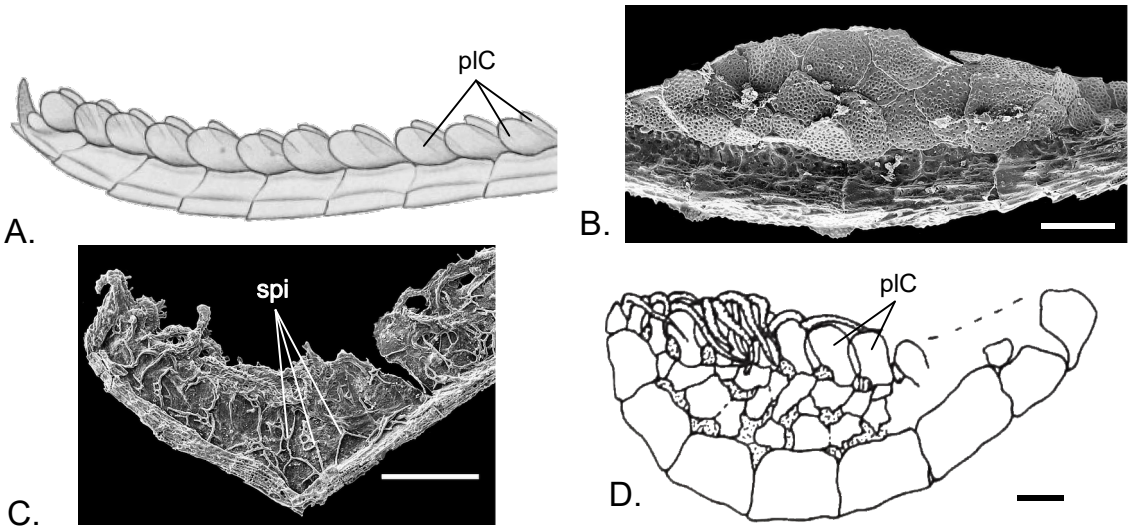


Figure 111. Organisation des plaques des pinnules chez différents Boutgueticrinina en vue latérale. Surface aborale des pinnulaires en bas de l'image et canal ambulacraire en haut de l'image. A. *Rhizocrinus lofotensis* (Rhizocrindiae) (d'après Sars 1868). B, C. *Porphyrocrinus daniellalevyae* (Phrynocrinidae) (d'après Messing 2016). B. Pinnule génitale. C. Pinnule distale. D. *Bathycrinus volubilis* (Bathycrinidae), pinnule génitale (P1) (d'après Mironov 2000). plC : plaques de couverture, spi :spicules. Échelle = 250 µm.

1.5. Le *knobby process*

Le *knobby process* a été décrit pour la première fois par Macurda et Meyer (1976), chez *Bathycrinus aldrichianus* Thomson, 1876 (Fig. 104D). Il sera ensuite décrit et illustré en détail par Messing (2003) sur les Atelecrinidae (Fig. 104E). Des illustrations de cette structure peuvent être retracées jusqu'à Carpenter (1884) qui, sans le savoir, l'illustre chez *B. australis* Clark, 1907 (Carpenter 1884 : pl. VII.4a, pl. VIIa.17, pl. VIIb.7) et *R. lofotensis* (pl. VIIIa.8).

Le *knobby process* (KP) est un processus calcaire latéralo-adoral généralement allongé, qui s'étend le long du sillon adoral des primibrachiales (Messing 2003 ; Mironov & Pawson 2014). À ce jour, *Hirsutocrinus duplex* Mironov & Fujita, 2021 est la seule espèce pour laquelle a été décrit un KP sur les secondibrachiales. Les KP se développent toujours par paire, sur deux primibrachiales adjacentes, généralement placés avec leurs surfaces adorales l'une en face de

l'autre (*e.g.* Carpenter 1884 ; Mironov & Pawson 2014). La surface adorale, aussi appelée surface principale, présente soit des lames parallèles, soit des épines. Elle est lamellée chez les Atelecrinidae (Messing 2003 ; 2013), chez *Monachocrinus* (Figs 112A, B) (Mironov & Pawson 2014 : fig 8B ; Roux *et al.* 2019 : fig 3B) et *Naumachocrinus* (Fig. 112C) (Roux *et al.* 2019 : fig 3A). Elle présente des épines chez *Bathycrinus* (Figs 112D, F-J) (*e.g.* Mironov & Pawson 2014 : fig 8A ; Roux & Messing 2017 : fig 4), *Cingocrinus* (Mironov & Pawson 2014 : fig 8C), *Discolocrinus* (Fig. 112E) (Mironov & Pawson 2014 : fig 6), *Hirsutocrinus* (Mironov & Fujita 2021 : fig2DE, H-J), *Rhizocrinus* (Roux *et al.* 2019 : fig 3C), et *Democrinus* (Mironov & Pawson 2014 : fig 8D). Le *knobby process* est « rudimentaire » (Fig. 112J) ou entièrement absent chez certaines espèces hadales de *Bathycrinus* (Mironov 2019) et est entièrement absent chez tous les Phrynocrinidae étudiés à ce jour (Messing 2016).

Si le rôle fonctionnel des KP reste incertain, des coupes histologiques faites par Carpenter (1884 : pl. 7b fig. 7, pl. 8a fig.8) montrent qu'ils sont directement reliés au tegmen (Fig. 113). Ils ne sont pas attachés entre eux comme suggéré initialement par Macurda et Meyer (1976), et repris par Mironov (2008) et Mironov et Pawson (2014). De ce fait, la surface adorale principale du KP sera appelée surface principale et non surface articulaire comme elle a pu être nommée dans la littérature (Roux & Messing, 2017, Roux *et al*. 2019). Macurda et Meyer (1976) proposent qu'ils permettraient d'empêcher des prédateurs ou parasites d'atteindre la masse viscérale. Mironov (2008) propose qu'ils serviraient de renforcement pour la partie proximale des bras.

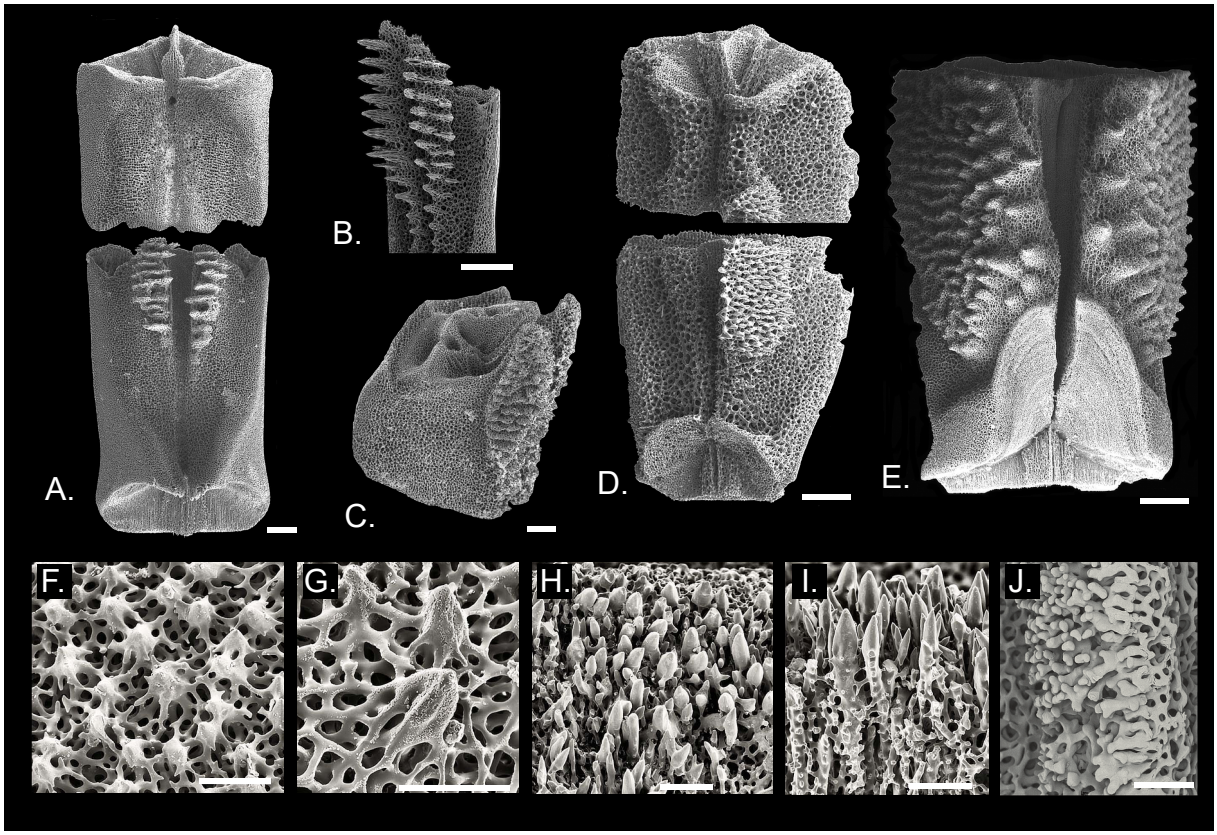


Figure 112. *Knobby process* (KP) chez différents Bathycrinidae. A. *Monachocrinus recuperatus*, vue adorale des IBr (d'après Mironov & Pawson 2014). B. *Monachocrinus mortenseni*, vue latéralo-adorale de la IBr1 (d'après Roux *et al.* 2019). C. *Naumachocrinus hawaiiensis*, vue latéralo-adorale de la IBr2ax (d'après Roux *et al.* 2019). D. *Bathycrinus gracilis*, vue adorale des IBr (d'après Mironov & Pawson 2014). E. *Discolocrinus thieli*, vue adorale de la IBr1 (d'après Mironov & Pawson 2014). F, G. *Bathycrinus equatorialis* (d'après Roux & Messing 2017). F. Microstructure de la surface principale du KP. G. Zoom sur épines. H, I. *Bathycrinus complanatus* (d'après Roux & Messing 2017). H. Microstructure de la surface principale du KP. I. Zoom sur épines sur un KP cassé montrant les trabécules. J. Microstructure du KP de *Bathycrinus longipinnus* (d'après Mironov 2019). Échelle : A-D = 250 µm, E = 1 mm, F-J = 100 µm.

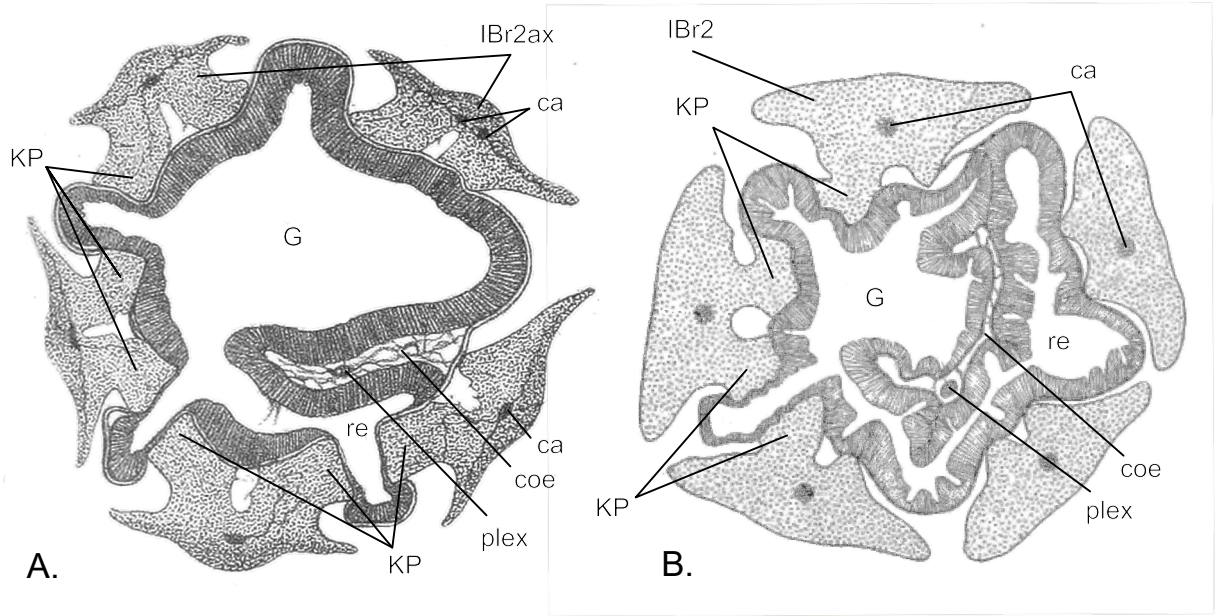


Figure 113. Shémas des sections histologiques horizontales à travers le cercle de IBr2 (d'après Carpenter 1884). A. *Bathycrinus australis* (Bathycrinidae). B. *Rhizocrinus lofotensis* (Rhizocrinidae). ca : canal axial, coe : cavité coelomique, G : intestin, plex : glande plexiforme, KP : *knobby process*, re : rectum.

2. Hypothèses phylogénétiques

Cette section rapporte l'état de l'art concernant la classification et les hypothèses phylogénétiques des Bourgueticrinina. Elle aborde l'historique et les relations proposés avec la faune actuelle.

2.1. Historique de la classification (1912-2011)

L'organisation au sein des Bourgueticrinina a changé depuis le siècle dernier. Initialement tous les genres actuels connus avec un pédoncule xénomorphe (*i.e. Bathycrinus*, *Monachocrinus*, *Democrinus* et *Rhizocrinus*) étaient classés au sein d'une même famille Bourgueticrinidae (Clark 1917). Les genres *Phrynocrinus* et *Naumachocrinus,* avec leur disque d'attache, étaient classés à part dans les Phrynocrinidae (*e.g.* Clark 1912). Gislén (1924, 1938) a montré que les espèces actuelles sont à différencier des espèces du Crétacé par l'absence d'une proximale et sépare donc les Bourgueticrinidae, exclusivement fossiles et avec une proximale, des Bathycrinidae, exclusivement actuels. A l'époque, les Bathycrinidae intégraient tous les genres actuels connus à l'exception de ceux inclus par A.H. Clark (1912) dans les Phrynocrinidae. Cette séparation en deux familles a été gardée par Rasmussen (1961), qui reconnaît l'existence de Bathycrinidae fossiles. A. M. Clark (1973) crée une nouvelle famille, les Porphyrocrinidae, dans laquelle sont inclus *Porphyrocrinus* et *Naumachocrinus.* Un des caractères diagnostiques de cette famille est que les rayons des bras sont en contact latéralement. Selon Clark (1973), les Phrynocrinidae incluent *Phrynocrinus* et *Zeuctocrinus* Clark, 1973. Dans le Traité de Paléontologie, Rasmussen (1978) a élevé le sous-ordre au niveau d'ordre et y a inclus explicitement les Bourgueticrinidae, les Bathycrinidae, les Phrynocrinidae et les Porphrynocrinidae (Tab. 24). Roux (1978c) a proposé une classification très différente (Tab. 24). Il a gardé deux familles Bourgueticrinidae et Bathycrinidae. Au sein des Bourgueticrinidae, il crée deux sous-familles les Bourgueticrininae et les Phrynocrininae. Dans la première, il inclut les genres fossiles *Bourgueticrinus* et *Conocrinus* et les genres actuels *Democrinus* et *Naumachocrinus*. Les Phrynocrininae incluaient *Phrynocrinus*, *Porphyrocrinus* et le genre fossile *Dunnicrinus*. La famille des Bathycrinidae a gardé les genres *Bathycrinus*, *Monachocrinus* et *Zeuctocrinus*. Considérant qu'il s'agit de taxons paraphylétiques Simms *et*

al. (1993) et Jagt (1999) ont rassemblé toutes les familles reconnues par Rasmusen (1978) en une seule famille les Bourgueticrinidae. Suite à la collecte de nouveaux échantillons, Bourseau *et al.* (1991) ont classé *Caledonicrinus* et *Naumachocrinus* au sein des Bathycrinidae dû à la présence de dix bras avec la bifurcation sur la IBr2. Mironov (2000) sur base d'une première étude des pinnules, a adapté la classification de Rasmusen (1978) (Tab. 24). Il a divisé la famille des Bathycrinidae en deux sous-familles : Bathycrininae (incluant *Bathycrinus, Monachocrinus* et *Cingocrinus*) et la sous-famille des Caledonicrininae (incluant *Caledonicrinus* et *Naumachocrinus*). La famille des Phrynocrinidae a elle aussi été subdivisée en deux familles : les Phrynocrininae (incluant uniquement *Phrynocrinus*) et les Porphyrocrininae (incluant uniquement *Porphyrocrinus*). Le genre *Zeuctocrinus* ainsi que le nouveau genre *Septocrinus* ont été inclus dans une nouvelle famille : les Septocrinidae, qui diffère notamment par l'absence de plaques sur les pinnules. C'est cette classification qui a été retenue pour la réédition du troisième volume du Traité de Paléontologie (Hess & Messing 2011). La famille des Bourgueticrinidae, non étudiée par Mironov (2000), inclut *Bourgueticrinus* ainsi que les espèces à cinq bras (*Conocrinus*, *Democrinus*). *Naumachocrinus* a été placé au sein de la sous-famille des Bathycrininae car ses petites basales ont été considérées comme convergentes avec le cercle cryptique de basales chez *Caledonicrinus* qui est devenu le seul représentant de sa sous-famille.

Tableau 24. Modifications des classifications des Bourgueticrinina entre les deux éditions du Volume 3 du Traités de Paléontologie des Crinoïdes (Moore & Teichert 1978 ; Hess & Messing 2011). L'absence des genres *Bourgueticrinus, Conocrinus*, *Democrinus, Dunnicrinus* et *Rhizocrinus* dans la classification de Mironov 2000 est uniquement dû au fait qu'il ne s'exprime pas sur leur classification, ils font bien partie des Bourgueticrinina. † : genre défini comme exclusivement fossile. * : genre avec des représentants actuels et fossiles.

Rasmussen 1978

Bourgueticrinida

Bourgueticrinidae
- *Bourgueticrinus* †

Bathycrinidae
- *Bathycrinus*
- *Conocrinus* *
- *Democrinus*
- *Monachocrinus*
- *Dunnicrinus* †

Phrynocrinidae
- *Naumachocrinus*
- *Phrynocrinus*
- *Porphyrocrinus*
- *Zeuctocrinus*

Roux 1978c (Thèse)

Bourgueticrinina

Bourgueticrinidae
- Bourgueticrininae
  - *Bourgueticrinus* †
  - *Conocrinus* *
  - *Democrinus*
  - *Naumachocrinus*
- Phrynocrininae
  - *Phrynocrinus*
  - *Porphyrocrinus* *
  - *Dunnicrinus* †

Bathycrinidae
- *Bathycrinus*
- *Monachocrinus*
- *Zeuctocrinus*
- *Paleobathycrinus* †

Mironov 2000

Bourgueticrinina

Bathycrinidae
- Bathycrininae
  - *Bathycrinus*
  - *Monachocrinus*
  - *Cingocrinus*
- Caledonicrininae
  - *Caledonicrinus*
  - *Naumachocrinus*

Phrynocrinidae
- *Phrynocrinus*
- *Porphyrocrinus*

Septocrinidae
- *Septocrinus*
- *Zeuctocrinus*

Hess & Messing 2011

Bourgueticrinina

Bourgueticrinidae
- *Bourgueticrinus* †
- *Conocrinus* †
- *Democrinus* *
- *Rhizocrinus*
- *Dunnicrinus* †

Bathycrinidae
- Bathycrininae
  - *Bathycrinus*
  - *Monachocrinus*
  - *Cingocrinus*
  - *Naumachocrinus*
- Caledonicrininae
  - *Caledonicrinus*

Phrynocrinidae
- Phrynocrininae
  - *Phrynocrinus*
- Porphyrocrininae
  - *Porphyrocrinus*

Septocrinidae
- *Septocrinus*
- *Rouxicrinus*
- *Zeuctocrinus*

2.2. Phylogénies moléculaires et travaux après Hess & Messing (2011)

Les phylogénies moléculaires permettent de montrer que *Caledonicrinus* et les Septocrinidae ne font pas partie du même clade que *Bathycrinus*, *Democrinus*, *Monachocrinus*, *Phrynocrinus* et *Porphyrocrinus* (Hemery et al. 2013 ; Rouse *et al*. 2013). Notons que les séquences de « *Monachocrinus* » GU327952 (provenant de Rouse *et al.* 2013) qui est proche de la famille des Zenometridae (Clade C de Cohen & Pisera 2016) sont en fait les séquences d'un Septocrinidae : *Rouxicrinus vestitus* Mironov & Pawson, 2010.

Les phylogénies moléculaires permettent également de placer les Bourgueticrinina actuels (*i.e*. Phrynocrinidae, Rhizocrinidae, Atelecrinidae, Bathycrinidae ; clade B3 de Hemery *et al.* 2013) comme groupe frère d'un clade composé des Pentametrocrinidae, Guillecrinidae et Charitometridae (clade B2 de Hemery *et al.* 2013). Ce clade B2-B3 n'est pas retenu par Hemery *et al*. (2013) mais l'est par Rouse *et al.* (2013) (probabilité postérieure (PP) = 0.99 ; Bootstrap (BS) = 68) (Fig. 114).

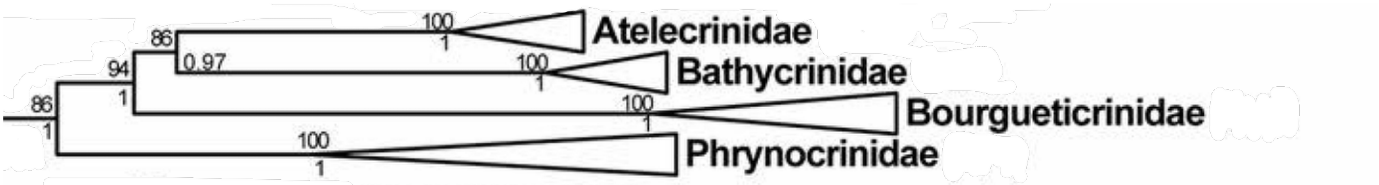


Figure 114. Phylogénie moléculaire des Bourgueticrinina selon Hemery *et al.* (2013). Valeurs de support des branches : valeur de bootstrap de l'analyse en maximum de vraissemblance données au dessus des branches ; probabilité postérieure de l'analyse par inférence bayésienne donné en dessous des branches. La famille des Bourgueticrinidae indiquée correspondent actuellement à la famille des Rhizocrinidae.

En fait, le clade des Bourgueticrinina lui-même n'est pas entièrement soutenu par les valeurs de bootstrap (BS = 86 chez Hemery *et al.* 2013, BS = 70 chez Rouse e*t al.* 2013). La famille des Phrynocrinidae contenant les genres *Phrynocrinus* et *Porphyrocrinus* est pleinement soutenue (PP = 1, BS = 100) (Hemery *et al.* 2013). Nous appellerons le clade des Bourgueticrinina moins les Phrynocrinidae le clade « BmP ». Chez Hemery *et al.* (2013), ce clade BmP est mieux soutenu que le clade des Bourgueticrinina (PP = 1, BS = 94). Dans le clade BmP on retrouve la famille des Bourgueticrinidae (PP = 1, BS = 100), contenant ici uniquement deux représentants du genre *Democrinus*, comme groupe frère d'un clade (PP = 0,97, BS = 86) composé des Bathycrinidae (PP = 1, BS = 100), contenant un représentant du genre *Bathycrinus* et un représentant du genre *Monachocrinus*, et la famille des Atelecrinidae (PP = 1, BS = 100), contenant un représentant du genre *Adelatelecrinus* et un représentant du genre *Paratelecrinus*.

Avant les études moléculaires, la position des Atelecrinidae était incertaine (*e.g.* Hess & Messing 2011). À la suite de leur intégration au sein des Bourgueticrinina (Hemery *et al.* 2013), le seul caractère retrouvé les regroupant avec les familles d'espèces pédonculées est la présence d'un *knobby process* (Mironov & Pawson 2014). Les Atelecrinidae ont été révisés par Messing (2003, 2013). Ces travaux ont subdivisé le genre *Atelecrinus* en trois genres distincts : *Atelecrinus*, *Adelatelecrinus* et *Paratelecrinus*. A ces trois genres, s'ajoute le genre monospécifique *Sibogacrinus* (Clark 1912b). Ce dernier a été d'abord exclu de la famille par Messing (2003) à cause de la forme externe des basales, pour être ensuite réintroduit dans la famille par Messing (2013) à cause de la forme aborale de ces basales.

Dans Hess et Messing (2011), la famille des Bourgueticrinidae inclut le genre fossile *Bourgueticrinus* et toutes les espèces à cinq bras (à l'exception de *Porphyrocrinus*). C'est Roux *et al.* (2019) dans leur révision du genre *Conocrinus* qui séparent les Bourgueticrinidae,

incluant uniquement des représentants du genre fossile *Bourgueticrinus*, de la nouvelle famille des Rhizocrinidae. Cette dernière contient les trois genres actuels à cinq bras : *Rhizocrinus*, *Democrinus* et *Cherbonniericrinus*.

Les travaux de Mironov (2000, 2008), Mironov et Pawson (2014), et Mironov et Fujita (2021) créent et placent plusieurs nouveaux genres au sein de la famille des Bathycrinidae. Ainsi ils établissent les genres *Cingocrinus*, *Discolocrinus*, et *Hirsutocrinus*.

L'état actuel des connaissances incluant les espèces fossiles est décrit dans le Tableau 25.

Tableau 25. Classification actuelle des Bourgueticrinina après les phylogénies moléculaires de Rouse *et al.* (2013) et Hemery *et al.* (2013) et les travaux morphologiques de Messing (2013), Donovan & Pawson (2014), Roux *et al.* (2019), Mironov & Fujita (2021) pour n'en citer que certains. † : genre défini comme exclusivement fossile, * : genre avec des représentants fossiles.

Comatulida

Bourgueticrinina
Bourgueticrinidae
- *Bourgueticrinus* †
- *Dunnicrinus*†

Rhizocrinidae
- *Cherbonniericrinus**
- *Democrinus**
- *Rhizocrinus*
- *Carstenicrinus*†
- *Conocrinus* †
- *Globulocrinus*†
- *Paraconocrinus*†
- *Pseudoconocrinus*†

Atelecrinidae
- *Atelecrinus*
- *Adelatelecrinus*
- *Paratelecrinus*
- *Sibogacrinus*

Bathycrinidae
- *Bathycrinus*
- *Cingocrinus*
- *Discolocrinus*
- *Hirsutocrinus*
- *Monachocrinus*
- *Naumachocrinus*
- *Paleobathycrinus*†

Phrynocrinidae
- *Phrynocrinus*
- *Porphyrocrinus**
- *Eocenocrinus*†

2.3. Relations entre espèces actuelles et fossiles

Suite aux travaux de Mironov (*e.g.* 2000, 2008), une grande partie de la classification se base sur des caractères des bras et des pinnules. Il est donc difficile de classer les spécimens pour lesquels ces caractères ne sont pas connus. C'est notamment le cas des genres fossiles tels que *Conocrinus* et *Paraconocrinus,* pour lesquels aucune brachiale n'est connue. Cela est aussi le cas d'un genre actuel : *Cherbonniericrinus*, qui a récemment été identifié dans du matériel fossile des Corbières (Roux *et al.* 2021).

Après leur révision de *Conocrinus*, Roux *et al.* (2019) ont réfléchi aux relations phylétiques entre les Bourgueticrinina actuels et fossiles et se sont posés la question de l'existence de représentants actuels des lignées connues dans le registre fossile. En se basant sur la position de la première pinnule et le type de synarthries présentes dans leur pédoncule, ils proposent deux hypothèses :

1) *Bourgueticrinus ellipticus*, *B. suedicus* et *Dunnicrinus* font partie d'une même lignée apparue au Turonien qui, par l'inclusion de *B. ellipticus*, peut être qualifiée de Bourgueticrinidae. Cette lignée n'appartiendrait pas aux Bourgueticrinina, qui contient les Rhizocrinidae, Phrynocrinidae et Bathycrinidae. Les Rhizocrinidae seraient les descendant d'une lignée dont le premier représentant serait le genre *Carstenicrinus* (incluant *B. danicus*) apparu au Campanien, qui se diversifie au Paléocène dans les différents genres *Conocrinus*, *Paraconocrinus*, *Pseudoconocrinus*, et *Democrinus*. De ces quatre genres, *Democrinus* aurait encore des représentants actuels et *Cherbonniericrinus* serait un représentant actuel de la lignée de *Paraconocrinus*. Les Bathycrinidae seraient descendants de la lignée de *Bourgueticrinus fisheri* (qui ne serait pas un vrai *Bourgueticrinus*). Le genre *Naumachocrinus* serait directement dérivé de cette lignée.
2) *Bourgueticrinus ellipticus* ne fait pas partie du même clade que *B. suedicus* et *Dunnicrinus.* Ce clade ne peut pas être qualifié de Bourgueticrinidae. Cette lignée serait en-dehors des Bourgueticrinina. Dans cette hypothèse *B. ellipticus* fait partie de la lignée de *B. fisheri* et *Naumachocrinus*. De ce fait, ces trois taxons seraient dans la famille des Bourgueticrinidae. Le sous-ordre des Bourgueticrinina contiendrait les familles des Bourgueticrinidae, Rhizocrinidae, Phrynocrinidae et Bathycrinidae.

3. Caractères diagnostiques

Les principales diagnoses faites pour les différentes familles et genres au sein des Bourgueticrinina sont listées dans l'Annexe 11. Pour les Tableaux 26 et 27, ont été gardées les diagnoses les plus récentes et complètes des Bourgueticrinina pédonculés ainsi que celles des Septocrinidae et Caledonicrinidae.

Les caractères diagnostiques n'ont pas été réévalués au niveau du sous-ordre entier depuis Hess et Messing (2011). Ainsi, concernant les Bathycrinidae, la dernière diagnose de la famille est celle de Mironov (2000) qui y inclut encore le genre *Caledonicrinus*, aujourd'hui exclu (Hemery *et al.* 2013 ; Rouse *et al.* 2013). Elle est reprise presque à la lettre par Hess et Messing (2011). Ainsi, le fait d'y inclure des espèces avec un disque d'attache et non exclusivement des appareils radiculaires est fait pour inclure *Caledonicrinus* et non pour inclure *Bathycrinus equatorialis* (Roux & Messing 2017) et *Naumachocrinus* (*e.g.* Roux *et al*. 2019). Similairement, la dernière diagnose du genre *Bathycrinus* semble remonter à Rasmussen (1978) alors que beaucoup de nouvelles observations et taxons se sont accumulés ces dernières années (*e.g.* Mironov 2019 ; Mironov *et al.* 2021).

Tableau 26. Caractères utilisés dans les diagnoses de différentes familles de Bourgueticrinina pédonculés ainsi que les Caledonicrinidae et les Septocrinida. Suite sur la page suivante. Bo : Bourgueticrinidae, Ba : Bathycrinidae, Ph : Phrynocrinidae, Rh : Rhizocrinidae, Se : Septocrinidae, Ca : Caledonicrinidae.

Famille	Auteur de la diagnose retenue	Forme calice	Ossicules du calice	Basales	Fusion des BB	Fusion des RR	Surface artiuclaire des RR	Nombre de bras	Dichotomie	Forme IBr	Articulation IBr1+2	KP	Articulation IIBr1+2	Pattern du bras
Bo.	Rasmussen 1978	fusiforme, pyriforme	proximale, 5 BB, 5 RR		oui	oui	large avec grandes aires musculaires		IBr2		synostose ou synarthrie		synarthrie plate (=synostose ?)	1+2 4+5 puis irrégulier
Ba.	Mironov 2000 (combinant diagnose Bathycrinidae et Bathycrininae)	conique, en entonnoir ou avec retrécissement médian		bien développées et visibles				10	IBr2	larges et plates	cryptosynarthrie			
Ph.	Messing 2016		proximale absente	souvent plus petites que radiales	sutures visibles =non	sutures visibles =non			soit 0 soit au-délà de IBr2		ligamentaire			intervales variables
Rh.	Roux *et al.* 2019	allongé incluant une proximale unique ou restreinte à BB et RR		Augmentation de la taille du calice par augmentation de la taille de la proximale ou des BB	parfois	parfois	crête interradiale, côte ou épines variablement développé sans lignes de sutures	4 à 7	0		ligamentaire	uniquement chez espèces actuelles		
Se.	Mironov & Pawson 2010	conique, beaucoup plus large que haute	cercle de BB, cercle de RR	de taille égale ou plus petite que RR					IBr2		synarthrie transverse	sans KP	synarthrie transverse	synostoses 3+4 7+8 9+10 ou 13+14 puis irrégulier
Ca.	Hess & Messing 2011	profile convexe	seulement RR visibles	hautes, recouvertes par RR				10	IBr2					

Famille	Recou-vrement tegmen	Tegmen	Position P1	Section des pinnules	Plaques de couverture sur PP	Plaques latérales sur PP	Sacculi	Forme columnales proxistèle	Longueur proxistèle	Articulations proxistèle	Mesistèle	Articulation mesistèle	Dististèle	Articulation dististèle	Fixation
Bo.			Br2					discoïdes à elliptiques		synostose ou synarthrie	variable, forme de tonneau		variable, avec constriction médiane		appareil radiculaire
Ba.	IBr1-2		Br5-14	en forme de V	présentes	varie			>10		columnales en haltère				appareil radiculaire ou disque d'attache
Ph.			Br5-10 (généralem. Br7-8)									synarthries avec depression ligamentaires profondes		synarthries avec depression ligamentaires profondes	disque d'attache
Rh.												synarthries de type *Conocrinus*		synarthries de type *Conocrinus*	
Se.		non-gonflé avec sac anal proéminent	Br6-12	en forme de croissants	spicule en forme de tige courbe		présents	discoïdes, en une pièce ou composées	1 à plusieurs					synarthries circulaires à ovoïdes avec relief irrégulier sur crête fulcrale	appareil radiculaire
Ca.			IIBr4-5							synostoses	cylindriques ou forme de tonneau	synarthries sans fosses ligamentaires profondes		synarthries sans fosses ligamentaires profondes	disque d'attache

Tableau 27. Caractères indiqués dans les diagnoses de différents genres de Bourgueticrinina pédonculés. Suite sur les pages suivantes. Ba : *Bathycrinus*, Mo :*Monachocrinus*, Na : *Naumachocrinus*, Ci : *Cingocrinus*, Di : *Discolocrinus*, Hi : *Hirsutocrinus*, Bo : *Bourgueticrinus*, Rh : *Rhizocrinus*, De : *Democrinus*, Ca : *Carstenicrinus*, Ch : *Cherbonniericrinus*, Pa : *Paraconocrinus*, Ps : *Pseudoconocrinus*, Ph : *Phrynocrinus*, Po : *Porphyrocrinus*.

Genre	Auteur de la diagnose retenue	Forme calice	Cercle de BB	Cercle de RR	Cavité RR	Synarthries radiales	Structure interradiale	SNA	Dichotomie	IBr1+2
Ba.	Rasmussen 1978	angle entre cerlcle BB et cercle RR	cercle bas et fusionné	séparées par sutures	large et peu profonde			Type B	IBr2	articulation non-musculaire trifasciale
Mo.	Rasmussen 1978	conique, pas de limite anguleuse entre BB et RR	presque même diamètre que hauteur, peuvent être fusionnées	RR d'hauteur similaire [que basales] s'élargissant aboralement					IBr2	articulation synarthrial ou trifasciale
Na.	Clark 1912a	cylindrique, très élongé, H=2xW	exessivement court, triangulaires, basses, apposées latéralement, W=3xH	énormement allongées, H=3xW						
Ci.	Mironov 2000	fort retrécissement entre BB et RR						inconnu		
Di.	Mironov & Pawson 2014	conique, ou en forme d'entonnoir								
Hi.	Mironov & fujita 2021									
Bo.	Rasmussen 1978 [comme pour famille]	présence d'une proxistèle								
Co.	Roux *et al.* 2019	abscence de proximale	sans sutures	sans sutures	ratio cavité sur diamètre 0.35 à 0.55	ratio largueur sur diamètre <0.5, partie interne des aires musculaires ne se relèvent pas	processus interradial ou épine voyante, ou courte et épaisse côte			synostose plane
Rh.	Roux *et al.* 2019	conique inversé	fusionnées avec RR, sans sutures	fusionés avec BB, sans sutures	ratio cavité sur diamètre 0.55 à 0.65		crête élevée, retourné vers l'extérieur		sans dichotomie	trifasciale
De.	Roux *et al.* 2019	sans proximale	occasionellement très allongé et subcylindrique, sutures visibles	sutures entre BB et RR visibles à pas visible	ratio cavité sur diamètre 0.30 à 0.45		crête élevée, retourné vers l'extérieur		sans dichotomie	trifasciale

Genre		Forme calice	Cercle de BB	Cercle de RR	Cavité RR	Synarthries radiales	Structure interradiale	SNA	Dichotomie	IBr1+2
Ca.	Roux *et al.* 2019 **Auteur de la diagnose retenue**	proximale plus longue que basales				de type *Pseudoconocrinus*	sans processus interradial ou épine, insertion des bras subtrapezoidale aussi large que radiales		IBr2	sans pattern trifascial visible
Ch.	Roux *et al*. 2019	sans proximale			ratio cavité sur diamètre 0.50 à 0.60	insertion en forme de croissant	sans aire musculaire surélevée			trifasciale
Pa.	Roux *et al*. 2019	sans proximale, subhemipherique à conique inversé ou légèrement allongé			ratio cavité sur diamètre 0.55 à 0.60	insertion en forme de croissant, fossettes musculaires profondes sans relevement adoral, ratio largeur articulation sur largeur radiale 0.6 à 0.9	crête courte et épaisse			synostose plane
Ps.	Roux *et al*. 2019	variable mais jamais conique sauf juvéniles	sutures souvent visibles		ratio cavité sur diamètre 0.20 à 0.30	longue crête, séparant aires subtrapézoïdales aussi larges que radiales, aire musculaire modéremment concave avec côté adorale légèrement élevé			IBr2, p.e. plusieurs le long du bras	sans pattern trifascial visible
Ph.	Hess & Messing 2011	coupe basse et conique, presque discoïde	avec sutures bien visibles	légèrement plus grandes que BB, avec sutures bien visibles					Plusieurs distalement	
Po.	Messing 2016	légèrement conique, généralement plus haute que large								ligamentaire

Ge.	IBr	KP	Tegmen	Bras	Nombre de rayons	Pattern du bras	Position P1	Section pinnulaires	Pinnulaires	Plaques	Proxistèle	Longueur proxistèle	Mesistèle	Articulation	Dististèle	Fixation
Ba.						1+2 3 4+5 6 7+8 9 10+11 puis toutes les deux articulations						generalement >10				
Mo.					généralement 5, parfois 4-6	1+2 3+4 5+6 7+8 9+10										
Na.													plus élancée que dististèle		robuste	disque d'attache
Ci.						variable	Br5-7		alternance articulation mobiles et fixes	plaques de couverture et en x, sans plaques latérales	discoïdale	>44	pas de segments en forme d'haltère			
Di.	allongés, plus long que calice, en contact latéral proximalement, séparés distalement	IBr	haut			1+2 3+4 5+6 7 ou 1+2 3 4+5 6 7+8 9 10, succession de paires	Br10-14	Forme en V		Sans plaques de couverture et plaques latérales, avec plaques en x	cylindrique	plusieurs columnales				
Hi.		IBr2 et IIBr1+2								plaques latérales [en plus de plaques de couverture et en x]						
Bo.																
Co.				bras inconnus							constriction entre coupe aborale et proxistèle					

Ge.	IBr	KP	Tegmen	Bras	Nombre de rayons	Pattern du bras	Position P1	Section pinnulaires	Pinnulaires	Plaques	Proxistèle	Longueur proxistèle	Mesistèle	Articulation	Dististèle	Fixation
Rh.		IBr2		amincissement à Br3+4	généralement 5, parfois 3 à 7						sans constriction entre coupe aborale et proxistèle		ratio H/D = 3	fosses ligamentaires font 1/3 ou moins du diamètre de la surface articulaire		
De.		IBr2					Br6-8				sans constriction entre coupe aborale et proxistèle			fosses ligamentaires font 2/3 ou plus du diamètre de la surface articulaire		
Ca.																
Ch.				bras inconnus							constriction entre coupe aborale et proxistèle					
Pa.				bras inconnus									légère dépression accentuant la crête fulcrale			
Ps.																
Ph.																
Po.												plusieurs à beaucoup de columnales discoïdes		souvent mesistèle et dististèle avec certaines crypto-synarthries		

Tableau 28. Spécimens actuels analysés dans cette thèse indiquant les différentes techniques utilisées pour chacun. At : Atelecrinidae, Ba : Bathycrinidae, Ph : Phrynocrinidae, Rh : Rhizocrinidae, Se : Septocrinidae, Gu : Guillecrinidae, Co : Comatulidae, Th : Thalassometridae, Ch : Charitometridae, Pe : Pentametrocrinidae, DNA : utilisé dans la phylogénie présentée ici, Cat. N° : numéro de catalogue, CT-scan : tomographe à rayons X (vert : segmenté, jaune : scanné mais non-segmenté), Inst. : Institution d'appartenance du spécimen, MEB : microscope électronique à balayage, Morpho : mesures pour analyse morphométrique. Hol. : holotype, Par : paratype. * : de Hemery 2011, ° : de Hemery *et al.* 2013, ‘ : de Rouse *et al.* 2013.

Famille	Genre	Espèce	Inst.	Cat. N°	Type	CT-scan	ADN	MEB
At.	*Adelatelecrinus*	*sulcatus*	MNHN	IE-2007-7711		OUI	NON	NON
		vallatus	MNHN	IE-2009-9003	Hol.	OUI	OUI*	NON
		vallatus	MNHN	IE-2020-690		OUI	NON	NON
		cf. *vallatus*	NMV	F240174		OUI	NON	NON
		cf. *vallatus*	MNHN	IE-2007-369		OUI	NON	NON
		vallatus/sulcatus	MNHN	IE-2007-7713		OUI	NON	NON
	Atelecrinus	*balanoides*	MNHN	IE-2013-11938		OUI	NON	NON
		balanoides	MNHN	IE-2013-11940		NON	OUI*	NON
		balanoides	MNHN	IE-2023-56		NON	NON	OUI
		helgae	MNHN	IE-2016-1616		OUI	NON	NON
		helgae	MNHN	IE-2020-635		NON	OUI	NON
		helgae	MNHN	« R61 »		NON	NON	OUI
	Paratelecrinus	cf. *conifer*	MNHN	IE-2007-366		OUI	NON	NON
		conifer	MNHN	IE-2009-9004		OUI	OUI*	NON
		laticonulus	MNHN	IE-2012-845	Hol.	OUI	OUI*	NON
		telo	MNHN	IE-2012-846	Hol.	OUI	OUI	NON
		wyvilli	MNHN	IE-2007-7714		OUI	NON	NON
		wyvilli	MNHN	IE-2009-9000		NON	OUI	NON
		sp nov 1	MNHN	IE-2020-704		OUI	OUI	NON
		sp nov 1	MNHN	IE-2020-705		OUI	OUI	NON
		sp nov 1	NMV	F296825-2		OUI	OUI	NON
		sp nov 1	NMV	F296825-ad2		NON	NON	OUI
		sp nov 1	NMV	F296825-ad3		NON	OUI	OUI
		sp nov 1	NMV	F296825-juv		NON	OUI	OUI
	Sibogacrinus	*anomalus*	MNHN	IE-2013-11937		OUI	NON	NON
Ba.	*Bathycrinus*	*australis*	NIWA	ECH37780-186		NON	OUI*	NON
		australis	NIWA	ECH37780-190		OUI	NON	NON
		carpenterii	MNHN	IE-2013-1319		NON	OUI*	NON
		carpenterii	MNHN	IE-2023-98		OUI	NON	NON
		carpenterii	MNHN	IE-2023-100		OUI	NON	NON
		carpenterii	MNHN	IE-2023-106		OUI	NON	NON
		carpenterii	MNHN	IE-2023-159-spc1		NON	NON	OUI
		carpenterii	MNHN	IE-2023-159-spc2		NON	NON	OUI
		carpenterii	MNHN	IE-2023-159-spc5		NON	NON	OUI
		carpenterii	MNHN	IE-2023-159-spc6		NON	NON	OUI
		carpenterii	MNHN	IE-2023-159-spc7		NON	NON	OUI
		carpenterii	MNHN	IE-2023-163-spc8		NON	NON	OUI
		carpenterii	MNHN	IE-2023-159-spc9		NON	NON	OUI
		carpenterii	MNHN	IE-2023-159-spc10		NON	NON	OUI
		complanatus	MNHN	AB2039		NON	OUI	NON
		complanatus	SMF	AB2040a		NON	OUI	OUI

		complanatus	SMF	AB2040b		NON	OUI	OUI
		volubilis	MNHN	IE-2019-2826	Par.	OUI	NON	NON
		sp.	NMV	F240159		NON	OUI	NON
		sp.	NMV	F240180		NON	OUI	NON
		sp.	NMV	F296831		OUI	OUI	NON
	Monachocrinus	cf. *aotearoa*	NMV	F240161-1		OUI	OUI	NON
		cf. *aotearoa*	NMV	F240161-2		NON	OUI	OUI
		cf. *aotearoa*	NMV	F240161-juv1		NON	OUI	NON
		cf. mortenseni	MNHN	IE-2012-922		NON	OUI°	NON
		mortenseni	MNHN	« R71 »		NON	NON	OUI
		recuperatus	MNHN	IE-2023-44		OUI	NON	NON
		recuperatus	MNHN	« R74 »		NON	NON	OUI
		sp.	MNHN	IE-2020-621		OUI	OUI	OUI
	Naumachocrinus	*hawaiiensis*	MNHN	IE-2013-10372		OUI	NON	NON
		hawaiiensis	MNHN	IE-2019-2941		NON	OUI	OUI
		hawaiiensis	MNHN	IE-2020-617-2		NON	OUI	NON
		hawaiiensis	MNHN	« R60 »		NON	NON	OUI
Ph.	*Phrynocrinus*	*nudus*	NIWA	ECH7455		OUI	NON	NON
		nudus	NMV	F112646		NON	OUI°	NON
		nudus	MNHN	« R73 »		NON	NON	OUI
	Porphyrocrinus	*thalassae*	MNHN	IE-2023-26		OUI	OUI°	OUI
		thalassae	MNHN	« R47 »		NON	NON	OUI
		verrucosus	CRECH	144		NON	OUI’	NON
		incrassatus	MNHN	IE-2020-665		NON	OUI	NON
Rh.	*Cherbonniericrinus*	*cherbonnieri*	MNHN	IE-2013-10099	Hol.	OUI	NON	NON
	Democrinus	*globularis*	SNM	CRI16	Hol.	OUI	NON	NON
		japonicus	SNM	CRI62-1	Par.	NON	NON	OUI
		japonicus	SNM	CRI62-2	Par	OUI	NON	NON
		cf. *brevis*	USNM	K2163		NON	OUI’	NON
		cf. *japonicus*	NMV	F240146		OUI	OUI	NON
		cf. *parfaiti*	MNHN	IE-2020-650		OUI	OUI	OUI
		cf. *rawsonii*	MNHN	IE-2013-765		NON	OUI°	NON
		cf. *weberi*	NIWA	35075		NON	OUI°	NON
		sp.	MNHN	IE-2023-4		NON	OUI	NON
		sp.	MNHN	IE-2023-93		OUI	NON	NON
	Rhizocrinus	*lofotensis*	MNHN	IE-2013-1322		NON	OUI*	NON
		lofotensis	MNHN	IE-2023-24		OUI	NON	NON
		lofotensis	MNHN	« R62 »		NON	NON	OUI
Se.	*Rouxicrinus*	sp.	MNHN	IE-2020-646		OUI	NON	OUI
	Zeuctocrinus	*gisleni*	MNHN	IE-2023-27		OUI	NON	NON
		gisleni	MNHN	« R70 »		NON	NON	OUI
Gu.	*Guillecrinus*	*neocaledonicus*	MNHN	IE-2013-10097		OUI	NON	NON
Co.	*Capillaster*	*multiradiatus*	MNHN	IE-2012-850		NON	OUI°	NON
Th.	Koehlermetra	*porrecta*	MNHN	IE-2012-878		NON	OUI°	NON
Ch.	*Poecilometra*	*ornatissima*	NMV	F165921		NON	OUI°	NON
Pe.	*Pentametrocrinus*	cf. *semperi*	MNHN	IE-2012-917		NON	OUI°	NON
	Thaumatocrinus	*renovatus*	NIWA	38027		NON	OUI°	NON

Les diagnoses au niveau de la famille (Tab. 26) ne sont pas très homogènes entre les auteurs. Ainsi, les diagnoses des Rhizocrinidae et des Bourgueticrinidae de Roux *et al.* (2019) mettent le focus sur les caractères des articulations des radiales et sur les columnales. Au contraire, celles des Bathycrinidae et des Septocrinidae de Mironov (2000) mettent en avant l'organisation des pinnules. Au niveau des genres (Tab. 27), on observe la même dichotomie entre les travaux de Mironov (2000) et ceux de Roux *et al.* (2019). Cette différence est notamment due au fait que Roux *et al.* (2019) essayent d'inclure les espèces fossiles pour lesquelles les bras et les pinnules sont encore en grande partie inconnus.

Notons que la diagnose des Atelecrinidae établie par Messing (2013) (Annexe 11) ne mentionne pas la présence d'un *knobby process* et ne fait pas le lien avec les autres Bourgueticrinina.

4. Matériel étudié

4.1. Matériel actuel

Le Tableau 28 liste tous les spécimens actuels analysés en précisant les techniques pour lesquels ils ont été utilisés. Les métadonnées se trouvent dans l'Annexe 1A.

4.2. Matériel fossile

Le Tableau 29 liste tous les spécimens fossiles utilisés en précisant les techniques pour lesquels ils ont été utilisés. Les métadonnées se trouvent dans l'Annexe 1B.

5. Techniques

Toutes les techniques sont détaillées dans la Partie Généralités.

Tableau 29. Spécimens fossiles utilisés dans ce Chapitre indiquant les différentes techniques utilisées pour chacun. Cat. N° : numéro de catalogue, CT-scan : tomographe à rayons X, Hol. : holotype, Inst. : Institution d'appartenance du spécimen, MEB : microscope électronique à balayage, Par : paratype.

Famille	Genre	Espèce	Inst.	Cat. N°	Type	CT-scan	MEB
Bathycrinidae	*Paleobathycrinus*	*windi*	SNM	MGUH8969a	Hol.	OUI	NON
		windi	SNM	Sup. Mat.		NON	OUI
incertae sedis	*Dolichocrinus*	*aberrans*	MNHN	F-A81690		OUI	NON
		aberrans	MNHN	F-A89406		NON	OUI
		aberrans	MNHN	F-A89407		NON	OUI
		aberrans	MNHN	Sup. Mat.		NON	OUI
Rhizocrinidae	*Bourgueticrinus*	*ellipticus*	MNHN	F-A25490-1		OUI	NON
	Cherbonniericrinus	*requiensis*	MNHN	F-A82013	Hol.	OUI	NON
	Conocrinus	*thorenti*	MNHN	F-R54426		OUI	NON
	Democrinus	elongatus	MNHN	F-A82010		OUI	NON
		elongatus	MNHN	F- A69937spc1		OUI	NON
		elongatus	MNHN	F- A69937spc2		OUI	NON
	Globulocrinus	*amphoriformis*	MNHN	F-A82011	Hol.	OUI	NON
	Paraconocrinus	*pyriformis*	MGP-PD	F-Padova-PO05		OUI	NON
		pyriformis	MGP-PD	F-Padova-PO10		OUI	NON
		pyriformis	MGP-PD	F-Padova-PO12		OUI	NON
		pyriformis	MGP-PD	F-Padova-PO14		OUI	NON
		pyriformis	MNHN	F-A81689		OUI	NON
	Pseudoconocrinus	*doncieuxi*	MNHN	F-A69944-1		OUI	NON
		lavadensis	MNHN	F-A82001	Hol.	OUI	NON

Chapitre III : Les Bourgueticrinina actuels

Ce chapitre regroupe toutes les études effectuées sur des Bourgueticrinina actuels. Il permettra de répondre aux trois premiers objectifs de cette Partie, à savoir :

1. compléter l'échantillonnage des caractères dans la faune actuelle ;
2. caractériser les tendances ontogéniques de ces caractères ;
3. identifier les synapomorphies au sein des genres actuels ;

1. Nouvelles observations de la morphologie des stades adultes

Dans cette section seront étudiés les ossicules du calice (synarthrie des radiales, organisation des canaux du SNA, cercle de basales) ainsi que les primibrachiales (morphologie générale, *knobby process*, articulation IBr1+2) des différents genres au sein des Bourgueticrinina actuels. De plus, ici sont présentées des observations des différents types de columnales pour différents taxons non figurés à ce jour afin de combler certaines lacunes de la littérature. Ces observations sont une combinaison d'observations faites au microscope électronique à balayage et d'observations faites avec de la tomographie à rayons X. A des fins de comparaison des observations ont aussi été faites sur des Septocrinidae, famille de crinoïdes pédonculés au sein des Comatulida mais externe aux Bourgueticrinina.

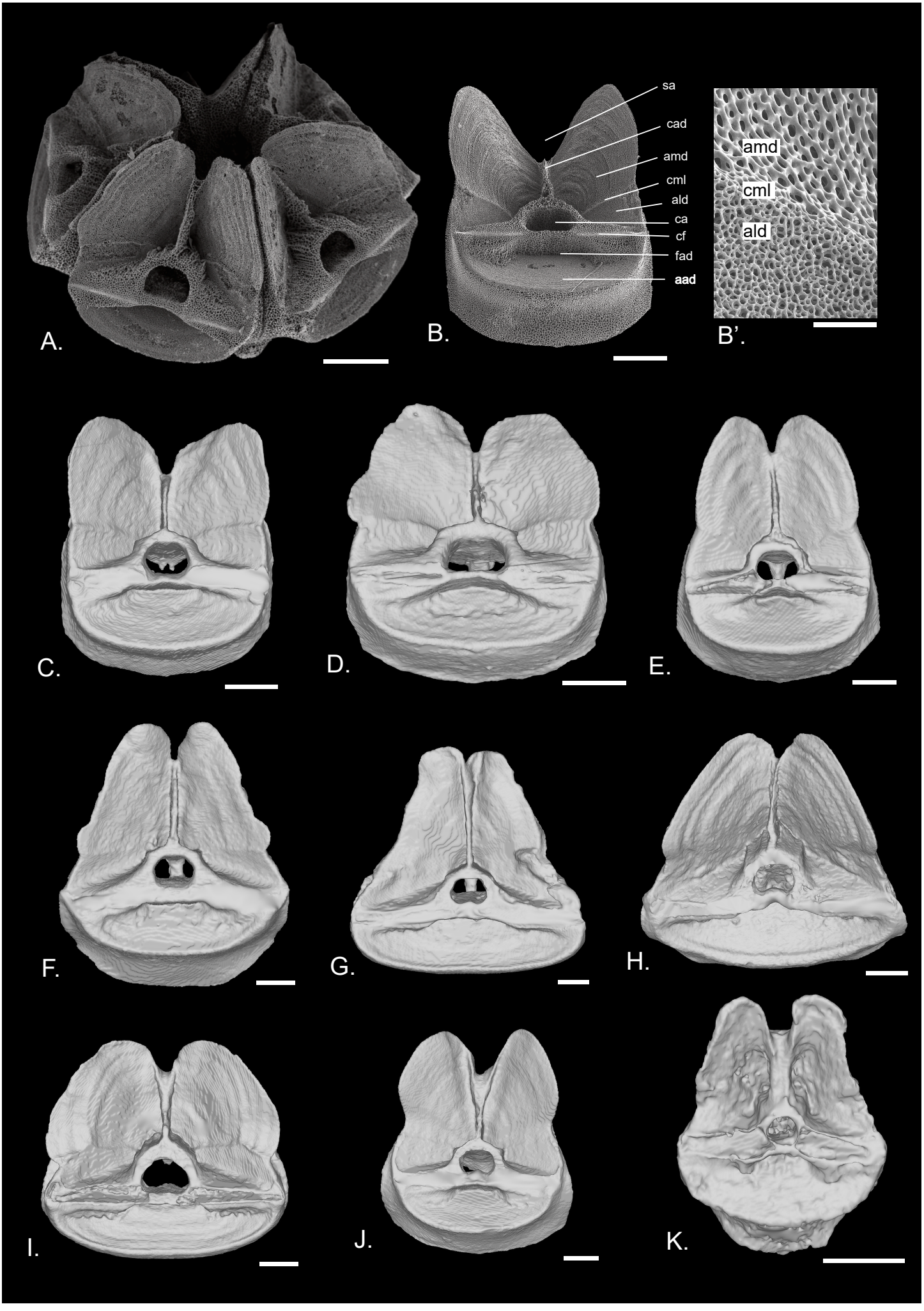
1.1. Résultats

1.1.1. Synarthries des radiales

Famille des Atelecrinidae

Les genres *Atelecrinus*, *Adelatelecrinus* et *Paratelecrinus* présentent des radiales séparées par de fins sillons peu profonds et s'élargissant vers la crête fulcrale (Fig. 115A). Ainsi, les crêtes fulcrales de deux radiales adjacentes ne sont pas en contact. L'aire ligamentaire aborale est courte et présente des bords latéraux plus ou moins arrondis (*e.g.* Fig. 115B). Elle présente une fosse adorale en position médiane plus ou moins profonde. La crête fulcrale est une fine ligne de stéréome syzygial portée par la paroi épaisse séparant les aires aborales et adorales. Le canal axial est entouré d'un épais rebord qui présente des coins adoraux. Ces coins sont contigus avec de fines crêtes à peine discernables séparant les aires ligamentaires adorales des aires musculaires adorales. Les aires ligamentaires adorales sont courtes comparées à l'aire musculaire adorale. Son bord latéral est plus ou moins convexe en fonction des espèces. L'aire musculaire adorale est généralement longue et large. Elle est arrondie chez les deux espèces d'*Atelecrinus*, alors que chez *Adelatelecrinus* et *Paratelecrinus* elle peut être plus ou moins arrondie ou concave en fonction des espèces. Adoralement elle présente un sillon adoral plus ou moins profond en fonction des espèces. Le point le plus aboral du sillon est connecté par une crête adorale simple au rebord entourant le canal axial. De ce fait, cette crête divise les deux aires musculaires adorales. Chez certaines espèces de *Paratelecrinus* la partie la plus adorale de la crête montre une dichotomie formant un V (Figs 115I, J).

Figure 115. Illustrations des radiales d'*Atelecrinus* (A-D), *Adelatelecrinus* (E, F), *Paratelecrinus* (G-J) et *Sibogacrinus* (K). A-B. MEB. C-K. maillage Ctscan. A. Cercle de radiales d'*Atelecrinus helgae* (R61 - no Cat N° found), vue latéralo-adorale. B. Radiale isolée d'*Atelecrinus balanoides* MNHN-IE-2023-56, vue externe. B'. Zoom sur la cml C. *Atelecrinus balanoides* IE-2013-11938, vue adorale. D. *Atelecrinus helgae* IE-2007-7714, vue adorale. E. *Adelatelecrinus sulcatus* IE-2007-7711, vue adorale. F. *Adelatelecrinus vallatus* IE-2020-690, vue adorale. G. *Paratelecrinus telo* IE-2012-846, vue adorale. H. *Paratelecrinus laticonulus* IE-2012-845, vue adorale. I. *Paratelecrinus conifer* IE-2013-9004, vue adorale. J. *Paratelecrinus* sp. nov. 1 IE-2020-704, vue adorale. K. *Sibogacrinus anomalus* IE-2013-11938, vue adorale. aad: aire ligamentaire aborale, ald: aire ligamentaire adorale, amd: aire musculaire adorale, ca: canal axial, cad: crête adorale, cf: crête fulcrale, cml: crête séparant aire musculaire et aire ligamentaire, fad: fosse ligamentaire adorale, sa: sillon adoral. Échelle : A-K = 500 µm, B' = 50 µm.


A.
B.
sa
cad
amd
cml
ald
ca
cf
fad
aad
B'.
amd
cml
ald
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.

L'articulation radiale de *Sibogacrinus* (Fig. 115K, Annexe 3C) diffère de celle des autres Atelecrinidae, principalement par le fait que la crête adorale est épaisse et présente un sillon tout au long. Les aires musculaires adorales sont allongées et relativement pointues adoralement.

Famille des Bathycrinidae

Chez *Bathycrinus*, les synarthries musculaires des radiales sont séparées par un sillon peu profond et régulier tout au long du bord latéral (Figs 116A-B). L'aire ligamentaire aborale et la crête fulcrale sont généralement moins larges que la largeur maximale de la radiale. L'aire ligamentaire aborale présente une profonde fosse aborale qui occupe parfois pratiquement l'entièreté de l'aire aborale (Fig. 116C). Le canal axial est entouré d'un épais rebord qui présente des coins adoraux. Ces coins sont contigus avec les fines crêtes à peine discernables séparant les aires ligamentaires adorales des aires musculaires adorales. Les aires adorales sont profondes le long du canal axial. L'aire ligamentaire adorale est très courte comparée à l'aire musculaire adorale. Les aires musculaires adorales sont subtriangulaires, larges vers le canal axial et deviennent très fines adoralement. En vue adorale, les marges latérales sont droites. En vue latérale, la marge est d'abord droite le long de l'aire ligamentaire adorale, puis devient profondément concave (Fig. 116E). La pointe adorale s'élève généralement au-dessus de la ligne de la crête fulcrale (= les « apophyses radiales supérieures » de Mironov 2019 et Mironov *et al.* 2021). Chez le paratype de *B. volubilis*, les aires musculaires adorales sont plus courtes et ne dépassent pas la hauteur de la crête fulcrale. Les deux aires musculaires adorales peuvent fusionner adoralement. Un sillon adoral est souvent visible. On observe souvent, deux crêtes adorales parallèles très courtes et fines, qui se prolongent adoralement depuis le canal axial délimitant le bord interne des aires musculaires adorales.

Les synarthries des radiales de *Monachocrinus* sont séparées par un sillon peu profond et régulier tout au long du bord latéral (Figs 116H, I). L'aire ligamentaire aborale est courte et plus étroite que la largeur maximale de la radiale. Elle présente une fosse ligamentaire profonde. Les aires adorales sont profondément creusées autour du canal axial. Les aires ligamentaires adorales sont très courtes comparé aux aires musculaires adorales. Les aires musculaires adorales ont tendance à fusionner adoralement, il n'y a donc généralement pas de sillon adoral (Figs 116F, K). Deux très courtes crêtes adorales parallèles se prolongent adoralement depuis le canal axial délimitant le bord interne des aires musculaires. Chez *M.* cf. *aotearoa,* on peut discerner deux petites fossettes peu profondes de part et d'autre des rebords internes des aires musculaires, accolées à la paroi du canal axial (Fig. 116H). La partie adorale des aires musculaires adorales ne s'élève pas. Au contraire, la pointe est éversée latéralement et adoralement (Figs 116G, J). La surface articulaire est plane (perpendiculaire à l'axe du calice).

Chez *Naumachocrinus*, les radiales sont fusionnées malgré des sutures visibles sur la surface latérale du calice (Fig. 116L). L'aire ligamentaire aborale a un contour arrondi avec des limites latérales qui font la largeur maximale de la radiale. Elle est large, plane et peu profonde à l'exception d'une fosse ligamentaire profonde mais étroite en position médiane. La crête fulcrale est plus courte que la largeur maximale de la radiale (Fig. 116L). Le canal axial est entouré aboralement par la crête fulcrale et latéralement par les aires ligamentaires adorales. Ces dernières se prolongent de part et d'autre, pratiquement jusqu'au niveau du rebord adoral du canal axial. Leur surface s'approfondit légèrement vers les côtés latéraux de la radiale. Les aires musculaires adorales sont subtriangulaires et profondes, formant des fosses. Elles présentent une maille calcitique irrégulière qui atteint presque la même hauteur que les surfaces des aires ligamentaires adorales. Une crête interradiale part des extrémités latérales de la crête fulcrale et s'élève adoralement formant de hautes parois séparant les aires musculaires adorales

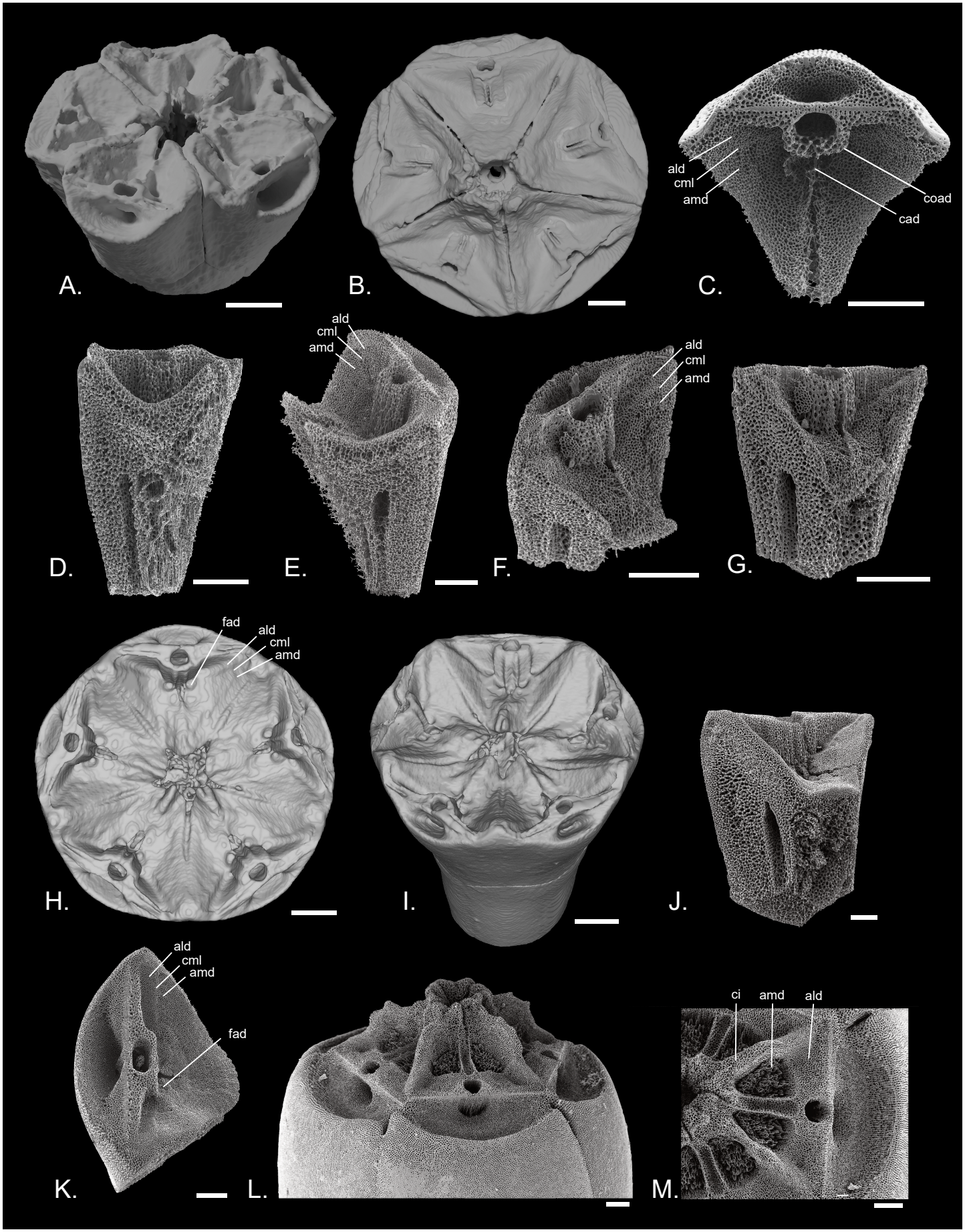


Figure 116. Radiales de *Bathycrinus* (A-E), Monachocrinus (F-K), Naumachocrinus (L, M). A, B, H, I : maillage CTscan. C-G, J-M : MEB. A. Calice de *Bathycrinus volubilis* IE-2019-2816 paratype, vue latéralo-adorale. B. Cercle de radiales de *Bathycrinus australis* ECH3778-190, vue adorale. C-D. *Bathycrinus carpenterii* IE-2023-159-spc1. C. Radiale, vue adorale. D. Radiale, vue latérale. E. *Bathycrinus complanatus*, AB2040b (petit), vue latéralo-interne. F. *Monachocrinus mortenseni* (R71 - no Cat N°), vue latéralo-adorale. G. même radiale que F, vue latéralo-interne. H-K. *Monachocrinus* cf. *aotearoa*. H. F240161-1, Cercle de radiales, vue adorale. I. F240161-1, Calice, vue latéralo-adorale. J. F240161-2, Radiale, vue latéralo-interne. K. F240161-2, Radiale, vue latérale. L-M. *Naumachocrinus hawaiiensis* (R60 - no Cat N°). L. Vue latéralo-adorale. M. Vue adorale d'une seule synarthrie. ald: aire ligamentaire adorale, amd: aire musculaire adorale, cad : crête adorale, ci : crête interradiale, cml: crête séparant aire musculaire et aire ligamentaire, coad : coin adoral, fad : fossette adorale. Échelle : A, B, H, I = 500 µm, C-G, J-M = 250 µm.

des synarthries adjacentes (Fig. 116M). Adoralement la crête interradiale atteint un processus interradial haut, à partir duquel de courtes parois adorales délimitent adoralement les aires musculaires. La dépression axiale est étroite et le bouchon axial n'est pas visible. Un étroit sillon adoral sépare les deux parois adorales des processus interradiaux. Il est plus étroit que le sillon adoral délimité par les deux crêtes adorales délimitant le bord interne des fosses musculaires adorales. Le sillon entre les deux peut être profond.

Famille des Phrynocrinidae

Les synarthries des radiales de *Phrynocrinus* ont la particularité d'avoir un contour plus ou moins circulaire en fonction des spécimens (Figs 117A, C). Les sillons délimitant les différentes radiales sont profonds. La largeur minimale de ces sillons se trouve adoralement à la crête fulcrale. L'aire ligamentaire aborale, hémisphérique, est aussi large que la crête fulcrale. Cette dernière est coupée en deux en position médiane par la fosse ligamentaire adorale. De cette coupure s'étendent deux rides épaisses jusqu'au canal axial, qui se trouve adoralement à la crête fulcrale. Le diamètre de ce dernier est proportionnellement petit (environ un dixième de la largeur maximale de la radiale). La distinction entre les aires ligamentaires adorales et les aires musculaires adorales n'apparait pas de façon évidente sur les maillages. L'aire musculaire adorale est plus petite que l'aire ligamentaire adorale. Une crête large, épaisse et arrondie semble séparer les deux. Le rebord adoral de la radiale est incurvée en direction aborale. Un

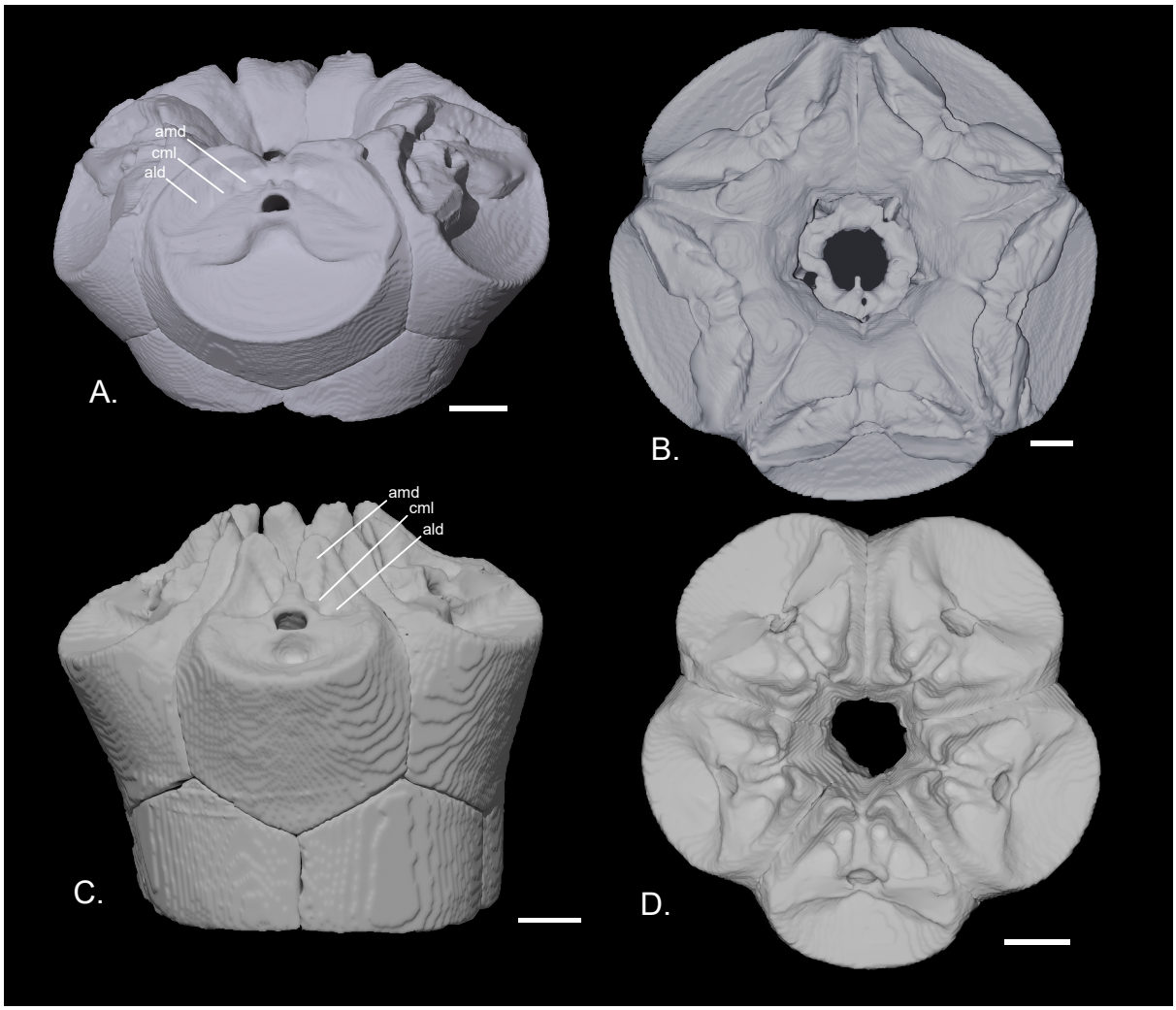


Figure 117. Maillages de calices de Phrynocrinidae. A, B. *Phrynocrinus nudus* ECH-7455. A. Vue latérale. Vue adorale. C, D. *Porphyrocrinus thalassae* IE-2023-26. C. Vue latérale. D. Vue adorale. ald: aire ligamentaire adorale, amd: aire musculaire adorale, cml: crête séparant aire musculaire et aire ligamentaire. Échelle : A, B = 1 mm, C, D = 500 µm.

sillon adoral profond sépare les deux aires musculaires. Du canal axial se prolongent adoralement deux crêtes adorales délimitant le bord interne des aires musculaires adorales. Le sillon entre les deux peut être profond.

Les synarthries des radiales de *Porphyrocrinus* sont séparées par des profonds sillons (Figs 117C, D). La largeur minimale de ces sillons se trouve à la hauteur de la crête fulcrale. La largeur augmente de part et d'autre de la crête fulcrale. La forme générale de la synarthrie est allongée et arrondie aboralement. La largeur maximale se trouve aboralement à la crête fulcrale. L'aire ligamentaire aborale est grande. Elle présente une fosse aborale profonde mais étroite en position médiane. Le canal axial est entouré d'un rebord relativement épais avec des coins adoraux. De ces coins s'élancent des fines crêtes bien marquées séparant les aires ligamentaires adorales des aires musculaires adorales. L'aire ligamentaire adorale forme une fossette de taille supérieure à la fossette de l'aire musculaire adorale. Les pointes des aires musculaires adorales sont effilées mais arrondies distalement. Un sillon adoral profond sépare les deux aires musculaires. Du canal axial se prolongent adoralement deux crête adorales qui peuvent fusionner entièrement ou partiellement.

Famille des Septocrinidae

Chez *Rouxicrinus* les radiales semblent fusionnées (Figs 118A, B). Des sutures sont visibles dans la partie aborale du cercle de radiales, mais il n'y a pas de séparation claire dans la moitié adorale. En effet, chaque synarthrie est séparée par une crête interradiale simple. L'aire

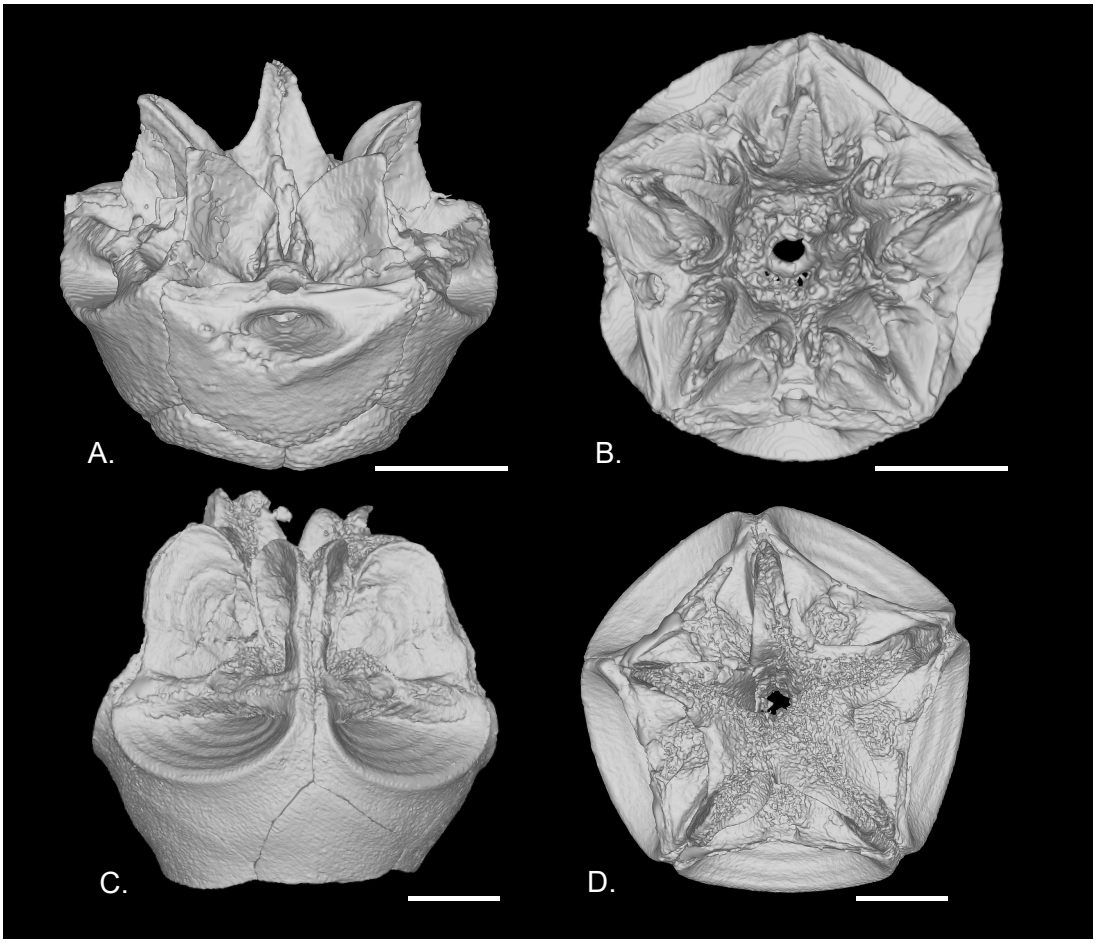


Figure 118. Maillages des calices de Septocrinidae (pas des Bourgueticrinina). A., B. *Rouxicrinus* sp. IE-2020-649. A. Vue latérale. B. Vue adorale. C, D. *Zeuctocrinus gisleni* IE-2023-27. C. Vue latérale. D. Vue adorale. Échelle = 1mm.

ligamentaire aborale est arrondie. Elle est aussi large que la crête fulcrale et présente une fosse aborale large et profonde en position médiane. Le canal axial est entouré par une paroi épaisse sans coins adoraux marqués. En revanche, deux épaisses crêtes adorales avec un profond sillon adoral délimitent le bord interne des aires adorales. Ces dernières présentent une aire ligamentaire adorale étroite et une large aire musculaire adorale séparées par une crête marquée. Les aires musculaires adorales sont crochues : depuis la crête séparant les deux aires adorales, le bord externe de la radiale s'élève presque perpendiculairement et, avec une forme légèrement concave, forme une pointe avant de retomber en un arc convexe formant le sillon adoral.

Chez *Zeuctocrinus*, des sillons séparent les deux radiales adjacentes (Figs 118C, D). Ces sillons ont leur largeur minimale au niveau de la crête fulcrale et s'élargissent de part et d'autre, mais de façon plus importante du côté aboral. L'aire ligamentaire aborale est large est arrondie. Elle ne présente pas de fosse aborale délimitée. Sur les maillages, il n'y a pas de crête adorale bien définie partant de la paroi délimitant adoralement le canal axial. En revanche, il y a une masse squelettique dont la morphologie ne présente pas de forme bien définie. A partir de cette structure, s'élance une fine crête presque perpendiculairement vers le haut et qui atteint le sillon adoral. L'aire ligamentaire adorale est relativement étroite. Les aires musculaires adorales sont larges et fortement arrondies adoralement.

1.1.2. Cavités du système nerveux aboral

Famille des Atelecrinidae

Chez les différents spécimens d'*Atelecrinus*, d'*Adelatelecrinus* et de *Paratelecrinus* étudiés ici, on observe une grande ouverture dans chaque coin lateralo-aboral interne de la radiale. Ces ouvertures peuvent être aboralement séparées par un pont calcitique, ou être continues. Les deux ouvertures sont continues chez *Atelecrinus* (Figs 119A, D, E), alors que chez les genres *Adelatelecrinus* (Figs 119F, G) et *Paratelecrinus* (Figs 119 H-K), cet état de caractère semble varier au sein des espèces. Les canaux fusionnent radialement pour former le canal radial menant vers les bras (= canal axial) et sortir du côté adoral de la radiale (Fig. 120A). Ils sont continus entre les radiales adjacentes, formant ainsi l'anneau nerveux (Fig. 121A). Interradialement, ils s'ouvrent aboralement et se connectent avec l'anneau traversant les basales (Figs 120B). L'organisation des cavités du système nerveux des genres *Atelecrinus*, *Adelatelecrinus* et *Paratelecrinus* est de type B *sensu* Bohn et Heinzeller (1999)(Fig. 121A).

Chez *Sibogacrinus,* la radiale présente deux ouvertures de chaque côté : une ouverture dans le coin lateralo-aboral interne (les ouvertures inférieures) et une à mi-hauteur de l'ossicule le long du bord latéral interne (les ouvertures supérieures) (Figs 119C, 20C, D). Les ouvertures supérieures sont connectées par un canal parallèle à la crête fulcrale. Ce canal forme l'anneau nerveux entre radiales adjacentes. De ce canal bifurque le canal axial en position radiale. A partir des ouvertures aborales, remontent deux canaux indépendants qui se connectent au canal de l'anneau nerveux de part et d'autre du canal axial (Fig. 120C). Les ouvertures inférieures de deux radiales adjacentes convergent et s'ouvrent en position interradiale au-dessus de l'ouverture du canal nerveux traversant la basale (Fig. 120D). La basale, haute et approximativement en forme d'une pyramide tronquée à base en croix, possède un canal nerveux long et étroit (Fig. 120D). L'organisation des cavités du système nerveux de *Sibogacrinus* est de type-I *sensu* Bohn et Heinzeller (1999).

Famille des Bathycrinidae

Les trois genres étudiés ici, *Bathycrinus*, *Monachocrinus* et *Naumachocrinus*, présentent un système nerveux de type B *sensu* Bohn et Heinzeller (1999) (Figs 121B-E). Les canaux

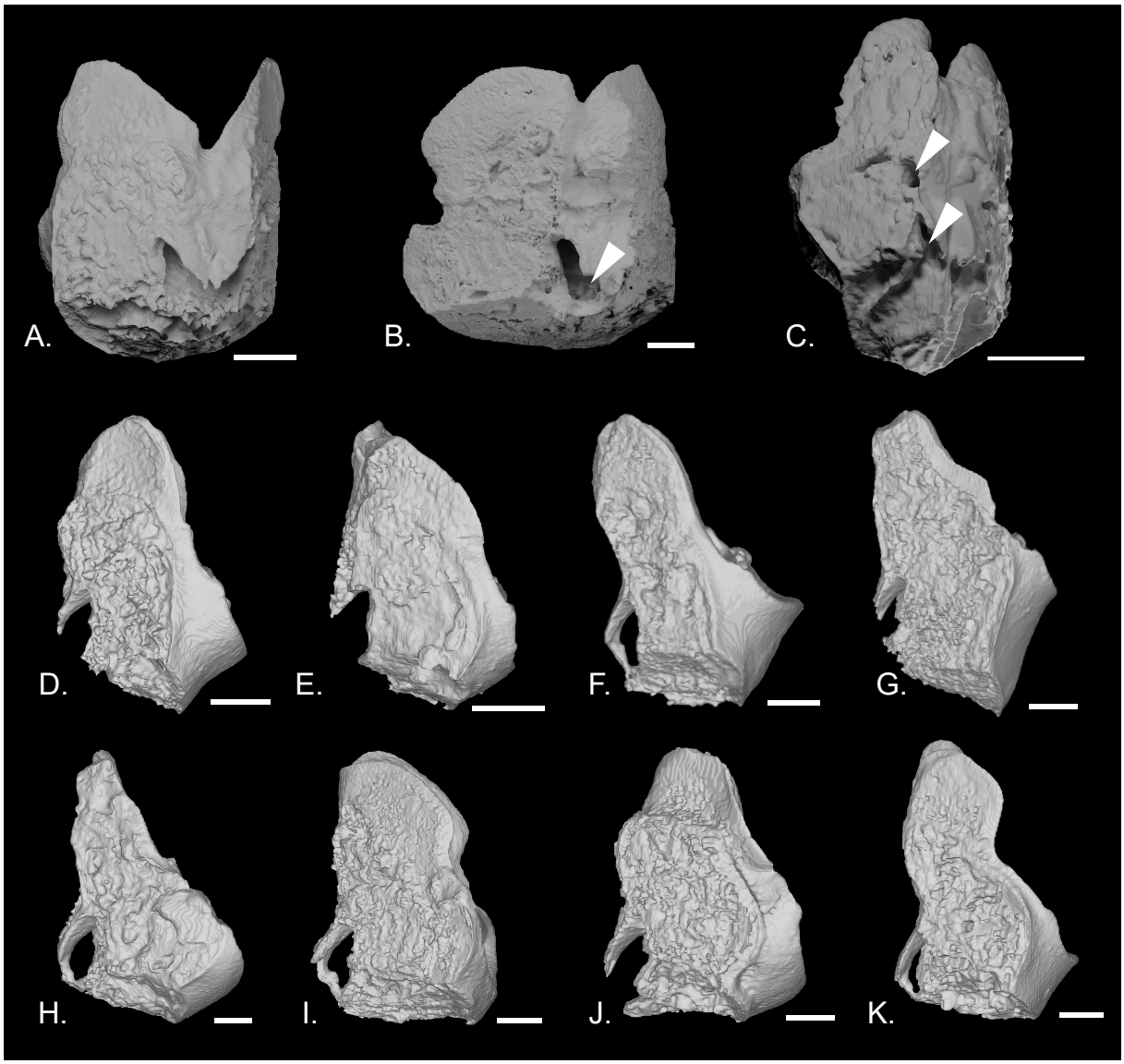


Figure 119. Maillages des radiales d'*Atelecrinus* (A, D, E), *Adelatelecrinus* (F, G), *Paratelecrinus* (B, H-K) et *Sibogacrinus* (C). A. Vue latéralo-interne, *Atelecrinus balanoides* IE-2013-11938. B. Vue latéralo-interne, *Paratelecrinus laticonulus* IE-2012-845. C. Vue latéralo-interne *Sibogacrinus anomalus* IE-2013-11938. D. *Atelecrinus balanoides* IE-2013-11938, vue latérale. E. *Atelecrinus helgae* IE-2007-7714, vue latérale. F. *Adelatelecrinus sulcatus* IE-2007-7711, vue latérale. G. *Adelatelecrinus vallatus* IE-2020-690, vue latérale. H. *Paratelecrinus telo* IE-2012-846, vue latérale. I. *Paratelecrinus laticonulus* IE-2012-845, vue latérale. J. *Paratelecrinus conifer* IE-2013-9004, vue latérale. K. *Paratelecrinus* sp. nov. 1 IE-2020-704, vue latérale. Flèches : ouvertures des canaux du système nerveux aboral. Échelle = 500 µm.

interradiaux de *Naumachocrinus*, particulièrement longs, sont interrompus à plusieurs reprises par ce qui ressemble à des recristallisations du stéréome chez le spécimen scanné. Les trois genres présentent des canaux interradiaux beaucoup plus fins que les canaux radiaux menant aux bras. Les canaux interradiaux s'élargissent fortement latéralement avant d'atteindre l'anneau nerveux. Cependant, le diamètre général n'augmentant pas, ils créent ainsi une structure triangulaire large mais plate. Chez les trois genres, les basales présentent un canal unique en position interradiale (Figs 122C-E).

Famille des Phrynocrinidae

Les deux espèces *Phrynocrinus nudus* et *Porphyrocrinus thalassae* ne présentent pas de canaux autres que le canal radial (Figs 121H, I). En effet, la moitié aborale interne de la radiale est creuse. Le canal radial s'ouvre ainsi dans cette cavité. Les basales ne présentent pas non plus

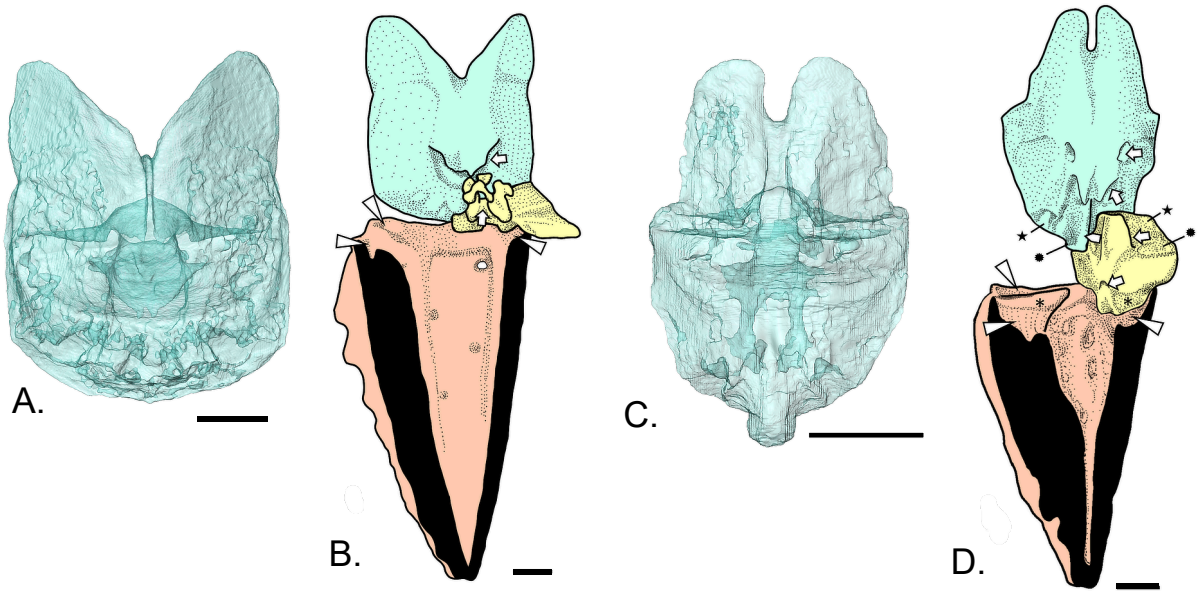


Figure 120. Comparaison entre *Atelecrinus balanoides* (A, B) et *Sibogacrinus anomalus* (C, D). A, C. Maillages en transparence de la radiale. B, D. Dessins schématiques de l'anatomie interne et interconnexion entre des radiales (vert), basales (jaune) et la centrodorsale (orange). Les flèches indiquent les ouvertures des canaux du système nerveux aboral, les pointes de flèches triangulaires indiquent les puits adoraux de la centrodorsale, la pointe de flèche carrée indique la carène aborale de la radiale de *Sibogacrinus anomalus*. Les différents symboles indiquent les structures s'imbriquant entre la centrodorsale et la basale (*) et entre la basale et la radiale (★,✹) Échelle = 500 µm.

de canal (Figs 121F, G). Cependant, à l'ouverture du canal radial, un sillon se forme de part et d'autre délimitant les contours de l'anneau nerveux. Les basales de *Phrynocrinus* présentent une connexion avec les radiales en position interradiale alors qu'elles en sont presque entièrement détachées ailleurs, à l'exception du bord externe et d'épaississement en stéréome syzygial (Fig. 122F).

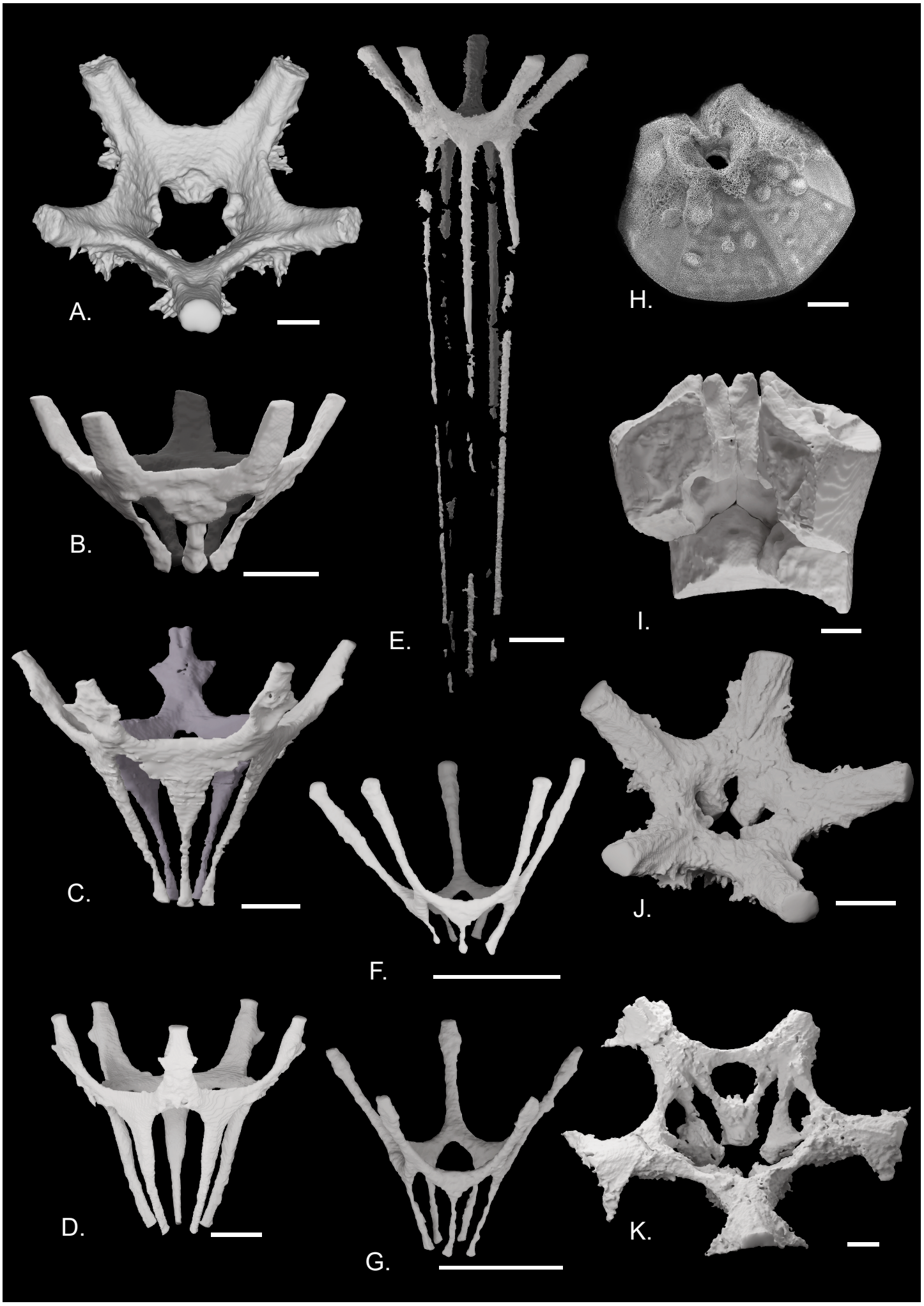
Famille des Rhizocrinidae

Les Rhizocrinidae étudiés ici, *Rhizocrinus*, *Cherbonniericrinus* et différentes espèces de *Democrinus*, présentent tous un système nerveux de type B *sensu* Bohn et Heinzeller (1999) (Figs 121F, G). Les trois genres présentent des canaux interradiaux beaucoup plus fins que les canaux radiaux menant aux bras. Le premier s'élargit fortement latéralement avant d'atteindre l'anneau nerveux. Cependant, le diamètre général n'augmente pas, créant une structure triangulaire large mais plate.

Famille des Septocrinidae

Les Septocrinidae étudiés ici, un *Zeuctocrinus* (Fig. 121J) et un *Rouxicrinus*, présentent tous les deux un système nerveux de type B *sensu* Bohn et Heinzeller (1999). Les nerfs interradiaux sont presque aussi épais que les nerfs radiaux menant aux bras. Ils ne s'élargissent pas fortement avant d'atteindre l'anneau nerveux. La structure globale est courte et épaisse. La présence d'un canal interradial traversant les basales ne semble pas être confirmée chez ces spécimens (Fig. 122H).

Figure 121. Maillages (sauf H) des canaux du système nerveux aboral au sein de différents Bourgueticrinina et d'autres crinoïdes pédonculés au sein des Comatulida. A. *Adelatelecrinus vallatus* IE-2013-9003 holotype, vue latéralo-adorale. B. *Bathycrinus volubilis* paratype IE-2019-2826, vue latérale. C. *Bathycrinus australis* ECH37780-190, vue latérale. D. *Monachocrinus* cf. *aotearoa* F240161-1, vue latérale. E. *Naumachocrinus hawaiiensis* IE-2013-10372, vue latérale. F. *Cherbonniericrinus cherbonnieri* IE-2013-10099, vue latérale. G. *Democrinus* cf. *japonicus* NMV-F24014), vue latérale. H. Image MEB de la surface aborale de la radiale de *Phrynocrinus nudus* (R73 – no Cat. N°). I. Deux basales et trois radiales connectées montrant la cavité dans le calice de *Porphyrocrinus thalassae* IE-2023-26. J. *Zeuctocrinus gisleni* IE-2023-27 (Septocrinidae), vue latéralo-adorale. K. *Guillecrinus neocaledonicus* IE-2013-10097 (Guillecrinidae) vue latéralo-adorale. Échelle : A-G, I-K = 500 µm, H = 1 mm.


A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.

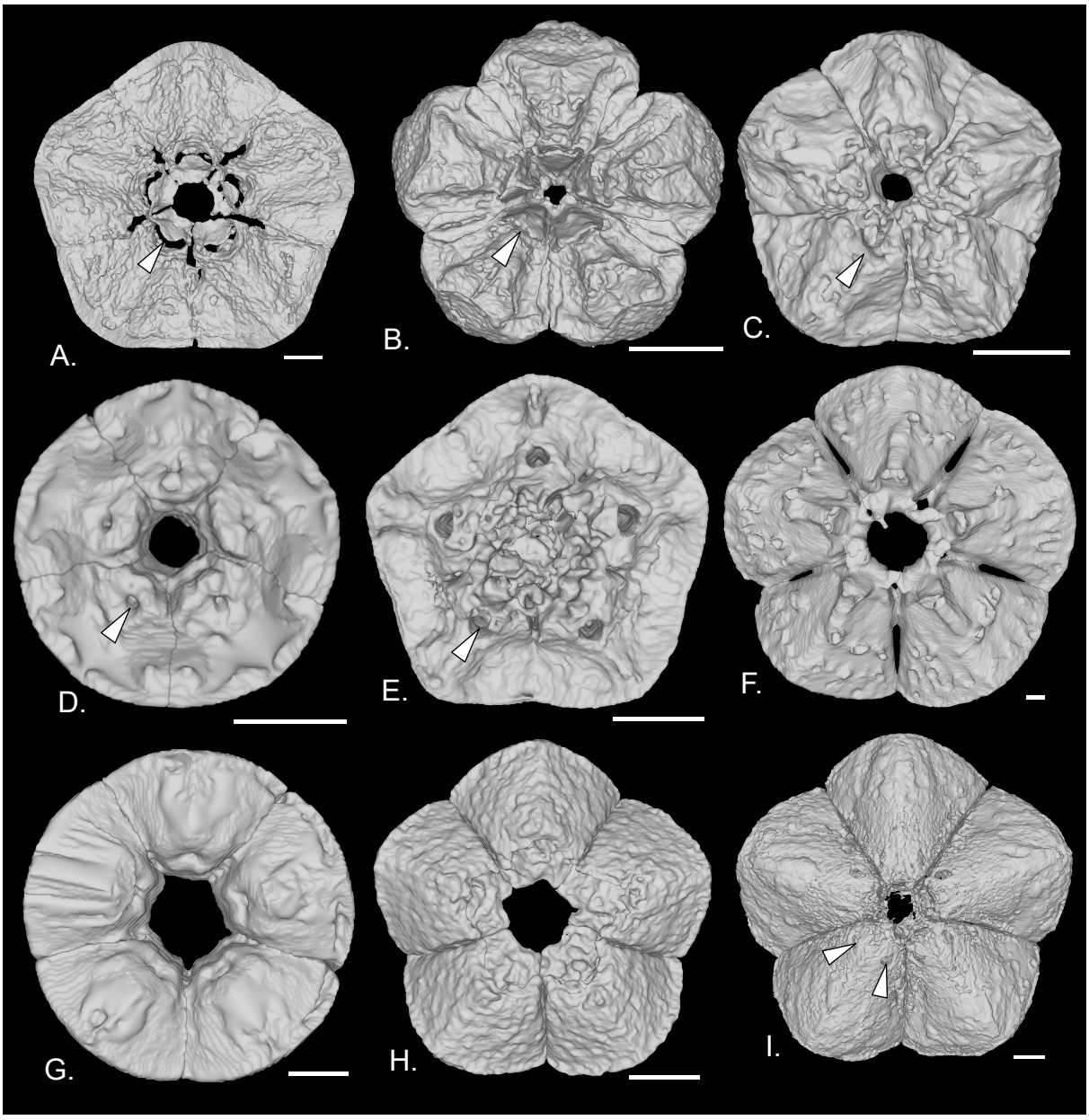


Figure 122. Maillages des cercles de basales en vue adorale chez différents Bourgueticrinina et autres Comatulida pédonculés. A. *Adelatelecrinus vallatus* IE-2013-9003 holotype. B. *Sibogacrinus anomalus* IE-2013-11938. C. *Bathycrinus volubilis* paratype IE-2019-2826. D. *Bathycrinus australis* ECH37780-190. E. *Monachocrinus* cf. *aotearoa* F240161-1. F. *Phrynocrinus nudus* ECH7455. G. *Porphyrocrinus thalassae* IE-2023-26. H. *Rouxicrinus* sp. IE-2020-649. I. *Guillecrinus neocaledonicus* IE-2013-10097. Échelle : A-E, G-I = 500 µm, F = 1 mm.

Famille des Guillecrinidae

Le spécimen de *Guillecrinus neocaledonicus* scanné présente un système de type-I *sensu* Bohn et Heinzeller (1999). Les nerfs interradiaux bifurquent au sein des basales et présentent ainsi deux ouvertures aborales (Fig. 122I). Les radiales possèdent quatre ouvertures internes.

1.1.3. Primibrachiales et axillaires

Famille des Bathycrinidae

Le genre *Bathycrinus* est amplement illustré dans la littérature (Mironov 2019 ; Mironov *et al.* 2021). Le spécimen IE-2019-2826, paratype de *B. volubilis*, est analysé car la face aborale des IBr n'a pas encore été illustrée (Fig. 123A). La IBr1 est subrectangulaire, plus haute que large, avec une légère constriction au tiers proximal. La IBr2 est axillaire. Elle est subpentagonale,

généralement plus large que haute et généralement plus large distalement que proximalement. La IBr2 est généralement plus courte que la IBr1. Les deux IBr sont peu épaisses, donnant un aspect aplati. Les aires musculaires adorales de la synarthrie musculaire proximale de la IBr1 ont des bordures latérales externes convexes qui se relèvent distalement. Leurs pointes sont collées à la surface adorale de la IBr1. La hauteur et le repli des aires musculaires adorales semblent varier entre espèces. Le sillon adoral est profond tout au long des deux IBr. De part et d'autre, des grands rebords se développent entre la pointe des aires musculaires adorales proximales de la IBr1 et les aires musculaires adorales externes distales de la IBr2ax. Le coté interne de ces rebords est droit. On peut parfois distinguer des sillons longeant les parois du sillon adoral. Les synarthries musculaires distales de la IBr2ax sont fortement asymétriques (Fig. 124A). Ainsi, la bifurcation du sillon adoral est peu visible (Fig. 123A), cachée par les aires musculaires adorales externes des deux articulations distales qui s'étendent vers cette région médiane. Les aires adorales internes sont réduites à des aires très fines (Fig. 124A). Seule la crête adorale des aires adorales internes est discernable. Les aires adorales internes forment une structure recourbée distalement mais ne dépassant généralement pas la pointe distale de la surface aborale de la IBr2ax. Un septum sépare les deux synarthries. Son point le plus distal peut dépasser (de peu) le point le plus distal de la surface aborale de la IBr2ax. La surface aborale des deux IBr est marquée par une élévation médiane et de fines extensions latérales. La connexion entre les deux crée une surface concave de part et d'autre de l'élévation médiane ; les crêtes fulcrales des synarthries distales n'atteignent pas les extrémités latérales de l'ossicule. L'élévation médiane bifurque sur la IBr2. Une dépression se forme en général sur la surface aborale entre les deux articulations distales.

Chez le genre *Monachocrinus,* la IBr1 est subrectangulaire, plus haute que large, avec une légère constriction au tiers proximal (Fig. 123B). La IBr2 est axillaire. Elle est subpentagonale, généralement aussi large que haute et sans élargissement distal. La IBr2 est généralement plus courte que la IBr1. Les deux IBr sont peu épaisses, donnant un aspect aplati. Les aires musculaires de la synarthrie musculaire proximale de la IBr1 ont les bordures latérales externes concaves, et leurs extrémités distales s'étendent presque perpendiculairement au plan proximal-distal de l'ossicule. Le sillon adoral est marqué tout au long des deux IBr et ces bords internes sont plutôt droits (une légère constriction semble avoir lieu à mi-hauteur de la IBr2ax). Cependant, les rebords le longeant de part et d'autre sont peu élevés dans la partie proximale de la IBr1, distalement aux extrémités des aires musculaires adorales, et dans la partie distale de la IBr2ax, proximalement aux aires musculaires adorales des aires adorales externes. La IBr2ax présente toujours un petit puits au tiers distal du sillon adoral. Les synarthries musculaires distales de la IBr2ax sont fortement asymétriques (Fig. 124B). Ainsi, la bifurcation du sillon adoral est peu visible (Fig. 123B), cachée par les aires musculaires adorales externes des deux articulations distales qui s'étendent vers cette région médiane. Les aires adorales internes sont réduites à des aires très fines (Fig. 124B). Seule la crête adorale des aires adorales internes est discernable. Les aires adorales internes forment une structure recourbée distalement et dépassant généralement de peu la pointe distale de la surface aborale de la IBr2ax. Un septum sépare les deux synarthries. Il dépasse de peu le point le plus distal de la surface aborale de la IBr2ax. La surface aborale des deux IBr est convexe sans extension latérale ; les crêtes fulcrales des synarthries distales atteignent les extrémités latérales de l'ossicule. Une surface latérale plane s'étend du bord aboral de la IBr1 aux extrémités des aires musculaires adorales proximales, formant une surface subtriangulaire.

Chez *Naumachocrinus,* la IBr1 est plus large que haute et subrectangulaire (Fig. 123J). La IBr2 est axillaire (Fig. 123I). Elle est subpentagonale, plus large que haute et sans élargissement

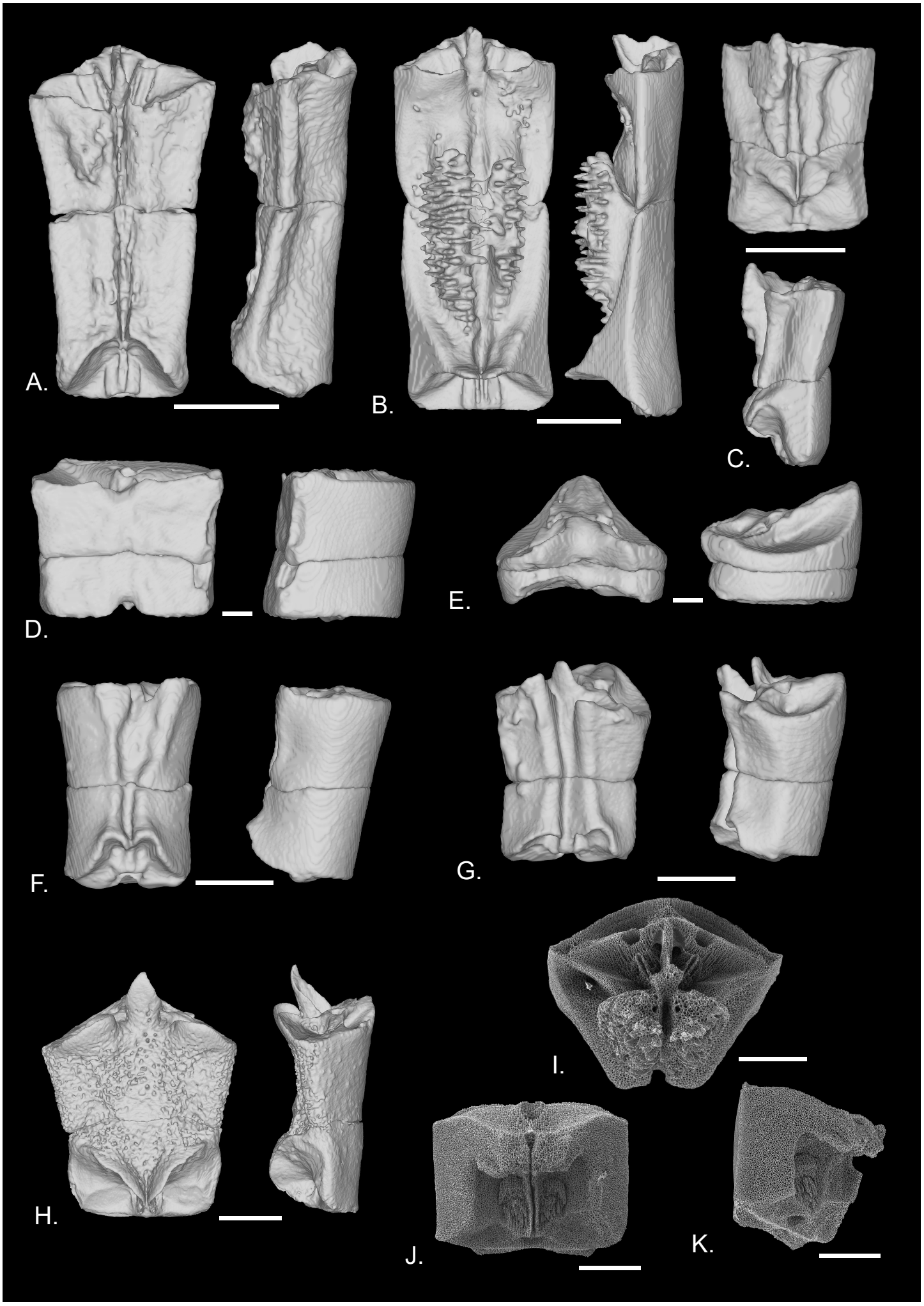

A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.

Figure 123. Maillages des primibrachiales et axillaires de différents Bourgueticrinina et Septocrinidae en vue adorale et latérale (sauf I-K = MEB). A. IBr1+IBr2ax de *Bathycrinus volubilis* IE-2019-2826, paratype. B. IBr1+IBr2ax de *Monachocrinus* cf. *aotearoa* NMV-F240161-1. C. IBr1+IBr2 de *Democrinus* cf. *parfaiti* IE-2020-650. D. IBr1+IBr2 de *Phrynocrinus nudus* ECH-7455. E. IBr18+IBr19ax de *Phrynocrinus nudus* ECH-7455. F. IBr1+IBr2 de *Porphyrocrinus thalassae* IE-2023-26. G. IBr7+IBr8ax de *Porphyrocrinus thalassae* IE-2023-26. H. IBr1+IBr2ax de *Rouxicrinus* sp. IE-2020-649. I-K. *Naumachocrinus hawaiiensis* IE-2019-2941. I. IBr2ax, vue distale. J. IBr1, vue adorale. K. IBr1, vue latéralo-adorale. Échelle : A-H = 1 mm. I-K = 500 µm.

distal. La IBr2 est aussi haute que la IBr1. Les deux IBr sont presque aussi épaisses que hautes. Les aires musculaires de la synarthrie musculaire proximale de la IBr1 ont les bordures latérales externes fortement concaves, formant un angle presque perpendiculaire (Fig. 123K). Leurs extrémités distales atteignent presque le bord distal de la IBr1. Ainsi, les pointes des aires musculaires adorales s'étendent presque perpendiculairement au plan proximal-distal de l'ossicule. Un fin sillon adoral sépare les deux extrémités des aires musculaires adorales. Le sillon adoral de la IBr2ax est étroit mais plus large que celui de la IBr1 (Fig. 128I). Le rebord du sillon adoral est relativement droit. La bifurcation du sillon adoral est très peu marquée et se fait seulement sur la partie la plus distale du sillon (Fig. 123I). Les synarthries musculaires distales de la IBr2ax sont asymétriques. Les aires adorales internes sont réduites à des aires fines. Deux crêtes adorales sont discernables face au canal axial. Les aires adorales internes forment une structure recourbée distalement qui dépasse la pointe distale de la surface aborale de la IBr2ax. Un septum sépare les deux synarthries. Il dépasse le point le plus distal de la surface aborale. La surface aborale des deux IBr est convexe. Des courtes extensions latérales dépassent la largeur de la crête fulcrale des synarthries distales. Une surface latérale plane s'étend du bord aboral de la IBr1 aux extrémités des aires musculaires adorales proximales formant une surface en forme de « L » (Fig. 123K). Le bord adoralo-proximal de la IBr2ax est étiré adoralement formant un rebord arrondi en position médiane (Fig. 1X).

Famille des Rhizocrinidae

Beaucoup de variabilité existe au sein des Rhizocrinidae (résultats non montrés). Ici sont illustrées des primibrachiales d'un spécimen de *Democrinus parfaiti*, IE-2020-650, avec des bras complets (Fig. 123C). Généralement, la IBr1 est subrectangulaire, plus large que haute et souvent plus large proximalement que distalement (Fig. 123C). La IBr2 n'est pas axillaire. Elle est subrectangulaire, plus large que haute. La IBr2 peut être plus haute que la IBr1, mais beaucoup de variabilité intra et interspécifique semble exister. Les deux IBr sont presque aussi épaisses que hautes. Les bordures latérales externes des aires musculaires de la synarthrie musculaire proximale de la IBr1 sont fortement concaves, formant un arc depuis le coin proximal externe vers la position médiane. En effet, la partie distale de l'aire musculaire adorale se replie adoralement et vers le côté interne de l'articulation, s'ouvrant vers le côté externe. La hauteur et le repli des aires musculaires adorales semblent varier entre espèces. Ici le sillon adoral sur la IBr1 est fin (Fig. 123C). Cependant, il peut être plus ou moins large et est longé par des rebords dans l'espace entre le pli des aires musculaires adorales et l'articulation distale. Les côtés internes de ces rebords sont toujours droits. Le sillon adoral de la IBr2 est généralement plus large et longé d'importants rebords qui s'étirent proximalement. Ces rebords peuvent aussi être très effilés. L'articulation distale de la IBr2 est relativement symétrique (Fig. 124C). La surface aborale des deux IBr est convexe sans extension latérale, la crête fulcrale atteignant les extrémités latérales de l'ossicule.

Famille des Phrynocrinidae

Chez *Phrynocrinus*, en vue adorale, la IBr1 et la IBr2 sont toutes les deux subrectangulaires, environ deux fois plus larges que hautes (Fig. 123D). La IBr2 n'est pas axillaire. Le sillon

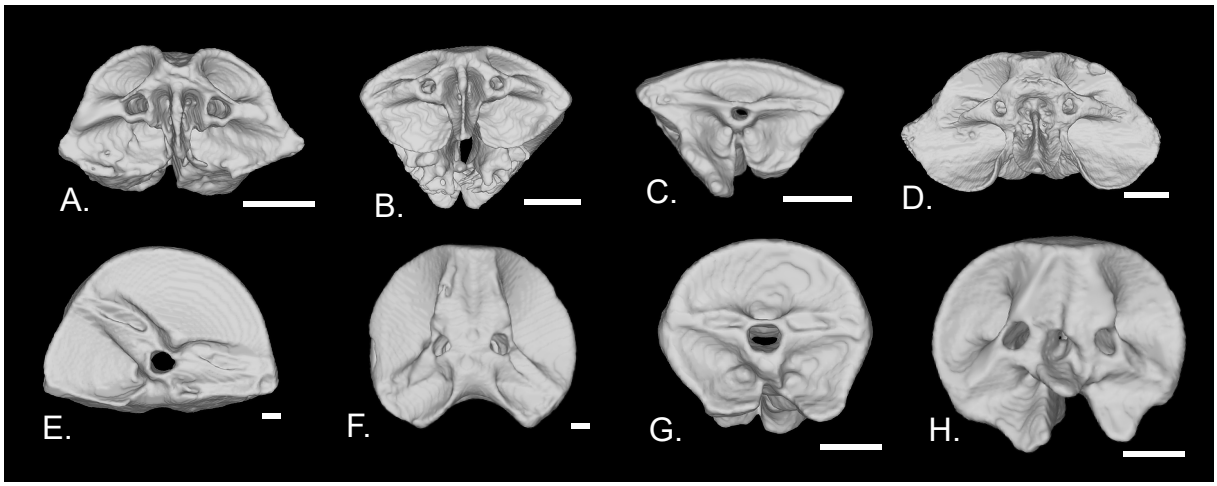


Figure 124. Maillages des synarthries musculaires des IBr2 et des premières axillaires distales chez différents Bourgueticrinina et Septocrinidae. A. IBr2ax de *Bathycrinus volubilis* IE-2019-2826, paratype. B. IBr2ax de *Monachocrinus* cf. *aotearoa* NMV-F240161-1. C. IBr2 de *Democrinus* cf. *parfaiti* IE-2020-650. D. IBr2 de *Phrynocrinus nudus* ECH-7455. E. IBr19ax de *Phrynocrinus nudus* ECH-7455. F. IBr2 de *Porphyrocrinus thalassae* IE-2023-26. G. IBr8ax de *Porphyrocrinus thalassae* IE-2023-26. H. IBr2ax de *Rouxicrinus* sp. IE-2020-649. Échelle = 500 µm.

adoral est uniquement visible sur la partie la plus proximale de la face adorale de la IBr1. Les aires musculaires adorales sont entièrement repliées sur elles-mêmes et ne sont pas visibles. Les deux IBr sont presque aussi épaisses que larges et forment presque un demi-cercle en section (Fig. 124E), la surface aborale est entièrement convexe. La surface distale de la IBr2 est asymétrique : le canal central est relativement proche du bord adoral de l'articulation, une moitié de la crête fulcrale est subparallèle à ce bord ce qui fait que l'aire adorale de ce côté est très courte, la deuxième moitié de la crête fulcrale se positionne dans un angle d'environ 45° avec le bord adoral, laissant plus de place pour cette aire adorale. Chez le spécimen segmenté, la première axillaire se trouve à IBr19. La IBr18 et la IBr19 sont très courtes, environ cinq à six fois plus larges que hautes (Fig. 123E). Cette faible hauteur donne à l'axillaire une apparence triangulaire. La section de ces brachiales est presque circulaire (Fig. 124F). Le sillon adoral est large (c'est également le cas dans la brachiale la précédant). Les synarthries distales sont asymétriques. Les crêtes fulcrales ne sont pas droites : les moitiés externes sont subparallèles au rebord du sillon adoral, les moitiés internes sont dirigées vers le pôle aboral de la surface articulaire et s'étendent subparallèlement l'une par rapport à l'autre. Les aires adorales internes sont difficiles à distinguer sur les maillages. De plus, aucun septum ne sépare les deux synarthries, rendant difficile l'observation de la limite entre les deux dans l'espace entre les deux crêtes fulcrales.

Chez *Porphyrocrinus thalassae*, les IBr sont légèrement plus larges que hautes (Fig. 123F). Elles sont subcirculaires en section transversale (Fig. 124G). La IBr2 n'est pas axillaire. Les aires musculaires adorales de la synarthrie proximale de la IBr1 se relèvent jusqu'à mi-hauteur de la brachiale. Leur bord latéral externe est convexe. Elles s'étirent adoralement et se replient en position interne formant un sillon adoral peu profond. A partir des extensions convexes, des aires musculaires s'étirent distalement des rebords qui longent le sillon adoral. Il en est de même sur la IBr2 mais avec la synarthrie distale. Ainsi, le sillon adoral est bien marqué sur les deux IBr et le bord interne est droit. L'articulation de la IBr2 est relativement symétrique (Fig. 124G). Chez ce spécimen segmenté, la première axillaire se trouve à IBr8. Les brachiales IBr7 et IBr8ax sont plus larges que hautes et avec une section transversale subcirculaire (Figs 123G, 24H). Le sillon adoral est large et délimité par des rebords de part et d'autre. Leur bord interne est relativement droit. La bifurcation du sillon adoral est peu marquée et se fait dans l'extrémité

distale du sillon (Fig. 123G). Elle est partiellement recouverte par les aires musculaires adorales externes qui s'étendent en cette direction (Fig. 124H). Ces dernières sont asymétriques en dimension et en leur position sur la brachiale, l'une étant plus basse que l'autre (Fig. 123G). La synarthrie plus basse a aussi une surface articulaire légèrement plus petite. Les aires adorales internes sont réduites à des aires fines qui fusionnent dans l'absence d'un septum séparant les deux synarthries. Une seule crête adorale est discernable, celle de l'aire adorale interne. Elles forment un processus légèrement recourbé qui dépasse la pointe distale de la surface aborale.

Famille des Septocrinidae

Étudié ici chez *Rouxicrinus* sp., IE-2020-649, les IBr sont plus larges que hautes et peu épaisses leur donnant une apparence aplatie (Fig. 123H). Elles sont à section subcirculaire chez *Zeuctocrinus* et *Septocrinus* (Mironov 2000). La Ibr1, subrectangulaire, est généralement plus courte que la IBr2ax. Cette dernière est subpentagonale, et est généralement plus large distalement que proximalement. Les aires musculaires de la synarthrie musculaire proximale de la IBr1 ont les bords latéraux externes fortement concaves. Elles longent le bord latéral de la brachiale avant de se replier vers l'intérieur à mi-hauteur. Elles s'étendent jusqu'aux crêtes adorales de la synarthrie proximale, formant un cercle entier. La surface des aires musculaires adorales est ainsi penchée obliquement vers l'extérieur (chez *Zeuctocrinus* elle est tournée adoralement, résultat non-présenté). Un sillon adoral sépare les deux aires musculaires adorales, cependant il ne se continue pas le long de l'ossicule. Les synarthries musculaires distales de la IBr2ax sont fortement asymétriques (Fig. 124D). La bifurcation du sillon adoral, peu marquée, n'est pas cachée par les aires musculaires adorales externes des deux articulations distales, et on observe un sillon adoral assez large pour chaque synarthrie distale. Deux crêtes adorales sont discernables adoralement au canal axial. Les aires adorales internes sont réduites à des aires très fines. Elles forment une structure recourbée distalement et très allongée, dépassant largement la pointe distale de la surface aborale de la IBr2ax. Un septum sépare les deux synarthries. La surface aborale des deux Ibr est convexe mais présente des légères extensions latérales ; les crêtes fulcrales des synarthries distales n'atteignent pas les extrémités latérales de l'ossicule (il n'y a pas d'extension latérale chez *Zeuctocrinus*).

1.1.4. Articulation IBr1+2

Famille des Atelecrinidae

Chez *Atelecrinus*, *Adelatelecrinus*, *Paratelecrinus* et *Sibogacrinus,* on observe une synarthrie transverse entre IBr1 et IBr2 (Fig. 125). Chez les *Atelecrinus* et les *Paratelecrinus* étudiés au MEB, la moitié adorale de la crête fulcrale de la IBr2ax est un sillon dans lequel s'emboîte la crête fulcrale de la IBr1 (Fig. 125C). Sur les deux ossicules, la partie aborale de la crête a une surface plane avec des rides orthogonales à la direction de la crête fulcrale (Fig. 125D).

Famille des Bathycrinidae

Chez *Bathycrinus* la connexion entre les deux primibrachiales est faite par une articulation ligamentaire trifasciale (Figs 126A-D). La fosse aborale est généralement beaucoup plus profonde que les aires latérales. Les crêtes séparant les différentes aires sont relativement larges mais peu marquées. Elles se distinguent surtout par des trabécules plus épais et moins d'espace entre ces derniers (*e.g.* Fig. 126B), devenant parfois syzygial (Fig. 126E). La crête adorale est surélevée sur la IBr1 et creusée sur la IBr2ax. Les crêtes aborales ne semblent pas présenter de relief particulier discernable.

Chez *Monachocrinus*, la connexion entre les deux primibrachiales est faite par une articulation ressemblant à une synarthrie transversale (Figs 126F-H). La crête adorale est relativement large, faite de stéréome syzygial, avec parfois d'importantes marques d'usure (Fig. 126H). La

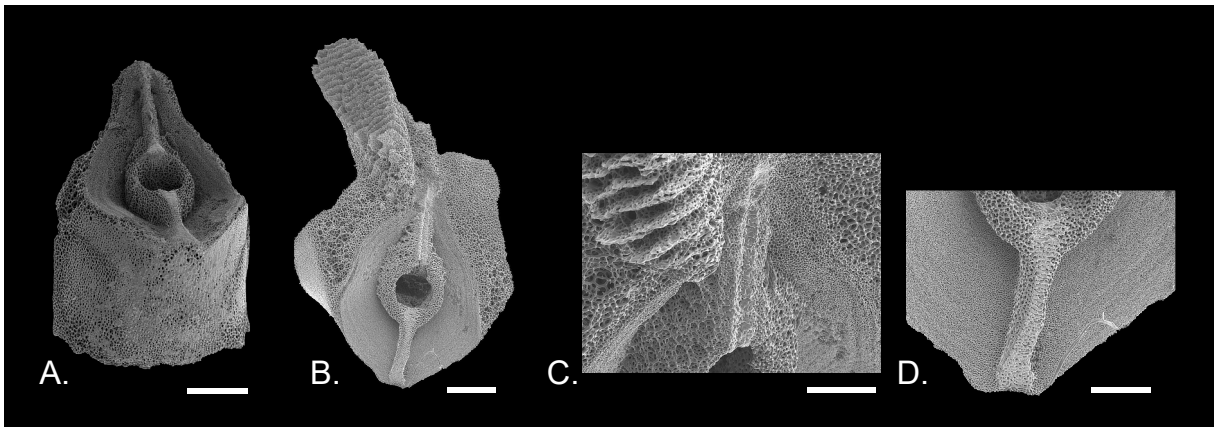


Figure 125. Images MEB des synarthries transverses entre IBr1 et IBr2 chez *Atelecrinus helgae*. A. IBr1 de (R61 – no Cat. N°), vue aborale de la brachiale donnant vue sur l'articulation distale. B-D. IE-2023-56. B. Articulation proximale de la IBr2ax. C. Zoom sur la partie adorale de la crête fulcrale de B. D. Zoom sur la partie aborale de la crête fulcrale de B. Échelle : A, B = 500 µm, C, D = 250 µm.

partie adorale est creusée sur la Ibr1 et surélevée sur la IBr2ax. Aboralement, la crête ne bifurque pas. Elle peut atteindre le bord aboral de l'articulation (Fig. 126F) ou pas (Fig. 126H). Elle semble légèrement surélevée sur la IBr1 et légèrement creusée sur la IBr2ax.

Sur les primibrachiales de *Naumachocrinus,* on observe une articulation ligamentaire trifaciale (Figs 126I, J). La fosse aborale a pratiquement la même profondeur que les aires latérales. Les crêtes délimitant les aires sont fines mais marquées. Elles sont formées de stéréome syzygial. La partie adorale et les parties aborales sont toutes surélevées sur la IBr1 et creusées sur la IBr2ax.

Famille des Rhizocrinidae

Tous les Rhizocrinidae présentent une articulation trifasciale. Cependant, il existe beaucoup de variabilité dans le développement de cette structure. Ici est uniquement illustrée l'articulation distale d'une des IBr1 de l'holotype de *Cherbonniericrinus cherbonnieri* (Fig. 126K). Les bras de ce spécimen s'arrêtent tous à la IBr1. La partie adorale de la crête fulcrale est large, pouvant être qualifiée de globuleuse. La partie aborale est très discrète et on la devine uniquement sur base de la légère dépression aborale. La microstructure ne peut pas être déterminée.

Famille des Phrynocrinidae

Chez *Phrynocrinus*, l'articulation connectant IBr1 et IBr2 est une cryptosyzygie accompagnée de plusieurs épaississements et nodules calcitiques (Figs 126M-O). On observe deux grands tubercules aboralement au canal axial. Il n'y a pas d'emboîtement, les structures de la surface articulaire distale de la IBr1 sont apposées sur les structures de la surface articulaire proximale de la IBr2.

Chez les organismes attribués à *Porphyrocrinus thalassae,* sur lesquels s'appuie ce travail (R54 et IE-2023-56), la surface articulaire distale de la IBr1 est soit une synarthrie trifaciale soit une sorte de synarthrie transverse sans emboîtement, et où la partie aborale de la crête fulcrale n'atteint pas le bord aboral de l'ossicule (Fig. 126L). Chez le spécimen R54, l'aire ligamentaire aborale est particulièrement petite. Sa forme est arrondie, délimitée par les crêtes aborales qui sont subparallèles, et le bord aboral de l'ossicule qui est épais. Chez IE-2023-26, la partie adorale de la crête fulcrale est relativement large et élevée. La partie aborale est large et élevée proche du canal axial et s'abaisse aboralement. Un espace équivalent à un quart du diamètre de la brachiale reste sans élévation apparente.

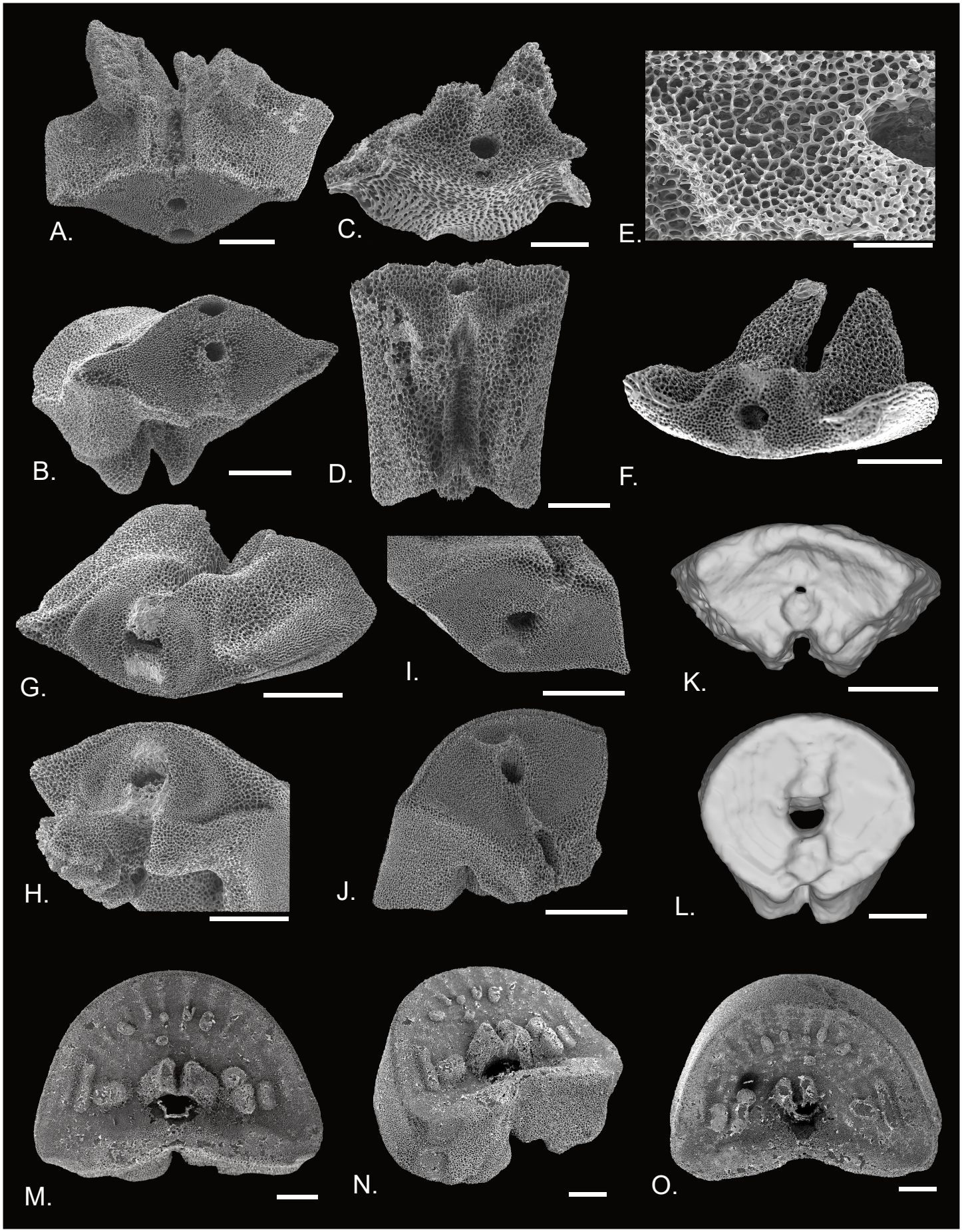


Figure 126. Images MEB (sauf K, L = maillages CTscan) des articulations entre IBr1 et IBr2 chez différents Bourgueticrinina pédonculés. A, B. *Bathycrinus complanatus* AB2040a A. Articulation proximale de la IBr2ax. B. Articulation distale de la IBr1. C-E. *Bathycrinus carpenterii* IE-2023-159-spc1. C. Articulation proximale de la IBr2ax. D. Articulation distale de la IBr1. E. Zoom sur l'aire latérale et la crête fulcrale de D. F. *Monachocrinus mortenseni* (R71 – no Cat N°). G, H. *Monachocrinus* cf. *aotearoa* F240161-2. G. Articulation proximale de la IBr2ax. H. Articulation distale de la IBr1. I, J. *Naumachocrinus hawaiiensis* IE-2019-2941. I. Articulation proximale de la IBr2ax. J. Articulation distale de la IBr1. K. *Cherbonniericrinus cherbonnieri* IE-2013-10099 holotype, articulation distale de la IBr1. L. *Porphyrocrinus thalassae* IE-2023-26, articulation distale de la IBr1. M-O. *Phrynocrinus nudus* (R73-no Ct. N°). M. Articulation distale de la IBr1. N. Vue latéralo-adorale de l'articulation distale de la IBr1. O. Articulation proximale de la IBr2. A, B, G-J = 500 µm, C, D, F, K = 250 µm, E = 100 µm, L-O = 1 mm.

1.1.5. *Knobby process*

Famille des Atelecrinidae

Tous les spécimens étudiés des trois genres *Atelecrinus*, *Adelatelecrinus*, et *Paratelecrinus*, présentent une seule paire de *knobby process* (KP) bien développés. De la variabilité morphologique inter et intraspécifique existe (Fig. 127). Les KP se trouvent toujours sur une paire d'IBr2 adjacentes, attachés au bord du sillon adoral de la brachiale. Ils s'étendent latéralement en-dessous de l'aire musculaire adorale externe qu'ils déforment, la rendant partiellement convexe (Fig. 127G). L'extension distale du KP dépasse toujours la hauteur du septum interarticulaire de la surface distale de l'axillaire. La surface principale du KP est recouverte de lames orthogonales à l'axe proximal-distal du KP (Figs 127A, D). Elles sont composées de stéréome labyrinthique, se développant orthogonalement à la surface principale du KP. Les extrémités des lames sont souvent aplaties, leur trame stéréomique est épaissie (*i.e.* présentant moins de pores) et elles se finissent souvent par des petites pointes. Les surfaces adorales des axillaires ne portant pas la paire de KP principaux peuvent présenter des KP rudimentaires qui se résument généralement à quelques lames étroites (Figs 127E, F). Des KP rudimentaires peuvent aussi être présents sur la pointe distale de IBr1. Comme les KP des IBr2ax, ils se développent le long du sillon adoral (Fig. 127H). La présence de ces KP rudimentaires sur les IBr1 semble présenter de la variabilité intraspécifique et interspécifique.

Toutes les IBr2 du spécimen étudié de *Sibogacrinus anomalus* sont cassées distalement (Figs 128A-D) sauf une (Figs 128E, F). Le spécimen ne présente aucune axillaire et aucune IBr1 avec

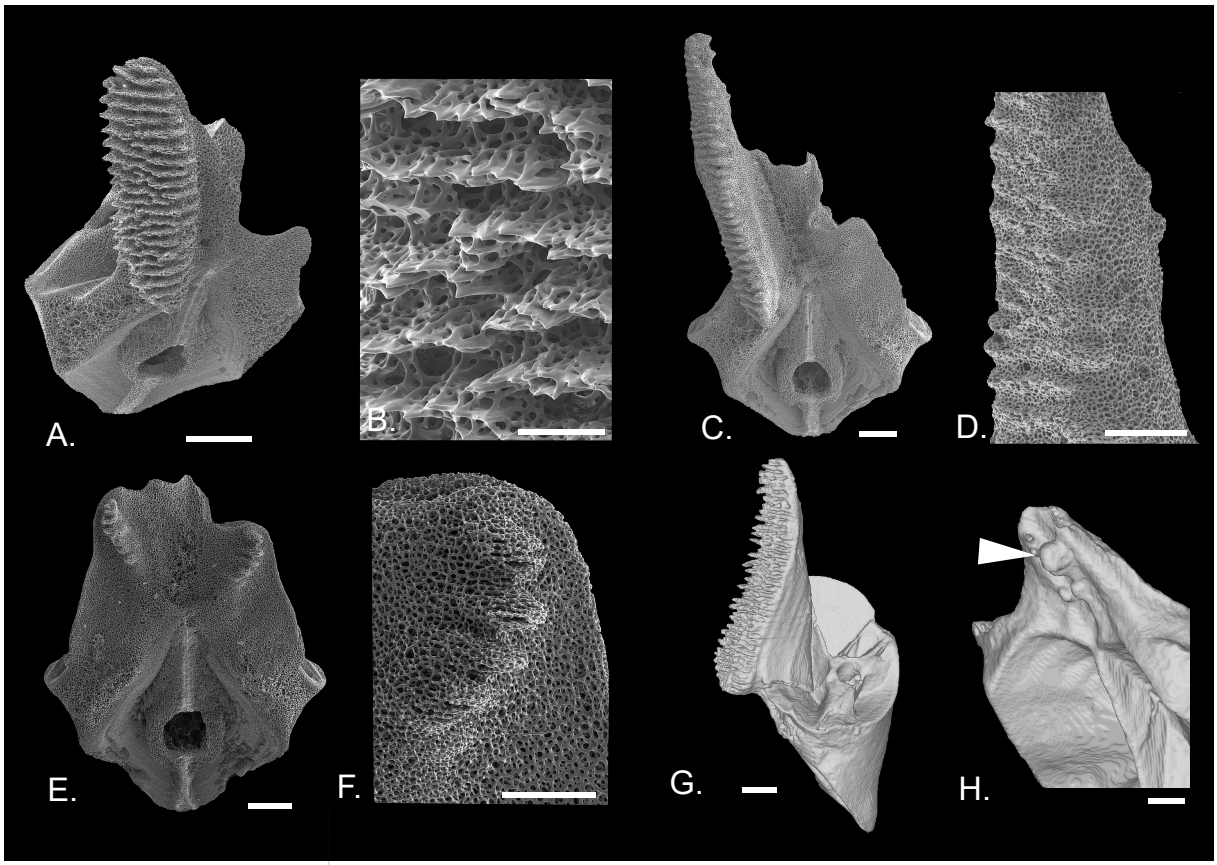


Figure 127. *Knobby process* (KP) chez les Atelecrinidae. A-F : MEB. G, H : maillages CTscan. A. *Atelecrinus balanoides* IE-2023-56, vue latéralo-adorale de la IBr2ax avec un des KP principaux. B. Zoom sur les lames stéréomiques du KP de A. C-F. *Paratelecrinus* sp. nov. 1, F296825-ad3. C. Vue adorale de la IBr2ax avec un des KP principaux. D. Zoom sur KP de C. E. Vue adorale d'une autre IBr2ax avec KP rudimentaires. F. Zoom sur KP rudimentaire de E. *Paratelecrinus* sp. nov. 1, IE-2020-704, vue latérale d'une des IBr2ax avec un des KP principaux. H. *Adelatelecrinus vallatus,* IE-2020-690, vue latéralo-adorale de la pointe distale d'une IBr1 avec KP rudimentaire (flèche). Échelle : A, C, E, G = 500 µm, D, F, H = 250 µm, B = 100 µm.

des traces d'un KP rudimentaire ou de grande taille qui se développerait de façon similaire à ceux des Atelecrinidae. Aucune aire musculaire n'est convexe.

Famille des Bathycrinidae

Les KP des *Bathycrinus* étudiés peuvent être trouvés à la fois sur la IBr1 et sur la IBr2. Plusieurs rayons peuvent présenter des KP bien développés. La surface principale du KP est elliptique, allongée et dépasse généralement distalement la hauteur de l'articulation distale (Fig. 129A). La microstructure se compose uniquement d'épines calcitiques formées à partir des trabécules épaissis, orthogonaux à la surface principale du KP, et qui se finissent par des épines au contour plutôt convexe (Figs 129B, C). On peut parfois distinguer des cavités longeant le sillon adoral et passant en-dessous du KP (Fig. 129D)

Parmi les quatre spécimens de *Monachocrinus* étudiées ici, trois présentent uniquement des KP sur les IBr1 (Fig. 28E). Le spécimen IE-2023-44 de *M. recuperatus* présente un rayon avec un petit KP sur la partie proximale de la IBr2ax. Chez tous les spécimens, tous les rayons possèdent un KP. Cependant, ils peuvent être plus ou moins grands. Les KP se développent le long du sillon adoral de la IBr1 (Fig. 129E). La surface principale peut être elliptique ou subrectangulaire. Elle est recouverte de lames stéréomiques pratiquement orthogonales à l'axe proximal-distal du KP (Fig. 129F). Les extrémités des lames sont souvent aplaties, avec une trame stéréomique épaissie, et elles se terminent souvent par des petites pointes irrégulières (Fig. 129G). Aucun canal ou sillon n'est visible le long de la structure (Fig. 129H). Cependant, sur les coupes tomographiques on peut apercevoir un fin canal qui semble connecter le KP à la partie la plus proximale du sillon adoral.

Le spécimen de *Naumachocrinus hawaiiensis* dissocié, IE-2019-2941, présente deux KP sur les IBr2ax de ces cinq rayons (Fig. 129I). Ils sont placés sur les côtés du sillon adoral et dépassent distalement le point le plus haut de l'articulation distale de l'axillaire. La surface principale du KP peut être elliptique ou subrectangulaire. La surface principale est recouverte de lames stéréomiques (Fig. 129J). Les extrémités des lames sont plutôt arrondies et présentent une

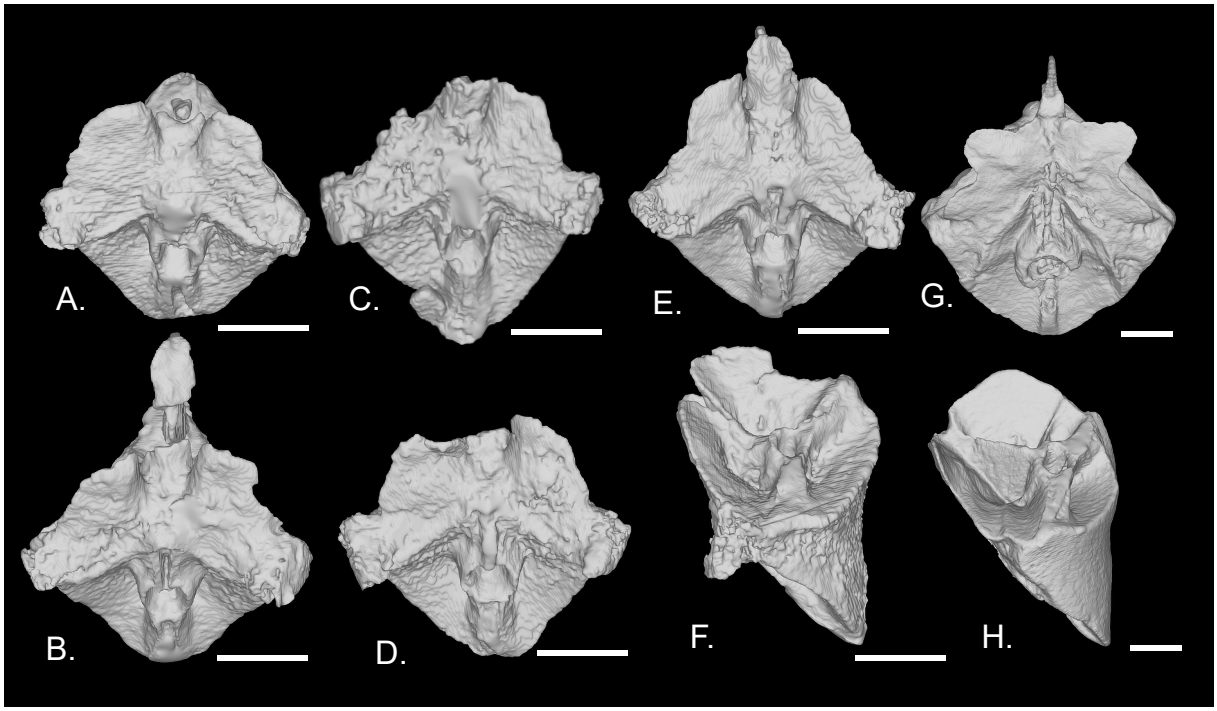


Figure 128. Comparaison entre les IBr2ax de *Sibogacrinus anomalus* 2013-11937 (A-F) et *Atelecrinus balanoides* IE-2013-11938 (G,H). A-E. Vue adorale. F. Vue latérale de E. G. Vue adorale. H. Vue latérale. Échelle = 500 µm.

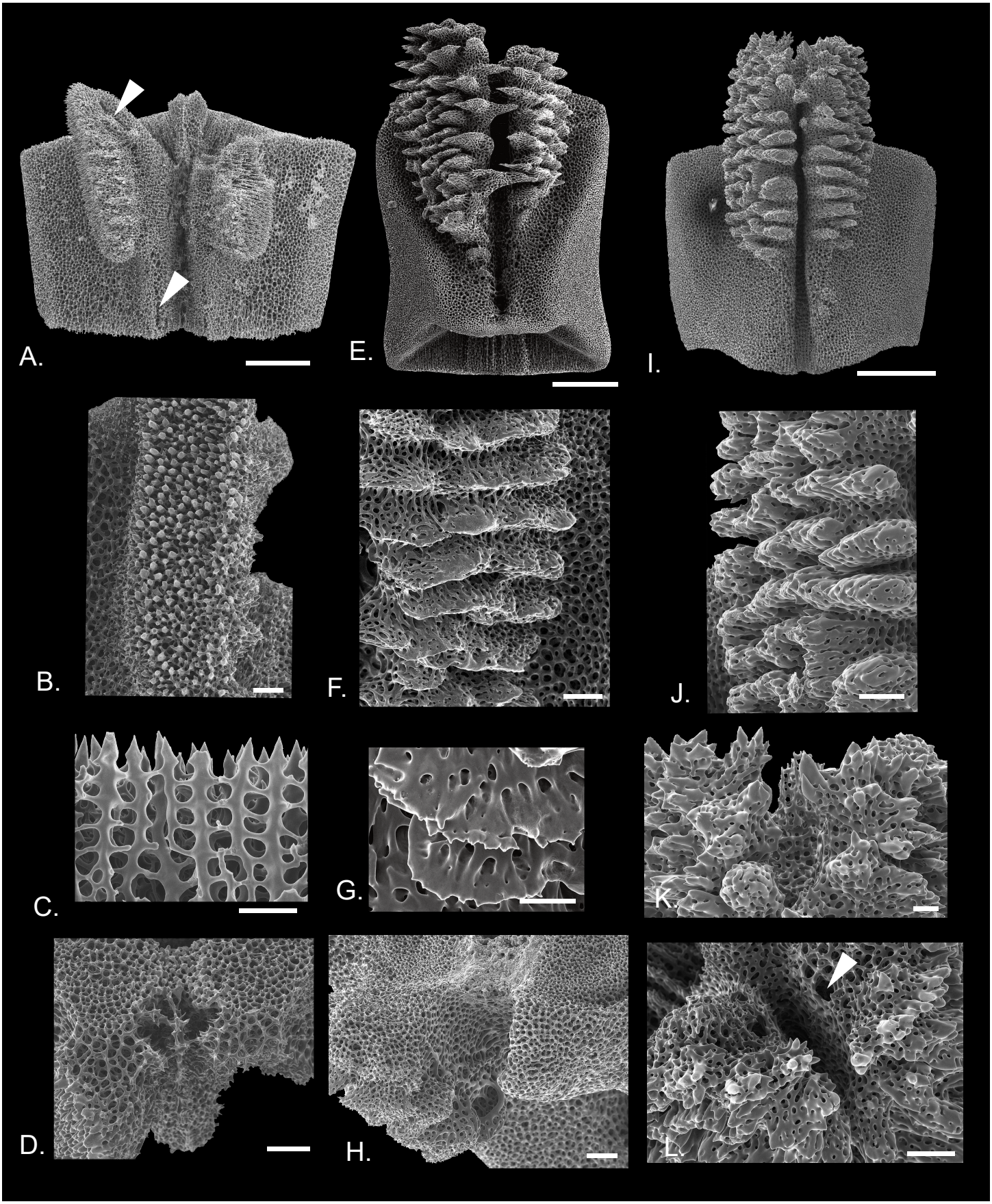


Figure 129. *Knobby process* (KP) chez différents Bathycrinidae. A-C. *Bathycrinus complanatus* AB2040a. A. IBr2ax, vue adorale. B. Zoom sur surface principale du KP. C. Coupe transversale à travers KP montrant les trabécules orthogonaux épaissis formant les épines trabéculaires. D. *Bathycrinus carpenteri* IE-2023-159-spc2, IBr2ax, vue proximale avec sillons longeant le sillon adoral. E-H. *Monachocrinus* cf. *aotearoa* F240161-2. E. IBr1, vue adorale. F. Zoom sur surface principale du KP. G. Zoom sur pointes des lames stéréomiques. H. IBr1, vue distale du sillon adoral. I-L. *Naumachocrinus hawaiiensis* IE-2019-2941. I. IBr2ax, vue adorale. J. Zoom sur surface principale du KP. K. Zoom sur les épines trabéculaires distales. L. IBr2ax, vue distale du sillon adoral. Les flèches indiquent les sillons et cavités associés au sillon adoral au niveau du KP. Échelle : A, E, I = 500 µm, B, D, F, H, J, L = 100 µm, C, G, K = 50 µm.

trame stéréomique épaissie, se finissant souvent par des petites pointes. A plusieurs endroits, surtout dans la partie la plus distale du KP, on observe des grandes épines trabéculaires disposées de façon plutôt erratique (Fig. 129K). On observe l'ouverture d'un canal traversant le sillon adoral juste derrière les KP en vue distale (Fig. 129L)

Famille des Rhizocrinidae

Les spécimens de *Democrinus* étudiés présentent des KP elliptiques avec une microstructure à épines trabéculaires. On les observe généralement sur la IBr1 et surtout sur la IBr2. Le nombre de rayons présentant des KP est variable. Il est à noter que le spécimen IE-2020-650 présente deux rayons adjacents avec des KP sur les IBr1, IBr2, IBr3 et IBr4.

Les bras de l'holotype de *Cherbonniericrinus* ne sont pas connus au-delà de la IBr1. Ces dernières possèdent des rebords du sillon adoral épaissis et certains présentent des petits renflements non épineux (Fig. 126K).

Famille des Phrynocrinidae

Aucun KP bien développé ou structure rudimentaire n'a été observé sur les Phrynocrinidae étudiés.

1.1.6. Pinnules

Famille des Atelecrinidae

Seules deux espèces d'Atelecrinidae parmi celles disponibles, intégraient des spécimens avec des bras entiers (ou presque entiers) et des pinnules.

Le sillon ambulacraire des pinnules d'*Atelecrinus helgae* présente de part et d'autre des grands replis de tissu mou qui alternent et recouvrent le canal ambulacraire (Fig. 130A). Entre chaque repli, se trouve un grand podion. La triade est complétée par deux podia sur la surface interne du repli (Fig. 130B). Les podia sont tous ciliés. Le repli lui-même porte, à sa base, une plaque calcitique réticulée allongée qui se finit adoralement par un coin épaissi et qui porte de courtes épines irrégulières (Figs 130A, C, D).

Les pinnules du *Paratelecrinus* sp. nov. 1 présentent des replis beaucoup plus courts (Fig. 130E). Les podia semblent entièrement lisses. Aucune plaque calcifiée n'a été observée (Fig. 130F).

Famille des Bathycrinidae

Chez *Bathycrinus complanatus,* on observe de grands replis de chaque côté du sillon ambulacraire (Fig. 131A). Chaque repli est occupé par une seule grande plaque calcitique réticulée arrondie. Un très long podion sort d'entre deux replis. Chaque podion, cilié, est rempli de plaques en X qui s'alignent en formant une chaine (Fig. 131B).

Les spécimens de *Monachocrinus* étudiés présentent des grands replis de chaque côté du sillon ambulacraire (Figs 131C, D). Ils comportent deux plaques calcitiques réticulées distinctes. Leur forme semble varier en fonction des espèces : elles sont subrectangulaires chez *M. recuperatus* (Fig. 131C) et *M.* cf. *aotearoa,* et arrondies chez *Monachocrinus* sp. IE-2020-621 (Fig. 131D). Des podia ciliés et non ciliés ont pu être observés chez ce dernier. Aucune plaque en X n'a été observée.

Les deux spécimens de *Naumachocrinus hawaiiensis* étudiés présentent des grands replis de chaque côté du sillon ambulacraire (Figs 131E, F). Chaque repli porte deux plaques calcitiques réticulées distinctes. Des podia ciliés et non ciliés ont pu être observés sur le spécimen IE-2019-2941 (Annexe 12). Aucune plaque en X n'a été observée.

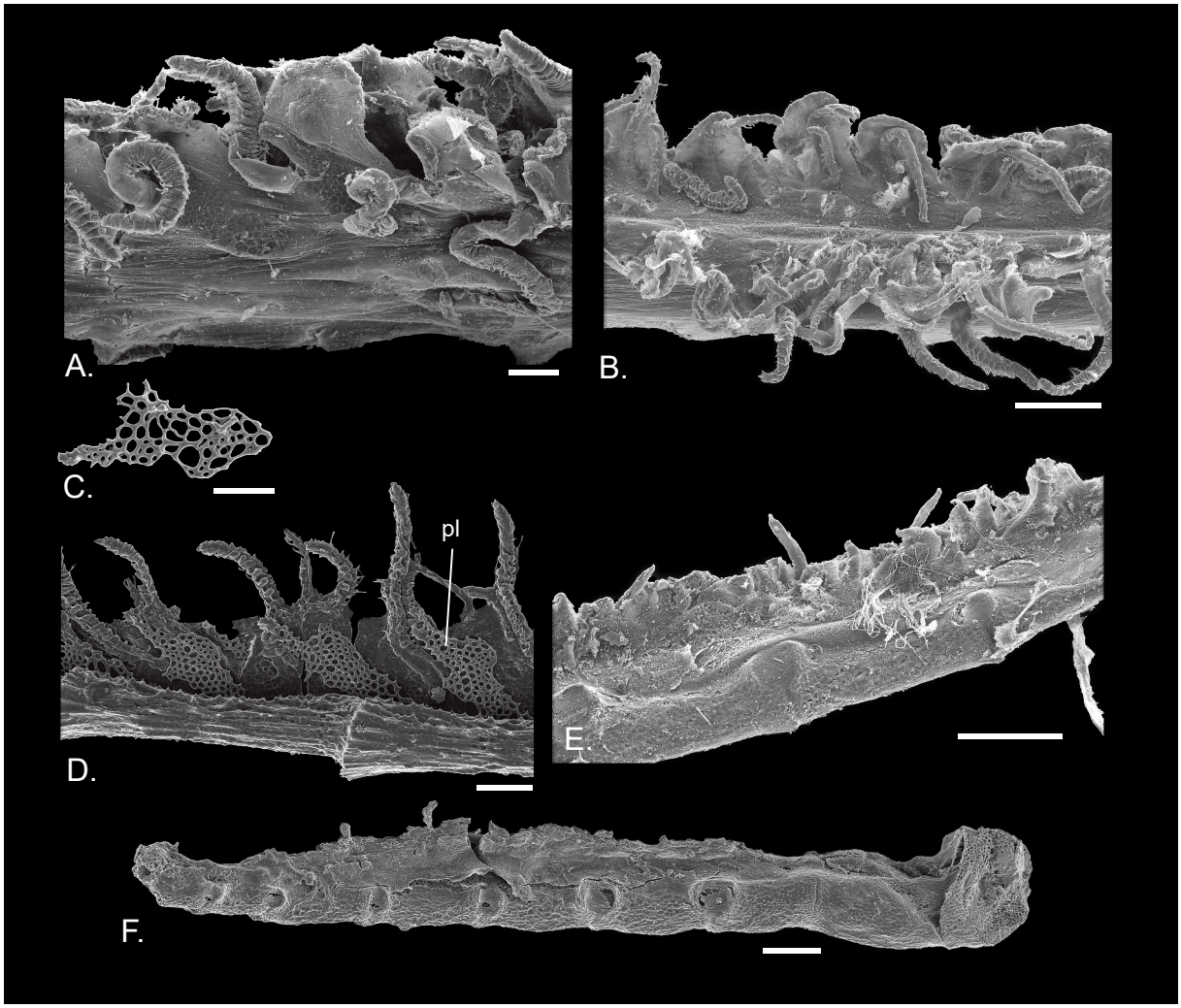


Figure 130. Pinnules d'Atelecrinidae. Images MEB (point critique = A, B, E). A-D. *Atelecrinus helgae* IE-2023-56. A. Pinnule distale, provenant d'un bras autotomisé, vue latérale. B. P7, vue adorale. C. Plaque latérale. D. P10, vue latérale. E-F. *Paratelecrinus* sp. nov. 1 F296825-ad2. E. P1, vue latéralo-adorale. F. Pa, vue latérale. pl: plaque calcitique. Échelle : A, B, D, E = 100 µm, C = 50 µm, F = 250 µm. P1 = première pinnule etc.

Famille des Rhizocrinidae

Chez le spécimen IE-2020-650 de *Democrinus* cf. *parfaiti* on observe deux rangées de grandes plaques réticulées qui alternent de chaque côté du sillon ambulacraire (Fig. 131G). Les plaques latérales ont un contour elliptique irrégulier, et s'emboitent bien avec les bords ondulés des pinnulaires. Une différence du diamètre des réticulations permet de bien distinguer les deux ossicules. Une extension adorale rectangulaire est posée sur la partie aborale de la plaque de couverture. Les plaques de couverture sont plus arrondies. Les podia observés sont ciliés et ne présentent pas de plaques en X (Annexe 12). Sur les pinnules génitales, on observe un recouvrement du renflement gonadique par deux rangées de plaques supplémentaires (Fig. 131H).

Les pinnules de *Rhizocrinus* n'ont pas pu être étudiées et celles de *Cherbonniericrinus* restent inconnues.

Famille des Phrynocrinidae

Les pinnules de *Phrynocrinus* n'ont pas pu être étudiées.

Les pinnules de *Porphyrocrinus thalassae* présentent des replis courts sub-rectangulaires (Figs 132 A, B). Ils portent trois podia ciliés dont le plus gros se positionne entre les replis. Aucune

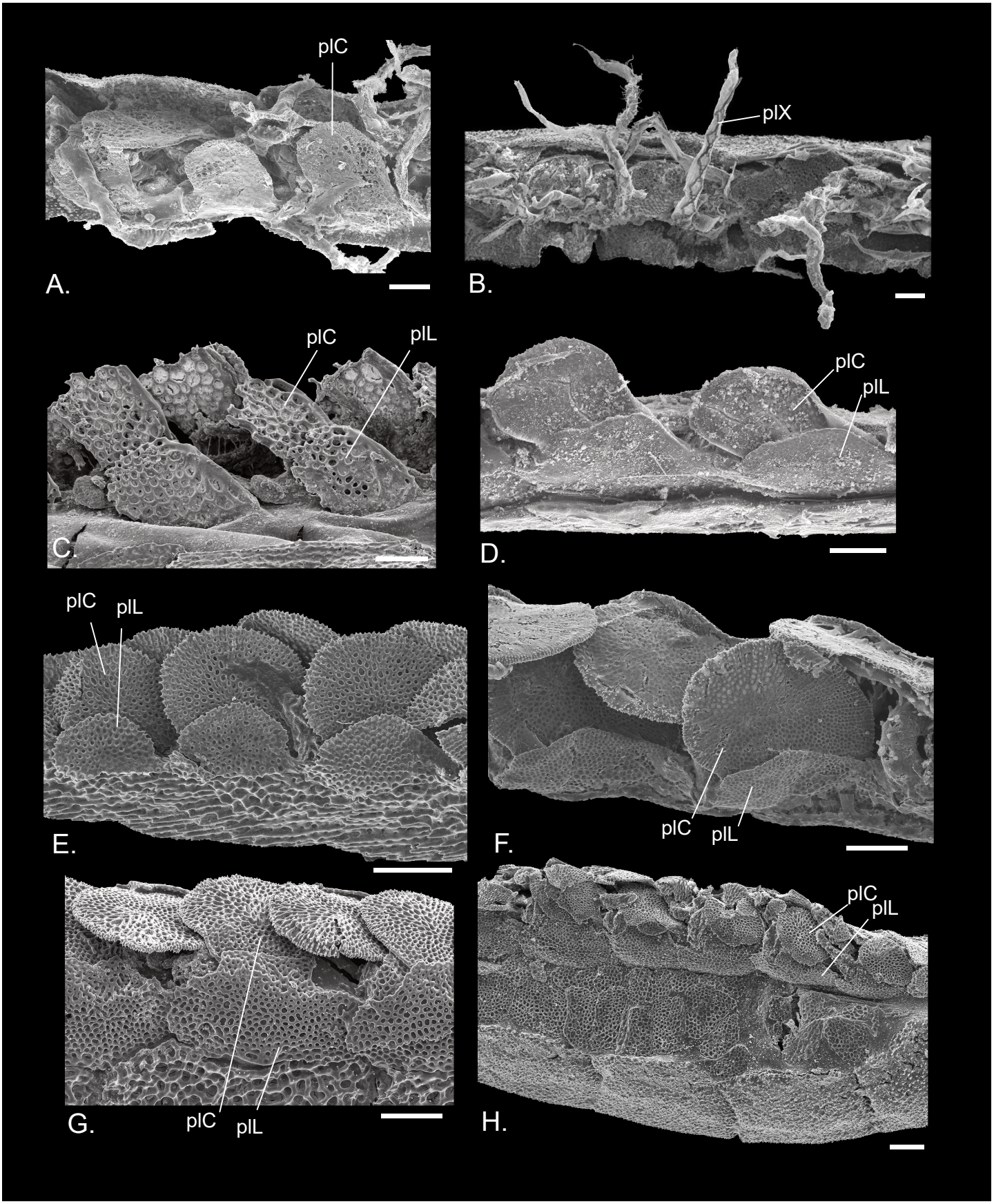


Figure 131. Pinnules de Bathycrinidae et Rhizocrinidae. Images MEB (point critique = A, B, D, F). A, B. *Bathycrinus complanatus* AB2040a. A. P12, vue adorale. B. P9, vue latéralo-adorale. C. *Monachocrinus recuperatus* (R74, no Cat. N°). D. *Monachocrinus* sp. IE-2020-621, P6, vue latéralo-adorale. E, F. *Naumachocrinus hawaiiensis* IE-2019-2941. E. Pinnule proximale, vue latérale. F. P7, vue adorale. G, H. *Democrinus* cf. *parfaiti* IE-2020-650. G. Pinnule distale, vue latéralo-adorale. H. Pinnule proximale génitale, vue latérale. plC : plaque de couverture, plL = plaque latérale, plX = plaque en X. Échelle = 100 µm.

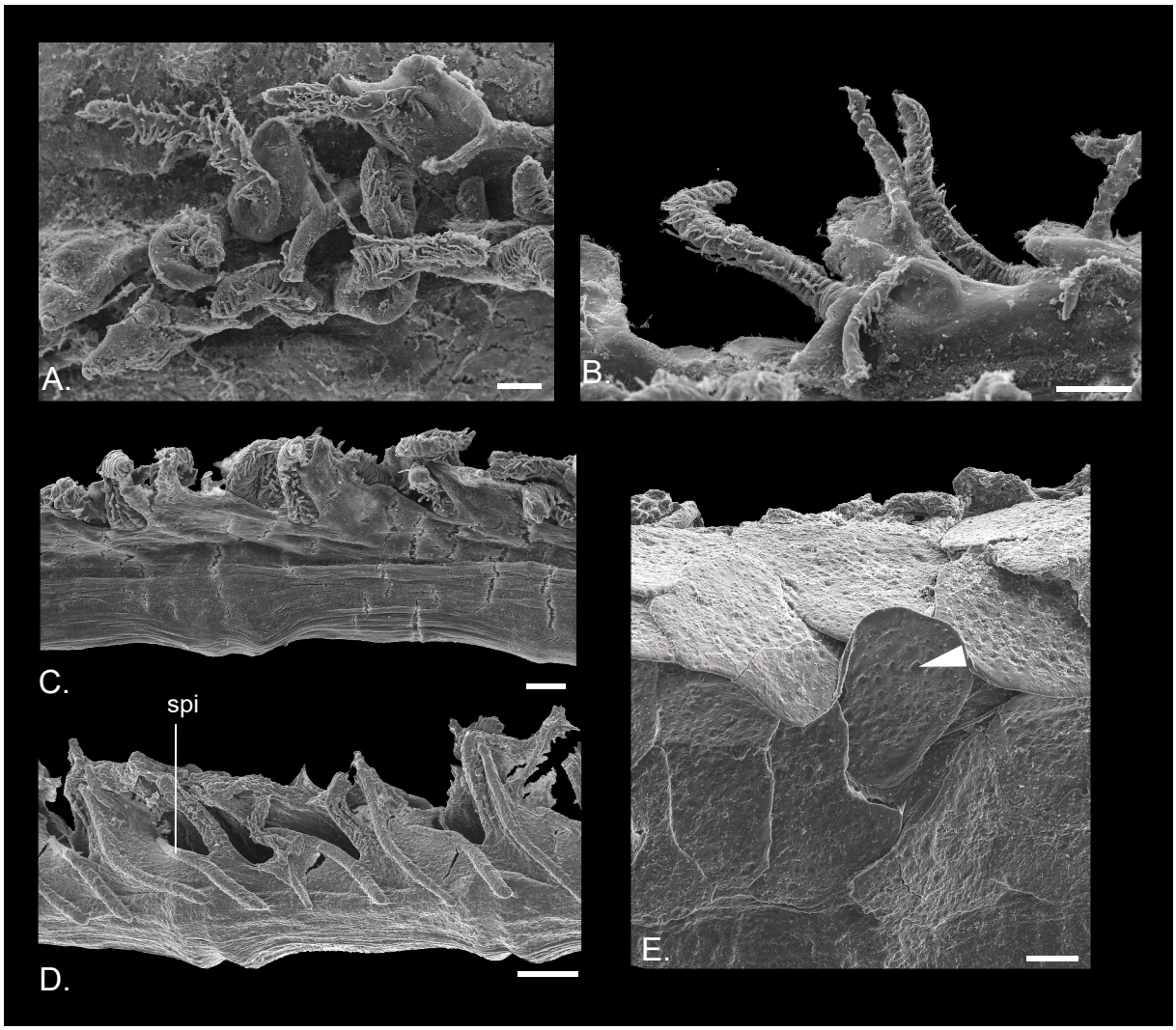


Figure 132. Sillon ambulacraire des pinnules de *Porphyrocrinus thalassae* IE-2023-22. Images MEB (point critique = A-C). A. P2 génitale, vue adorale. B. P1, vue adorale d'un repli du sillon ambulacraire. C. P15, vue latérale. D. P14, vue latérale. E. P1, vue latéralo-adorale du renflement gonadique. La flèche indique un pore des plaques réticulées. spi : spicule. Échelle = 100 µm.

plaque n'a été observée sur les podia (Figs 132A, B). Ces replis ne sont pas remplis par des plaques calcitiques réticulées. Au contraire, chaque repli porte une tige calcitique distale et une tige calcitique proximale (Figs 132C, D). Le renflement gonadique des pinnules génitales est recouvert de plaques calcitiques disposées de façon irrégulière (Fig. 132E). Elles sont réticulées mais leurs pores semblent particulièrement petits comparé aux trabécules.

Famille des Septocrinidae

Chez le spécimen de *Rouxicrinus* sp. IE-2020-646, les replis sont très courts (Fig. 133). Il n'y a pas de plaques calcitiques, mais des spicules calcitiques se finissant par des bifurcations et des anneaux irréguliers. On observe des triades de podia ciliés sans plaque apparente. Les podia les plus grands se placent entre les replis (Fig. 133B).

1.1.7. Columnales

Centrodorsales des Atelecrinidae

Les centrodorsales des genres *Atelecrinus*, *Adelatelecrinus*, et *Paratelecrinus* présentent toutes une grande cavité centrale (Figs 134A, B). Sur leur bord adoral, elles possèdent des puits ou dépressions en position interradiale. Quand les puits sont profonds, ils ont tendance à être entourés par des anneaux calcitiques plus ou moins épais. Les deux espèces du genre

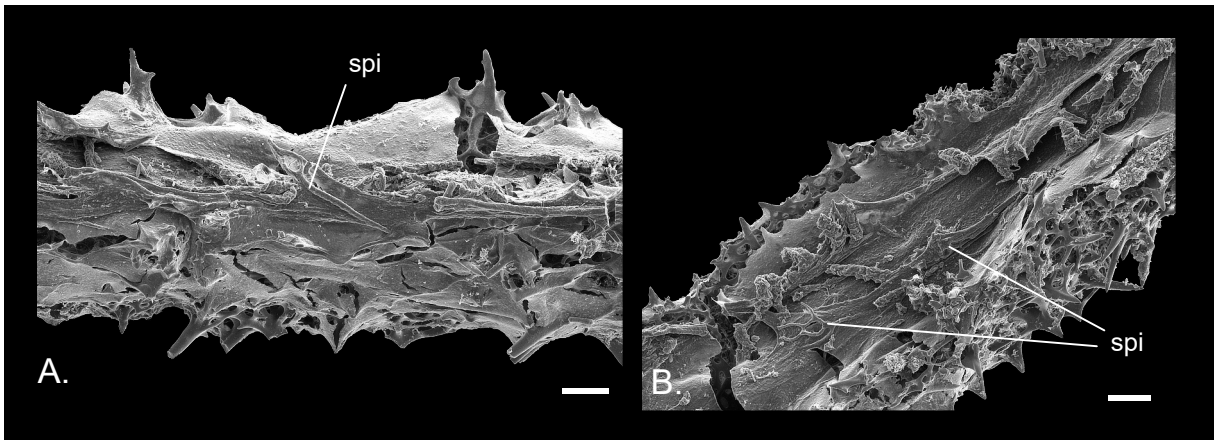


Figure 133. Sillon ambulacraire des pinnules de *Rouxicrinus* sp. IE-2020-646. Images MEB (point critique = B). A. Vue latéralo-adorale. B. Vue latéralo-adorale. spi : spiccule. Échelle = 100 µm.

Atelecrinus présentent des légères dépressions interradiales (Figs 134E-H). Leur côté interne est ouvert par une entaille. Au sein du genre *Adelatelecrinus*, *A. sulcatus* présente un puits profond avec un anneau entourant l'ouverture (Figs 134I, J). Au contraire, *A. vallatus* présente un puits peu profond avec une entaille interne et sans anneau adoral (Figs 134K, L). Au sein du genre *Paratelecrinus,* on observe différentes profondeurs des puits. De même, les anneaux sont plus ou moins marqués et épais en fonction des espèces (Figs 134M-T).

Chez *Sibogacrinus anomalus,* la cavité centrale est réduite (Figs 134C, D). Les bords adoraux de la centrodorsale sont repliés adoralement. Les surfaces triangulaires ainsi formées délimitent des zones interradiales avec des dépressions s'ouvrant vers l'intérieur de la cavité centrale.

Columnales de la proxistèle

Les columnales de la proxistèle chez les Bourgueticrinina actuels sont toujours discoïdes (Fig. 135). Des différences existent dans le développement du stéréome syzygial et de crénelures symplexiales. Chez *Naumachocrinus* et *Porphyrocrinus,* on peut observer des surfaces articulaires multiradiées (Figs 135A, B). Chez *Phrynocrinus*, l'aréole interne présente également des épaississements multiradiées du stéréome (Fig. 135C). Chez les spécimens de *Rhizocrinus*, *Democrinus* et *Monachocrinus* étudiés, on n'observe pas d'organisation multiradiée du stéréome (Figs. 35D-F).

Columnales de la mésistèle

Chez les spécimens de *Naumachocrinus*, *Democrinus*, *Porphyrocrinus* et *Phrynocrinus* étudiés, on observe des synarthries ligamentaires où la crête fulcrale n'entoure pas le canal axial (Figs 136A-E). Les fosses ligamentaires de part et d'autre peuvent être plus ou moins profondes. La crête fulcrale peut être crénelée, avec deux rangées de créneaux secondaires de part et d'autre d'un axe calcifié (*e.g.* Fig. 136D), ou recouverte de stéréome syzygial irrégulier et usé (Fig. 136E). Il s'agit de synarthries de type *Democrinus* et *Porphyrocrinus sensu* Roux *et al.* (2019).

Les columnales des spécimens de *Bathycrinus* et *Monachocrinus* étudiés ont le canal axial entouré par la crête fulcrale (Figs 136G-J). Les fosses ligamentaires sont généralement profondes. La crête fulcrale est recouverte par une zone allongée de stéréome syzygial vermiforme plus ou moins usé (Fig. 136H). Il s'agit de synarthries de type *Bourgueticrinus sensu* Roux *et al.* (2019) qui peuvent également être retrouver dans la mésistèle de *Zeuctocrinus* (Fig. 136K).

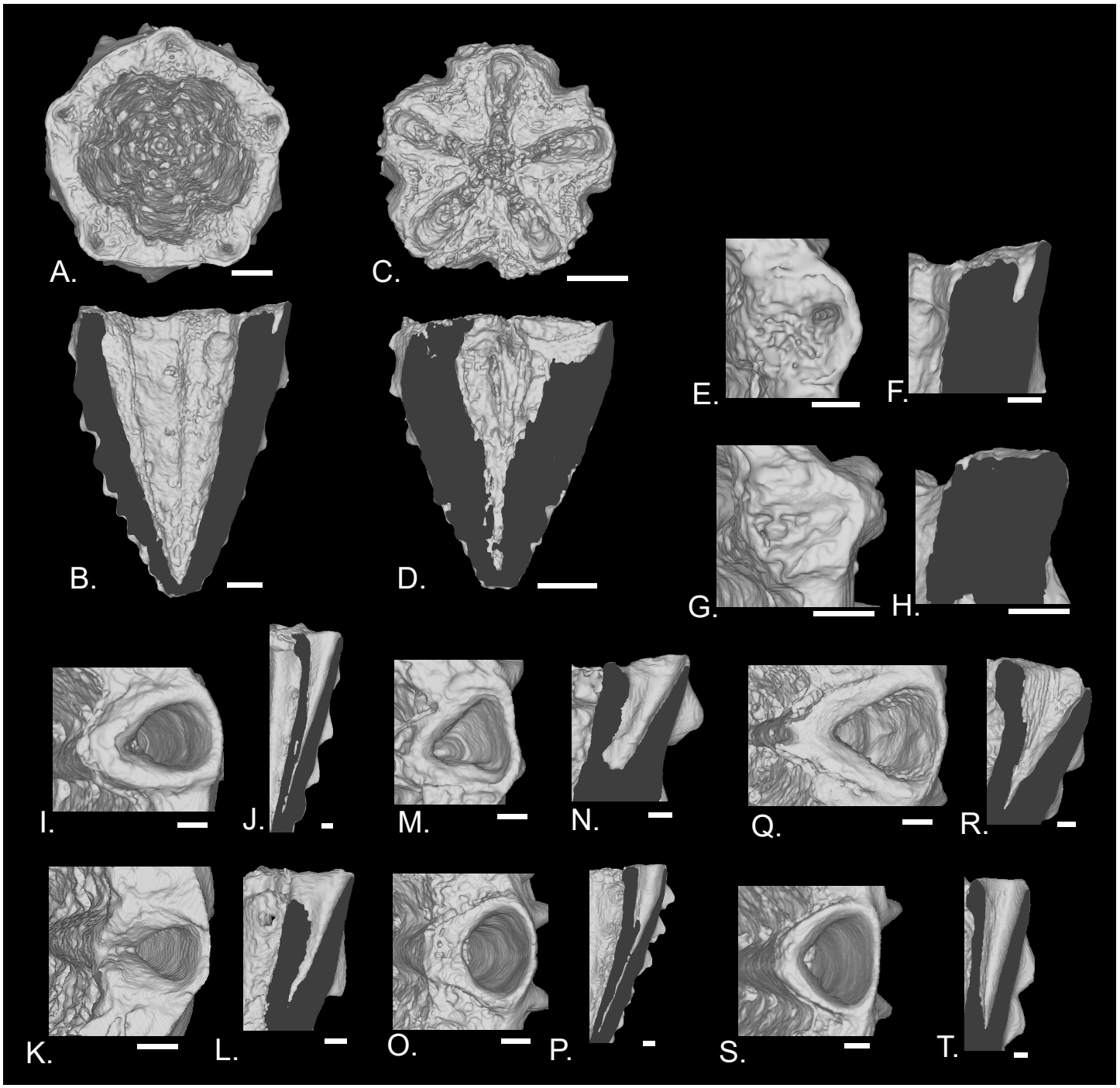


Figure 134. Maillages de centrodorsales d'Atelecrinidae. A, B, E, F. *Atelecrinus balanoides* IE-2013-11938. A. Vue adorale. B. Coupe transverse en vue latérale. E. puits adoral interradial. F. Section transverse de E. C, D. *Sibogacrinus anomalus* IE-2013-11937. C. Vue adorale. D. Coupe transverse en vue latérale. G, H. *Atelecrinus helgae* IE-2016-1616. G. puits adoral interradial. H. Section transverse de G. I, J. *Adelatelecrinus sulcatus* IE-2007-7711. I. puits adoral interradial. J. Section transverse de I. K, L. *Adelatelecrinus vallatus* IE-2009-9003 holotype. K. puits adoral interradial. L. Section transverse de K. M, N. *Paratelecrinus telo* IE-2012-846. M. puits adoral interradial. N. Section transverse de M. O, P. *Paratelecrinus conifer* IE-2009-9004. O. puits adoral interradial. P. Section transverse de O. Q, R. *Paratelecrinus laticonulus* IE-2012-845. Q. puits adoral interradial. R. Section transverse de Q. S, T. *Paratelecrinus* sp. nov. 1 IE-2020-704. S. puits adoral interradial. T. Section transverse de S. Échelle : A-D =500 µm, E-T = 250 µm.

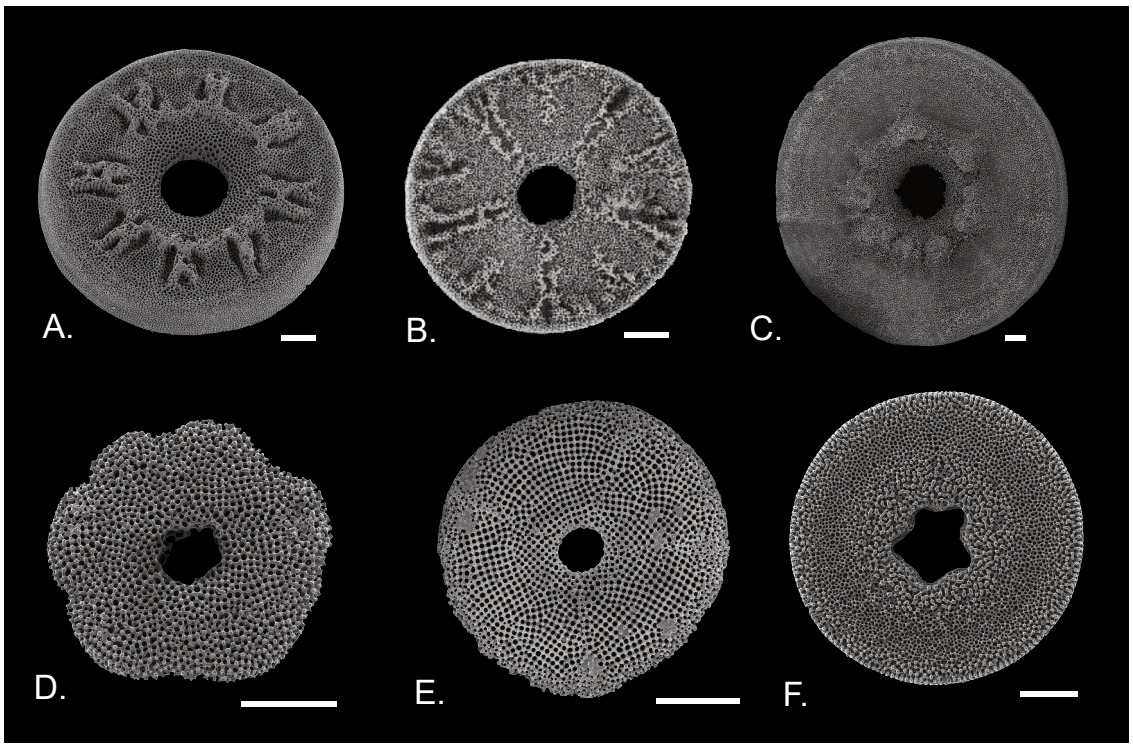


Figure 135. Columnales de la proxistèle de différents Bourgueticrinina. MEB. A. *Naumachocrinus hawaiiensis* (R60 - no Cat N°). B. *Porphyrocrinus thalassae* (R47 - no Cat N). C. *Phrynocrinus nudus* (R73 - no Cat N°). *Rhizocrinus lofotensis* (R62 - no Cat N°). E. *Democrinus japonicus* paratype CRI62-1. D F. *Monachocrinus* cf. *aotearoa* F240161-2. Échelle : A, B, D-F = 250 µm, C = 500 µm.

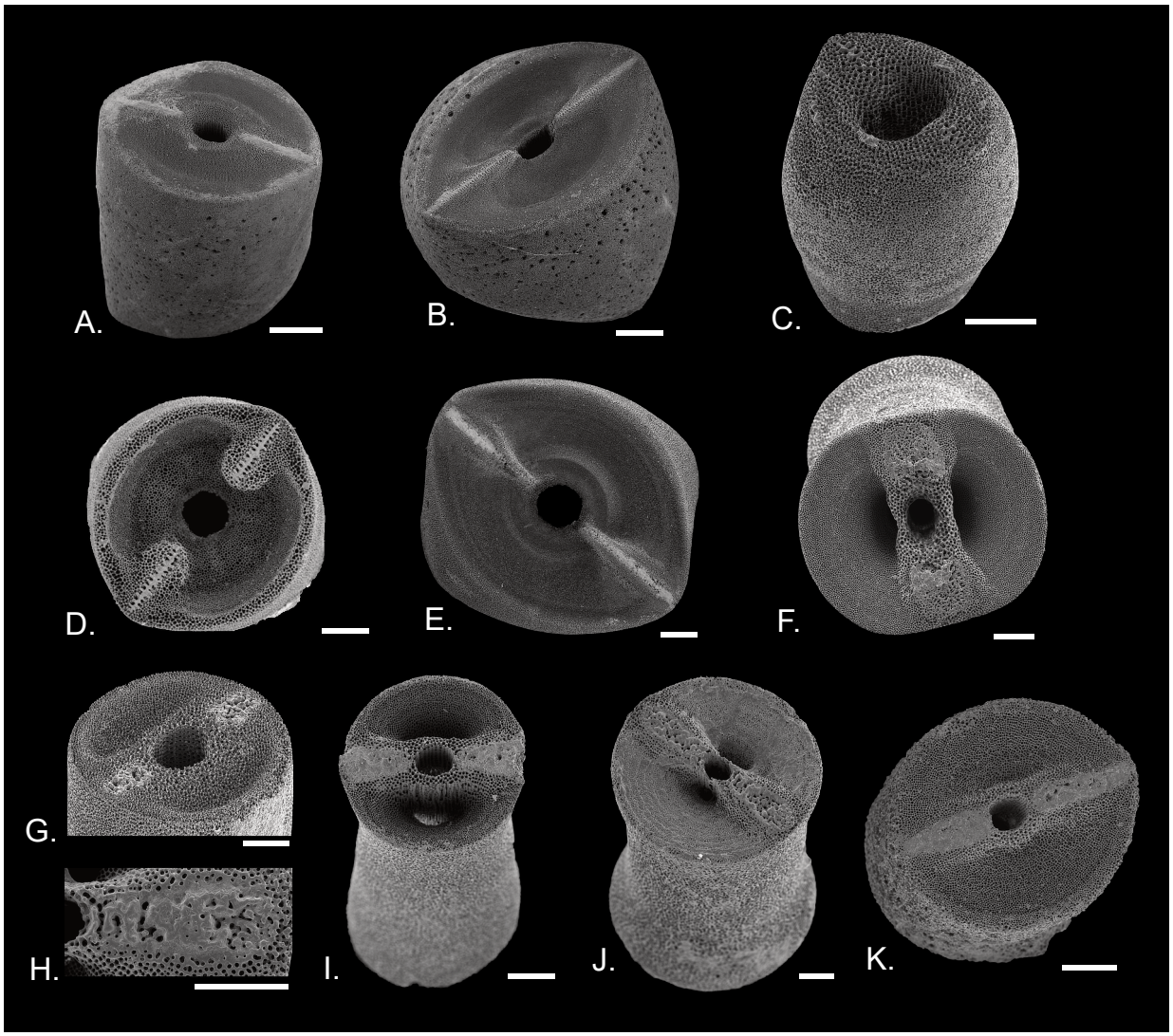


Figure 136. Columnales de la mesistèle de différents Bourgueticrinina et Septocrinidae. A, B. *Naumachocrinus hawaiiensis* (R60 - no Cat N°). A. Columnale plus proximale que B. C. *Rhizocrinus lofotensis* (R62 - no Cat N°). D. *Porphyrocrinus thalassae* (R47 - no Cat N°). E. *Phrynocrinus nudus* (R73 - no Cat N°). F. *Bathycrinus* cf. *complanatus* AB2040a. G. *Monachocrinus* cf. *aotearoa* F240161-2. H-J. *Monachocrinus recuperatus* (R74 - no Cat N°). H. Zoom sur une crête fulcrale. I. Columnale plus proximale que J. K. *Zeuctocrinus gisleni* (R70 – no Cat. N°). Échelle : A, B, E =1 mm, C, F-J = 250 µm, K = 500 µm.

Columnales de la dististèle

Chez tous les spécimens étudiés, les synarthries des columnales les plus distales présentent des larges fosses ligamentaires profondes, de part et d'autre d'une crête fulcrale le plus souvent crénelée (Figs 137A-E). Il s'agit de synarthries de type *Democrinus* et *Porphyrocrinus sensu* Roux *et al.* (2019). Uniquement chez *Phrynocrinus,* la crête fulcrale est recouverte d'un stéréome syzygial vermiforme (Fig. 137F). Des différences sont visibles entre les genres. Ainsi, les bords de la fosse ligamentaire le long de la crête fulcrale sont plutôt concaves chez *Naumachocrinus*, *Democrinus*, et *Monachocrinus* (Figs 137A-C), et plutôt droits et avec une courbure convexe plus ou moins importante chez *Bathycrinus*, *Porphyrocrinus*, et *Phrynocrinus* (Figs 137D-F). Les crêtes fulcrales crénelées diffèrent également, notamment par le nombre de créneaux : plus de 50 chez *Naumachocrinus* (Fig. 137G), jusqu'à environ 40 chez *Porphyrocrinus*, environ 25 chez *Bathycrinus* (Fig. 137I) et *Monachocrinus*, et une dizaine chez *Democrinus* (Figs 137J). On peut aussi observer une marge de butée autour de certaines columnales (Figs 137A, B, E, F). Une particularité de *Democrinus* est que l'axe de la crête est parfois creusé (Figs 137J).

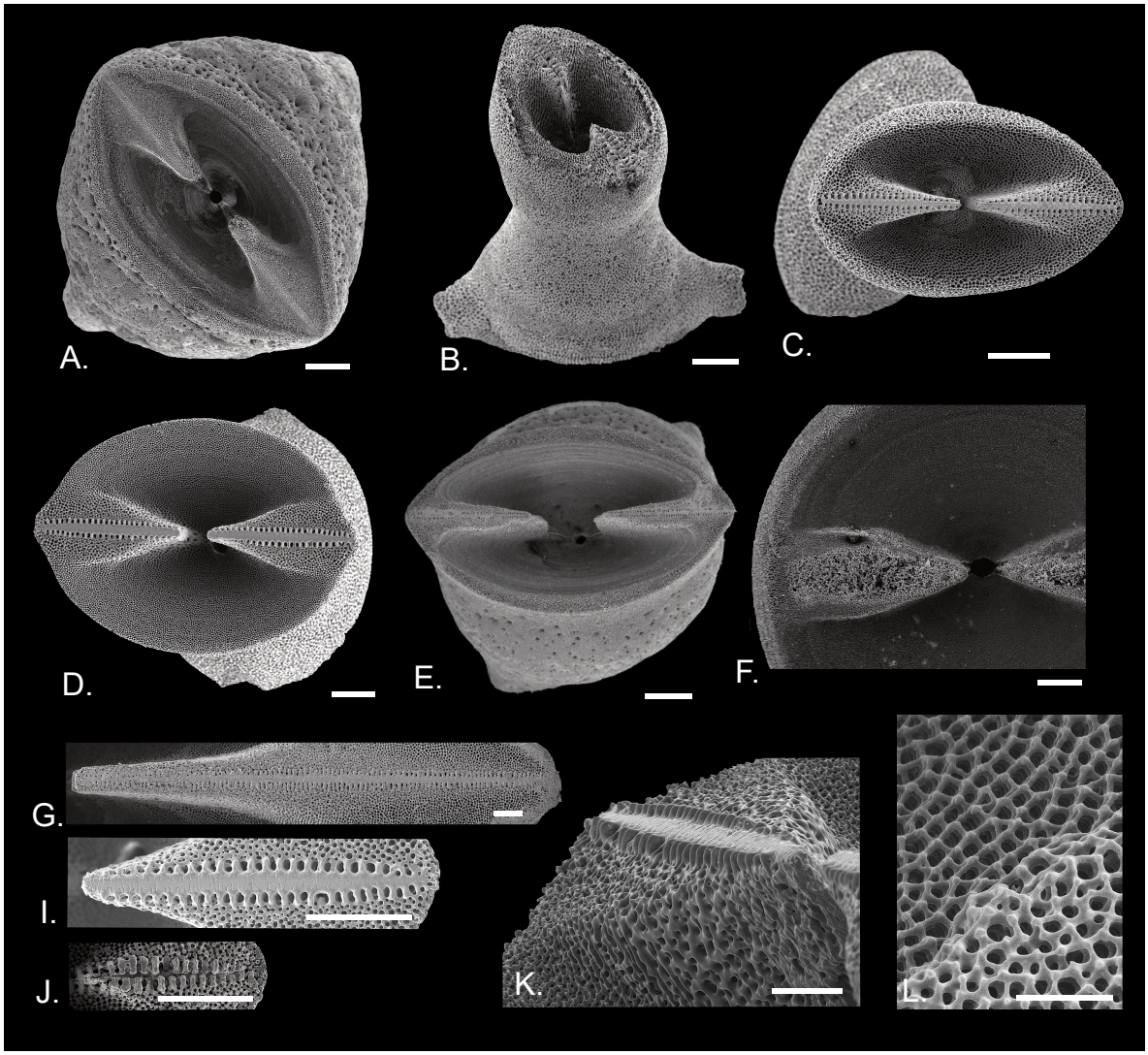


Figure 137. Columnales distales de différents Bourgueticrinina. A. *Naumachocrinus hawaiiensis* (R60 - no Cat N°). B. *Democrinus japonicus* CRI62-1, paratype. C. *Monachocrinus mortenseni* (R71 - no Cat N°). D. *Bathycrinus complanatus* AB2040. E. *Porphyrocrinus thalassae* (R47 - no Cat N°). F. *Phrynocrinus nudus* (R73 - no Cat N°). G. *Naumachocrinus hawaiiensis* (R60 - no Cat N°), zoom sur crête fulcrale. I. *Bathycrinus complanatus* AB2040a, zoom sur crête fulcrale. J. *Democrinus japonicus* CRI62-1, paratype, zoom sur crête fulcrale. K. *Bathycrinus complanatus* AB2040a angle montrant relief de la crête fulcrale. L. Stéréome en galérie de la région aréolaire. Échelle : A, E, F = 1 mm, B-D, G-J = 250 µm, K = 100 µm, L = 50 µm.

1.2. Discussion

1.2.1. Variabilité morphologique au sein des Atelecrinidae

Messing a dissocié trois *Atelecrinus balanoides* et un *Paratelecrinus wyvilli* (Messing 2003) ainsi que deux spécimens de *Adelatelecrinus sulcatus* et un spécimen de *P. orthotriremis* (Messing 2013). Ici, l'utilisation de la tomographie à rayons X permet d'étudier la morphologie interne des spécimens des collections du MNHN et du NMV et de réévaluer les genres proposés par les travaux de Messing (2013).

La tomographie à rayons X et le MEB confirment que, comme observé par Messing (2013) sur un spécimen de *A. balanoides*, les deux espèces d'*Atelecrinus* présentent des puits interradiaux peu profonds qualifiés par Messing (2013) de simples dépressions interradiales. Les similitudes des caractères internes semblent corroborer la validité de ce genre. Ainsi, tous les deux présentent des aires musculaires adorales arrondies, l'absence de pont stéréomique séparant les ouvertures du SNA, et des KP particulièrement courts comparés aux autres espèces d'Atelecrinidae.

Le genre *Adelatelecrinus* a initialement été défini notamment par la combinaison entre la présence de puits adoraux sur la centrodorsale et une surface aborale des basales qui serait lisse (Messing 2013). La tomographie à rayons X permet de montrer que l'espèce *A. vallatus* présente uniquement des puits peu profonds sans anneaux adoraux. Par définition, cette espèce devrait donc être exclue du genre *Adelatelecrinus*. En effet, Messing (2013) se base sur des proxys de la morphologie externe pour essayer de déterminer des aspects internes. Pour *Adelatelecrinus,* il détermine que la présence d'une étroite fente entre basales et centrodorsale en position interradiale est indicative de la présence d'un puits interradial. Néanmoins, en observant des basales et centrodorsales fortement accolées chez certains spécimens de *A. sulcatus*, Messing (2013 : 5) reconnaît que pour déterminer avec certitude le type de puits, il faut dissocier le spécimen. Chez *A. vallatus,* il observe aussi des spécimens sans fente. En plus des puits interradiaux, les deux espèces varient sur la forme des aires musculaires adorales et la présence de ponts stéréomiques divisant les ouvertures du SNA. De ce fait, *A. vallatus* semble présenter plus d'affinité avec les deux espèces du genre *Atelecrinus* qu'avec *A. sulcatus*.

L'étude des caractères mophologiques internes chez le genre *Paratelecrinus* montre une diversité particulièrement importante. En effet, les différents caractères étudiés ici (profondeur et forme des puits interradiaux, forme des anneaux adoraux, présence d'un pont stéréomique, morphologie des aires musculaires adorales) varient en fonction de l'espèce. Chaque espèce présente sa propre mosaïque de caractères. De plus, les espèces *P. telo* et la nouvelle espèce *Paratelecrinus* sp nov 1 suggèrent des morphologies potentiellement intermédiaires avec les autres genres : *P. telo* possède des anneaux adoraux peu développés présentant des similitudes avec celles de *A. vallatus*, et *Paratelecrinus* sp nov 1 présente une morphologie externe avec l'angle de profil du cercle de radiales (cf. Messing 2013) proche de 90° ce qui le rapproche des genres *Atelecrinus* et *Adelatelecrinus*.

Étant donné les caractères discriminants établis par Messing (2013), la validité des genres devrait être réévaluée, surtout pour *Adelatelecrinus*. En effet, sur la base des puits adoraux, il serait plus pertinent d'avoir un premier genre possédant des puits peu profonds (*e.g. Atelecrinus* et *A. vallatus*) et un deuxième genre possédant des puits profonds et des anneaux adoraux (*i.e. Paratelecrinus* et *A. sulcatus*). Cependant, la grande diversité au sein du genre *Paratelecrinus* rend l'attribution des espèces aux trois genres (*Atelecrinus*, *Adelatelecrinus*, *Paratelecrinus*) plus complexe que prévu. Des études morphologiques plus poussées (incluant plus de caractères internes et surtout des études de la variabilité intraspécifique) sont nécessaires pour

essayer d'appréhender la délimitation des espèces, déterminer des caractères diagnostiques et commencer à explorer les liens de parenté au sein de cette famille. De même, l'accès à des spécimens entiers permettrait d'étudier les bras et les pinnules, dont la variabilité (présence ou absence de plaques en fonction des espèces) a pu être montrée ici.

Qu'en est-il de Sibogacrinus anomalus *?*

Cette section se base en grande partie sur la publication Martinez-Soares et al. *(2024c)* Sibogacrinus anomalus *(Crinoidea: Echinodermata) does not belong to Atelecrinidae: evidence from X-ray tomography. (Annexe 3C).*

Jusqu'à récemment, *S. anomalus* était connu à partir d'un seul spécimen : l'holotype de l'espèce, ZMA ECH.CR.2099 (Clark 1912b ; Clark & Clark 1967 ; Messing 2003). Cependant, en 2010, un deuxième spécimen a été découvert lors de la campagne BIOPAPUA du MNHN au large de la Papouasie-Nouvelle-Guinée. La description du nouveau spécimen et la comparaison avec l'holotype se trouve en Annexe 3C. Plusieurs différences entre *S. anomalus* et *Atelecrinus* ont été présentées dans la description originale de l'espèce par Clark (1912b) et dans les travaux de Messing (2003, 2013) : *(i)* des basales très hautes par rapport à la taille des autres ossicules ; *(ii)* la petite cavité centrale de la centrodorsale (Cd) ; *(iii)* les insertions des cirres sans crête en forme de fer à cheval. Messing (2003) a d'abord retiré *S. anomalus* des Atelecrinidae en considérant que la structure visible des basales différait à tel point que *Sibogacrinus* et *Atelecrinus* ne pouvaient pas faire partie de la même famille. Cependant, après réexamen de l'holotype, Messing (2013) a décidé de replacer *Sibogacrinus* au sein des Atelecrinidae en se basant sur la forme aborale cunéiforme (*wedge-shaped*) des basales.

Peu d'éléments ont été présentés pour justifier l'attribution de *S. anomalus* aux Atelecrinidae : *(i)* l'absence de pinnules proximales ; *(ii)* le cercle entier des basales ; *(iii)* la forme aborale cunéiforme des basales (Clark 1912b ; Clark & Clark 1967 ; Messing 2003, 2013). Quant à l'absence de pinnules proximales, les brachiales de la partie libre des bras de *Sibogacrinus* restent inconnues au-delà de IIBr3+. Or, l'absence de la première pinnule à IIBr2 est également connue chez certains Pentametrocrinidae (Clark & Clark 1967) et certains Perometrinae (Clark & Clark 1967) et ne peut donc pas être utilisée pour justifier l'attribution de *S. anomalus* à un clade comprenant également *Adelatelecrinus*, *Atelecrinus* et *Paratelecrinus*. La présence même de basales bien développées se retrouve également chez les Atopocrinidae Messing, 2011, les Zenometridae Clark, 1909 et les Jaeckelometridae Hess, 2011 (une famille de comatules entièrement fossile). Quant à la forme aborale cunéiforme des basales, cette dernière est liée à une contrainte architecturale et n'est donc pas un caractère fiable.

L'étude par tomographie à rayons X a permis de visualiser plusieurs différences majeures entre *Sibogacrinus* et les autres Atelecrinidae dans la morphologie et l'association entre basales, radiales et centrodorsale. Ainsi, l'organisation des canaux du SNA diffère entre *Sibogacrinus* et les autres Atelecrinidae. Les ouvertures des canaux associées au SNA se sont avérées être un caractère morphologique pertinent pour distinguer le clade de *Promachocrinus* (Heliometrinae #1 dans Hemery *et al.* 2013) et celui de *Florometra* (Heliometrinae #2 dans Hemery *et al.* 2013), lesquels sont génétiquement distincts alors que leur morphologie externe est très proche (Eléaume 2006 ; Hemery *et al*. 2013). Chez *Adelatelecrinus*, *Atelecrinus* et *Paratelecrinus*, des KP bien développés sont présents sur une seule paire d'axillaires adjacentes, et plusieurs espèces présentent des petits KP rudimentaires sur les autres axillaires. Chez *Sibogacrinus*, aucun KP n'a été détecté sur les axillaires. Cependant, leur mauvais état de conservation rend l'observation difficile et cette absence de KP pourrait résulter de l'impact de la taphonomie. Chez *Adelatelecrinus*, *Atelecrinus* et *Paratelecrinus*, les KP bien développés déforment la surface de l'aire musculaire qui devient partiellement convexe. Une telle déformation de la zone musculaire n'a pas été observée sur les axillaires brisées de *S. anomalus*. Cette observation

va dans le sens d'une absence de KP chez *Sibogacrinus*. Finalement, l'emboîtement différent entre les basales et les puits interradiaux de la centrodorsale (la basale recouvre le puits chez *Atelecrinus*, *Adelatelecrinus*, *Paratelecrinus*, alors que la basale s'insère dans le puits chez *Sibogacrinus*) est une différence structurelle indicatrice d'une relation différente entre les ossicules du calice et la centrodorsale.

La mosaïque de caractères trouvée chez *Sibogacrinus* suggère son exclusion de la famille des Atelecrinidae. Si la présence d'un KP (Mironov & Pawson 2014 ; Mironov & Fujita 2021) et la fusion des ouvertures des canaux nerveux dans les radiales (Sars 1868 ; Carpenter 1884 ; Macurda & Meyer 1976) sont diagnostiques du clade Bathycrinidae, Rhizocrinidae et Atelecrinidae, alors des états de caractères différents chez *Sibogacrinus* impliquent que ce genre n'appartient pas au même clade.

En dehors des Bourgueticrinina, trois autres familles de comatules présentent des basales bien développées : les Jaekelometridae, un taxon fossile, ainsi que les Atopocrinidae et les Zenometridae, deux taxons actuels. Les Jaekelometridae et les Atopocrinidae étaient anciennement attribués aux Atelecrinidae (*e.g.* Clark 1912 ; Messing 2003). Ce n'est que récemment que ces taxons ont été élevés au rang de famille (Hess & Messing 2011). Cependant, *Sibogacrinus* ne peut être attribué à aucune de ces trois familles en raison de sa mosaïque de caractères unique. En effet, contrairement à *S. anomalus*, les Atopocrinidae présentent *(i)* une centrodorsale avec une cavité centrale plus petite, avec des contreforts (= *butresses*) interradiaux striés, et des insertions cirrales avec des crêtes en forme de fer à cheval (Messing 2020) ; *(ii)* des basales plates et en forme de langue, sans canal nerveux interradial clair (bien que les basales puissent être brisées) (Messing 2020 : fig. 9) ; *(iii)* des radiales sans carènes aborales, et avec une synarthrie musculaire plus large que haute présentant des aires musculaires adorales avec des extensions latérales (Messing 2020). Les Jaekelometridae présentent *(i)* une centrodorsale avec une cavité centrale étroite, des fosses radiales (et non interradiales) larges et peu profondes et parfois, en plus, quelques sillons interradiaux (Rasmussen 1961 ; Rasmussen 1978) ; *(ii)* des basales hautes, pentagonales, et verticalement plates, formant extérieurement une palissade continue, avec deux ouvertures pour les canaux du système nerveux aboral en position radiale (Rasmussen 1978 : fig. 584-1e) ; *(iii)* des radiales hautes avec des facettes articulaires très étroites et basses, les passages pour le système nerveux aboral ne sont pas clairs sur les images disponibles (Jagt 1999 : pl. 15 fig. 11, pl. 16 figs 8, 10-11). Selon Messing et White (2001), les Zenometridae présentent *(i)* une centrodorsale creuse, sans contreforts, et sans fosse interradiale marquée ; *(ii)* des insertions cirrales creusées et souvent avec une marge crénelée ; *(iii)* des basales plates et présentant deux ouvertures adorales ; *(iv)* les synarthries musculaires des radiales présentent des crêtes distinctes séparant les zones musculaires et ligamentaires aborales (Clark 1921 : figs 91-94).

En conclusion, une nouvelle famille, Sibogacrinidae, doit être proposée pour accueillir le genre *Sibogacrinus*. Comme pour les Atopocrinidae et les Jaeckelometridae, cette famille resterait sans attribution superfamiliale, celle-ci n'étant actuellement pas possible.

1.2.2. Variabilité morphologique au sein des Bathycrinidae

Les observations faites sur les quatre espèces de *Bathycrinus* rejoignent celles issue de la vaste littérature à leur sujet. Les caractères diagnostiques de ce genre semblent assez bien définis.

Ainsi, au sein du genre *Bathycrinus*, toutes les espèces pour lesquelles les radiales sont illustrées présentent des aires musculaires adorales avec des pointes adorales surélevées (Tab. 30). L'étude commune des IBr1 et des radiales permet d'observer que la disposition des aires

musculaires aborales de la synarthrie proximale de la IBr1 correspond à celle des aires musculaires adorales des radiales, et cela chez tous les crinoïdes étudiés. Chez *Bathycrinus*, comme les aires musculaires adorales des radiales ont des extrémités surélevées, les aires musculaires adorales de la IBr1s'étendent distalement. En revanche, chez *Monachocrinus*, les radiales n'ont pas leurs extrémités adorales surélevées et les aires musculaires adorales des IBr1 se disposent perpendiculairement à la surface adorale. Ainsi, par déduction à partir des aires musculaires adorales des IBr1, on peut faire l'hypothèse que les extrémités adorales des radiales sont surélevées chez trois autres espèces de *Bathycrinus* pour lesquels il n'y a que des images des IBr1 (Tab. 30). À la suite des observations illustrées dans cette thèse, ce caractère reste inconnu pour cinq des quinze espèces reconnues actuellement.

L'organisation de type B du SNA est décrite (Carpenter 1884 ; Bohn & Heinzeller 1999) ou peut être déduite sur base des illustrations des radiales pour plusieurs espèces (Tab. 30). En effet, l'étude des mêmes espèces que celles analysées par Bohn et Heinzeller (1999) permet de confirmer que l'organisation des canaux du SNA au sein des radiales est un bon proxy pour l'organisation réelle du SNA. Après cette thèse, le type de SNA reste inconnu pour huit des quinze espèces.

L'articulation IBr1+2 n'est que très rarement décrite et illustrée. En effet, seules deux illustrations ont pu être trouvées, mais aucune ne figure les deux faces de l'articulation : Carpenter (1884 : pl. 7a fig. 16) illustre l'articulation distale de la IBr1 de *B. australis*, et Macurda et Meyer (1976 : pl. 3 figs 8, 9) illustrent la face proximale de la IBr2 de *B. aldrichianus* (Tab. 30). Cette thèse inclut les premières illustrations des deux faces articulaires, permettant d'observer l'emboîtement des crêtes fulcrales des deux synarthries.

Une forte variabilité est observée dans la morphologie des IBr1, notamment dans la disposition des aires musculaires adorales de la synarthrie proximale. En effet, comme décrit ci-dessus, sa morphologie est en lien avec la morphologie des synarthries des radiales. Néanmoins, on observe que, dans certains cas, les aires musculaires adorales restent creusées dans la surface adorale (Tab. 30), et dans d'autres cas, la surface des aires musculaires adorales se replie et se positionne sur la surface adorale de la IBr1 (Tab. 30).

Une des différences majeures au sein du genre *Bathycrinus* est la microstructure du *knobby process* (KP). En effet, les illustrations existantes suggèrent que sa microstructure est généralement composée d'épines trabéculaires plus ou moins saillantes (Tab. 30). Cependant, des microstructures différentes sont décrites pour trois espèces. *Bathycrinus equatorialis* (Roux & Messing 2017 : figs 4A-C) présente des épines issues de la convergence et fusion de plusieurs trabécules. *Bathycrinus longipinnus* (Mironov 2019 : fig. 5D) présente des pointes rondes, avec des nombreuses dichotomies, sans trabécule épaissi. Mironov (2019) qualifie ce KP de rudimentaire. Chez *Bathycrinus longicolumnalis*, l'illustration du KP faite par Mironov *et al.* (2021 : figs 1C, D) montre une région adorale avec des trabécules particulièrement fins et une région aborale avec des épines irrégulières, courtes et connectées par des parois calcitiques plus épaisses. De plus, les KP sont complètement absents chez *B. volubilis* et de *B. kirilli* (Mironov 2019 ; Mironov *et al*. 2021). Mironov (2019) et Mironov *et al.* (2021) proposent que l'absence de KP chez ces deux dernières espèces, provenant toutes les deux de profondeurs comprises entre 8000 à 9700 m (Mironov 2019), serait une perte secondaire due à l'absence de courants dans leur habitat, ce qui rendrait le KP obsolète. Cette perte serait graduelle, avec les espèces *B. longipinnus* et *B. longicolumnalis*, provenant de profondeurs au-delà de 6000 m, qui présentent des KP « rudimentaires » (Mironov 2019). En plus d'une potentielle diminution du courant avec la profondeur (*e.g.* Taira *et al.* 2004 ; Schmitt & Siegle 2011 ; Jamieson 2015), la

Tableau 30. Illustrations dans la littérature des différents charactères étudiés ici pour les différentes espèces de *Bathycrinus* actuellement acceptées. * : détermination de la forme des radiales à partir des aires musculaires adorales des radiales, ° : détermination du type de SNA à partir des radiales, ‘ : détermination à partir de tomographie à rayons X, + : IBr1 avec les aires musculaires adorales de la synarthrie proximale repliés sur la surface adorale de la IBr1, en opposition à des aires musculaires adorales creusées dans la IBr1, - : absence de *knobby process*, ~ : microstructure du KP particulière (cf. texte).

Espèce	**Forme des radiales**	**SNA**	**IBr1+2**	**IBr**	*knobby process*
B. aldrichianus	Macurda & Meyer 1976, pl. 2figs 11, 12	Macurda & Meyer 1976, pl. 2 figs 11, 12°	Macurda & Meyer 1976, pl. 3 figs 8, 9 (IBr2)	Macurda & Meyer 1976, pl. 3 figs 1, 2 (IBr1)	Macurda & Meyer 1976, pl. 3 figs 1, 2, 5
B. australis	Carpenter 1884, pl. 7 fig. 6a ; cette étude	Carpenter 1884, pl. 7 fig. 6a° ; cette étude°	Carpenter 1884, pl. 7a fig. 16 (IBr1) ; cette étude’	Carpenter 1884, pl. 7 figs 4a, 5a ; cette étude	Carpenter 1884, pl. 7 figs 4a
B. australocrucis					
B. carpenterii	Cette étude	Bohn & Heinzeller 1999 ; cette étude°	Cette étude	Cette étude	Cette étude
B. complanatus	Roux & Messing 2017, fig. 4D* ; cette étude	Cette étude°	Cette étude	Roux & Messing 2017, fig. 4D (IBr1) ; cette étude	Roux & Messing 2017, fig. 4D ; cette étude
B. equatorialis					Roux & Messing 2017, fig. 4A ~
B. gracilis	Mironov & Pawson 2014, fig. 8A*	Bohn & Heinzeller 1999		Mironov & Pawson 2014, fig. 8A	Mironov & Pawson 2014, fig. 8A
B. kirilli	Mironov 2019, fig. 3C*			Mironov 2019, figs 3B, C +	Mironov 2019, figs 3B, C -
B. longicolumnalis	Mironov *et al.* 2021, fig. 1d*			Mironov *et al.* 2021, figs 1c, d +	Mironov *et al.* 2021, figs 1c, d ~
B. longipinnus	Mironov 2019, fig. 5H			Mironov 2019, figs 5B, C +	Mironov 2019, figs 5B, C, D ~
B. mendeleevi					
B. pacificus					
B. rozhnovi	Mironov 2019, fig. 8D	Mironov 2019, fig. 8D°		Mironov 2019, fig. 8B +	Mironov 2019, fig. 8B, C
B. volubilis	Cette étude	Cette étude°	Cette étude’	Cette étude	Cette étude -
B. woodmansoni					

potentielle disparition secondaire et l'aspect « rudimentaire » du KP chez les espèces hadales pourraient être liés à une augmentation des difficultés à compenser le seuil de compensation des carbonates (SCC) avec la profondeur (*e.g.* Todo *et al.* 2005 ; Jamieson 2015 mais cf. Kupriyanova *et al.* 2014 pour un cas où le SCC n'aurait aucun effet sur la biomineralisation). En revanche, *B. equatorialis* diffère sans pour autant être une espèce hadale (collectée vers 1700-2200 m de profondeur, Roux & Messing 2017). Elle diffère non-seulement par une microstructure du KP unique au sein des Bourgueticrinina connus, mais aussi par le fait qu'il s'agisse de la seule espèce de *Bathycrinus* avec un disque d'attache au lieu d'un appareil radicualire (Roux & Messing 2017). Étant la seule espèce trouvée dans des milieux rocheux et non dans des milieux meubles (Roux & Messing 2017), il est probable que le disque d'attache soit une adaptation à son habitat. Des cas d'appareils radiculaires s'attachant à des substrats durs sont connus : la Figure 105T illustre l'appareil radiculaire d'un jeune Rhizocrinidae attaché à un bivalve (Merle & Roux 2018), et Mironov (2000) illustre différents cas chez *B. volubilis* où l'appareil radiculaire se fixe sur des roches, des tubes de pogonophores et même des pédoncules d'autre *B. volubilis*. Le bord du supposé disque d'attache de *B. equatorialis* présente des structures ressemblant à des articles d'appareil radiculaire. Il est donc possible qu'il s'agisse d'une structure convergente avec les disques d'attache des Phrynocrinidae. La microstructure du KP de *B. equatorialis* est-elle aussi une adaptation à l'environnement ? Il est difficile de se prononcer sur le rôle et le fonctionnement du KP avec nos connaissances actuelles sur cette structure et sur l'environnement dans lequel évoluent ces organismes. Notons que pour *B. longipinnus*, *B. longicolumnalis* et *B. equatorialis,* un seul spécimen semble avoir été dissocié pour étudier le KP. Dès lors, on pourrait se trouver en présence de morphologies dues à de la variabilité intraspécifique.

De même, la position des KP sur les IBr1 et/ou les IBr2 est considérée comme un caractère diagnostique par Mironov *et al.* (2021). Ainsi, il regroupe *B. longicolumnalis*, *B. australis*, *B. carpenterii*, et *B. complanatus* dans un même groupe d'espèces possédant des KP sur les deux primibrachiales. Cependant, ses conclusions se basent sur un nombre limité de spécimens si on considère uniquement les résultats publiés. En effet, à ma connaissance, la microstructure des KP et leur position n'est pas publiée pour *B. australis* à l'exception d'une illustration de Carpenter (1884 : pl. 7 fig. 4a) avec des KP uniquement sur la IBr2ax. Le spécimen segmenté ici ne présente aucun KP sur les IBr1 (résultat non-présenté). Similairement, l'inclusion de *B. carpenterii* dans ce groupe d'espèces avec des KP sur les deux primibrachiales n'est pas justifiable sur base de la littérature. Mironov et Pawson (2014) décrivent deux spécimens de *B. carpenterii* dont l'un possède effectivement des KP sur les IBr1 et les IBr2. Cependant, le deuxième spécimen possède uniquement des KP sur les IBr2, indiquant que de la variation intraspécifique existe. Au contraire, ce groupe d'espèces listé par Mironov *et al*. (2021) exclut *B. gracilis* qui, d'après trois spécimens étudiés par Mironov et Pawson (2014), posséderait aussi des KP sur les IBr1 et IBr2. Ce caractère devrait être étudié à l'échelle d'une population pour mieux appréhender la variation intraspécifique avant de l'utiliser pour différencier des espèces.

A l'exception des espèces hadales, *B. equatorialis* et les espèces insuffisamment décrites (*B. australocruccis*, *B. pacificus*, *B. woodmansoni*), le genre *Bathycrinus* semble former un ensemble avec une variabilité morphologique limitée.

Les observations présentées ici pour trois espèces différentes de *Monachocrinus* sont les premières descriptions détaillées des caractères morphologiques internes du genre. En effet, à ce jour, la littérature se limite à des descriptions de la morphologie externe, un dessin schématique des pinnules (Mironov & Pawson 2014) et deux illustrations MEB de primibrachiales avec des KP (Mironov & Pawson 2014 ; Roux *et al.* 2019). Aucune espèce n'a

à ce jour bénéficié d'une description comme celles effectuées pour les espèces du genre *Bathycrinus*. Ainsi, les différences entre espèces se basent uniquement sur des caractères externes tels que le nombre de radiales et la fusion des basales, sans connaissance de la variabilité intraspécifique. Des sept espèces actuellement acceptées sur WoRMS (accédé le 17/09/2025), *M. caribbeus* est uniquement connue par deux fragments de pédoncule avec un cercle de basales, *M. aotearoa*, *M. coelus* et *M. paradoxus* sont connues et décrites à partir d'un seul spécimen, *M. sexradiatus* est décrite à partir de deux spécimens, et *M. mortenseni* est décrite à partir d'un seul spécimen et ce n'est que récemment que Roux *et al. (*2019) y attribuent de nouveaux spécimens, sans illustrer l'espèce en détail. Le genre *Monachocrinus* mériterait donc une révision taxonomique.

En morphologie externe, le caractère principal différenciant *Monachocrinus* de *Bathycrinus* est le schéma d'organisation des bras (Gislén 1938). L'étude de caractères internes et des pinnules révèlent plusieurs différences majeures entre les deux genres. On observe notamment que les *Monachocrinus* présentent une synarthrie transverse entre IBr1+2. La présence de types d'articulations différentes entre IBr1+2 a classiquement été considérée comme un caractère diagnostique élevant le taxon au rang de famille (Clark 1941). Ainsi, les familles des Eudesicrinidae Clark, 1907 et des Zygometridae Clark, 1908 présentent une syzygie comme type d'articulation IBr1+2, alors que la plupart des comatules présentent des synarthries transverses. Cependant, au sein des Comatulidae Flemming, 1828, tous les genres présentent des synarthries transverses à l'exception du genre *Comatula* Lamarck, 1806. De ce fait, ce caractère ne permet pas d'exclure *ipso facto Monachocrinus* de la famille des *Bathycrinidae*, mais permet d'établir que *Monachocrinus* et *Bathycrinus* sont deux genres bien distincts. De plus, notons que l'emboîtement de la moitié adorale de la crête fulcrale est différente : chez *Bathycrinus* la crête de la IBr1, surélevée, s'emboîte dans le sillon de la crête de la IBr2. Les implications taxonomiques de cette différence sont inconnues.

En plus de cette articulation IBr1+2, *Monachocrinus* diffère de *Bathycrinus* par un *knobby process* avec une microstructure en lame plutôt qu'en épines, des pinnules avec deux rangées de plaques, des aires musculaires adorales des radiales adoralement éversées plutôt que surélevés, ainsi que la présence de sacculi (Mironov & Pawson 2014 ; Roux *et al.* 2019 ; Mallefet *et al.* 2023 ; ce travail). Je reviendrai sur les KP et les plaques des pinnules dans la discussion sur les liens de parenté entre familles. Quant aux radiales, la principale différence entre les deux genres semble les pointes des aires musculaires adorales. Le passage d'une morphologie à l'autre ne paraît pas impliquer d'autre processus qu'un changement de direction de croissance, et pourrait être une différence mineure. En outre, les petites fossettes adorales observées chez *Monachocrinus* devraient être étudiées au MEB, pour préciser leur microstructure. De même, le maillage calcitique en-dessous des aires adorales pourrait être d'intérêt comme suggéré par les différences visibles (mais non-décrites) des Figures 116D, G, J.

Les sacculi, sont des organes présents chez la plupart des crinoïdes, dont les Septocrinidae (Mironov 2008) et les Atelecrinidae (Mallefet *et al.* 2023), mais dont la fonction reste mal comprise (*e.g.* Holland 1967 mais cf. Mallefet *et al.* 2023). Ils sont absents chez *Bathycrinus* (Carpenter 1884; Mironov 2008), *Hirsutocrinus* (Mironov & Fujita 2021) et probablement chez *Discolocrinus* (Mironov 2008 ; Mironov & Pawson 2014) ainsi que chez les Rhizocrinidae (Sars 1868 ; Carpenter 1884). Leur présence chez *Naumachocrinus* est incertaine. Cachés par les plaques de couverture, il faudrait décalcifier des pinnules, avant de les observer sous fluorescence (cf. Mallefet *et al.* 2023). Étant donné leur ubiquité, la présence de sacculi chez *Monachocrinus* et chez les Atelecrinidae est probablement un caractère plésiomorphe.

Basée sur la présence de dix bras et d'un *knobby process*, l'attribution de *Naumachocrinus* aux Bathycrinidae suggérée notamment par Roux *et al.* (2019) est, comme pour l'inclusion de *Monachocrinus*, basée sur une définition très large de cette famille et permet surtout d'exclure *Naumachocrinus* des Phrynocrinidae et des Rhizocrinidae. *Naumachocrinus* diffère des autres Bathycrinidae par plusieurs caractères majeurs, notamment la fusion du cercle de radiales. De ce fait, la surface adorale du calice ressemble beaucoup à celles des Rhizocrinidae (cf. Roux *et al.* 2019 : fig. 2) avec une crête interradiale, des aires ligamentaires relativement planes, et des fossettes musculaires très importantes. C'est une différence majeure car elle suggère un développement complètement différent des radiales, comparé à *Bathycrinus* et *Monachocrinus*.

En outre, *Naumachocrinus* semble présenter des KP combinant à la fois des lames stéréomiques, comme *Monachocrinus* et les Atelecrinidae, occupant la plus grande partie du KP, et des épines trabéculaires dans sa partie distale, comme *Bathycrinus* et les Rhizocrinidae. Le KP illustré par Roux *et al.* (2019 : fig. 3A) semble plus petit et semble présenter des lames stéréomiques se finissant par des épines. Etant donné l'épaississement des trabécules des lames stéréomiques, la formation de lames chez *Naumachocrinus* pourrait être issue d'épines trabéculaires.

Les genres *Cingocrinus*, *Discolocrinus* et *Hirsutocrinus* n'ont pas pu être étudiés ici faute d'accès à des échantillons. Les figures dans la littérature nous permettent cependant de discuter certains caractères. Ainsi, étant donné la morphologie des aires musculaires des synarthries musculaires proximales des IBr1 qui s'étendent distalement, les trois genres possèdent probablement des radiales avec les pointes adorales des aires musculaires adorales surélevées distalement comme chez *Bathycrinus* (Mironov & Pawson 2014 : fig. 6A ; Mironov & Fujita 2021 : fig. 2C). Cependant, elles diffèrent légèrement : celles de *Cingocrinus* et *Discolocrinus* semblent plus arrondies distalement alors que celles de *Hirsutocrinus* sont subrectangulaires. Toutes se relèvent de façon très abrupte ressemblant à celles de *B. longicolumnalis* (Mironov *et al.* 2021 : fig. 1d). *Discolocrinus* et *Hirsutocrinus* diffèrent aussi de *Bathycrinus* par leur KP. En effet, *Discolocrinus* présente des KP dont la surface principale est recouverte d'épines formées par des surélévations du stéréome et non des trabécules individuels. Elles seront appelées « épines stéréomiques » en référence à leur ressemblance microstructurale avec les lames stéréomiques. On pourrait les qualifier de lames découpées en fragments courts. Les KP de *Hirsutocrinus* et *Cingocrinus* présentent des épines trabéculaires et sont donc similaires à celles de *Bathycrinus*. Selon Mironov et Fujita (2021), *Hirsutocrinus* diffère par la présence de KP sur les secondibrachiales. Cependant, l'observation de KP sur les IBr3 et IBr4 de deux rayons du *Democrinus* cf. *parfaiti* IE-2020-650 et la présence d'un KP sur la IBr2 de *Monachocrinus recuperatus* IE-2023-44 pourraient être indicatifs du fait qu'il s'agit de variabilité intraspécifique et que des KP distaux pourraient être plus communs que prévu (cf. aussi une brachiale de *B. campbellianus* (= *B. aldrichianus)* illustrée par Carpenter 1884 : pl. 7a fig. 23). Pour pouvoir tenir compte de ce caractère, plus de spécimens sont nécessaires. Cependant *Hirsutocrinus* présente de nombreux autres caractères qui le distinguent de *Bathycrinus*, comme la forme subrectangulaire des aires adorales et la surface aborale épineuse des brachiales. Le KP *Cingocrinus* est illustré pour un seul spécimen d'une espèce non-déterminée (Mironov & Pawson 2014). La microstructure est irrégulière et décrite par les auteurs comme des épines fines formant une surface veloutée (= *velvety abutting surface*).

En plus, d'importantes différences existent quant aux plaques des pinnules. Elles varient depuis l'absence de plaque chez *Discolocrinus* jusqu'à une rangée chez *Cingocrinus* (comme pour *Bathycrinus*) et deux rangées chez *Hirsutocrinus* (comme pour *Monachocrinus* et *Naumachocrinus*).

En conclusion, les Bathycrinidae, tels qu'actuellement définis forment une famille très hétérogène. La diagnose actuelle (Mironov 2000 ; Roux *et al.* 2019) se base sur la IBr2ax, qui est plésiomorphe au sein des Comatulida. Ce groupement se révèle être paraphylétique (Henning 1966). Similairement, le KP qui est proposé comme caractère diagnostique supplémentaire par Roux *et al.* (2019) est aussi présent chez les Rhizocrinidae et les Atelecrinidae. Aucune synapomorphie n'a pu être déterminée. Tous les genres présentent des synapomorphies permettant de les distinguer clairement. L'observation des caractères morphologiques internes des radiales et des articulations montre que *Monachocrinus* et *Naumachocrinus* diffèrent fortement de *Bathycrinus*. Des études morphologiques des radiales et de l'articualtion IBr1+2 sont nécessaires pour *Cingocrinus*, *Discolocrinus* et *Hirsutocrinus* afin de permettre des comparaisons.

1.2.3. Variabilité morphologique au sein des Phrynocrinidae

L'angle que forment les surfaces articulaires des synarthries des radiales est fortement dirigé vers l'extérieur chez *Phrynocrinus* et *Porphyrocrinus*. Cela n'est probablement pas généralisable étant donné le cas de *P. daniellalevyae* dont l'angle est dirigé adoralement (Messing 2016 : fig. 12). Cet angle dépend potentiellement de la taille du tegmen. En effet, plus cet angle est grand, plus les bras sont dirigés vers l'extérieur et englobent donc une structure plus importante. Les deux espèces illustrées ici, *P. nudus* et *P. thalassae,* possèdent une grande masse viscérale avec un tegmen renflé (*e.g.* Clark 1907 : fig. 1A). Cet angle pourrait donc être différent chez *P. verrucosus* Gislén, 1925 et *P. incrassatus* Gislén, 1933 qui sont plus fins.

Les synarthries musculaires des radiales de *P. nudus* et *P. thalassae* présentent des aires adorales musculaires moins grandes que les aires ligamentaires adorales. Or cela n'est pas le cas chez *P. daniellalevyae* (Messing 2016 : fig. 12). Les trois espèces présentent une crête séparant les aires ligamentaires des aires musculaires avec un angle au-dessus de 45°. Chez *P. daniellalevyae* et *P. thalassae*, cette crête est concave et bien discernable, alors qu'elle est peu visible chez *Phrynocrinus*. Des observations *in situ* montrent que *P. thalassae* habite des milieux avec des substrats irréguliers induisant de l'instabilité hydrodynamique (Roux 1985). Cela est aussi le cas de *P. daniellalevyae* (Messing 2016). Au contraire, des crinoïdes ressemblant fortement à *Phrynocrinus* ont pu être observés dans des habitats relativement dégagés sur des monts sous-marins lors de différentes mission de la NOAA dans le Pacifique Sud (Cruise EX1703 dives 4, 13 ; Cruise EX1705 dives 4, 7). Nous n'avons à ce jour pas assez de connaissances sur l'impact de l'environnement sur la taille relative des aires adorales musculaires et ligamentaires ou sur la morphologie du septum.

Quant aux spicules des pinnules, ils sont actuellement uniquement connus chez deux espèces de *Porphyrocrinus* : *P. thalassae* et *P. daniellalevyae* (Messing 2016 : fig. 6). Gislén (1925) décrit uniquement l'absence de plaques de couverture chez *P. verrucosus*. La présence de spicules n'a pas été étudiée par cet auteur. Des observations préliminaires que j'ai pu faire au microscope optique suggèrent la présence de plaques de couvertures sur les pinnules de *P. incrassatus*. Les spicules observés chez *P. danniellalevyae* sont de morphologie très variable avec des nombreuses bifurcations, et leur distribution semble très irrégulière comparé à celle de *P. thalassae*. Les deux espèces partagent la présence de plaques réticulées recouvrant les gonades sur les pinnules génitales. Chez les deux espèces, ces plaques ont des trabécules particulièrement épais comparés aux autres Bourgueticrinina. Les pinnules de *Phrynocrinus nudus* n'ont pas été observées au MEB faute de temps. Des observations préliminaires au microscope optique ainsi que l'absence de structures calcifiées visibles sur les tomographies suggèrent que *Phrynocrinus nudus* ne présente pas de spicules. Chez *P. thalassae*, les spicules sont bien visibles sur les coupes tomographies.

Une importante variabilité des articulations IBr1+2 existe au sein de la famille. Chez *P. daniellalevyae*, cette articulation est une simple synarthrie trifasciale (Messing 2016 : figs 14C, D). Chez *Phrynocrinus,* cette articulation est une cryptosyzygie. Les deux grands tubercules, aboraux au canal axial, ressemblent aux crêtes aborales d'une synarthrie trifaciale. On pourrait ainsi supposer le développement de cette forme d'articulation à partir d'une synarthrie trifaciale à laquelle s'ajoutent des structures syzygiales aborales au cours de la forte augmentation de son diamètre. En effet, l'apparition de structures syzygiales au cours du développement est connue chez d'autres crinoïdes (*e.g.* Améziane *et al.* 2021 ; Eléaume *et al.* 2014). L'articulation IBr1+2 de *P. thalassae* (spécimen IE-2023-26) est une synarthrie transverse. Les tomographies ne suggèrent pas d'augmentation de la densité du stéréome au-delà de la moitié aborale de la crête fulcrale. Une analyse plus poussée au MEB permettrait de vérifier la distribution du stéréome en galerie sur la face articulaire. Comme pour *Monachocrinus*, ce caractère ne peut pas être le seul à déterminer l'inclusion ou l'exclusion de *P. thalassae* de la famille.

Quant à la couronne de bras, *P. nudus* et *P. thalassae* sont à ce jour les seules espèces de Phrynocrinidae à posséder plus de cinq bras, et ce grâce à la présence d'axillaires. *Porphyrocrinus daniellalevyae* augmente le nombre de rayons par démultiplication des radiales (Messing 2016). Les deux axillaires, malgré une différence de morphologie générale (brachiales très basses et rondes chez *Phrynocrinus*) présentent quelques similitudes comme l'angle très aigu entre les crêtes fulcrales des synarthries adjacentes, l'absence d'un septum séparant les deux synarthries, et des aires aborales proportionnellement très grandes. La réduction presque complète des aires adorales internes des synarthries distales chez *Phrynocrinus* est un caractère qui à ce jour n'a pas été décrit chez d'autres Crinoidea actuels.

Quant aux canaux du système nerveux aboral, *Phrynocrinus* et *P. thalassae* présentent une conformation unique au sein des Crinoidea actuels parmi lesquels ces structures ont été étudiées. En effet, le canal radial est le seul présent, et il se déverse dans un espace creux environ à mi-hauteur de la radiale. En effet, les stades adultes de crinoïdes actuels où le SNA n'est pas entièrement entouré par le squelette sont rares. Il n'est connu que chez les Hyocrinida et chez les Cyrtocrinida du genre *Cyathidium*. Chez les Hyocrinida, sur la face interne des radiales, on peut distinguer quatre sillons/rainures partant depuis la position adorale médiane de l'ossicule (*e.g.* Roux 2015 : figs 3B, 15AB). Ces sillons suggèrent fortement un SNA de type-I. La zone de bifurcation des canaux à partir du nerf radial est recouvert de stéréome, ce qui n'est pas le cas chez *Phrynocrinus* et *P. thalassae*. Chez les *Cyathidium* actuels, l'anneau nerveux n'est pas incorporé dans le stéréome interradial et on observe un sillon ouvert aboralement sur presque tout le pourtour de la paroi interne de la coupe aborale. Cela diffère des Phrynocrinidae dans le fait que chez *Cyathidium* le SNA s'arrête à l'anneau nerveux (Heinzeller & Fechter 1995 ; Heinzeller 1998). Au contraire, chez *Phrynocrinus* et *P. thalassae* il est fort probable que des nerfs partent aboralement de l'anneau nerveux pour rejoindre le pédoncule. De ce fait, la façon dont les radiales (et les basales) enveloppent le SNA semble donc être unique au sein des Crinoidea actuels. A ma connaissance, la façon dont le squelette de la radiale entoure le SNA au cours de l'ontogenèse n'a pas été décrit en détail. Cependant, il est généralement admis (principalement sur base d'études faites sur *Antedon*) que la radiale est d'abord plate et n'incorpore le système nerveux que plus tard, commençant par l'ouverture adorale (*e.g.* Carpenter 1866 ; Lahaye & Jangoux 1987 ; Shibata *et al.* 2008). De ce fait, l'état de caractère observé chez les Phrynocrinidae adultes est considéré comme un état paedomorphe. Des études histologiques sont nécessaires pour montrer l'organisation des nerfs du SNA chez ces organismes.

Porphyrocrinus daniellalevyae présente une autre organisation unique parmi les Crinoidea actuels où cette structure a été étudiée (Messing 2016). En effet, chez cette espèce le canal radial traverse entièrement la radiale et sort en position médiane du côté aboral de l'ossicule (Messing 2016 : fig. 12). Il n'y a pas d'anneau nerveux traversant les radiales. Ce canal est connecté avec celui des basales qui se déverse dans un espace entre la basale et le bouchon axial. Messing (2016) émet l'hypothèse que cette conformation serait liée au fait que, chez cette espèce, le nombre de radiales et basales est très variable et que cette absence permettrait d'intégrer plus aisément de nouvelles radiales parmi les anciennes. Cependant, des travaux sur *Promachocrinus* Carpenter, 1879 et des travaux non-publiés sur *Thaumatocrinus* Carpenter, 1884, deux genres avec plus de cinq radiales au stade adulte, semblent indiquer que des canaux de connexion existent entre les radiales (Éleaume 2006, M. Roux comm. pers.).

Les importantes différences entre *P. thalassae* et *P. daniellalevyae* soulèvent la question de la validité du genre *Porphyrocrinus*. Il est important de noter que le calice et les bras sont à (re)décrire pour *Porphyrocrinus verrucosus* (partiellement fait par Gislén 1925) et pour *P. incrassatus*, soit deux des quatre espèces actuellement admises au sein du genre. Leur étude, ainsi que celle de spécimens supplémentaires pour les autres espèces, est cruciale pour mieux comprendre la diversité morphologique de cette famille et essayer d'appréhender les liens de parenté en son sein.

1.2.4. Liens entre les différentes familles

Morphologiquement, deux clades se distinguent nettement au sein des Bourgueticrinina actuels : d'un côté les Phrynocrinidae et de l'autre un clade composé des Atelecrinidae (*Sibogacrinus* exclu), Bathycrinidae, et Rhizocrinidae. Nous appellons ce clade « Bourgueticrinina moins les Phrynocrinidae » ou « BmP ».

Parmi les différences qui séparent ces deux clades, Messing (2016) et Roux et al. (2019) notent que chez les Phrynocrinidae, la division des bras se fait au-delà de la IBr2 et ne doit donc pas être considérée comme homologue à la division à IBr2 des BmP. La division à IBr2 est plésiomorphe étant donné sa presque omniprésence au sein des Comatulida (*e.g.* Clark 1921). Au sein des Bourgueticrinina actuels, la forme de division des Phrynocrinidae est une autapomorphie. Messing (2016) note également la présence d'un disque d'attache comme caractère diagnostique des Phrynocrinidae. Comme ce caractère est aussi présent chez *Naumachocrinus* et certains *Bathycrinus,* l'homologie de ce caractère doit être testée au sein des Bourgueticrinina.

L'absence de canaux nerveux dès la moitié aborale des radiales est une synapomorphie du clade incluant *Phrynocrinus nudus* et *Porphyrocrinus thalassae*. Dans l'état actuel de nos connaissances, ce caractère ne peut être qualifié de synapomorphie des Phrynocrinidae dû au manque de connaissance sur les autres espèces et la conformation différente de *P. daniellalevyae* (Messing 2016).

Les Phrynocrinidae (à l'exception de *P. incrassatus*) partagent une réduction des plaques en spicules. Cet état de caractères est connu chez d'autres Comatulida, dont par exemple les Septocrinidae (Mironov & Pawson 2010 ; ce travail) et les Antedonidae (Dilwyn 1940). Or, la présence de plaques de couverture et de plaques latérales recouvrant le canal ambulacraire est un caractère présent chez plusieurs familles de Comatulida, notamment les Charitometridae (*e.g.* Clark 1921, 1950 ; Romanowski & Messing 2022) et les Thalassometridae (Clark 1921, 1950), qui ont été identifiés clades frères des Bourgueticrinina par Hemery et al. (2013), mais aussi chez les Hyocrinida (*e.g.* Améziane & Roux 2010) et les Isocrinida (*e.g.* Carpenter 1884).

De ce fait, dans l'état actuel des connaissances, la présence de plaques de couverture et de plaques latérales est un état de caractère plésiomorphe et la réduction des plaques des pinnules chez les Phrynocrinidae est une autapomorphie au sein des Bourgueticrinina.

Les BmP partagent des aires ligamentaires adorales nettement plus petites que les aires musculaires adorales et séparées par une ride fine souvent subparallèle à la crête fulcrale. Ce n'est pas le cas chez les Phrynocrinidae étudiés ici et *P. daniellalevyae* qui présentent des aires ligamentaires proportionnellement plus grandes et un septum séparant les deux.

Dans l'état actuel de nos connaissances, la différence principale entre les Phrynocrinidae et les BmP est l'absence de KP et de réseau de type B des canaux du SNA chez les Phrynocrinidae. Le KP est une synapomorphie du clade BmP. Le SNA sera rediscuté dans la discussion sur les Septocrinidae.

Au sein du clade BmP, Roux *et al.* (2019) suggèrent que la présence d'une synarthrie transverse chez *Monachocrinus* serait une ressemblance entre ce genre et les Atelecrinidae. Cependant, le rapprochement entre ces taxons sur base de cette articulation doit être fait avec précaution. Premièrement, la synarthrie transverse au sein des Comatulida doit être considérée comme un caractère plésiomorphe par sa généralité. Deuxièmement, comme illustré ici, la similitude se limite uniquement au type d'articulation c'est-à-dire au fait que les deux articulations possèdent une crête fulcrale transverse et deux aires ligamentaires de part et d'autre. Cependant, l'organisation des synarthries transverses des Atelecrinidae est similaire à celle d'autres Comatulida (*e.g.* Améziane *et al.* 2021 ; Pratama *et al.* 2024) avec une forme générale losangique, une crête fulcrale importante, avec une paroi entourant le canal axial, et des profondes aires ligamentaires de part et d'autre. Au contraire, chez *Monachocrinus*, l'articulation est plutôt allongée latéralement et présente une crête simple, très basse, faite de stéréome syzigial sans organisation apparente et n'entourant pas le canal axial. De plus, l'emboîtement de la moitié adorale de la crête fulcrale semble être inversée : chez les Atelecrinidae (comme chez *Bathycrinus*) la crête de la IBr1 s'emboîte dans le sillon de la crête de la IBr2, alors que cela semble être inversé chez *Monachocrinus*. Plus de spécimens et espèces devraient être étudiées pour valider cette dernière observation chez *Monachocrinus*. Dans tous les cas, l'unicité de la synarthrie transverse de *Monachocrinus* suggère plutôt une synapomorphie du genre lui-même, plutôt qu'une synapomorphie d'un clade *Monachocrinus*-Atelecrinidae.

Le KP avec des lames stéréomiques (Mironov & Pawson 2014 ; Roux *et al.* 2019 et ce travail) est un autre caractère qui tend à rapprocher *Monachocrinus* des Atelecrinidae. En effet, parmi les différentes morphologies de KP, deux types de KP sont reconnus : les KP avec des lames stéréomiques (Atelecrinidae, *Monachocrinus*) et les KP avec des épines trabéculaires (*Bathycrinus*, *Hirsutocrinus*, *Cingocrinus*, Rhizocrinidae). Entre les deux, *Naumachocrinus* présente majoritairement des lames stéréomiques et quelques épines trabéculaires, et *Discolocrinus* possède des épines stéréomiques.

Concernant les pinnules, comme cela a été discuté pour les Phrynocrinidae, la présence de deux rangées de plaques est l'état plésiomorphe de ce caractère. *Monachocrinus* diffère des Atelecrinidae sur l'organisation de ses plaques pinnulaires. En effet, *Monachocrinus*, *Naumachocrinus* et *Hirsutocrinus,* ainsi que les Rhizocrinidae, présentent à la fois des plaques de couverture et des plaques latérales. Les genres *Bathycrinus*, *Cingocrinus*, et *Atelecrinus* présentent une seule rangée de plaques. Les genres *Discolocrinus* ainsi que la seule espèce de *Paratelecrinus* étudiée ne présentent aucune plaque le long du sillon ambulacraire.

Chez *Bathycrinus* (et probablement *Cingocrinus* cf. Mironov 2008), la plaque calcitique occupe l'entièreté du repli de tissu mou couvrant le sillon ambulacraire. Cette plaque conservée est donc probablement la plaque de couverture, ce qui suggère la potentielle perte secondaire des plaques latérales. En revanche, chez *Atelecrinus* la plaque calcitique se positionne uniquement sur le côté du repli, laissant la partie principale qui recouvre le sillon ambulacraire sans plaque. De ce fait, il est probable que la plaque conservée chez les Atelecrinidae soit la plaque latérale. Si l'état de caractère plésiomorphe est la présence de plaques de couverture et de plaques latérales, alors ceci suggère la potentielle perte secondaire des plaques de couverture. Dans ce cas, les rangées de plaques uniques retenues chez certains Atelecrinidae et *Bathycrinus* ne seraient pas homologues. Seule l'étude des tissus mous permet d'affirmer cela.

L'espèce de *Paratelecrinus* pour laquelle les pinnules ont pu être étudiées ne présente aucune plaque. Ceci est similaire à *Discolocrinus* (Mironov 2008). Or, chez *Paratelecrinus* les tissus mous s'organisent en replis simples et réguliers, alors que chez *Discolocrinus,* ils forment des larges et longues parois. Ces deux genres auraient subi une perte secondaire des plaques de couverture et des plaques latérales.

Une différence notable semble être la présence de plaques en X sur les podia. En effet, à ce jour, ces plaques en X n'ont pas été trouvées chez les Atelecrinidae, les Rhizocrinidae, *Monachocrinus* et *Naumachocrinus*. Aucune trace de ce type de plaques n'a été trouvée dans la littérature pour d'autres Comatulida. De ce fait, il pourrait s'agir d'une synapomorphie d'un clade composé de *Bathycrinus*, *Cingocrinus*, *Discolocrinus* et *Hirsutocrinus*. Ce clade serait cohérent avec la forme des synarthries des radiales et des KP avec épines (principalement trabéculaires), et l'absence de sacculi.

Finalement, notons que *Naumachocrinus* et les Rhizocrinidae partagent des radiales fusionnées. Ceci semble induire des synarthries des radiales avec plusieurs similitudes (crête interradiale, aires ligamentaires adorales peu profondes et planes, fossettes musculaires adorales). En dehors de la différence de taille proportionnelle entre radiales et basales, *Naumachocrinus* diffère des Rhizocrinidae par l'absence de fusion entre basales et radiales permettant l'autotomie du cercle de radiales (Tunnicliffe *et al.* 2016 ; Roux *et al.* 2019). Trois différences principales ont pu être identifiées entre les synarthries de *Naumachocrinus* et celles des Rhizocrinidae : *(i)* les crêtes interradiales sont hautes et la partie avant le processus interradial est convexe chez *Naumachocrinus*, alors que les crêtes sont basses et concaves avant le processus interradial chez les Rhizocrinidae (Roux *et al*. 2019 : fig. 2) ; *(ii)* chez les Rhizocrinidae les fosses musculaires adorales sont remplies d'un réseau calcitique irrégulier soit absent, soit en très faible quantité (Roux *et al.* 2019 : fig. 2) alors qu'elles sont entièrement remplies de ce réseau irrégulier chez *Naumachocrinus* ; *(iii)* l'espace central, rempli par le bouchon axial chez les Rhizocrinidae (Roux *et al.* 2019), est vide chez *Naumachocrinus*, ou au moins le bouchon axial n'est pas visible. Dans l'état actuel de nos connaissances il n'est pas possible de conclure avec certitude s'il s'agit d'une convergence. Notons que, chez *Naumachocrinus*, tout au long de la régénération des radiales suite à une autotomie, le rapport de taille entre basales et radiales ne sera pas forcément en faveur des radiales, enlevant ce caractère diagnostique primordial du genre. Il est donc nécessaire d'avoir d'autres caractères permettant son identification.

1.2.5. Commentaires sur les Septocrinidae

La discussion qui porte sur les caractères qui permettent d'exclure les Septocrinidae des Bourgueticrinina permet également de présenter les synapomorphies de ces derniers.

Mironov (2000) établit la nouvelle famille Septocrinidae principalement sur base de différence des pinnules qui présentent des spicules. Mironov et Pawson (2010) notent comme différences entre les Septocrinidae et les Bathycrinidae : *(i)* la présence/absence de KP, *(ii)* le schéma d'organisation du bras proximal, et *(iii)* la morphologie des pinnules.

Roux *et al.* (2019) rappellent la présence de columnales de type B*ourgueticrinus* tout au long du pédoncule des Septocrinidae. Cela est effectivement illustré pour *Septocrinus* (Mironov 2000 : figs 7.11, 7.12) et serait le cas chez *Zeuctocrinus* (M. Roux comm. pers.). La columnale distale illustrée par Mironov et Pawson (2010 : fig. 4F) pour *Rouxicrinus* est plus ambigüe car elle ne renferme techniquement pas le canal axial. Cependant, la crête fulcrale est rectangulaire. De ce fait, les Bourgueticrinina se différencieraient par des columnales distales avec des crêtes fulcrales pointues et (généralement) crénelées. On ne peut pas dire qu'il s'agit de synarthries de type *Porphyrocrinus* car elles sont absentes de Rhizocrinidae, et on ne peut pas inclure la mésistèle car celles de *Bathycrinus* et *Monachocrinus* contiennent des synarthries de type B*ourgueticrinus* (même si leur microstructure diffère de celles des Septocrinidae).

L'absence de KP est aussi le cas chez les Phrynocrinidae de même que l'absence de plaques sur les pinnules et la présence de spicules. La présence de synarthries transverse dans l'articulation IBr1+2 est aussi le cas chez *Monachocrinus* et il n'existe pas d'illustrations précise au MEB pour comparer la microstructure. Néanmoins, la tomographie à rayons X de *Rouxicrinus* sp. IE-2020-649 montre des aires latérales très profondes et un potentiel puits aboral (résultat non-présenté), remettant en question que la synarthrie transverse soit un caractère diagnostique. Or, cette observation est à confirmer avec du MEB.

En outre, *Zeuctocrinus* et *Rouxicrinus* présentent tous les deux des cavités du SNA formant un réseau de type B suggéré être une synapomorphie des Bourgueticrinina par Bohn et Heinzeller (1999). La présence d'une organisation des canaux selon le type-I chez *Guillecrinus neocaledonicus* suggère que ce type d'organisation du SNA n'est pas intrinsèque à la réapparition de l'état « adulte pédonculé » au sein des Comatulida. L'étude des Septocrinidae montre que l'organisation en type B tel défini par Bohn et Heinzeller (1999) n'est pas une synapomorphie du clade BmP. Cependant, les deux organisations en type B diffèrent : chez les Bathycrinidae et les Rhizocrinidae le nerf interradial est aplati et forme une structure triangulaire à la sortie de l'anneau nerveux et devient très fin aboralement ; chez les Spetocrinidae les canaux sont épais, arrondis et courts. En fait, ils ressemblent plus aux canaux observés chez les Atelecrinidae (*Sibogacrinus* exclu) avec des larges ouvertures radiales internes. Or, Septocrinidae et Atelecrinidae diffèrent par des canaux plus aplatis chez les Atelecrinidae et, surtout, des canaux traversant les basales. En effet, tous les BmP ont des canaux traversant la partie adorale des basales ce qui ne semble pas être le cas chez les deux Septocrinidae étudiés. Plus de spécimens devraient être étudiés pour établir la diversité intraspécifique et confirmer qu'il ne s'agisse pas de spécimens abîmés, même si cela parait peu probable, notamment pour le *Rouxicrinus*. Dans l'état actuel de nos connaissances, un réseau de type B avec un canal interradial traversant la basale est une synapomorphie des BmP.

La similitude entre les cavités du SNA chez les Septocrinidae et les Atelecrinidae peut potentiellement être liée à la forte similitude du cercle de radiales des Septocrinidae avec celui de comatules (*e.g.* Clark 1921). En effet, il diffère de tous les cercles de radiales observés au sein des Bourgueticrinina pédonculés par une surface articulaire penchée vers l'extérieur et avec des larges aires adorales.

Enfin, malgré la forte variabilité morphologique au sein des Septocrinidae, les primibrachiales des deux espèces étudiées ne présentent pas de sillon adoral. Ceci semble être une différence principale entre les Septocrinidae et les Bourgueticrinina (à l'exception de *Phrynocrinus*).

1.2.6. Conclusion

Malgré un échantillon encore limité, avec généralement un spécimen par espèce, l'utilisation du MEB et de la tomographie à rayons X a permis de faire de grandes avancées dans l'étude de la morphologie des Bourgueticrinina. C'est notamment le cas pour des taxons autres que *Bathycrinus,* qui restent comparativement sous-étudiés. L'étude des caractères morphologiques des radiales et primibrachiales apporte plusieurs éclairages nouveaux. Ainsi, elle permet de déterminer des nouveaux caractères comme la forme des radiales et des basales sans canaux pour le SNA, suggérant ainsi l'exclusion des Septocrinidae. Cette discussion montre également que le caractère permettant l'inclusion de tous les Bourgueticrinina pédonculés actuels est la présence de synarthries de type *Democrinus* et de type *Porphyrocrinus*. De plus, ce travail sur la morphologie permet d'établir deux clades au sein des Bourgueticrinina : les Phrynocrinidae et les BmP. De même, la validité de plusieurs taxons a pu être remise en question, incitant à des futures révisions taxonomiques. C'est notamment le cas au sein des Atelecrinidae. Ainsi, *Adelatelecrinus* et *Paratelecrinus* sont retrouvés comme particulièrement hétérogènes, et le genre *Sibogacrinus* a été directement exclu de la famille suite à des divergences majeures. De même, la famille des Bathycrinidae est décrite comme très hétérogène et la morphologie semble remettre en question l'attribution des genres *Monachocrinus* et *Naumachocrinus* à cette famille.

- Il y a une importante variabilité morphologique au sein des Bourgueticrinina.
- Au sein des Atelecrinidae : les genres *Adelatelecrinus* et *Paratelecrinus* doivent être révisés, le genre *Sibogacrinus* est exclu des Atelecrinidae par ses caractères morphologiques internes.
- Au sein des Bathycrinidae : si les genres en eux-mêmes sont relativement homogènes, des différences majeures existent entre *Bathycrinus*, *Monachocrinus* et *Naumachocrinus* au niveau des synarthries des radiales, des articulations IBr1+2 et des *knobby processes*.
- Au sein des Phrynocrinidae : entre *Phrynocrinus nudus*, *Porphyrocrinus thalassae* et *Porphyrocrinus daniellalevyae* des différences majeures existent au niveau des radiales et des articulations IBr1+2.
- Morphologiquement la séparation entre un clade Phrynocrinidae et un clade BmP est bien soutenue.
- Les liens de parenté au sein des BmP restent incertains.
- Plusieurs caractères morphologiques permettent d'exclure les Septocrinidae des Bourgueticrinina.

2. Variabilité intraspécifique au cours de la croissance

Pour quelque rares espèces, on a la chance d'avoir accès à des spécimens avec des différences de taille plus ou moins importantes. Dans cette section seront étudiées les différences morphologiques entre ces spécimens afin d'établir un aperçu de la variabilité intraspécifique au cours de la croissance et ainsi mieux appréhender la variabilité de certains caractères. Le travail se focalisera principalement sur les ossicules du calice et les caractères observés dans la section précédente, à l'exception des columnales étudiées ailleurs (*e.g.* Roux 1977 ; Duco & Roux 1981 ; Messing 2016). Trois marqueurs génétiques (COI, 16S et 28S) ont été séquencés quand possible afin d'utiliser des distances génétiques (K2P, Kimura 1980) pour tester l'appartenance de ces formes à une espèce.

2.1. Résultats

2.1.1. Étude de *Paratelecrinus* sp. nov. 1

Tous les spécimens proviennent d'une même station dans laquelle ont été collectés plus d'une centaine de spécimens. Les mesures des différents spécimens utilisés pour cette étude sont reprises dans le Tableau 31. On distingue trois grands spécimens dont la hauteur moyenne de la centrodorsale est 7,13 mm et le diamètre adoral moyen est de 4,27 mm. Deux petits spécimens, F296825-juv1 et IE-2020-705, ont été étudiés. Leur hauteur moyenne de la centrodorsale est 3,6 mm et le diamètre adoral moyen est de 2,25 mm. Les petits spécimens ne possèdent pas de brachiales au-delà de la IIBr3. Aucun spécimen étudié ici ne possèdent de cirres. Les distances génétiques entre les quatre spécimens séquencés avec succès sont présentées dans le Tableau 32.

Tableau 31. Mesures biométriques de différents spécimens de *Paratelecrinus* sp. nov. 1. HCd : hauteur de la centrodorsale, DCd : diamètre adoral de la centrodorsale, HRR : hauteur externe du cercle de radiales, DRR : Diamètre du cercle de radiales. TA : technique d'analyse, CT : tomographie à rayons X, MEB : microscopie électronique à balayage. Mesures en mm.

Spécimen	TA	H_{Cd}	D_{Cd}	H_{RR}	D_{RR}
F296825-ad3	MEB	7,8	4,5	1,8	6
F296825-juv1	MEB	3,2	2	0,7	2,4
IE-2020-704	CT	6,5	3,9	1	4,9
IE-2020-705	CT	4	2,5	0,9	3,4
F296825-2	CT	7,1	4,4	1,1	5,6

Tableau 32. Distance K2P par paires moyenne pour les gènes 16S, 28S, COI pour les quatre spécimens séquencés avec succès F296825-juv1, F296825-ad3, F296825-2, IE-2020-705

	16S	28S	COI
K2P	0,003	0	0,015

Centrodorsale

Les centrodorsales de tous les spécimens sont coniques avec deux colonnes d'insertions cirrales par rayon (Figs 138A-F). Celles des petits spécimens présentent entre cinq et six insertions par colonne alors que celles des grands spécimens varient entre six et sept insertions par colonne. L'apex de la centrodorsale des petits spécimens présente des insertions bien discernables, alors que l'apex des grands spécimens n'en présente pas. L'espace entre le bord adoral de la centrodorsale et les premières insertions est proportionnellement plus important chez le plus petit spécimen, F296825-juv1, que chez tous les autres spécimens. En vue externe, les puits adoraux présentent une entaille dont la profondeur varie en fonction des spécimens mais pas avec la taille des spécimens. Les puits adoraux sont plus larges chez les grands spécimens. Ils possèdent tous un anneau adoral. Leur rebord est proportionnellement moins épais chez les grands spécimens. De plus, les puits eux-mêmes sont proportionnellement plus profonds chez les petits spécimens.

Basales

Chez les grands et petits spécimens les basales ont une forme cunéiforme, plus larges qu'épaisses ou hautes (Figs 138G-I, L-N). Cependant, les proportions changent surtout en lien avec la hauteur de l'ossicule, passant de W = 1,2B = 1,7H (W : largeur, B : épaisseur, H : hauteur) chez le juvénile IE-2020-705 à W = 1,3B = 2,8H chez l'adulte IE-2020-704. Proportionnellement, les bordures entourant la surface aborale sont plus épaisses chez le juvénile. La surface aborale ne change pas de relief entre les deux stades de développement.

Synarthries des radiales

La morphologie générale de la synarthrie musculaire des radiales est la même pour les spécimens de tailles différentes (Figs 138J, O). On observe cependant quelques différences entre spécimens de petite taille et grande taille. Ainsi, les radiales des petits spécimens sont proportionnellement moins larges. De plus, la crête adorale présente une bifurcation moins prononcée. Le sillon adoral est plus court chez le petit spécimen. Chez les grands spécimens les aires musculaires adorales sont plus hautes et larges. Les lobes adoraux qu'elles forment sont plus marqués. De même, les coins adoraux de la paroi du canal axial, sont plus marqués chez les grands spécimens.

Canaux du système nerveux aboral

Les petits et les grands spécimens possèdent des radiales avec une ouverture de chaque côté lateralo-interne de la radiale (Figs 138K, P-T). Ainsi, chez tous les spécimens, les canaux forment un réseau de type B *sensu* Bohn et Heinzeller (1999). Seul F296825-ad3, le plus grand spécimen, possède des radiales dont les ouvertures internes ne sont pas entièrement séparées par un pont calcitique (Figs 138S, T). Les basales des petits spécimens ainsi que celles des grands spécimens présentent adoralement un anneau skeletique correspondant à un canal nerveux très court (Figs 138G, L).

Articulation IBr1+2

Les petits et les grands spécimens présentent comme articulation IBr1+2 une synarthrie transverse (Fig. 139). On peut noter l'augmentation de l'espace occupé par une surélévation du stéréome en galerie le long de la partie adorale de la crête fulcrale (Figs 139B, C). En effet, chez les grands spécimens, elle se prolonge jusqu'à la moitié du canal axial (Figs 139G-I).

Knobby process

Les *knobby process* (KP) sont positionnés sur des renflements qui se développent le long de la surface adorale de la IBr2ax le long de l'aire musculaire adorale externe. Tous les spécimens possèdent une seule paire de KP bien développés. Cependant, chez les petits spécimens, en plus de la paire principale, toutes les axillaires présentent des KP rudimentaires (Figs 139K-O). Ces KP rudimentaires sont moins nombreux chez les spécimens de grande taille (zéro chez IE-2020-704 et F296825-2, deux sur une IBr2ax chez F296825-ad3 Figs 139H, J). De même, le nombre de IBr1 avec des tubercules est plus important chez IE-2020-705 (quatre) que chez IE-2020-704 (zéro) et F296825-2 (deux). Le KP principal augmente en taille. Il passe d'environ 1,4 mm chez F296825-juv1 (Figs 139K, L) et 2,6 mm chez IE-2020-705, à 3,8 mm chez F296825-2, 4,2 mm chez F296825 ad3 (Fig. 139G) et 4,5 mm chez IE-2020-704. Ainsi, le ratio entre la hateur du KP et la hauteur de la surface adorale en position médiane de l'axillaire passe de 1,5 à 2,6. Le nombre de lames augmente d'une quinzaine chez le petit spécimen F296825-juv1 (Figs 139K, L), à une vingtaine chez IE-2020-705, et à près de quarante chez les grands spécimens (Fig. 139G). Le sillon adoral est peu marqué sur toutes les IBr2ax de tous les spécimens. Chez les petits spécimens, comme chez les grands, les KP principaux déforment l'aire musculaire adorale, la rendant convexe.

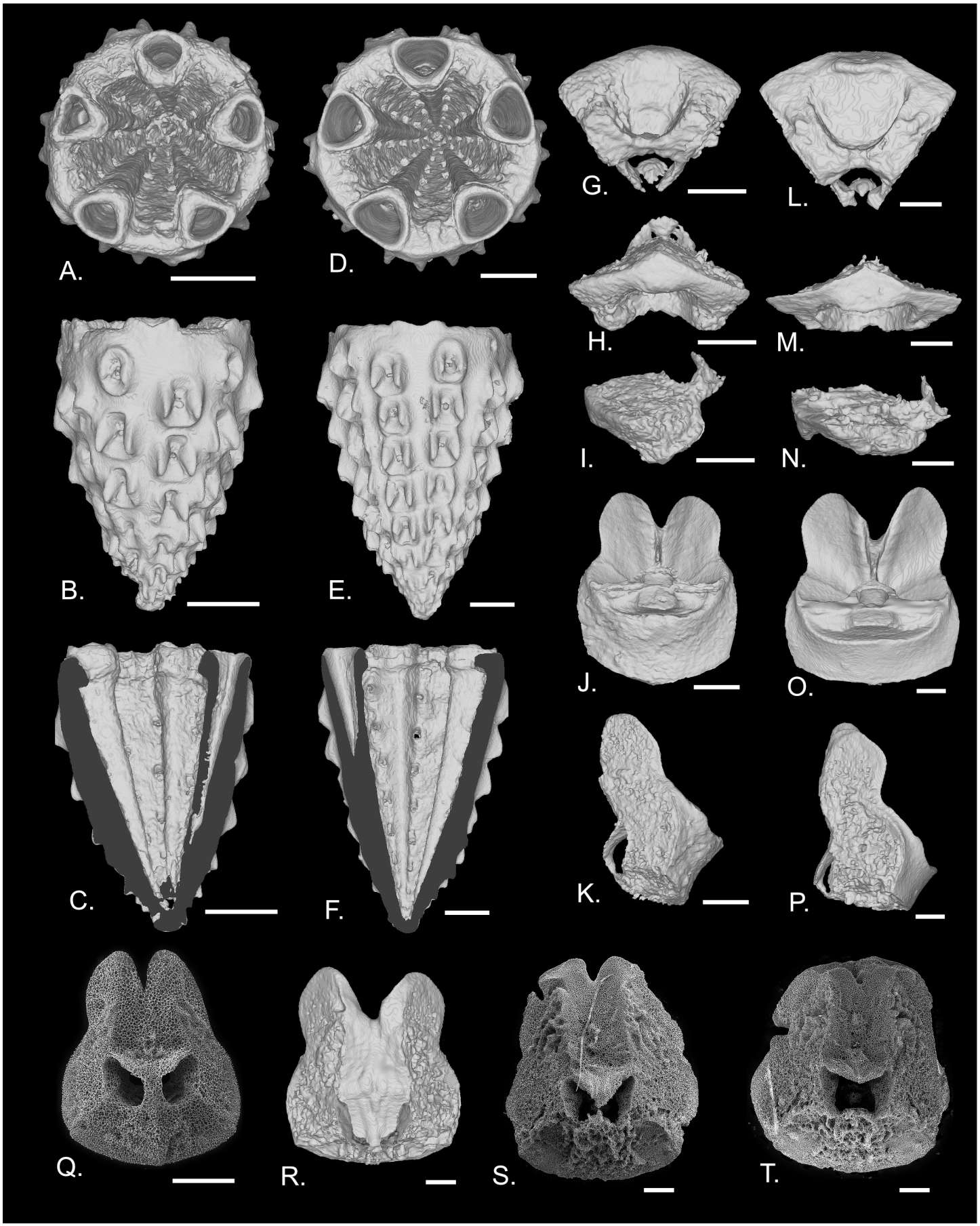


Figure 138. Comparaison entre les spécimens de différentes tailles de *Paratelecrinus* sp. nov. 1. A-P, R. Maillages CTscan. Q, S, T. MEB. A-C. Centrodorsale du petit spécimen IE-2020-705. A. Vue adorale. B. Vue latérale. C. Vue latérale d'une section. D-F. Centrodorsale du grand spécimen IE-2020-704. D. Vue adorale. E. Vue latérale. F. Vue latérale d'une section. G-I. Basale du petit spécimen IE-2020-705. A. Vue aborale. B. Vue externe. C. Vue latérale. J, K. Radiale du petit spécimen IE-2020-705. A. Vue externe. B. Vue latérale. L-M. Basale du grand spécimen IE-2020-704. A. Vue aborale. B. Vue externe. C. Vue latérale. O, P. Radiale du grand spécimen IE-2020-704. A. Vue externe. B. Vue latérale. Q. Radiale du petit spécimen F296825-juv1, vue interne. R. Radiale du grand spécimen IE-2020-704, vue interne. S. Radiale du grand spécimen F296825-ad3, vue interne. T. Radiale (autre que S) du grand spécimen F296825-ad3, vue interne. Échelle : A-F = 1mm, G-T = 500 µm.

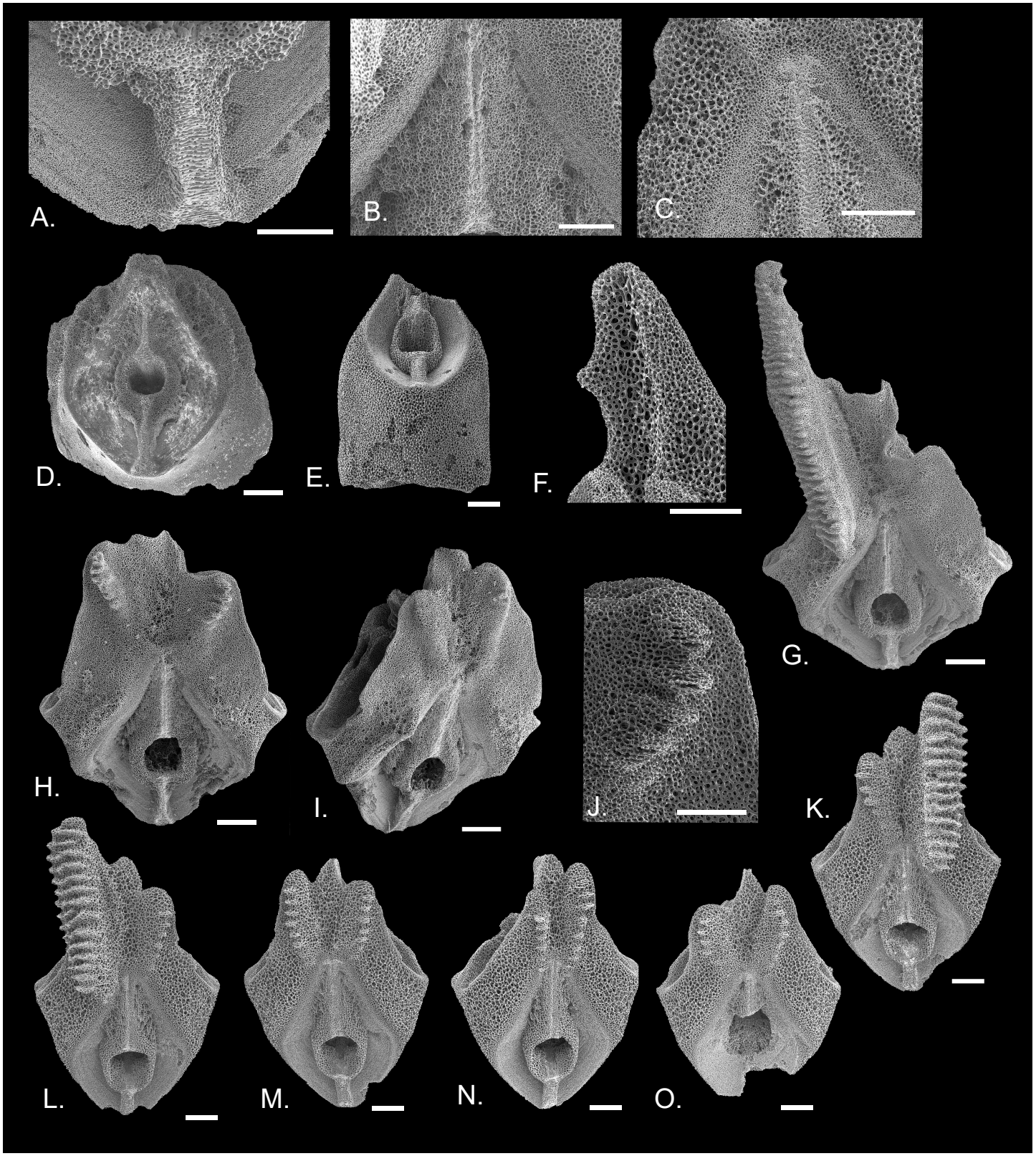


Figure 139. Comparaison entre primibrachiales de spécimens de différentes tailles de *Paratelecrinus* sp. nov. 1. MEB. A, B, D, G-I. Grand spécimen F296825-ad3. C, E, F, K-O. Petit spécimen F296825-juv1. A. IBr2ax, articulation proximale, partie aborale de la crête fulcrale. B. Partie adorale de la même crête fulcrale que A. C. IBr2ax, articulation proximale, partie adorale de la crête fulcrale. D.IBr1, articulation distale, vue distale. E. IBr1, articulation distale, vue externe. F. Sillon adoral de la IBr1, KP rudimentaire, vue latéralo-adorale. G-I. IBr2ax, vue adorale. J. Zoom sur KP rudimentaire de H. K-O. IBr2ax. Échelle : A-C, E, F, K-O = 250 µm, D, G-J = 500 µm.

2.1.2. Étude de *Monachocrinus* cf. *aotearoa*

Les trois spécimens proviennent de la même station. Les mesures du calice des différents spécimens sont reprises dans le Tableau 33. Un seul petit spécimen, F240161-juv1, a pu être étudié. Les préparations MEB ont été faites en dissociant les spécimens en entier. Le Tableau 34 indique les distances génétiques entre les deux grands spécimens, le petit n'ayant pas pu être séquencé avec succès.

Tableau 33. Mesures biométriques de différents spécimens de *Monachocrinus* cf. *aotearoa*. HBB : hauteur externe moyenne des basales, DBBab : diamètre aborale du cercle de basales, HRR : hauteur externe moyenne des radiales, DRRad : Diamètre adoral du cercle de radiales. TA : technique d'analyse, CT : tomographie à rayons X, MEB : microscopie électronique à balayage. Mesures en mm.

Spécimen	TA	H_{BB}	D_{BB}ab	H_{RR}	D_{RR}ad	H_{IBr}
F240161-2	MEB	1,7	1,3	2,2	3,6	3,8
F240161-juv1	MEB	1,2	1,1	1,4	2,5	3,6
F240161-1	CT	1,7	1,2	1,7	3,1	4,3

Tableau 34. Distance K2P par paires moyenne pour les gènes 16S, 28S, COI pour les deux spécimens séquencés avec succès F240161-1, F240161-2

	16S	28S	COI
K2P	0	0	0

Canaux du système nerveux aboral

Les radiales des trois spécimens présentent des sillons latéraux pour un canal interradial unique. Et les basales présentent un seul canal débouchant en position médiane sur la surface adorale Ceci indique un réseau de canaux de type B, comme aussi observé en 3D sur le spécimen passé au CT-scan.

Synarthries des radiales

Le petit spécimen présente des aires musculaires adorales qui ne se relèvent pas adoralement. Leur morphologie ne présente pas de différence notable avec les synarthries musculaires des grands spécimens.

Articulation IBr1+2

Chez le petit spécimen, comme chez les deux grands, l'articulation entre les deux primibrachiales est une synarthrie transverse (Figs 140A-D). La crête fulcrale est formée d'un stéréome aux trabécules épaissis ; la distinction avec le stéréome de l'aire ligamentaire adjacente est moins nette. Chez l'adulte la crête fulcrale est composée d'un stéréome très dense ressemblant à du stéréome syzygial. Chez l'adulte la crête fulcrale paraît usée (principalement la partie adorale de la crête fulcrale) ce qui ne paraît pas être le cas chez le spécimen juvénile. Chez l'adulte la partie adorale de la crête fulcrale est concave sur l'articulation distale de la IBr1 et convexe sur l'articulation proximale de la IBr2ax. Chez le juvénile il n'est pas clair si les parties aborales de la crête fulcrale s'emboîtent. De plus, chez ce dernier, la partie aborale de la crête atteint le bord aboral de l'articulation, ce qui n'est pas toujours le cas chez les grands spécimens. Les bords entourant l'articulation sont plus épais et arrondis chez les grands spécimens.

Knobby process

Chez le petit spécimen aucune IBr2 axillaire ne porte de *knobby process* (KP) ou d'autre tubercules. A l'inverse, tous les IBr1 en possèdent. Chez le petit spécimen étudié, la longueur des KP atteint au maximum la moitié de l'ossicule (Figs 140H-J). De plus, la surface principale est moins large. Le nombre de lames dépend surtout de la taille de la surface principale du KP. Sur certains KP du juvénile, on distingue clairement des trabécules se finissant par des pointes effilées qui dépassent les lames (Fig. 140L).

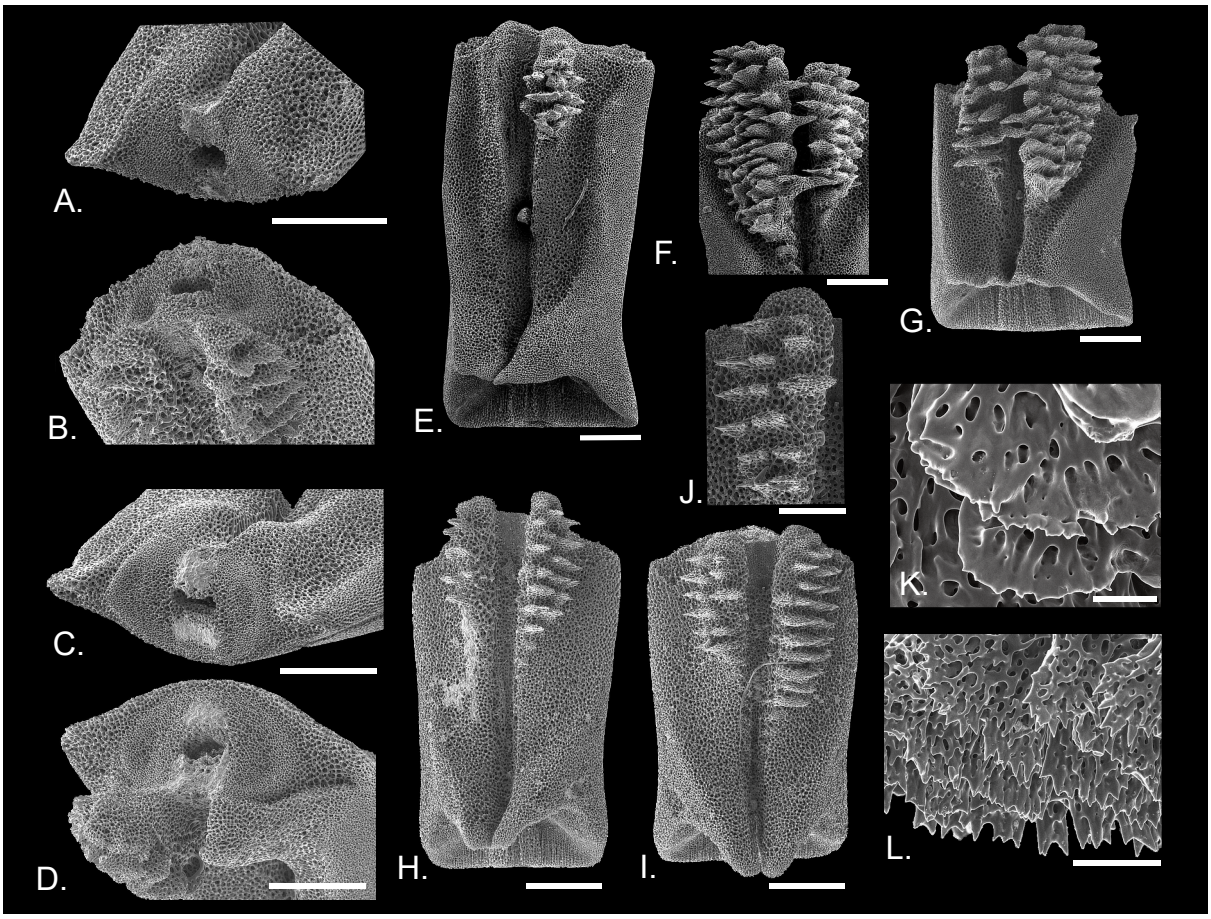


Figure 140. Comparaison entre primibrachiales de spécimens de différentes tailles de *Monachocrinus* cf. *aotearoa*. MEB. A, B, H-I, L. Petit spécimen F240261-juv1. C-G, K. Grand spécimen F240161-2. A. IBr2ax, articulation proximale. B. IBr1, articulation distale. C. IBr2ax, articulation proximale. D. IBr1, articulation distale. E. IBr1, vue latéralo-adorale. F. Zoom sur KP d'une IBr1, vue latéralo-adorale. G. IBr1, vue latéralo-adorale. H. IBr1, vue adorale. I. IBr1, vue adorale, J. Zoom sur KP de I. K. Zoom sur pointes des certaines lames stéréomiques. L. Zoom sur pointes des certaines lames stéréomiques. Échelle : A-I = 500 µm, J = 250 µm, K = 50 µm, L = 100 µm.

Comme chez le juvénile, les deux grands spécimens ne présentent pas de KP sur les IBr2ax et en présentent uniquement sur les IBr1. Le grand spécimen F240161-1 présente une paire de KP rudimentaires, c'est-à-dire présentant que trois à cinq tubercules arrondis. Le spécimen F240161-2 présente une paire entièrement absente (à la place de laquelle on observe uniquement l'élévation du sillon adoral) et une paire de KP petits et irrégulière (Fig. 140E). Chez les grands spécimens, la moitié des KP occupent deux tiers de la longueur de la brachiale (Figs 140F, G). Les autres KP atteignent la moitié de l'ossicule (à l'exception des deux KP rudimentaires chez F240161-1 qui atteignent un tiers de l'ossicule et les petits KP irréguliers de F240161-2). Les lames sont plus épaisses et moins espacées chez les grands spécimens que chez le petit. Les très grands KP présentent des lames qui s'étendent par-dessus le sillon adoral rejoignant l'autre KP de la brachiale (Figs 140F, G). Les lames des grands spécimens présentent des rebords adoraux soit lisses soit avec des petites pointes irrégulières qui ne semblent pas être la continuation des trabécules formant la lame.

2.1.3. Étude de *Bathycrinus complanatus*

Cette section se base en grande partie sur une description publié dans Moreau et al. *(2025) Deep-sea echinoderms (except holothurians) collected during the AleutBio expedition around the Bering Sea and the Aleutian Trench. (Annexe 3D).*

Tableau 35. Mesures biométriques de différents spécimens de *Bathycrinus complanatus*. HBB : hau hauteur externe moyenne des basales, HRR : hauteur externe moyenne des radiales, HIBr : hauteur des primibrachiales. DBBab : diamètre aborale du cercle de basales, DRRad : Diamètre adoral du cercle de radiales, TA : technique d'analyse. Mesures en mm.

Spécimen	TA	H_{RR}	$D_{RR}ad$	H_{IBr}
AB2040a	MEB	1,9	3,3	3,9
AB2040b	MEB	1,3	2,5	2,8

Les deux spécimens proviennent de la même station. La description complète de ces spécimens peut être trouvée dans l'Annexe 3D. Les mesures du calice des différents spécimens sont reprises dans le Tableau 35. Les deux spécimens sont dépourvus de basales. Un seul bras a été étudié par spécimen. Le grand spécimen n'a pas pu être séquencé avec succès sauf pour le marqueur 28S. Pour ce marqueur la distance génétique entre le grand et le petit spécimen est de zéro.

Canaux du système nerveux aboral

Le petit spécimen, AB2040b, possède des radiales avec un sillon sur chacune des surfaces latérales. Ceci est indicatif d'une organisation de type B *sensu* Bohn et Heinzeller (1999) des canaux du SNA. Les canaux du grand spécimen, AB2040a, n'ont pas pu être étudiés.

Synarthries des radiales

La synarthrie musculaire de la radiale du petit spécimen AB2040b a les aires musculaires adorales qui s'élèvent adoralement. Les pointes adorales sont pratiquement à la même hauteur que la crête fulcrale (Fig. 116E). Les synarthries des radiales du grand spécimen, AB2040a, n'ont pas pu être étudiés.

Articulation IBr1+2

L'articulation IBr1+2 du petit spécimen AB2040b est une synarthrie trifasciale (Figs 141A, B). L'aire aboral est petite mais forme une fosse profonde. La crête fulcrale délimitant les trois aires ligamentaires est peu marquée. Proches des extensions latérales des IBr, les surfaces ligamentaires latérales présentent des dépressions disposées de façon irrégulière. L'articulation IBr1+2 du grand spécimen AB2040a est aussi une synarthrie trifasciale avec une fosse aborale très profonde (Figs 141C, D). La crête fulcrale est peu marquée. Les aires latérales ne présentent pas de dépressions irrégulières.

Knobby process

Sur le bras étudié du grand spécimen AB2040a, on observe uniquement des KP sur la partie distale de l'axillaire, un de chaque côté du sillon adoral (Fig. 141E). Les deux KP avaient approximativement la même taille (l'un des deux a été cassé pendant la préparation). Distalement, le KP restant dépasse légèrement le point le plus haut du reste de la IBr2ax. Le petit spécimen AB2040b présente à la fois un KP en position distale sur la IBr1 et deux KP de part et d'autre du sillon adoral de la IBrax (Figs 141F, G). Les KP de la IBr2ax sont disposés sur la moitié proximale de l'ossicule. Ils sont de forme elliptique et restent confinés le long du sillon adoral. Le KP sur la IBr1 est plus arrondi. Un seul KP est visible, cependant l'autre côté du sillon adoral présente une surélévation du stéréome qui pourrait indiquer un KP abîmé (Fig. 141B).

Les KP du grand et du petit spécimen présentent une surface principale recouverte d'épines trabéculaires (Figs 141H-J). Cependant, chez le grand spécimen AB2040a le recouvrement d'épines est plus homogène d'un point de vue densité et diamètre des épines (Fig. 141H). Chez le petit spécimen, AB2040b, l'épaisseur des trabécules des épines est très hétérogène (Fig.

Tableau 36. Mesures biométriques de différents spécimens de *Bathycrinus carpenterii* tous provenant de la même station. HRR : hauteur externe moyenne des radiales, HIBr : hauteur des IBr, DRR ad: Diamètre adoral du cercle de radiales, TA: technique d'analyse. Mesures en mm.

Spécimen	TA	H_{RR}	$D_{RR}ad$	H_{IBr}
IE-2023-159 spc1	MEB	1,15	1,7	2,3
IE-2023-159 spc2	MEB	1,45	1,85	2,5
IE-2023-159 spc5	MEB	0,8	1,3	1,55
IE-2023-159 spc6	MEB	0,8	1,2	1,55
IE-2023-159 spc7	MEB	0,8	1,2	1,35
IE-2023-163 spc8	MEB	0,4	0,95	0,85
IE-2023-163 spc9	MEB	0,5	1,05	1,2
IE-2023-163 spc10	MEB	0,4	1	1

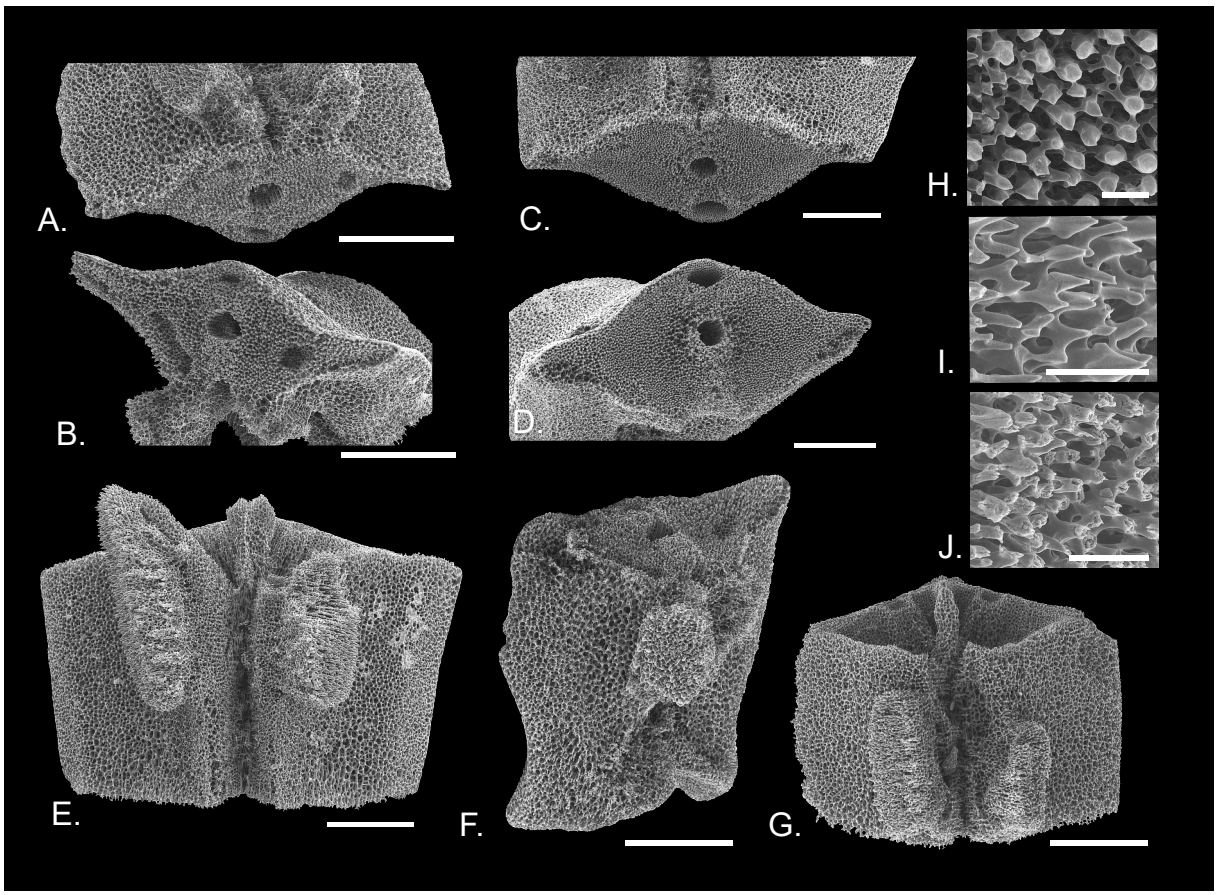


Figure 141. Comparaison entre primibrachiales de de différentes tailles de *Bathycrinus complanatus*. MEB. A, B, F, G, I, J. Petit spécimen AB2040b. C-E, H. Grand spécimen AB2040a. A. IBr2ax, articulation proximale. B. IBr1, articulation distale. C. IBr2ax, articulation proximale. D. IBr1, articulation distale. E. IBr2ax, vue adorale. F. IBr1, vue latéralo-adorale. G. IBr2ax, vue adorale. H. Zoom sur microstructure du KP de E. I. Zoom sur microstructure du KP gauche de G. J. Zoom sur microstructure du KP droit de G. Échelle :A-G = 500 µm, H-J = 50 µm.

141I). Le KP de la IBr2 à droite du sillon adoral (vue adorale) ne présente pas d'épines à proprement parler. Les pointes des trabécules semblent abîmées (Fig. 141J).

2.1.4. Étude de *Bathycrinus carpenterii*

Tous les spécimens proviennent de la même station. Chez ces spécimens, seul le cercle de radiales et la couronne de bras sont préservés. Les mesures du cercle de radiales ainsi que la hauteur de la première brachitaxis des différents spécimens sont listés dans le Tableau 36. Sur la base de ces mesures, on peut distinguer deux très grands spécimens, spc1 et spc2, qui présentent une hauteur moyenne du cercle de radiales ($H_{RR}m$) de 1,3 mm et un diamètre adoral

moyen (D_{RR}adm) de 1,78 mm. Les spécimens spc5, spc6 et spc7 peuvent être qualifiés de spécimens de taille intermédiaire avec H_{RR}m = 0,8 mm et D_{RR}adm = 1,2 mm. Les spécimens spc8, spc9 et spc10 présentent H_{RR}m = 0,4 mm et D_{RR}adm = 1 mm et peuvent en l'occurrence être qualifiés de spécimens petits. Tous les spécimens ont été dissociés en entier.

Canaux du système nerveux aboral

Un sillon latéral est clairement visible chez les spécimens de grande taille, spc1 et spc2, ainsi que ceux de taille intermédiaire, spc5, spc6 et spc7. Le ratio hauteur du sillon adoral sur la hauteur latérale de la radiale varie entre 0,48 et 0,61. Chez les grands spécimens et les spécimens de taille moyenne, la paroi interne du sillon latéral est composée d'une à trois rangées de trabécules rangés de façon régulière (Figs 142A, C, E, F). La surface interne de la

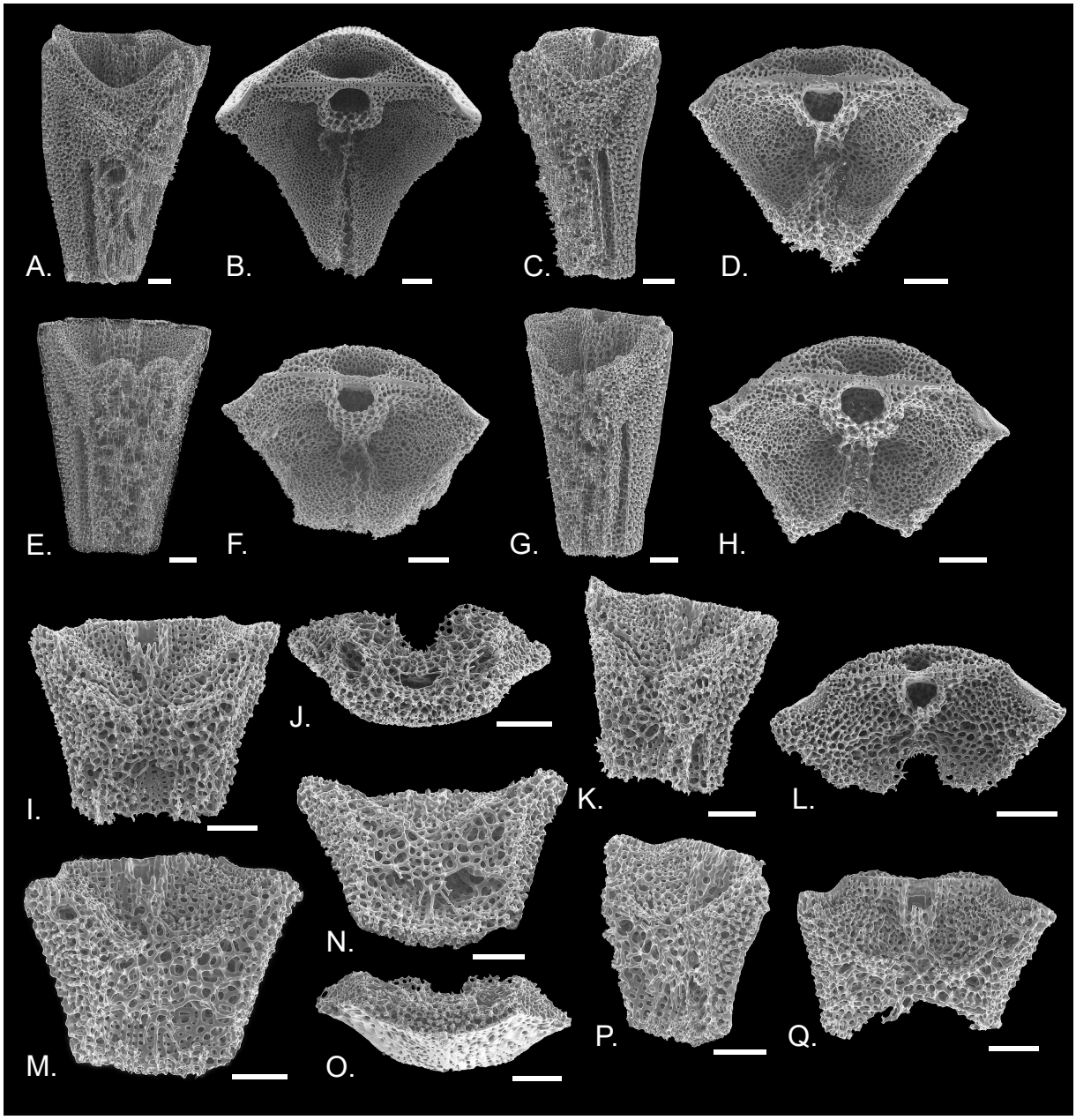


Figure 142. Comparaison des radiales entre spécimens de tailles différentes de *Bathycrinus carpenterii*. MEB. A,B. IE-2023-159-spc1. A. Vue latérale-interne. B. Vue adorale. C, D. IE-2023-159-spc7. C. Vue latérale-interne. D. Vue adorale. E, F. IE-2023-159-spc5. E. Vue latérale-interne. F. Vue adorale. G, H. IE-2023-159-spc6. A. Vue latérale-interne. B. Vue adorale. I-L. IE-2023-163-spc8. I. Vue interne. J. Vue aborale. K. Vue latérale-interne. L. Vue adorale. M-Q. IE-2023-163-spc10. M. Vue interne. N. Vue interne-adorale. O. Vue aborale. P. Vue latérale-interne. Q. Vue adorale. Échelle = 100 µm.

radiale, entre cette paroi et le dessous des aires musculaires adorales est occupée par un dense réseau irrégulier. Les trabécules dans cette région présentent des bifurcations fines et pointues qui semblent se disposer principalement le long de l'axe aboral-adoral de la radiale.

Chez les petits spécimens, spc8 et spc9 on observe aussi des sillons latéraux (Figs 142A-L). Ils sont moins haut avec leur hauteur allant de 0,34 à 0,38 fois la hauteur latérale de la radiale. Chez spc8, la paroi interne ne recouvre pas entièrement la surface interne. En effet, une perforation importante existe en position radiale (Figs 141I, J). Le réseau irrégulier et pointu observé sous les aires musculaires adorales chez les spécimens de grande taille et de taille intermédiaire n'est pas présent chez ces petits spécimens.

Le spécimen spc10 ne présente pas de sillons latéraux clairement discernables (Figs. 142M-Q). Chez spc10, la paroi interne est encore moins présente. Elle s'étend environ jusqu'à deux tiers de l'ossicule où elle s'arrête, à l'exception de quelque trabécules qui s'étendent en position médiane presque jusqu'au bord aboral de l'ossicule (Figs 142M, N). Ces trabécules en position médiane séparent l'accès au canal radial en deux, formant ainsi deux ouvertures latérales.

Synarthries des radiales

Les synarthries musculaires des radiales des spécimens spc1, spc2, spc5 et spc7 ont la morphologie classique d'une synarthries des radiales de *Bathycrinus* avec les aires musculaires adorales subtriangulaires allongées et élevées adoralement, atteignant pratiquement la hauteur de la crête fulcrale (Figs 142B, D, F). Les spécimens de taille intermédiaire, spc5 et spc7, diffèrent des deux spécimens les plus grands par des aires musculaires adorales moins effilées adoralement (Figs 142C-F). Les extrémités adorales des aires musculaires de spc7, plus effilées que celles de spc5, présentent un réseau stéréomique irrégulier (Figs 142C, D). Chez ces spécimens, deux courtes crêtes adorales limitent le bord interne des aires adorales uniquement dans la partie la plus proche au canal axial. Le sillon adoral, quand il est présent, est obstrué par le réseau stéréomique irrégulier se développant sous la synarthrie.

Les radiales du spécimen spc6 ont des aires musculaires adorales trapézoïdales (Fig. 142H). En effet, la surface la plus distale est tronquée (sans traces de cassures) : les pointes les plus distales se trouvant sur le bord latéral ce qui forme un important sillon adoral avec des angles approximant les 90°. Néanmoins, la partie adorale est élevée et les aires adorales sont creusées comme chez les grands spécimens (Fig. 142G). Deux crêtes adorales délimitent les bords internes des deux aires adorales.

Les synarthries des deux plus petits spécimens, spc8 et spc10, sont plus larges qu'épaisses (Figs 142L, Q). En effet les aires adorales sont très courtes, notamment la partie qui devrait correspondre aux aires musculaires adorales. Ces dernières sont arrondies et séparées par un grand sillon adoral qui atteint la paroi entourant le canal axial. Les aires adorales sont creusées autour du canal axial et elles ne se relèvent pas adoralement (Figs 142K, P).

Articulation IBr1+2

Chez les petits spécimens spc8 et spc10 le type d'articulation de IBr1+2 n'est pas facilement discernable (Figs 143A, B). Cependant, la partie aborale de la crête fulcrale n'atteint pas le bord aboral de la brachiale et cet espace entre la courte partie aborale de la crête fulcrale et le bord aboral de la brachiale est occupé par du stéréome en galerie (Fig. 143C). Il n'est pas possible de déterminer s'il y a un emboîtement de la partie adorale de la crête fulcrale.

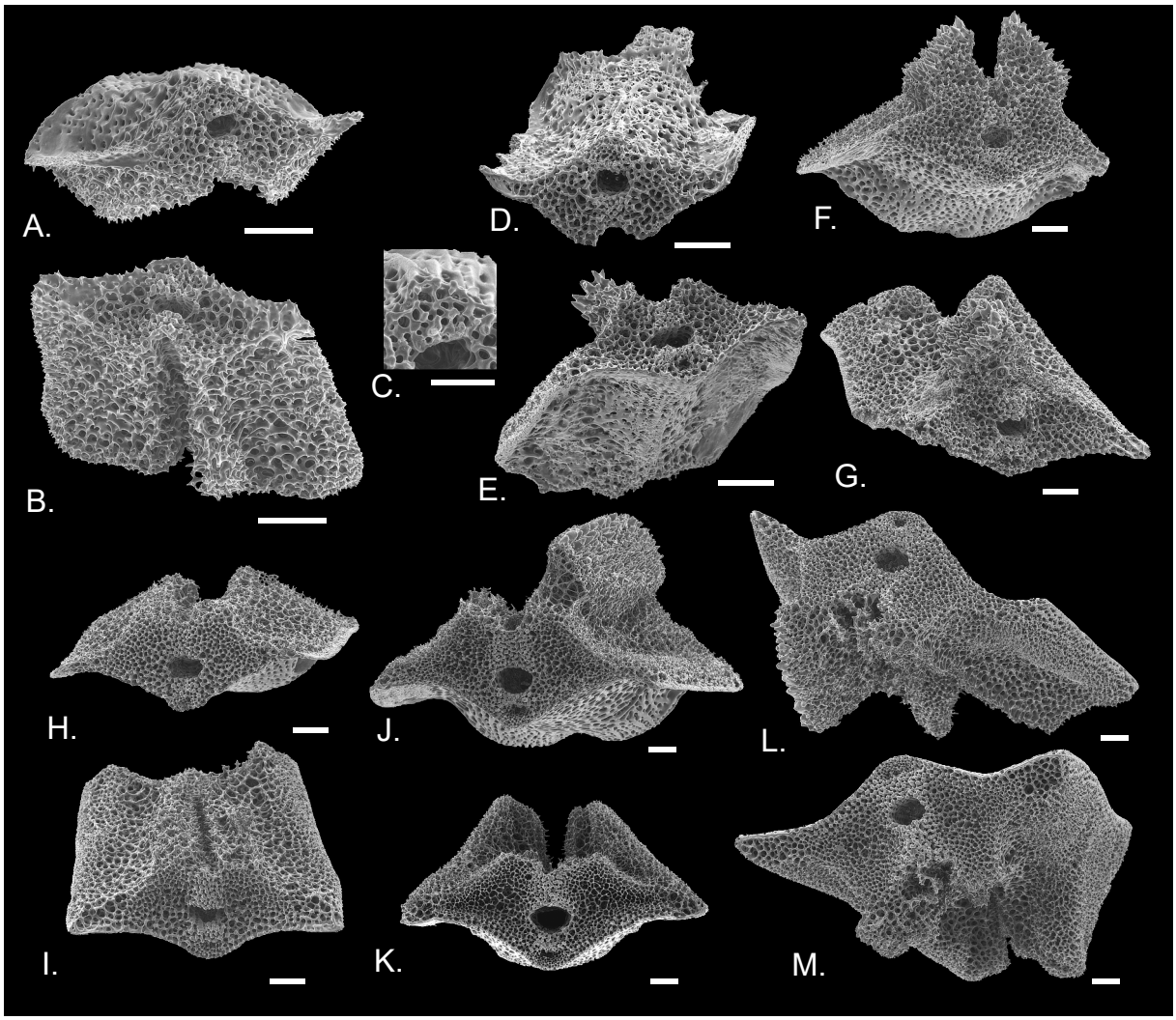


Figure 143. Comparaison des articulations entre IBr1 et IBr2ax entre spécimens de tailles différentes de *Bathycrinus carpenterii*. MEB. A-C. IE-2023-163-spc10. A. Articulation proximale de la IBr2ax. B. Articulation distale de la IBr1. C. Zoom sur l'aire ligamentaire aborale de A. D, E. IE-2023-163-spc9. D. Articulation proximale de la IBr2ax. E. Articulation distale de la IBr1. F, G. IE-2023-159-spc7. F. Articulation proximale de la IBr2ax. G. Articulation distale de la IBr1. H, I. IE-2023-159-spc6. H. Articulation proximale de la IBr2ax. I. Articulation distale de la IBr1. J, K. IE-2023-159-spc1. J. Articulation proximale de la IBr2ax. K. Articulation distale de la IBr1. L, M. IE-2023-159-spc2. L. Articulation proximale de la IBr2ax. M. Articulation distale de la IBr1. Échelle : A, B, E-M = 100 µm. C = 50 µm.

Chez les grands spécimens, les spécimens de taille intermédiaire et le petit spécimen spc9, les articulations IBr1+2 sont des synarthries trifasciales (Figs 143D-M). En effet, chez tous les spécimens, on distingue une petite aire ligamentaire aborale. Plus le spécimen est grand, plus l'aire ligamentaire aborale est creusée (Fig. 143D-M). Les crêtes sont faites d'un stéréome avec des trabécules épaissis qui peut être qualifié de syzygial chez les plus grands spécimens (Figs

Tableau 37. Nombre de brachiales avec *knobby process* (KP) par type de primibrachiales étudiés par spécimen. Le premier chiffre indique le nombre de KP observés, le chiffre en parenthèse indique le nombre de brachiales à disposition. d : tous les KP en position distale de l'ossicule, p : tous les KP en position proximale de l'ossicule. Absence de « d » ou « p » indique que le KP s'étale tout au long du sillon adoral. * : incertitude sur l'identification en tant que KP, ' : KP cassé mais trace claire de cassure visible sur la brachiale. Un symbole par brachiale.

Spécimen	KP IBr1	KP IBr2ax
IE-2023-159 spc1	3d** (4)	4d (4)
IE-2023-159 spc2	5d''* (5)	4 (4)
IE-2023-159 spc5	3' (4)	4p' (5)
IE-2023-159 spc6	3*** (5)	0 (5)
IE-2023-159 spc7	5d''* (5)	5p (5)
IE-2023-163 spc8	3* (5)	0 (1)
IE-2023-163 spc9	3 (5)	0 (3)
IE-2023-163 spc10	3p (4)	0 (5)

143K, M). La partie adorale de la crête fulcrale est surélevée sur l'articulation distale de la IBr1 et légèrement en dépression sur l'articulation proximale de la IBr2ax (*e.g.* Figs 143 H, I, L, M).

Knobby process

Beaucoup de cassures ont eu lieu lors de la préparation de ces spécimens, particulièrement fragiles. Il n'est donc pas toujours aisé de déterminer si l'ossicule ne possédait pas de KP ou s'il a simplement été cassé. Le Tableau 37 rapporte le nombre de brachiales avec KP par spécimen en essayant de tenir compte de cette incertitude. Chez tous les spécimens, les KP se développent sur le rebord du sillon adoral.

Tous les spécimens présentent des KP. Les grands spécimens spc1 et spc2 présentent des KP sur la plupart des primibrachiales. Les KP sur les IBr1 se limitent à la partie distale de la IBr1 (Fig. 144A). Les KP sur les IBr2ax peuvent être très allongés, occupant l'entièreté de la hauteur de la brachiale voire dépassant la hauteur maximale (Figs 145A, B). La surface principale est recouverte d'épines trabéculaires épaisses (Figs 144-146). Les KP des IBr2ax du spécimen spc2 présentent des épines trabéculaires plus épaisses sur la partie proximale que sur la partie distale du KP (Fig. 146A). Chez spc1, plus petit, on observe plus d'hétérogénéité dans le diamètre des épines trabéculaires (Fig. 146B). On peut noter que les épines les plus épaisses se trouvent sur le bord interne de la surface (c'est-à-dire du côté du sillon adoral).

Chez les spécimens spc5 et spc7, on observe à la fois des KP sur les IBr1 et les IBr2ax. Chez ces deux spécimens, les KP sur les IBr1 occupent généralement la moitié distale de la brachiale

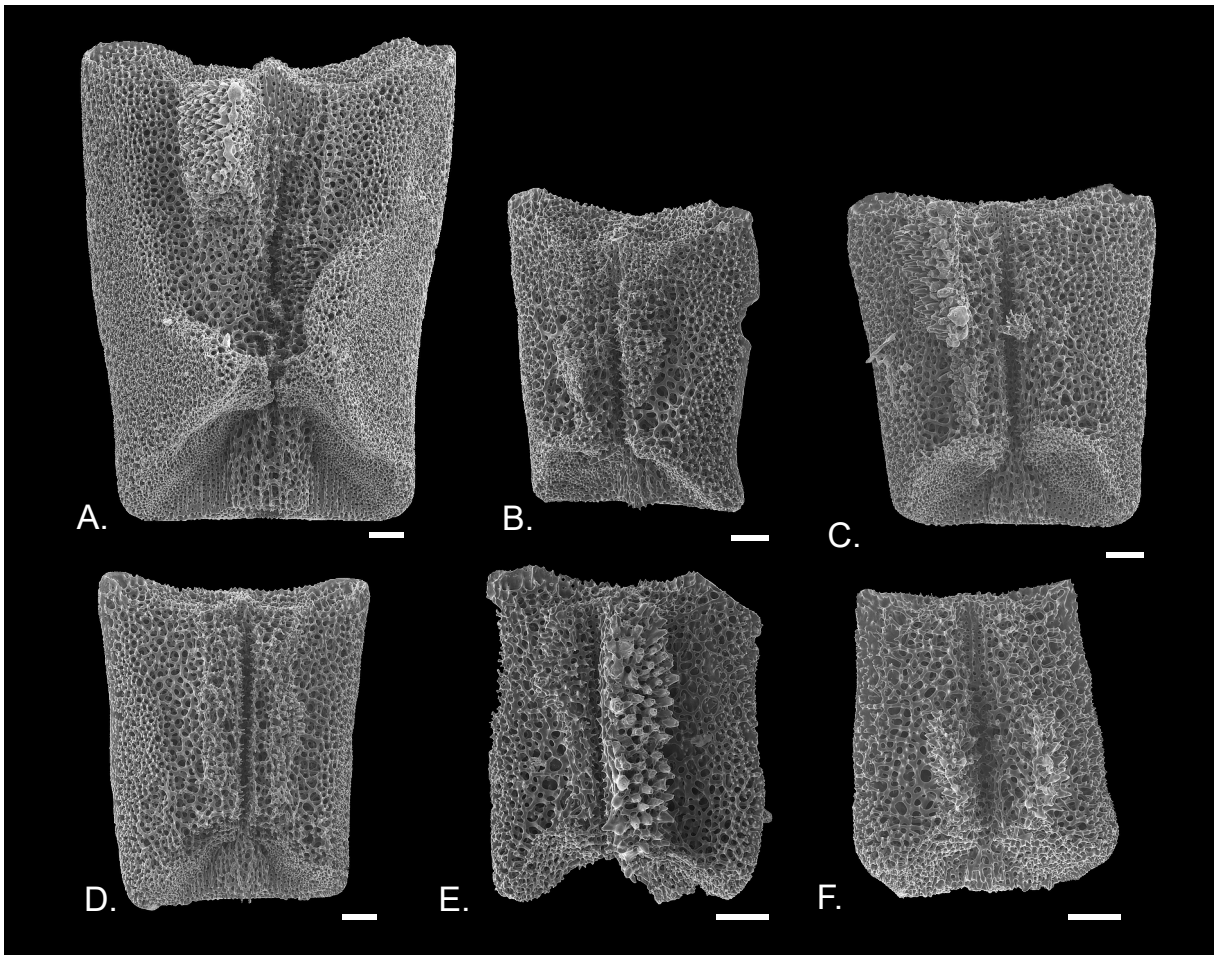


Figure 144. Comparaison des IBr1 entre spécimens de tailles différentes de *Bathycrinus carpenterii*. MEB. Vue adorale. A. IE-2023-159-spc2. B. IE-2023-159-spc7. C. IE-2023-159-spc5. D. IE-2023-159-spc6. E. IE-2023-163-spc9. F. IE-2023-163-spc10. Échelle = 100 µm.

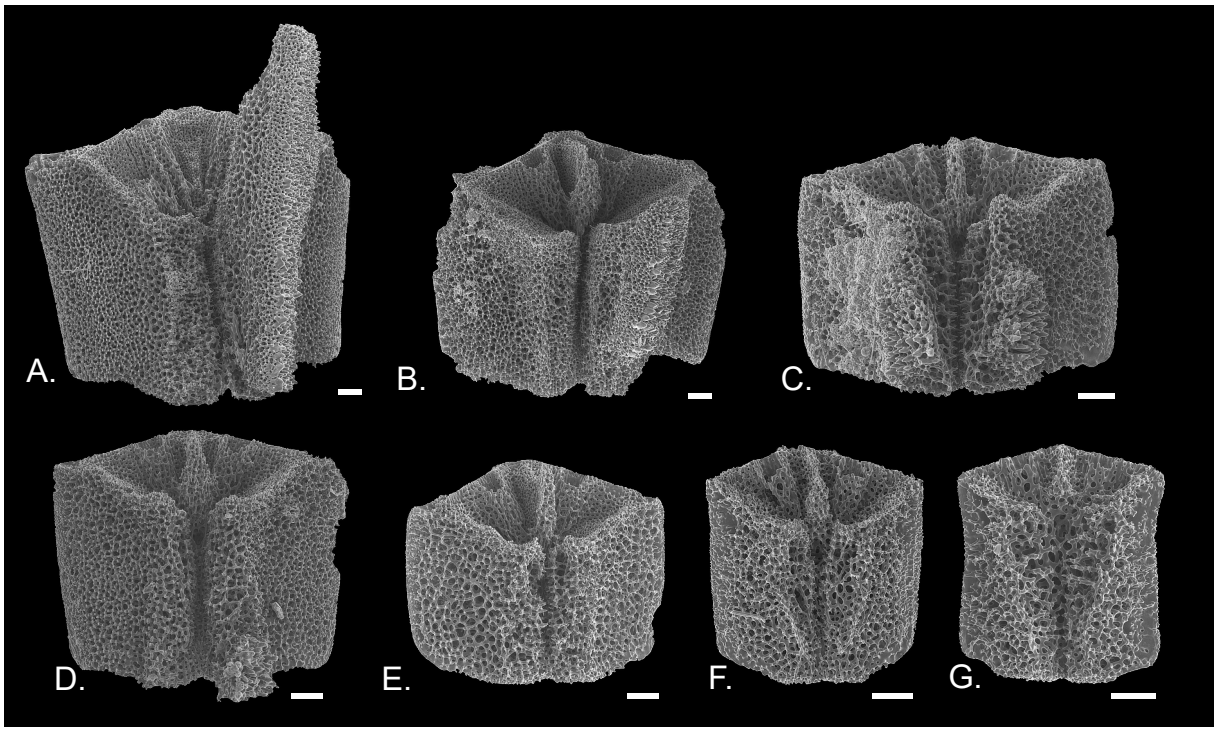


Figure 145. Comparaison des IBr2ax entre spécimens de tailles différentes de *Bathycrinus carpenterii*. MEB. Vue adorale. A. IE-2023-159-spc2. B. IE-2023-159-spc1. C. IE-2023-159-spc7. D. IE-2023-159-spc5. E. IE-2023-159-spc6. F. IE-2023-163-spc9. G. IE-2023-163-spc10. Échelle = 100 µm.

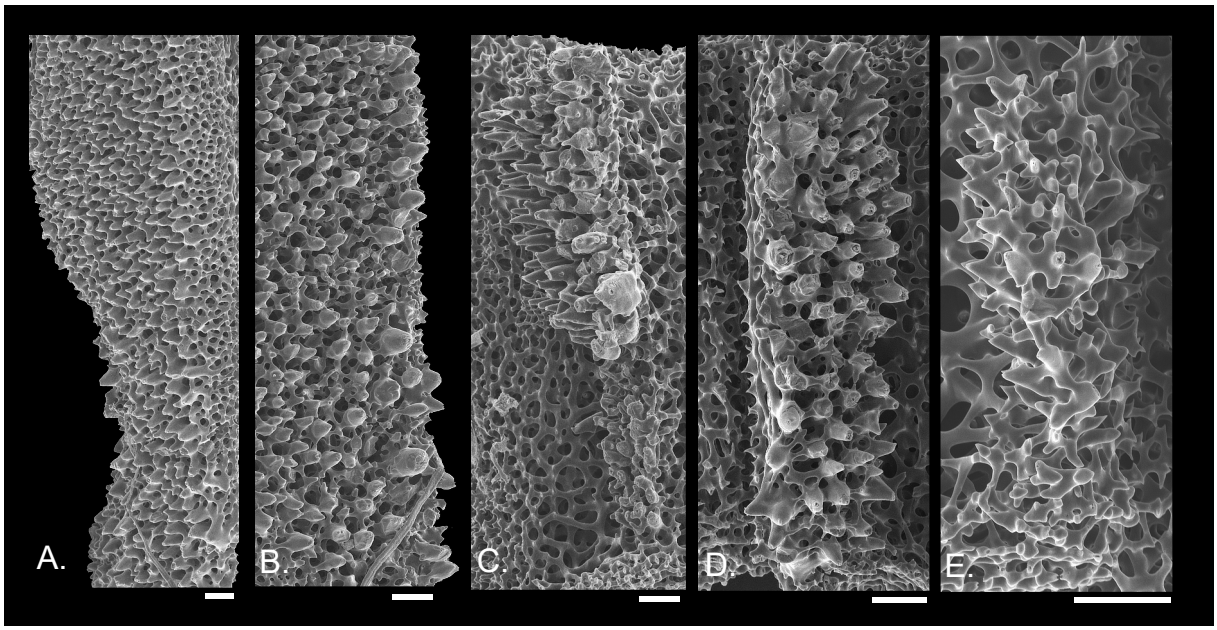


Figure 146. Comparaison de la microstructure des *knobby process* entre spécimens de tailles différentes de *Bathycrinus carpenterii*. MEB. A. IE-2023-159-spc2, sillon adoral à droite. B. IE-2023-159-spc1, sillon adoral à droite. C. IE-2023-159-spc5, sillon adoral à droite. D. IE-2023-163-spc9, sillon adoral à gauche. E. IE-2023-163-spc10, sillon adoral à droite. Échelle = 50 µm.

(Figs 144B, C). Sur les IBr2ax elles occupent toujours la moitié proximale de la brachiale (Figs 145C, D). Leur surface principale est recouverte d'épines stéréomiques pour lesquelles on observe une forte variation du diamètre (Fig. 146C). Chez le spécimen spc6, on n'observe aucune structure attachée aux primibrachiales pouvant être qualifiée de KP avec certitude. Cependant, des fragments de KP avec des épines trabéculaires ont été trouvé, et trois IBr1 présentent des potentielles cassures.

Les petits spécimens, spc8, spc9 et spc10, présentent également des KP. Ils semblent absents de certains rayons et ont été observés uniquement sur les IBr1. Le spécimen spc9, présente des KP qui occupent l'entièreté de la longueur du rebord du sillon adoral (Fig. 144E). Chez les spécimens spc8 et spc10, les KP occupent la moitié proximale des rebords du sillon adoral (Fig. 144F). Les KP des spécimens spc8 et spc10 ne présentent pas de surface principale plane (Fig. 146E). Au contraire, ils sont plutôt arrondis et les épines trabéculaires, étant orthogonales à la surface, sont orientées en éventail autour du KP. Ces épines sont courtes voire se résument à une simple pointe sortant d'une jonction entre trabécules. Le spécimen spc9, qui est légèrement plus grand, présente une surface principale bien délimitée (Fig. 146D). Les épines trabéculaires, mieux différenciées, sont plus uniformément orientées. Les épines sur les extrémités semblent toujours plus rudimentaires que celles dans la partie centrale.

2.2. Discussion

Ces études exploratoires sur la variabilité morphologique au cours de la croissance de différents caractères morphologiques chez différentes espèces de Bourgueticrinina se heurtent à plusieurs limites. La plus évidente est le faible nombre de spécimens : un juvénile pour *Monachocrinus* cf. *aotearoa* et *Bathycrinus complanatus* et deux juvéniles pour *Paratelecrinus* sp. nov. 1. Même l'étude de *B. carpenterii* se limite à trois spécimens par classe de taille. Ce faible nombre s'explique par un accès limité à des petits spécimens qui restent rares. De même, à l'exception du lot étudié pour *B. carpenterii*, les petits spécimens étudiés sont tous relativement grands. De ce fait, on manque d'accès à des stades vraiment jeunes permettant d'étudier la mise en place des différents caractères. Les conclusions qui seront tirées doivent être considérées avec précaution et recul, en tenant compte de la limite de l'échantillon.

2.2.1. Discussion sur les observations faites chez *Paratelecrinus* sp. nov. 1

Les distances K2P entre les séquences obtenues pour chaque spécimen suggèrent que ces différents spécimens sont très proches d'un point de vue génétique (Srivathsan & Meier 2012). Cela va dans le sens de l'hypothèse que tous les spécimens appartiennent à la même espèce. Nous qualifierons les plus petits spécimens, à savoir F296825-juv1 et IE-2020-705, de spécimens juvéniles, et nous qualifierons tous les autres spécimens de spécimens adultes

Peu de différences majeures existent entre les spécimens juvéniles et les spécimens adultes étudiés ici. En morphologie externe, on observe une augmentation générale de la largeur des différents ossicules sans autre changement majeur ainsi que l'augmentation du nombre d'insertions cirrales. Ceci est aussi observé chez d'autres espèces de comatules (*e.g.* Clark 1915 ; Messing *et al.* 2000).

Concernant la morphologie interne, on observe que seul le spécimen le plus grand, F296825-ad3, ne présente pas de pont stéréomique séparant les deux ouvertures internes des radiales. Ceci pourrait suggérer une potentielle perte de cette structure au cours de l'ontogenèse. Les raisons de cette perte sont incertaines et plus de spécimens doivent être étudiés pour confirmer cette observation.

De même, des puits adoraux visibles sur la face adorale de la centrodorsale semblent être partiellement obstrués au cours du développement. Le creusement prononcé du puits chez les petits spécimens suggère qu'il est potentiellement présent depuis les premiers stades de formation de la centrodorsale. Cependant, ici le juvénile présente déjà un puits avec un anneau adoral relativement bien développé et la question se pose de l'apparition de cette structure. Des spécimens plus jeunes sont nécessaires pour répondre à cette question. L'origine des puits très peu profonds observés chez *Atelecrinus* reste incertaine.

La morphologie et l'imbrication des ossicules du calice et la centrodorsale ne varient pas de façon majeure entre les deux stades de développement étudié ici. Dans les deux cas, les basales et radiales sont connectées par des synostoses simples et la basale se positionne « en couvercle » sur le puits adoral de la centrodorsale. Cela diffère de *Sibogacrinus* où la radiale possède une quille aborale s'imbriquant avec la basale et où la basale s'insère dans la dépression interradiale de la centrodorsale. Cette différence structurale suggère des différences ontogénétiques entre les deux et est un argument supplémentaire pour exclure *Sibogacrinus* des Atelecrinidae

Quant aux KP, les observations suggèrent l'augmentation de la taille du KP avec la croissance du spécimen. Des KP plus courts comme chez *Atelecrinus* pourraient donc être considérés comme des attributs 'juvéniles'. De plus, on observe une variation des positions et du nombre des KP en fonction du stade de développement. En effet, la présence de plusieurs KP rudimentaires en plus de la paire principale semble être un caractère juvénile. De même, la présence de structures rudimentaires sur les pointes des IBr1 semble aussi plus présente chez les spécimens juvéniles. Il n'est à ce jour pas possible de déterminer par quel mécanisme disparaissent ces structures au cours du développement. De plus, les spécimens les plus petits étudiés ici présentent déjà des surfaces musculaires adorales rendus convexes par la présence des KP principaux. Des spécimens plus jeunes seraient nécessaires pour étudier l'apparition des KP et déterminer comment se fait la sélection de l'interrayon avec la paire de KP principaux et observer la modification des aires musculaires adorales.

Le manque de ponts stéréomiques pourrait suggérer que les spécimens d'*Atelecrinus* scannés et dissociés pour le MEB au chapitre précédent étaient bien des spécimens adultes. Les *Atelecrinus* sont généralement plus petits que les *Paratelecrinus*, et présentent des KP courts, rudimentaires et nombreux. Ces caractères sont moins fréquents au sein des *Paratelecrinus*. Ceci placerait les *Atelecrinus* sur le pôle pédomorphe et *Paratelecrinus* sur le pôle péramorphe. Des spécimens juvéniles d'autres espèces et genres, ainsi que des spécimens plus jeunes, seraient nécessaires pour mieux comprendre les gradients hétérochroniques au sein des Atelecrinidae.

2.2.2. Discussion sur les observations faites chez *Monachocrinus* cf. *aotearoa*

Les distances génétiques suggèrent que les deux grands spécimens étudiés appartiennent à la même espèce. Nous n'avons pas de séquence pour le petit spécimen. Néanmoins, la similarité morphologique et le fait d'avoir été collectés à la même station sont des arguments en faveur de l'hypothèse d'une seule espèce. Le petit spécimen F240141-juv1 sera donc par la suite qualifié de spécimen juvénile et les deux grands spécimens seront qualifiés de spécimens adultes.

Parmi les caractères étudiés ici on remarque peu de différences majeures entre les spécimens adultes et le spécimen juvénile dissocié. Comme pour *Paratelecrinus* sp. nov. 1, on observe une augmentation générale de la largeur et de l'épaisseur des différents ossicules. En revanche, la forme des synarthries musculaires des radiales, la forme des aires musculaires adorales de la IBr1, le type de KP, le type de d'articulation IBr1+2 et le type d'organisation des canaux du SNA ne change pas entre les deux stades de développement étudiés.

Cette étude semble confirmer que la synarthrie transverse observée en IBr1+2 chez *Monachocrinus* n'est pas issue d'une synarthrie trifaciale. La façon dont la partie adorale de la crête fulcrale s'emboîte chez *Monachocrinus* ainsi que son ontogenèse sont à confirmer avec plus de spécimens. La confirmation de cette conformation, opposée à celle de *Bathycrinus* et

des Atelecrinidae et suggérant une trajectoire ontogénétique différente, pourrait être une autapomorphie de *Monachocrinus*.

En outre, l'absence de KP sur les IBr2 même au stade juvénile renforce l'utilisation de ce caractère pour définir ce genre parmi les autres Bathycrinidae. L'analyse du spécimen juvénile permet aussi de faire quelques constatations quant au développement du KP chez cette espèce. Les lames épaisses des adultes semblent se former par l'élongation de lames plus courtes qui pourraient potentiellement fusionner entre elles en s'élargissant horizontalement. Cela n'est vraisemblablement pas toujours le cas, comme le montrent certaines courtes lames se suivant horizontalement chez l'adulte. Elles subissent un important épaississement au cours de la croissance de l'organisme, doublant d'épaisseur. Chez le juvénile, les pointes des lames peuvent être des épines trabéculaires. Ces dernières pourraient être indicatives de la façon dont se forme la lame : les trabécules orthogonaux à la surface principale du KP s'étendent en premier et les trames parallèles à la surface principale forment les connections entre les trabécules orthogonaux dans un deuxième temps. Or, on n'observe jamais d'amas d'épines trabéculaires isolé. Ainsi, si les épines trabéculaires font partie du processus d'élargissement du KP, elles ne semblent pas être une étape à part entière précédant les lames stéréomiques. Ces observations ne permettent pas de polariser les différents types de microstructures du KP.

Comme toujours, la limite principale de cette étude est le nombre limité de spécimens, particulièrement pour les juvéniles. Des spécimens appartenant à d'autre espèces et des spécimens encore plus jeunes sont nécessaires pour confirmer la mise en place de la synarthrie transverse et des KP.

2.2.3. Discussion sur les observations faites chez *Bathycrinus carpenterii*

Il n'y a pas de données moléculaires pour conforter l'hypothèse que tous les spécimens appartiennent à la même espèce. A ce jour, aucune autre espèce de *Bathycrinus* n'a été décrite de l'Atlantique Nord (même si une forte différence de distribution bathymétrique existe Rogacheva *et al.* 2013). Provenant tous de la même station, sera retenue l'hypothèse qu'il s'agit de spécimens appartenant à différents stades de croissance au sein d'une même population de *B. carpenterii*. Les petits spécimens spc8, spc9 et spc10 seront qualifiés de spécimens très jeunes ; les spécimens spc5, spc6 et spc7 seront qualifiés de spécimens intermédiaires ; les spécimens spc1 et spc2 seront qualifiés de spécimens adultes. Notons que cette subdivision est uniquement basée sur le critère de la taille des spécimens. On observe de la variabilité au sein d'une même classe d'âge.

L'étude des spécimens très jeunes permet d'illustrer presque l'entièreté de la mise en place des canaux nerveux interradiaux par un recouvrement progressif du squelette. Ces observations pourraient suggérer que le réseau de canaux de type B du SNA est présent dès les premiers stades de développement et qu'il n'y a pas de passage du type-I vers le type B. Cependant, des travaux histologiques sont nécessaires pour confirmer que l'organisation du squelette reflète bien l'organisation du tissu nerveux chez les stades juvéniles. En effet, la morphologie du squelette reste uniquement un proxy pour le SNA et est uniquement validé pour les stades adultes.

En outre, l'étude de ces spécimens permet d'illustrer la mise en place des aires musculaires adorales des radiales. Ainsi, les stades très jeunes présentent des aires adorales courtes et arrondies. L'élongation progressive des aires adorales produit d'abord des aires subrectangulaires (spc6) avant de former des aires subtriangulaires de plus en plus effilées. On observe aussi que le relèvement des extrémités adorales des aires musculaires adorales

commence dès les stades ontogénétiques intermédiaires (spc5, spc6 et spc7). Cette élévation des extrémités adorales est un caractère commun à *Bathycrinus*, *Cingocrinus*, *Discolocrinus* et *Hirsutocrinus*, La divergence morphologique avec *Monachocrinus* semble donc se faire assez tôt au cours du développement.

De même, une synarthrie trifaciale entre les deux primibrachiales est visible chez les spécimens les plus jeunes. Chez *B. carpenterii,* cette synarthrie ne semble donc pas passer par un stade de synarthrie transverse. De même, dès les stades très jeunes (observé chez spc9), on observe que la partie adorale de la crête fulcrale de l'articulation distale de la IBr1 est en relief et qu'elle s'emboite dans la partie adorale de la crête fulcrale de l'articulation proximale de la IBr2 qui forme un sillon. L'observation de ce caractère n'avait pas été concluant chez le juvénile de *Monachocrinus* étudié. L'étude de spécimens encore plus jeunes pourrait apporter des nouvelles informations quant à la mise en place de la synarthrie trifaciale.

Finalement, l'étude du KP au sein des différents spécimens à des stades de croissance différents suggère avant tout beaucoup de variabilité intraspécifique même au sein de la même classe de taille. Malheureusement, la fragilité de ces spécimens fait que plusieurs KP se sont cassés. Néanmoins, ces cassures sont généralement visibles.

Quant à la distribution des KP au cours de la croissance, les spécimens très jeunes semblent présenter uniquement des KP sur les IBr1.Comme observé chez les spécimens intermédiaires, des KP s'ajoutent ensuite sur la partie proximale des IBr2. Finalement, les spécimens adultes présentent moins de KP sur les IBr1 et plus de KP sur les IBr2, où ils occupent généralement la partie distale ou l'entièreté de la hauteur de l'ossicule.

Si le KP sert à attacher les bras au tegmen comme suggéré par les coupes histologiques de Carpenter (1884) (Fig. 113), une augmentation de la taille du tegmen, qui s'étend distalement, induirait le développement de KP à des positions plus distales. En effet, ceci pourrait expliquer la présence des KP sur les IIBr1 et IIBr2 chez *Hirsutocrinus* qui présente un tegmen qui s'étend jusqu'aux IIBr2 (Mironov & Fujita 2021)

Ce travail a aussi permis d'observer et décrire la mise en place du KP à partir d'un amas d'épines irrégulières en taille et en direction, et qui s'épaississent et s'organisent progressivement, formant une surface principale qui s'élargit, ajoutant des rangées d'épines. Cela semble confirmer qu'il n'y a jamais de formation de lames stéréomiques au cours du développement des KP de *Bathycrinus*.

Ces observations soulèvent la question de comment le KP se « déplace » le long de la brachiale d'une position proximale vers une position distale. Est-ce le KP « primaire » qui garde sa position et la brachiale qui grandit proximalement ? Dans ce cas le grand KP « final » serait un agrandissement et épaississement du KP « primaire ». Un autre potentiel mécanisme pourrait être que le KP « primaire » soit résorbé ou recouvert par l'épaississement de la brachiale et un nouveau KP se forme distalement accompagnant une croissance distale de la brachiale ?

Les KP observés ici semblent toujours présenter des épines trabéculaires plus épaisses du côté du sillon adoral et, chez le plus grand spécimen (spc2), du côté proximal du KP. Des épines plus épaisses sont potentiellement plus anciennes (plus de temps pour ajouter des couches de calcite). On aurait donc un gradient d'âge depuis le sillon adoral vers les côtés, et depuis la partie proximale vers la partie distale du KP. Ceci est cohérent avec l'endroit où se forme le KP « primaire » qui est sur la partie proximale du sillon adoral et pourrait aller dans le sens de la première hypothèse. Des rangées d'épines seraient donc ajoutées progressivement sur les côtés

externes et distaux du KP. Des observations préliminaires des stries de croissance chez *M.* cf. *aotearoa* et *B. australis* semblent aussi aller dans le sens de la première hypothèse, en suggérant une croissance des brachiales vers le côté proximal. Cela reste néanmoins à confirmer. Effectivement, une autre option pourrait être que les différences de taille des trabécules aient un intérêt fonctionnel (par exemple modifiant la force d'attache au tegmen) et ne soient pas directement liées à la croissance. Il n'est actuellement pas possible de tester ces hypothèses.

2.2.4. Discussion sur les observations faites chez *Bathycrinus complanatus*

Il n'y a pas de séquences autre que le 28S pour le grand spécimen. Néanmoins, le séquençage d'autres fragments de *Bathycrinus* provenant de la même station ainsi que le séquençage d'autres spécimens d'autres stations suggèrent qu'une seule espèce ait été collectée au cours de la campagne AleutBio (Annexe 3D). Etant donné leurs ressemblances morphologiques, les deux spécimens étudiés ici et collectés à la même station appartiennent probablement à la même espèce. De ce fait, le petit spécimen sera qualifié de spécimen juvénile et le grand spécimen sera qualifié de spécimen adulte.

Ayant un nombre de spécimens (et de bras) clairement inférieur par rapport à l'étude de *B. carpenterii*, cette étude permet surtout d'apporter des observations supplémentaires chez une deuxième espèce de *Bathycrinus*, donnant un peu plus de confiance dans les observations faites chez *B. carpenterii*.

Peu de différences majeures existent entre les deux spécimens dans les caractères étudiés ici. On observe une augmentation générale de la largeur et de l'épaisseur des différents ossicules. En revanche, la forme des synarthries musculaires des radiales, la forme des aires musculaires adorales de la IBr1, le type de KP, le type d'articulation IBr1+2 et le type d'organisation des canaux du SNA ne change pas entre les deux stades de développement étudiés.

Malgré le fait qu'un seul bras ait pu être étudié pour chaque spécimen, tous les deux présentent des KP. Cependant, ils se trouvent à des endroits différents. Comme discuté pour *B. carpenterii,* la position des KP sur les IBr1 ou IBr2 semble varier au cours de l'ontogenèse. Ainsi on observe des KP sur la moitié proximale des IBr2ax et sur la partie distale des IBr1 chez les juvéniles et que des KP sur les IBr2ax chez l'adulte. De même, la microstructure du KP, c'est-à-dire le tapis d'épines stéréomiques, devient plus régulier au cours de l'ontogenèse. Sans mesures précises, il n'est pas possible d'établir si une région de la surface principale du KP a des épines trabéculaires plus épaisses, comme cela est visible chez *B. carpenterii*. L'un des deux KP du spécimen juvénile présente des pointes très irrégulières, comme si elles étaient cassées. Ces cassures ont certaines ressemblances avec des cas de biocorrosion (Améziane-Cominardi & Roux 1987 : fig. 7). Il ne m'est pas possible de proposer une explication pour cette observation.

En outre, les articulations entre IBr1+2 sont dans les deux cas des synarthries trifaciales mais diffèrent sur la présence de dépression irrgulières sur les surfaces ligamentaires latérales du juvénile. Je n'ai pas d'explication pour ces structures. Vu leur irrégularité il pourrait s'agir de cassure faites lors de la préparation, par exemple si la séparation des deux brachiales a eu lieu avant que l'entièreté des tissus ligamentaires aient été dissous, et ces derniers auraient entraîné des bouts de stéréome avec eux. Il pourrait aussi s'agir de régions avec des irrégularités de développement. Plus de spécimens sont nécessaires pour confirmer si cela est une différence récurrente entre spécimens jeunes et adultes.

Ces observations suggèrent à première vue une croissance similaire à celle de *B. carpenterii*, et ainsi une certaine homogénéité dans la croissance chez *Bathycrinus*.

2.2.5. Discussion générale et conclusion

Il n'est pas toujours évident de savoir si les petits spécimens que l'on étudie sont des juvéniles (et donc des spécimens présentant des différences morphologiques liées au développement), des spécimens avec des anomalies de développement, ou des individus appartenant à une espèce différente. Cela est particulièrement problématique quand le nombre de spécimens est faible. Souvent, le critère principal utilisé est le fait d'avoir collecté les spécimens grands et petits dans une même localité. L'argument de la même station de collecte a aussi été utilisé par Gislén (1938) pour conclure que *Democrinus braueri* est probablement le juvénile de *D. chuni*. Les données moléculaires sont une source d'information supplémentaire permettant parfois de clarifier les choses. Or, cela dépend du choix des marqueurs moléculaires et de leur résolution (*e.g.* Garzia *et al.* 2021).

Cette étude exploratoire est une première étape dans la compréhension de la variabilité intraspécifique des Bourgueticrinina en lien avec la croissance. Elle permet de montrer que l'utilisation de caractères morphologiques comme la position, la taille et le nombre de KP, et le pont stéréomique des Atelecrinidae doit se faire en tenant compte de la variation introduite par le stade de croissance. Ainsi, l'hypothèse de Mironov *et al.* (2021) qui suggère que différents groupes d'espèces de *Bathycrinus* peuvent être différenciés en fonction de la position des KP sur les brachiales, doit être réévaluée en tenant compte de cette variabilité intraspécifique. Ceci n'invalide pas *per se* la valeur de ce caractère, mais son utilisation doit se faire en tenant compte de toutes les sources de variabilité possibles.

En revanche, d'autres caractères semblent être robustes, ne présentant pas de variabilité au cours de l'ontogenèse. On peut citer le type de KP, le type d'organisation des canaux du SNA, le type de puits de la centrodorsale, le type de synarthries de radiales (sauf à des stades très jeunes) ou le type d'articulation IBr1+2.

Ces observations vont dans le sens de certaines des conclusions de la section précédente : l'exclusion de *Sibogacrinus* des Atelecrinidae, et la potentielle exclusion de *Monachocrinus* des Bathycrinidae.

Notons pour finir que l'étude de *B. carpenterii* suggère que le réseau de type B n'est pas précédé par une organisation de type I. Cela n'est que valable pour les canaux au sein de la radiale et ne peut pas être confirmé pour le SNA en lui-même. Néanmoins, des études récentes sur *Antedon bifida* (Engle 2012) et *A. mediterranea* (Mercurio *et al.* 2019, 2024 ; Aleotti *et al.* 2022) suggèrent que chez leur larve pentacrinoïde les premiers nerfs à se former s'étendent en position interradiale depuis le centre nerveux aboral vers l'anneau nerveux. La bifurcation aurait donc lieu dans un deuxième temps. Le type I chez *A. bifida* est présent au moins dès le détachement du pédoncule (Engle 2012). Le type B chez les Bourgueticrinina résulterait du maintien de ce caractère jusqu'à l'âge adulte.

Il va de soi que plus de spécimens sont nécessaires pour confirmer ces observations et tester ces hypothèses. De même, des spécimens plus jeunes pourront apporter des nouvelles informations sur la mise en place des caractères chez les Bourgueticrinina.

- Il est difficile d'attribuer avec certitude les petits spécimens à une espèce précise.
- Le nombre de KP et la position des KP ont tendance à varier avec la taille des spécimens
- La forme des synarthries des radiales, le type d'articulation IBr1+2, et le réseau de canaux du SNA ne semblent pas varier.

3. Phylogénie moléculaire

3.1. Résultats

En incluant les outgroups, la proportion de sites invariants est de 0,27 pour le 16S, 0,22 pour le 28S, 0,5 pour la première position du codon COI, 0,87 pour la deuxième position du codon COI et 0,14 pour la troisième position du codon COI.

Les diagrammes de transition-transversion montrent que seuls le 16S et la troisième position du codon COI présentent de la saturation (Annexe 4B). Cependant, pour 16S, les valeurs de Iss sont significativement inférieures aux valeurs de Iss.c pour les arbres symétriques et asymétriques, ce qui indique que si l'arbre est symétrique, on peut considérer qu'il y a peu de saturation. Pour la troisième position du codon COI, les valeurs Iss indiquent une saturation substantielle (Iss = 0,7, Iss.c.Sym = 0,66, $P_{(sym)}$ = 0,028, Iss.c.Asym = 0,36, P_{sym}= 0,00).

Les tests de symétrie montrent que l'ensemble des données est conforme aux hypothèses d'homogénéité et de stationnarité et donc symétriques, bien que certaines valeurs p soient proches de 0,05 (16S et la position 1 des codons de COI ; Annexe 4C).

Les arbres de gènes ML et BI individuels sont présentés dans l'Annexe 4D. Il y a congruence entre les valeurs UfB (> 95 %) et SH-aLRT (> 80 %) dans tous les arbres. Les clades soutenus par des valeurs d'UfB élevées sont donc robustes.

Dans les arbres issus des analyses du 16S seul en maximum de vraisemblance et en inférence bayésienne, il y a un soutien élevé (UfB > 95% et PP > 0,99) pour un clade *Porphyrocrinus*, ainsi que pour *Naumachocrinus*, Atelecrinidae, et Rhizocrinidae. Cependant, seul l'arbre issue de l'analyse en inférence bayésienne comprend un clade BmP (Bourgueticrinina moins les Phrynocrinidae) bien soutenu (PP = 1). De même, les arbres faits avec le deuxième gène mitochondrial utilisé, le COI, présentent des clades bien soutenus pour les familles des Phrynocrinidae, Atelecrinidae et Rhizocrinidae. Il y a aussi un soutient élevé pour des clades des genres *Monachocrinus*, *Naumachocrinus* et *Bathycrinus.* Cependant, le clade BmP et le clade Bourgueticrinina ne sont pas bien soutenus. Les analyses de reconstruction phylogénétique appliquées au gène nucléaire 28S seul, permettent de retrouver les clades Phrynocrinidae, Atelecrinidae, Rhizocrinidae, *Monachocrinus*, *Naumachocrinus*, *Bathycrinus* bien soutenus. Les arbres issus des analyses en inférence bayésienne et en maximum de vraisemblance montrent tous les deux un soutien élevé pour un clade BmP, mais seul l'arbre issu de l'analyse en inférence bayésienne permet de mettre en évidence un clade Bourgueticrinina bien soutenu (PP = 0,97).

Les nœuds des arbres issus de l'analyse des trois marqueurs concaténés ne sont pas tous résolus. En effet, environ 60 % des nœuds de l'arbre de consensus issu de l'analyse en maximum de vraisemblance présentent une valeur UfB supérieure à 95 %. Dans l'arbre de consensus issu de l'analyse en inférence bayésienne, environ 75 % des nœuds présentent un PP supérieur à 0,99. Néanmoins, les arbres de consensus obtenus par les deux méthodes sont topologiquement congruents. Pour la Figure 147, le choix a été fait de représenter les valeurs UfB sur les nœuds de l'arbre obtenu par l'analyse en inférence bayésienne.

Les deux arbres récupèrent les Phrynocrinidae comme monophylétique. Cependant, le soutient de ce clade est considéré insuffisant dans l'analyse en maximum de vraisemblance (UfB = 93, PP = 0,99). Ce clade comprend le genre *Phrynocrinus* en tant que clade frère d'un clade *Porphyrocrinus*. Ce dernier présente des valeurs de support élevées (UfB = 100, PP = 1). Les Phrynocrinidae forment le clade frère du clade BmP. Le clade BmP est bien soutenu dans les

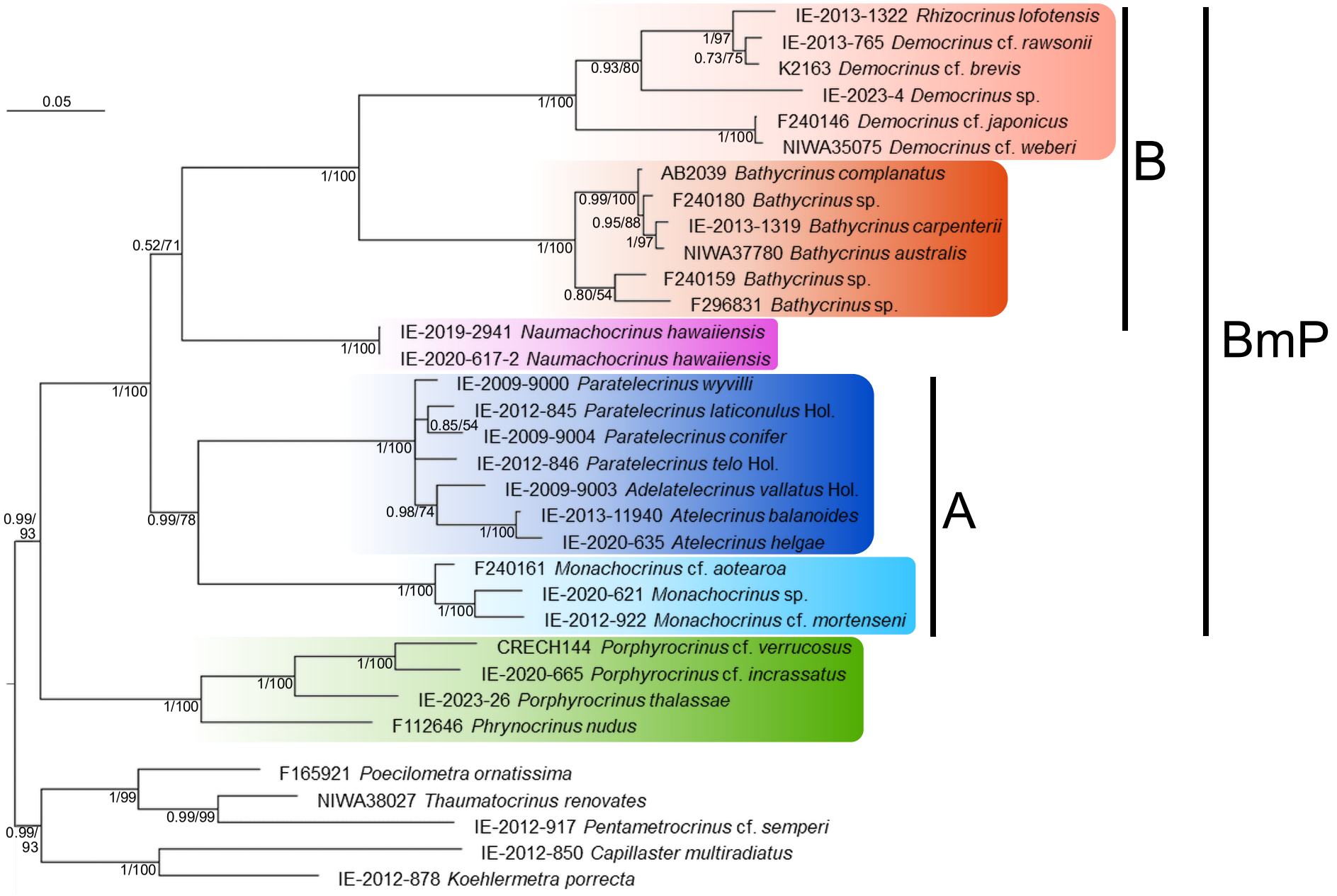


Figure 147. Phylogénie moléculaire des Bourgueticrinina actuels obtenu par la concaténation de deux marqueurs mitochondriaux, COI et 16S, et un marqueur nucléaire, 28S. Arbre obtenu par inférence bayésienne mais topologiquement congruent avec l'arbre inféré par maximum de vraisemblance. Pour chaque nœud, les valeurs de probabilité postérieure bayésienne obtenus sont données devant les valeurs de Ultra-fast bootstrap (PP/UfB).

deux arbres (UfB = 100, PP = 1). Ce dernier est subdivisé en deux clades principaux (clades A et B), plus un clade pour le genre *Naumachocrinus* dont la position reste non résolue. Le soutient du clade A est considéré insuffisant dans l'analyse en maximum de vraisemblance (UfB = 78, PP = 0,99). Il comprend deux sous-clades : un clade comprenant les Atelecrinidae (composé des genres *Atelecrinus*, *Adelatelecrinus* et *Paratelecrinus*), et un clade frère comprenant le genre *Monachocrinus*, tous les deux biens soutenus. Le clade B est bien soutenu dans les deux arbres (UfB = 100, PP = 1). Il comprend également deux sous-clades bien soutenus : un clade comprenant *Bathycrinus*, et une clade frère comprenant les Rhizocrinidae (composé des genres *Rhizocrinus* et *Democrinus*). Les nœuds moins profonds ne sont généralement pas bien soutenus. Ainsi, les relations entre les trois genres d'Atelecrinidae ne sont pas résolues. De même, au sein des Rhizocrinidae, la relation entre les deux genres séquencés reste non résolue. Seules les relations entre les différentes espèces de Phrynocrinidae présentent des valeurs de soutien élevées.

Les distances génétiques K2P pour le COI sont présentées dans le Tableau 38. La valeur moyenne de la distance observée au sein des Atelecrinidae, *Monachocrinus* et *Bathycrinus* est d'*environ* 0,03, tandis que les valeurs moyennes au sein des Phrynocrinidae et des Rhizocrinidae sont respectivement de 0,07 ± 0,017 et de 0,05 ± 0,026. Entre tous ces clades (*Naumachocrinus* inclus), la valeur moyenne de la distance est de 0,12 ± 0,016.

Tableau 38. Distances K2P du gène COI au sein des différents clades et entre les différents clades de Bourgueticrinina obtenus avec les arbres BI et ML par concaténation des marqueurs COI, 16S, et 28S.

	Atelecrinidae	*Monachocrinus*	*Naumachocrinus*	*Bathycrinus*	Rhizocrinidae	Phrynocrinidae
Atelecrinidae	**0.032 ± 0.008**					
Monachocrinus	0.095 ± 0.003	**0.031 ± 0.002**				
Naumachocrinus	0.09 ± 0.002	0.092 ± 0.004	**0**			
Bathycrinus	0.122 ± 0.004	0.131 ± 0.004	0.105 ± 0.006	**0.028 ± 0.016**		
Rhizocrinidae	0.125 ± 0.006	0.134 ± 0.006	0.113 ± 0.005	0.107 ± 0.007	**0.053 ± 0.026**	
Phrynocrinidae	0.118 ± 0.008	0.122 ± 0.008	0.112 ± 0.002	0.134 ± 0.004	0.141 ± 0.004	**0.069 ± 0.017**

3.2. Discussion

Nos résultats moléculaires ne sont pas entièrement congruents avec les études moléculaires antérieures. En effet, à l'inverse de Hemery *et al.* (2013), les Bathycrinidae sont retrouvés comme polyphylétiques dans notre étude.

Hemery *et al.* (2013) incluent un spécimen de *Bathycrinus* cf. *australis* (MNHN-IE-2009-335) comme unique représentant du genre *Bathycrinus*. Cependant, les séquences de ce dernier tombent systématiquement dans le clade *Monachocrinus* (résultat non-présenté). Nous avons donc décidé d'exclure ce spécimen de cette étude jusqu'à un examen morphologique plus approfondi. Les phylogénies publiées par Cohen et Pisera (2016) présentent le même problème. Un autre spécimen publié de *Bathycrinus* non inclus dans notre arbre final est le spécimen de *B. equatorialis* (SIO-BIC E4432) utilisé par Rouse *et al.* (2013) pour lequel la séquence du gène nucléaire 28S n'est pas disponible. Des arbres préliminaires incluant ses séquences COI et 16S ont positionné ce spécimen comme l'espèce sœur du clade *complanatus-carpenterii-australis,* pourtant sans soutien complet du nœud (UfB = 91%). Hemery (2011) a produit deux autres séquences de *Bathycrinus*. L'une est le spécimen de *Bathycrinus australis* que nous utilisons dans notre arbre. Dans Hemery (2011) cette espèce est sœur des Rhizocrinidae comme ici. Le second est un *Bathycrinus* sp. (MNHN-IE-2012-921), trouvé par Hemery (2011) comme étant l'espèces sœur du clade comprenant *B. australis* et les *Rhizocrinidae*. L'étude morphologique de ce spécimen suggère qu'il pourrait s'agir d'un nouveau genre (résultat non-présenté). Nous

avons donc décidé de l'exclure de l'analyse jusqu'à ce que sa description soit terminée et que le lien avec la morphologie puisse être fait.

Nous ne sommes pas en mesure de confirmer avec certitude la relation de parenté entre le genre *Monachocrinus* et la famille des Atelecrinidae. En effet, seuls l'arbre BI concaténé et l'arbre BI 28S présentent des valeurs de support élevées pour ce clade.

De même, notre étude n'est pas en mesure de déterminer une position pour *Naumachocrinus*. Cependant, nous pouvons réfuter les deux anciennes hypothèses qui incluaient *Naumachocrinus* soit dans les Phrynocrinidae (Clark 1912a), soit dans les Bathycrinidae proche de *Bathycrinus* (Roux *et al.* 2019 ; Hess & Messing 2011).

L'inclusion de *Discolocrinus*, *Cingocrinus* et *Hirsutocrinus* sera nécessaire dans des travaux futurs pour déterminer leur parenté avec *Bathycrinus*.

Cette étude confirme la monophylie des Phrynocrinidae, Atelecrinidae, et Rhizocrinidae.

Au sein des Phrynocrinidae, les données moléculaires confirment que *Porphyrocrinus* est bien monophylétique. Cependant, la distance K2P intraclade est la plus importantes parmi les Bourgueticrinina avec les branches les plus longues. L'inclusion de séquences de *P. daniellalevyae* sera d'intérêt pour des travaux futurs.

Au sein des Atelecrinidae, *Paratelecrinus* se révèle être potentiellement paraphylétique. Nous n'avons pas inclus *Adelatelecrinus sulcatus* dans l'arbre final car seules les séquences COI sont disponibles. Les arbres préliminaires incluant cette espèce l'ont positionnée parmi les branches non-résolues des *Paratelecrinus*. De ce fait, *Adelatelcrinus* serait polyphylétique. Seul *Atelecrinus* semble bien soutenu. Mei *et al.* (2023) ont publié des séquences d'un supposé *Paratelecrinus cubensis*. L'accès à ce spécimen m'a permis de déterminer qu'il s'agit probablement d'une nouvelle espèce. Comme pour le potentiellement nouveau Bathycrinidae, nous avons donc décidé d'exclure ce spécimen de l'analyse jusqu'à ce que sa description soit terminée et que le lien avec la morphologie puisse être fait. Notons que des arbres préliminaires ont tendance à le placer comme groupe frère de tous les autres Atelecrinidae. Des tentatives d'extraction d'ADN pour *Sibogacrinus* avec des méthodes d'ADN dégradé n'ont pas donné de résultat.

Au sein des Rhizocrinidae, la division entre *Rhizocrinus* et *Democrinus* n'est pas soutenue. En fait, la ramification interne du clade suggère un lien avec les bassins océaniques d'où proviennent les spécimens : *D.* cf. *japonicus* et *D.* cf. *weberi* forment un clade du Pacifique, tandis que les autres espèces proviennent de l'Atlantique.

A plus grande échelle taxonomique, le clade BmP est entièrement soutenu. Cela n'était pas le cas chez Hemery *et al.* (2013). Cependant, comme chez Hemery *et al.* (2013) la position des Phrynocrinidae n'est pas résolue.

- Le clade BmP est bien soutenu avec les données moléculaires.
- Les Bathycrinidae, représentés ici par *Bathycrinus*, *Monachocrinus* et *Naumachocrinus*, sont retrouvés comme polyphylétiques.
- Les Phrynocrinidae, Atelecrinidae et Rhizocrinidae sont retrouvés comme monophylétiques.
- Les relations au sein des familles du clade BmP ne sont pas résolues.

4. Discussion générale sur la faune actuelle

4.1. Variabilité morphologique au sein des Bourgueticrinina actuels

L'utilisation de tomographie à rayons X et de microscopie électronique à balayage a permis de visualiser une grande diversité d'organismes au sein de toutes les familles de Bourgueticrinina ainsi que d'autres crinoïdes pédonculés au sein des Comatulida. Cela a permis d'observer pour la première fois plusieurs structures de plusieurs espèces relativement rares et sous-étudiées. Ainsi, plusieurs structures internes ont pu être observées et/ou illustrées chez *Monachocrinus*, *Naumachocrinus*, plusieurs espèces d'Atelecrinidae, dont le deuxième spécimen au monde de *Sibogacrinus anomalus*, ainsi que chez deux représentants des Phrynocrinidae.

Cette étude a permis d'établir l'hétérogénéité morphologique du clade à plusieurs niveau taxonomiques. Au sein des Bourgueticrinina actuels, on peut différencier les Phrynocrinidae d'un clade contenant les Bathycrinidae, les Atelecrinidae et les Rhizocrinidae (le clade BmP). Cette séparation des Phrynocrinidae se justifie notamment par l'absence de *knobby process*, l'absence de plaques et la présence de spicules sur les pinnules, l'absence d'un réseau de canaux de type B dans le calice, l'absence d'une IBr2ax, et une morphologie des synarthries des radiales plus proche de celle pouvant être observée chez les Comatulida non-pédonculés.

Partant du principe que les KP s'emboîtent entre eux et servent à renforcer la base des bras, Mironov et Pawson (2014) proposent que l'absence de KP chez *Phrynocrinus* est due au fait que les bras sont fortement attachés au tegmen. Cependant, comme montré notamment par des coupes histologiques de Carpenter (1884) et les coupes tomographiques, les KP ne s'emboîtent pas mais s'ancrent dans le tegmen, De ce fait, ils participent potentiellement à renforcer l'ancrage de la base des bras au tegmen. Dans ce cas, les Phrynocrinidae pourraient tout autant posséder des KP pour améliorer cet ancrage.

Une grande diversité morphologique a été observée au sein des Phrynocrinidae entre *Phrynocrinus nudus*, *Porphyrocrinus thalassae* et *P. daniellalevyae* décrite par Messing (2016). Ainsi, ils diffèrent sur l'organisation des canaux du SNA au sein du calice, la forme des synarthries des radiales, le type d'articulation IBr1+2 et la morphologie des spicules des pinnules. Ainsi les différences entre *P. thalassae* et *P. daniellalevyae* sont plus importantes que les différences qu'on peut observer au sein de *Bathycrinus* ou au sein des Atelecrinidae et leur attribution au même genre pourrait être remis en question. L'étude des espèces manquantes pourra potentiellement aider à clarifier les relations au sein de cette famille.

Ce travail a établi la grande hétérogénéité au sein des Bathycrinidae et Atelecrinidae. Chez les Bathycrinidae, *Monachocrinus* et *Naumachocrinus* diffèrent d'un clade formé par *Bathycrinus, Cingocrinus*, *Discolocrinus* et *Hirsutocrinus* par l'absence de plaques en X sur les podia, des synarthries musculaires des radiales différentes et un KP avec des lames stéréomiques. *Naumachocrinus* présente des radiales avec des synarthries fusionnées. *Monachocrinus* présente une synarthrie transverse entre IBr1+2. Le genre *Sibogacrinus* a été exclu des Atelecrinidae pour sa morphologie entièrement unique. En effet, il présente des basales uniques qui s'emboîtent dans de la centrodorsale au lieu de se disposer par-dessus, une cavité de la centrodorsale unique, et des canaux de la coupe aborale avec un réseau de type-I. De plus, *Adelatelecrinus* et *Paratelecrinus* présentent une diversité morphologique très importante ne correspondant pas aux diagnoses établies, ce qui suggère le besoin d'une révision des deux genres et probablement des Atelecrinidae en général.

4.2. Tendances ontogénétiques au sein des Bourgueticrinina

Ayant accès à quelques rares spécimens de (plus ou moins) petite taille, cette étude exploratoire a permis d'étudier la variabilité intraspécifique au cours de la croissance et a ainsi permis d'évaluer la variabilité de certains caractères.

Chez *Paratelecrinus* sp. nov. 1, cette étude a permis de montrer qu'au cours de la croissance, on observe notamment une disparition du pont stéréomique séparant les deux ouvertures des canaux du SNA sur le radiales, ainsi qu'un remplissage progressif des puits adoraux.

Chez *Monachocrinus,* cette étude a confirmé chez le juvénile la présence de synarthries transverses dans l'articulation IBr1+2, suggérant que cette articulation n'a pas de lien direct avec les synarthries trifaciales des autres Bourgueticrinina. De plus, l'étude du juvénile a permis de suggérer que les épines trabéculaires sont nécessaires pour le développement des KP avec des lames stéréomiques.

L'étude de *Bathycrinus carpenterii* a permis de montrer que l'organisation des réseaux de canaux de type B et les synarthries trifaciales sont présents dès des stades très juvéniles. De plus, l'étude du développent des synarthries des radiales a montré que le surélèvement de pointes adorales des aires musculaires adorales se fait très tôt au cours du développement.

Toutes ces études, ainsi que celle de *B. complanatus,* se rejoignent dans l'observation qu'au cours de la croissance il y a une augmentation de la taille du KP, une réduction des KP rudimentaires, et un « déplacement » du KP de la partie proximale vers la partie distale de la brachiale mais aussi, chez *Bathycrinus*, au sein des primibrachiales. Ces changements s'accompagnent d'une grande variabilité intraspécifique à tous les stades de croissance.

Ces différentes études préliminaires rappellent l'importance de tenir compte de la variabilité intraspécifique notamment celle liée à l'ontogenèse avant d'évaluer des caractères morphologiques pour la taxonomie.

4.3. Consilience entre données moléculaires et morphologie

La création d'une phylogénie moléculaire a permis de valider différentes hypothèses de parenté faites uniquement sur base de données morphologiques.

Comme suggéré par les données morphologiques, Atelecrinidae, Rhizocrinidae et Bathycrinidae forment un clade excluant les Phrynocrinidae. La position exacte de ces derniers reste incertaine. *Phrynocrinus* est bien retrouvé comme groupe frère de *Porphyrocrinus*.

Les Atelecrinidae sont monophylétiques comme suggéré par la morphologie. De même, les données moléculaires sont congruentes avec l'étude des caractères internes : *(i) Atelecrinus* est monophylétique, *(ii) Adelatelecrinus vallatus* est son groupe frère, *(iii)* les liens au sein d'*Adelatelecrinus* et de *Paratelecrinus* restent non-résolus.

Les Rhizocrinidae actuels sont monophylétiques, comme suggéré par leur morphologie. Cependant, la topologie au sein de la famille n'est pas bien résolue. Elle suggère des liens de parenté en fonction des bassins océaniques, dans laquelle les genres tels qu'établis à ce jour ne seraient pas valides.

Finalement, comme suggéré par la morphologie, les Bathycrinidae sont polyphylétiques. *Bathycrinus* est le groupe frère des Rhizocrinidae alors que *Monachocrinus* semble être le groupe frère des Atelecrinidae et la position de *Naumachocrinus* reste incertaine. Ceci est congruent entre autres avec le *knobby process*. En effet, *Bathycrinus* et Rhizocrinidae

présentent des KP avec des épines trabéculaires, *Monachocrinus* et les Atelecrinidae présentent des KP avec lames stéréomiques et *Naumachocrinus* semble présenter principalement des lames stéréomiques avec quelques épines trabéculaires. Si la position de *Naumachocrinus* suggérée par les études transcriptomiques préliminaires est confirmée, il est fort probable que les lames stéréomiques soient l'état de caractère plésiomorphe et que les épines soient une forme dérivée, potentiellement par néoténie.

Si l'exclusion de *Sibogacrinus* des Atelecrinidae ne peut pas être confirmée directement par des données moléculaires, il a été démontré que les Zenometridae appartiennent à un clade qui n'est que lointainement apparenté à *Adelatelecrinus* et *Paratelecrinus* (Hemery *et al.*, 2013), suggérant que la présence de grandes basales chez les adultes peut être un caractère homoplasique.

4.4. Hypothèses de synapomorphies des différents clades

Les Tableaux 39 et 40 reprennent les caractères étudiés ici pour tous les genres de Bourgueticrinina actuels. Le Tableau 39 sur les Atelecrinidae permet de montrer les différences avec *Sibogacrinus* qui a été exclue de la famille. Le Tableau 40 sur les Bourgueticrinina pédonculés permet de visualiser les nombreuses différences entre Phrynocrinidae et BmP. Il inclut aussi les Septocrinidae afin de rappeler les différences établies entre ses deux clades.

Dû à d'importantes différences entre Phrynocrinidae et le clade BmP il est difficile de déterminer une synapomorphie incluant tous les Bourgueticrinina actuels. En effet, aucun caractère permettant de rassembler les Phrynocrinidae et les Atelecrinidae n'a été trouvé. Une piste pourrait être la présence de petits puits stéréomiques observés sur la surface interne des basales chez les Atelecrinidae, chez *Monachocrinus* et chez *Porphyrocrinus*. Or, cette observation reste anecdotique et est à étudier plus en détail aussi en dehors des Bourgueticrinina actuels. Un caractère permettant de rassembler tous les Bourgueticrinina actuels pédonculés est la synarthrie ligamentaire du pédoncule où la crête fulcrale (généralement crénelée) est effilée et n'enveloppe pas le canal axial (*i.e.* columnales de type *Conocrinus* et type *Porphyrocrinus*). En plus, tous les Bourgueticrinina actuels (à l'exception de *Phrynocrinus* et des Atelecrinidae) semblent présenter des primibrachiales avec un sillon adoral bien marqué avec des rebords avec une paroi interne droite de part et d'autre. Cependant, ce caractère doit être étudié plus largement au sein des Comatulida pour confirmer ou infirmer l'utilité de ce caractère.

Malgré les nombreuses différences avec le clade BmP, les synapomorphies des Phrynocrinidae sont incertaines. Comme la morphologie de la moitié des espèces de *Porphyrocrinus* reste à étudier et que *P. daniellalevyae* n'a pas pu être inclus dans l'analyse moléculaires, plus d'études sont nécessaires avant de pouvoir se prononcer sur des synapomorphies. Un caractère unique partagé par *Phrynocrinus* et *Porphyrocrinus thalassae* est le non-enveloppement du SNA par le squelette de la radiale.

Le clade BmP a comme synapomorphie le *knobby process* et les canaux du SNA qui présentent un réseau de type B, avec des insertions du canal interradial dans l'anneau nerveux qui sont relativement planes et triangulaires et où le canal interradial traverse la basale. Ces détails supplémentaires apportés à la description du type B faite par Bohn et Heinzeller (1999) permettent de distinguer le réseau des BmP de celui des Septocrinidae.

Au sein du clade BmP les liens de parenté sont moins évidents : l'analyse moléculaire ne nous permet pas de proposer une topologie bien résolue et les différents genres présentent des mosaïques de caractères motphologiques.

Tableau 39. Comparaison des caractères entre les différents genres de Atelecrinidae et Sibogacrinidae. At : *Atelecrinus*, Ad : *Adelatelecrinus*, Pa : *Paratelecrinus*, Si : *Sibogacrinus*, Cd : Centrodorsale, BB : basales, RR : radiales, KP : *knobby process*.

Famille	Genre	Cavité Cd	Structure interradiale	Insertions cirrales	Interaction BB-Cd	Interaction BB-RR	Canaux SNA de la basale	Forme des basales	IBr1+2	Aires musculaires adorales de la radial	Crêtes adorales	Pont stéréomique chez l'adulte*	KP	Axillaires
Atelecrinidae	At.	Large	Faible dépression sur contrefort sans anneau	En forme de fer-à-cheval	Posé par-dessus du puits avec légère insertion dans entaille interne du puits	Synostose	Canal très court	Couvercle cunéiforme plat avec quille aborale	Syanrthrie transverse	Arrondies	Simple	Absent	Présent avec lames stéréomiques	Sans sillon adoral
	Ad.	Large	Puits adoral sur contrefort avec anneau ou faible dépression sur contrefort sans anneau	En forme de fer-à-cheval	Posé par-dessus du puits avec ou sans légère insertion dans entaille interne du puits	Synostose	Canal très court	Couvercle cunéiforme plat avec ou sans quille aborale	Syanrthrie transverse	Arrondies ou concaves ou droites	Simple	Absent ou présent	Présent avec lames stéréomiques	Sans sillon adoral
	Pa.	Large	Puits adoral sur contrefort avec anneau	En forme de fer-à-cheval	Posé par-dessus du puits	Synostose	Canal très court	Couvercle cunéiforme plat	Syanrthrie transverse	Arrondies ou concaves ou droites	Simple	Absent ou présent	Présent avec lames stéréomiques	Sans sillon adoral
Sibogacrinidae	Si.	Étroite	Sillon entre les replis du rebord adoral de la Cd	Très courts tubercules latéraux	Insertion dans sillon et emboîtement latéral	Emboîtement avec quille aborale de la radiale	Canal long	Pyramide tronquée à base en croix	Syanrthrie transverse	Concaves ou droites	Double	Ne s'applique pas	Absent	Avec sillon adoral

Tableau 40. Comparaison des caractères entre différents Bourgueticrinina pédonculés et Septocrinidae. RR : radiales, KP : *knobby process*, * : caractère supposée sur base de la littérature, ?: état de caractère complètement inconnu. Suite sur la page suivante.

Clade	Genres	Réseau de canaux du SNA	Plan de la surface articulaire des RR	Crête interradiale	Aires ligamentaires adorales	Aires musculaires adorales	KP	Forme générale IBr1
BmP	*Bathycrinus*	Type B plat avec basales	Plane	Sillon	Mince surface creusée	Triangulaires, extrémités surélevées	Épines trabéculaires	Plus haute que large, plane, avec extensions latérales, ride médiane aborale
	Monachocrinus	Type B plat avec basales	Plane	Sillon	Mince surface creusée	Triangulaires, extrémités éversées	Lames stéréomiques	Plus haute que large,plane, sans extensions latérales, surface aborale convexe
	Naumachocrinus	Type B plat avec basales	Plane	Fusionnée et haute	Mince surface plane	Fosses triangulaires, remplis avec réseau calcitique irrégulier	Lames stéréomiques et épines trabéculaires	Plus large que haute, épaisse, , surface aborale convexe
	Cingocrinus	?	Plane*	?	Mince surface creusée*	Triangulaires, extrémités surélevées*	Épines trabéculaires	Plus haute que large, plane, avec extensions latérales, ride médiane aborale
	Discolocrinus	?	Plane*	?	Mince surface creusée*	Triangulaires arrondies, extrémités surélevées*	Épines stéréomiques	Plus haute que large, plane, avec extensions latérales, ride médiane aborale
	Hirsutocrinus	?	Plane*		Mince surface creusée*	Rectangulaires, extrémités surélevées*	Épines trabéculaires	Plus haute que large, plane, avec extensions latérales, ride médiane aborale
	Democrinus	Type B plat avec basales	Plane	Fusionnée et basse	Mince surface plane	Fosse trapézoïdale	Épines trabéculaires	Rectangulaire avec proportions fort variables, surface externe convexe
Phrynocrinidae	*Porphyrocrinus*	Sans canaux ou que canal radial	Penchée vers l'extérieure ou plane	Sillon	Grande surface légèrement creusée	Très petite surface peu creusée	Absent	Presque aussi large que haute, section Subcirculaire à subtrapézoïdale
	Phrynocrinus	Sans canaux	Penchée vers l'extérieure	Sillon	Grande surface légèrement creusée	Petite surface creusé	Absent	Beaucoup plus large que haute, section subcirculaire
Septocrinidae	*Rouxicrinus*	Type B rond sans basales	Penchée vers l'extérieure	Sillon	Mince surface creusée	Grandes aires crochus	Absent	Plus large que haute, plane, surface externe relativement convexe
	Zeuctocrinus	Type B rond sans basales	Penchée vers l'extérieure	Sillon ou fusionnée	Mince surface creusée	Grandes aires arrondies	Absent	Légèrement plus haute que large, section subcirculaire

Le clade des *Bathycrinus* semble présenter comme synapomorphies les plaques en X, la perte secondaire des plaques latérales sur les pinnules, et les radiales avec les extrémités des aires musculaires adorales subtriangulaires surélevées.

Les plaques en X sont partagées avec *Cingocrinus*, *Hirsutocrinus* et *Discolocrinus*. Dans l'état actuel de nos connaissances *Cingocrinus* est le genre le plus proche de *Bathycrinus*, différant principalement par des pinnulaires articulés. *Hirsutocrinus* diffère par la présence de deux rangées de plaques pinnulaires, un caractère plésiomorphe. En revanche *Discolocrinus* diffère par l'absence de toute rangée de plaques pinnulaires ainsi qu'un KP avec des épines stéromiques ce qui le rapproche plus des taxons avec des lames stéréomiques.

Les Rhizocrinidae ont comme synapomorphie la perte secondaire de l'axillaire, ainsi qu'une fusion des basales et radiales, des synarthries des radiales séparées par une crête interradiale sans sillon et qui est généralement concave avant d'atteindre le processus interradial interne, et des fossettes adorales non-remplies de réseau stéréomique irrégulier. Les deux rangées de plaques pinnulaires sont une plésiomorphie.

Rhizocrinidae et le clade intégrant *Bathycrinus* partagent deux caractères : le KP avec épines trabéculaires et la perte secondaire des sacculi. Or, comme les Rhizocrinidae ne semblent pas présenter de plaques en X, la position relative à *Discolocrinus* est incertaine et on ne peut pas se prononcer sur les synapomorphies.

Naumachocrinus a comme synapomorphies un calice où les radiales sont fusionnées entre elles, ainsi que des synarthries avec une crête interradiale sans sillon qui est convexe avant d'atteindre le processus interradial interne. De plus, la IBr2ax est unique au sein des BmP mais plus de spécimens devraient être étudiés pour vérifier la variabilité intraspécifique de ce caractère. Des données transcriptomiques donnent *Naumachocrinus* comme groupe frère du clade *Bathycrinus*-Rhizocrinidae. Cependant aucune synapomorphie n'a pu être déterminée pour ce clade à l'exception de la présence d'épines trabéculaires sur le KP.

Au sein des Bourgueticrinina, les Atelecrinidae se différencient par la perte de leur pédoncule au stade adulte. Parmi tous les Comatulida non-pédonculés, cette famille est unique notamment par la forme de sa centrodorsale fortement creusée, les puits interradiaux ainsi que la forme de ses basales planes et qui se posent en couvercle par-dessus les puits de la centrodorsale.

Monachocrinus semble présenter deux synapomorphies : les aires musculaires adorales des radiales avec des extrémités adorales éversées, et le puits dans le sillon adoral de la IBr2ax. Le rôle de cette structure est complètement inconnu. De plus, il est possible que l'emboîtement de la partie adorale de la crête fulcrale avec la crête de la IBr2ax qui s'emboîte dans la crête de la IBr1 soit unique au genre.

Un clade incluant *Monachocrinus*, *Naumachocrinus* et les Atelecrinidae pourrait avoir comme synapomorphie des KP avec comme microstructure principale les lames stéréomiques.

- Étudier l'ensemble des caractères morphologiques sur un grand nombre d'organismes au sein de chaque clade a permis de mieux appréhender la variabilité des caractères et les liens de parenté au sein des Bourgueticrinina.
- Etudier la variabilité intraspécifique au cours de la croissance a permis de déterminer des caractères qui doivent être utilisés avec prudence, tels que le nombre et la position des KP, et confirme l'utilité d'autres caractères.
- En général on retrouve que les données moléculaires sont congruentes avec les données morphologiques.
- Plus d'études sont nécessaires pour pouvoir clairement déterminer des synapomorphies pour tous les taxons au sein des Bourgueticrinina actuels, notamment pour essayer d'inclure les Atelecrinidae.

Chapitre IV : Les Bourgueticrinia fossiles

1. Étude de *Paleobathycrinus windi*

1.1. Contexte géologique de Hvalløs

Les fossiles étudiés proviennent des environs du village de Hvalløs, à une dizaine de kilomètres au sud de la ville de Randers, dans la commune de Favrskov (région du Jutland-Central, Danmark) (Fig. 148A). Notons que jusqu'il y a un certain temps (*e.g.* Rasmussen 1961) on pouvait trouver l'appellation Hvalløse, avec un « e », pour ce village (Schnetler & Nielsen 2018).

Tout au long du Crétacé, le Jutland Central fait partie du bassin Danois dans la Mer du Nord, une mer épicontinentale (Clausen & Huuse 2002). Au cours du Danien a lieu une transgression marine pendant laquelle se déposent des calcaires à bryozoaires à des profondeurs probablement comprises entre 50 et 100 m (Clemmensen & Thomsen 2005) (Fig. 48B). La Mer du Nord était alors connectée à la Téthys, à la mer Arctique et à l'Atlantique Nord (*e.g.* Ziegler 1990 ; Clemmensen & Thomsen 2005 et références y contenues). Ces connexions se ferment graduellement à la toute fin du Danien, induisant des conditions de régression marine. On observe alors une formation de calcisiltites. Le passage du Danien au Sélandien est ensuite

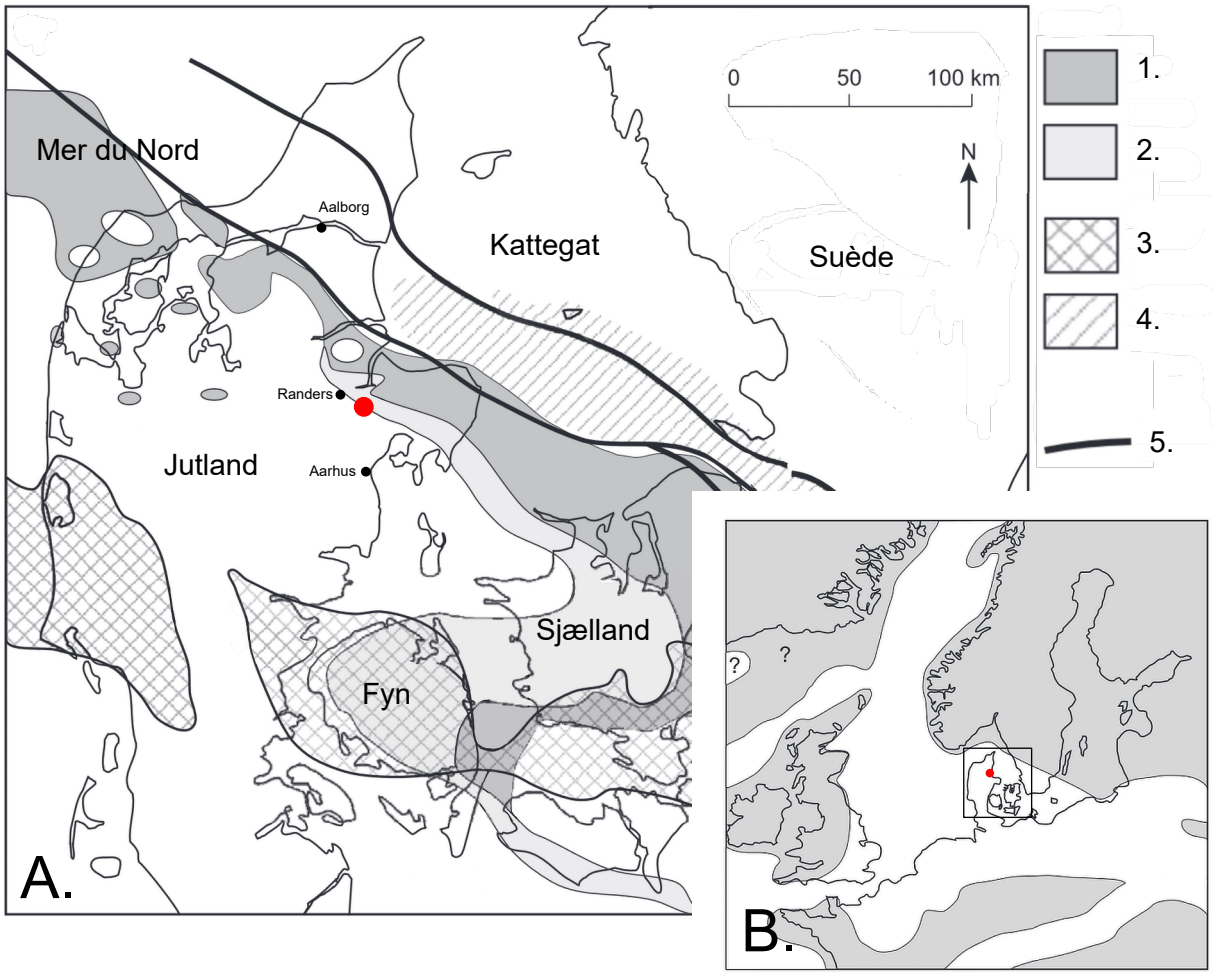


Figure 148. A. Carte géologique simplifiée du Danemark et du sud de la Suède montrant la distribution des dépôts du Danien et Selandian (d'après Clemmensen & Thomsen 2005). Point rouge : Localité de Hvalløs. 1 : Danien, 2 : Selandien, 3 : Hauteurs structurelles, 4 : Zone d'élévation pendant le Paleocène, 5 : Failles majeures. B. Étendue de la Mer du Nord (en blanc) au Danien supérieur (d'après Clemmensen & Thomsen 2005). Point rouge : Localité de Hvalløs, cadre : délimitations de A.

marqué par une diminution importante des carbonates passant de plus de 95% à moins de 70%. Ceci est expliqué comme étant le rédultat d'une nouvelle transgression marine accompagnée par l'élévation de l'Écosse qui induit un apport en matière siliclastique formant des marnes et sables verts comme la formation des sables verts de Lellinge (Clemmensen & Thomsen 2005).

La section de Hvalløs

Les coordonnées exactes et la couche stratigraphique où les ossicules ont été collectés sont inconnues. Cette localité est relativement bien étudiée du fait qu'on y observe des strates du Danien recouvertes par des strates du Sélandien (Ødum 1926 ; Hansen, 1977 ; Thomsen & Heilmann-Clausen, 1984 ; Schnetler & Nielsen, 2018). Comme pour tous les affleurements, la transition du Danien au Sélandien à Hvalløs présente une discordance stratigraphique (Hansen 1977 ; Clemmensen & Thomsen 2005). Ødum (1926) décrit un site principal à 500 m au NE du village. Il décrit la stratigraphie d'une pente de 27 m (p. 40, traduction dans l'Annexe 13) (Fig. 149). La couche la plus basse, la zone D, est composée de calcaires à coccolites (= calcaires à bryozoaires de Clemmensen & Thomsen 2005) avec 97 % $CaCO_3$. Une discordance nette accompagnée d'une couche de silex noirs la sépare de la strate susjacente, la zone C, composée de marnes vertes (59 % $CaCO_3$). Cette dernière est recouverte par quelques centimètres de marnes brunes et grasses (zone B), qui est potentiellement une partie supérieure altérée de la zone C. Ces marnes brunes sont recouvertes par deux mètres de marnes grises et cassantes (zone A). Le tout est recouvert par des sédiments alluviaux.

Il est certain que J. Wind, collecteur de *P. windi*, connaissait le travail de Ødum (1926) (Wind 1953). Il est donc très probable que la limite supérieure du Danien est la même pour les deux auteurs. De ce fait *P. windi* provient de la zone D. Hansen (1977), Thomsen et Heilman-Clausen (1984) et Clemmensen et Thomsen (2005) attribuent cette couche aux zones de nanofossiles calcaires NP4 (Martini 1971), D9 à D6 (Perch-Nielsen 1979) et à la subzone du dinoflagellé *Hafniasphaera cryptovesiculata* (Hansen 1977).

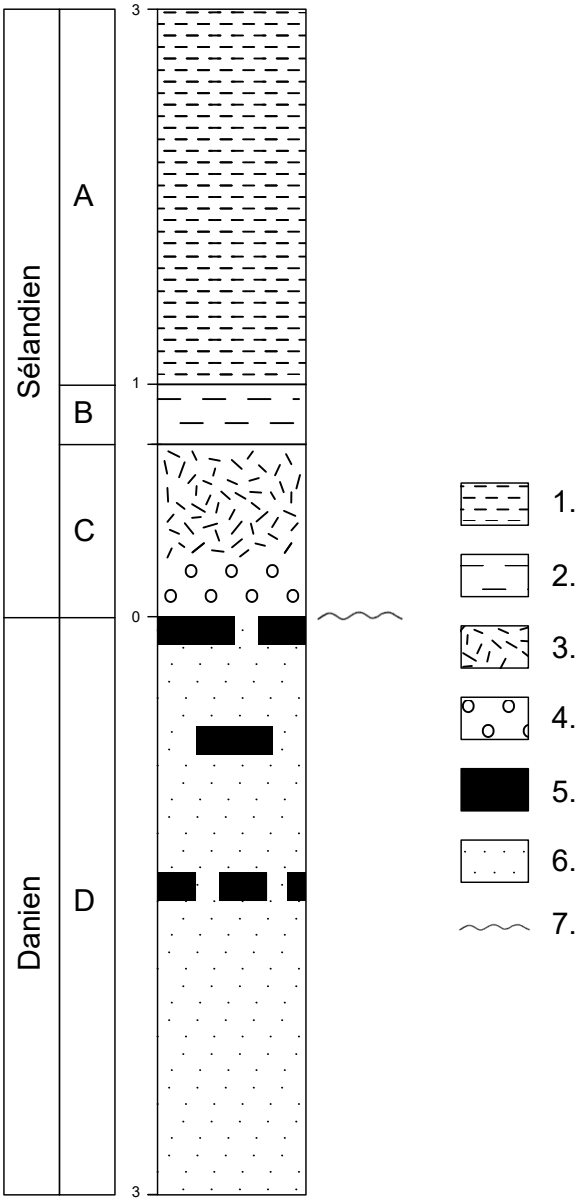


Figure 149. Coupe stratigraphique à Hvalløs (d'après Ødum 1926). L'épaisseur des couches est mesurée en mètres à partir de la limite entre le Danien et le Sélandien, cette coupe est recouverte par des sédiments alluviaux. 1 : Marnes grises, 2 : Marne brune, 3 : Marnes vertes, 4 : Conglomérat de marnes vertes avec pierres et fossiles usés, 5 : Silex, 6 : Calcaires à coccolithes (= calcaires à bryozoaires), 7 : discordance géologique.

1.2. Description morphologique de *Paleobathycrinus windi*

Le Tableau 41 liste les dimensions des coupes aborales de *P. windi* étudiées à cette occasion. Au total, deux coupes aborales, quatre radiales, quatre brachiales identifiées comme IBr1, deux brachiales identifiées comme IBr2ax, 20 columnales et deux pluricolumnales (une de trois columnales et l'autre de six) ont été étudiées.

Tableau 41. Mesures des coupes aborales de *Paleobathycrinus windi* étudiés. DBBab : diamètre aboral du cercle de basales, DRRad : diamètre adoral du cercle de radiales, HBB : hauteur moyenne du cercle de basales, HRR : hauteur moyenne du cercle de radiales, Hol. : holotype. Mesures en mm.

N° cat.	Espèce	Part	Type	H_{BB}	H_{RR}	$D_{BB}ab$	$D_{RR}ad$
MGUH8969a	*Paleobathycrinus windi*	calice	Hol.	0,3	1,4	0,8	2,2
Sup. mat.	*Paleobathycrinus windi*	calice		0,4	1,3	0,8	1,8

Les deux coupes aborales sont illustrées sur les Figures 150 et 151. La synarthrie musculaire de la radiale présente une aire ligamentaire aborale profonde avec la fosse ligamentaire pouvant occuper l'entièreté de l'aire aborale. Son bord aboral est arrondi et ses extrémités latérales sont les extrémités de la crête fulcrale. Le canal axial se positionne légèrement adoralement à la crête fulcrale. Il est entouré d'une paroi épaisse. Les coins adoraux, peu marqués, sont contigus avec les fines crêtes à peine discernables séparant les aires ligamentaires adorales des aires musculaires adorales. Ces crêtes sont subparallèles à la crête fulcrale. Adoralement à la crête fulcrale, le bord aboral de l'ossicule devient concave : le bord est subperpendiculaire à la crête fulcrale le long de l'aire ligamentaire adorale, et dévie latéralement lors de la transition entre l'aire ligamentaire adorale et l'aire musculaire adorale. Cet endroit où se rejoignent les bords aboraux de deux radiales adjacentes est la largeur maximale de la radiale. Les rebords latéraux de deux radiales adjacentes sont séparés par un sillon bien marqué. Ce rebord est concave, s'abaissant avec un angle inférieur à 45° à la surface externe de la radiale avant de se relever légèrement au niveau des extrémités adorales des aires musculaire adorales. Les aires adorales sont profondes. Les aires ligamentaires adorales sont relativement fines comparées aux grandes aires musculaires subtriangulaires. Les pointes adorales des aires musculaires sont fortement éversées latéralement. Deux ébauches de crêtes adorales sont observables sur la paroi adorale du canal axial. Les bords internes des aires musculaires adorales sont légèrement élevés sur pratiquement l'entièreté de la surface adorale. Un sillon adoral est présent. Dans les coins, entre la paroi du canal axial et les crêtes adorales du maillage de l'holotype, on peut discerner deux petites dépressions peu profondes de part et d'autre des bords internes des aires musculaires adorales.

Les cavités du système nerveux aboral de *P. windi* présentent un réseau de canaux de type B (Figs 152A, B). Les canaux interradiaux s'élargissent latéralement formant un espace triangulaire qui s'insère dans la commissure interradiale de l'anneau nerveux. Le sillon latéral sur les radiales est relativement court (Figs 151C, F). La paroi interne recouvrant les cavités est fine. Les coupes tomographiques ne permettent pas de déterminer avec certitude l'emplacement des basales (Figs 152C, D).

L'articulation distale des IBr1 présente clairement l'organisation d'une articulation ligamentaire trifasciale (Figs 153A, C) avec une crête médiane adorale et deux crêtes aborales délimitant une aire aborale. La crête adorale est surélevée sur la IBr1. Les ossicules ayant été recalcifiés, il n'est donc pas possible de déterminer exactement quel type de stéréome occupe chaque aire. Parmi les ossicules étudiés, aucune IBr2ax ne présente une articulation trifasciale bien discernable (Figs 153G).

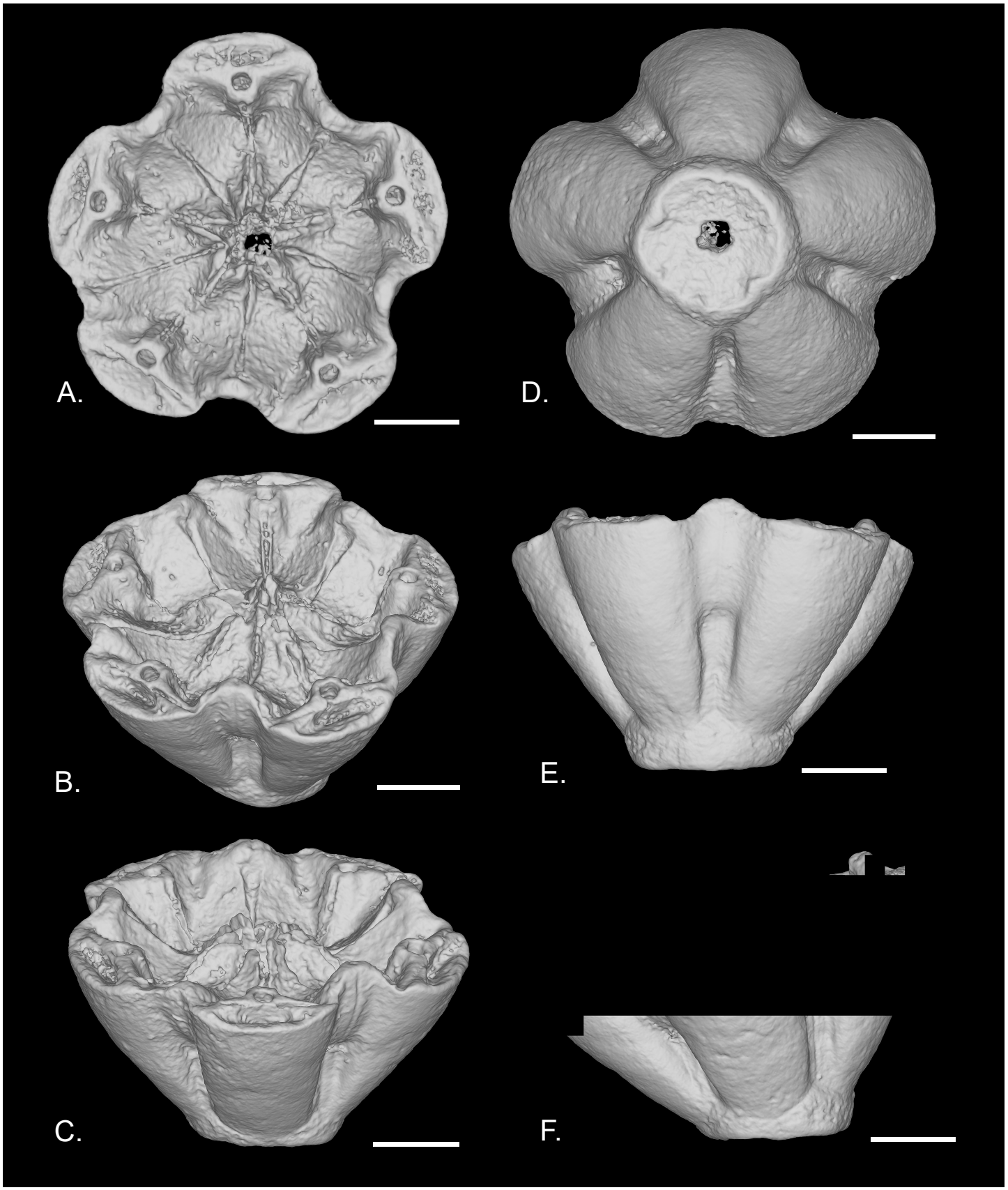


Figure 150. Maillages du calice de *Paleobathycrinus windi*, holotype MGUH8969a. A. Vue adoral. B. Vue latéralo-adorale. C. Vue latérale en position radiale du côté le plus court. D. Vue aborale. E. Vue latérale en position interradiale du côté le plus haut. F. Vue latérale en position radiale d'un côté intermédiaire. Échelle = 500 µm.

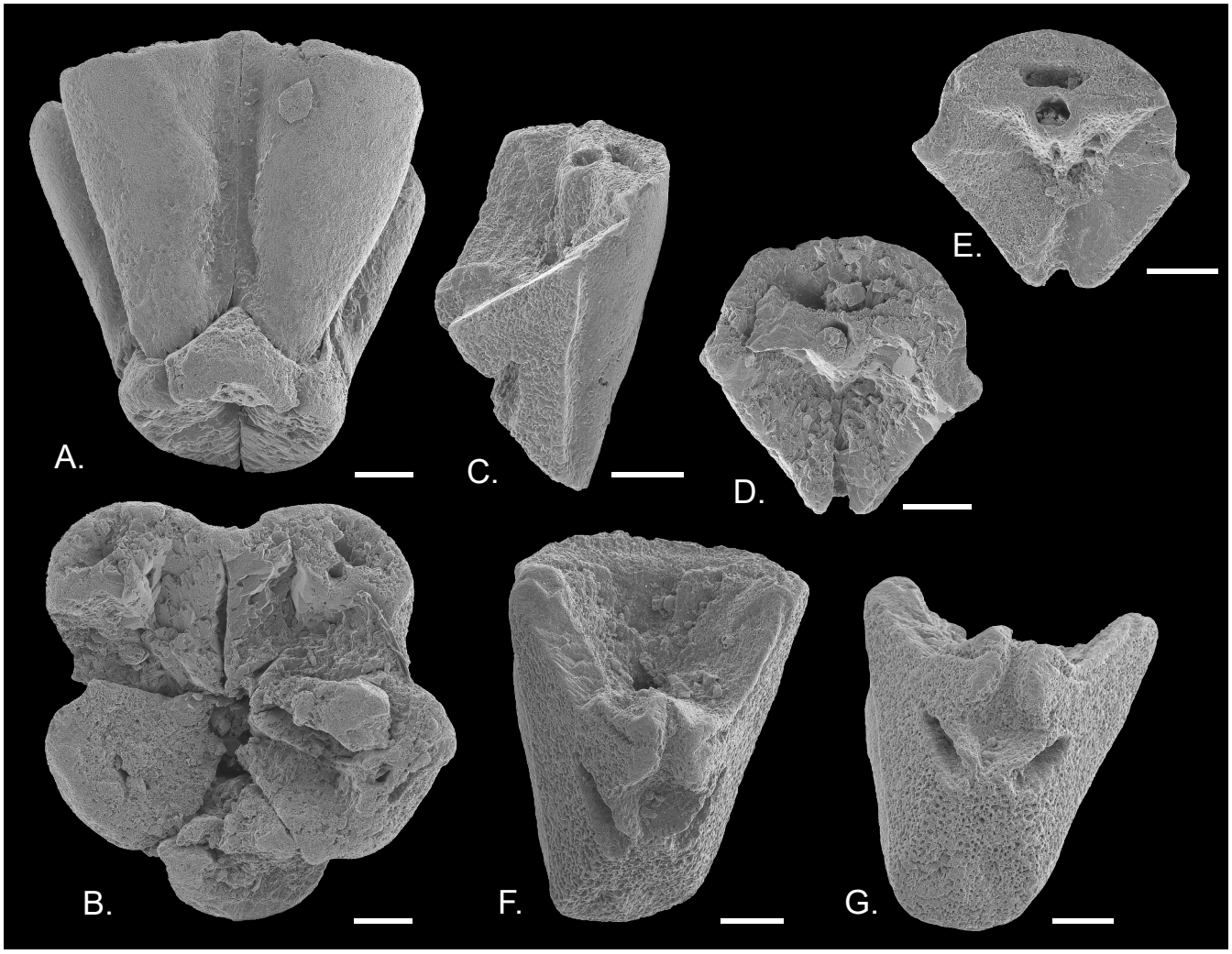


Figure 151. Calice du matériel supplémentaire de MGUH8969. MEB. A. Calice, vue latéralo-adorale en position interradiale. B. Même calice que A, vue adorale, position interradiale en haut. C. Vue adorale d'une radiale. D. Vue latérale de la même radiale que C. E. Vue adorale d'une autre radiale. F. Vue interne d'une autre radiale. G. Vue aborale de la même radiale que F. Échelle = 250 µm.

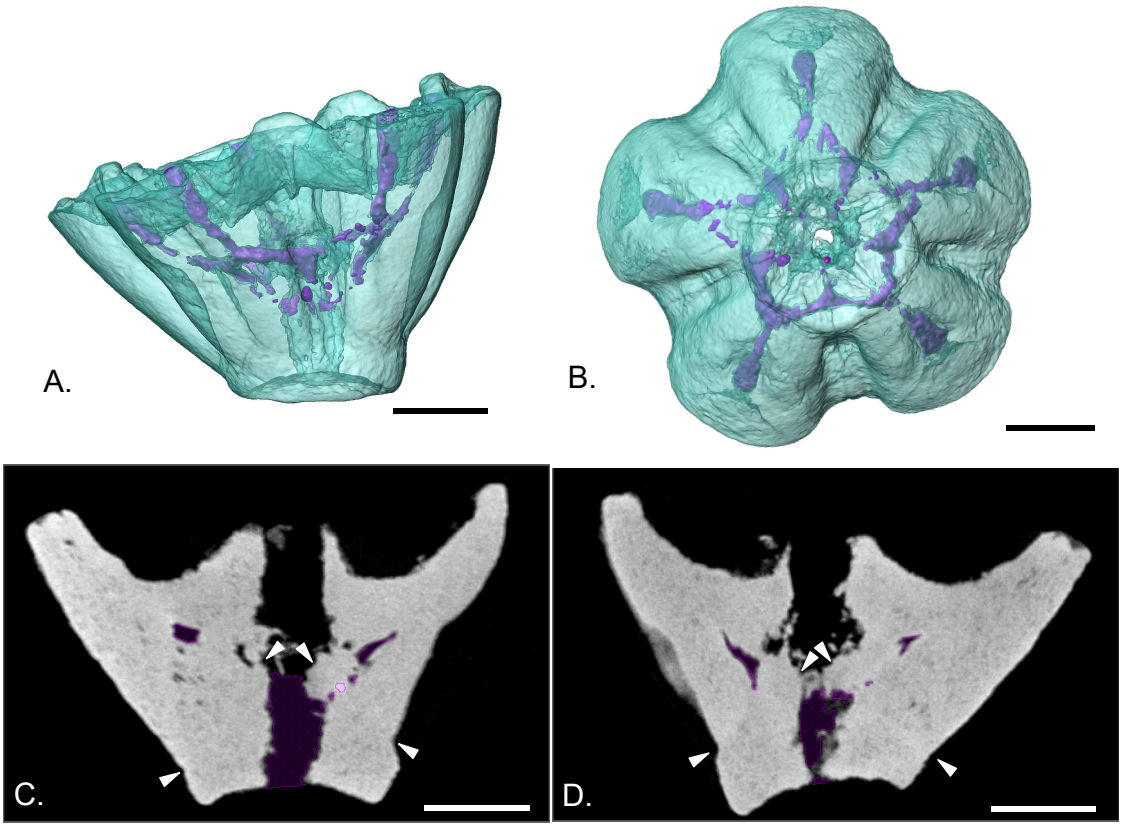


Figure 152. Cavités du système nerveux aboral (SNA) de *Paleobathycrinus windi*, holotype MGUH8969a. A. Maillages en transparence du calice en vue latérale avec visualisation des cavités du SNA en violet. B. Comme A, vue aborale. C. Coupe tomographique sagittale à travers le calice. D. Coupe tomographique sagittale à travers le calice, autre rayon que C. Les flèches indiquent les probables limites des basales. Échelle = 500 µm.

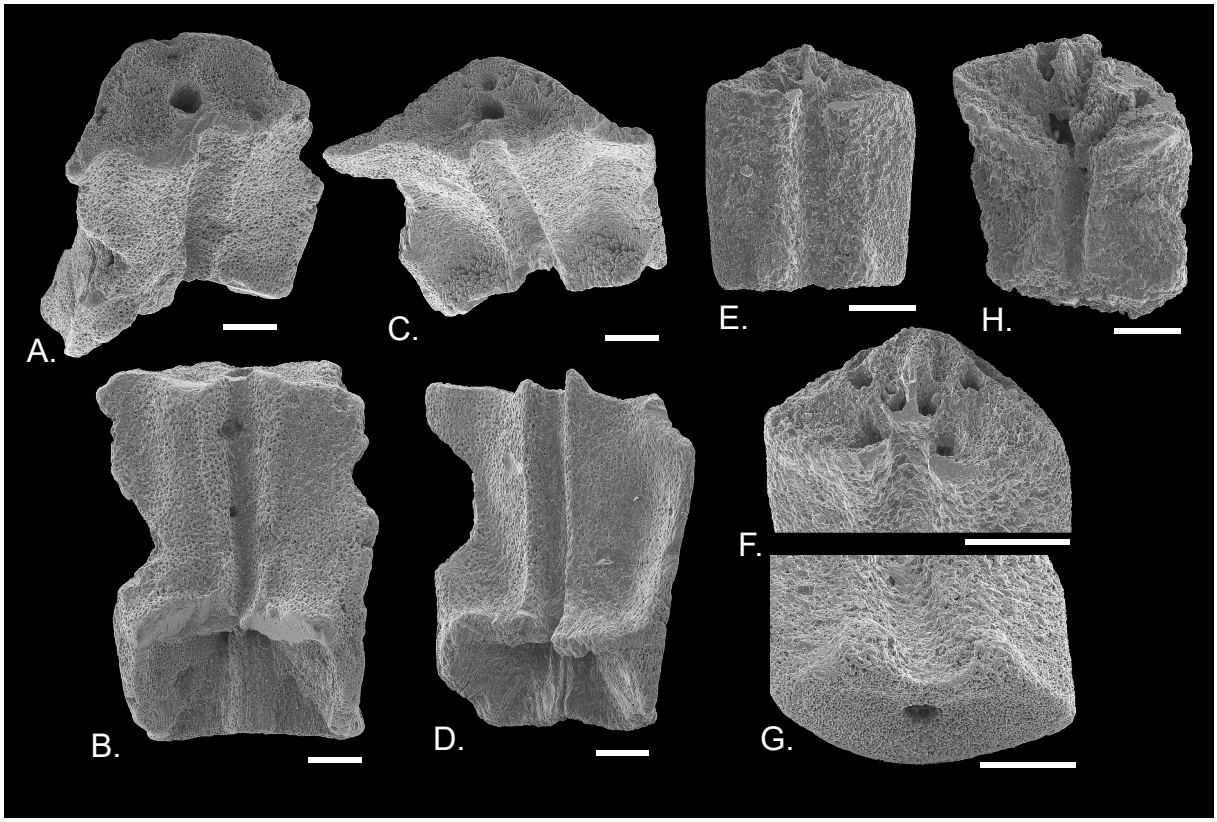


Figure 153. Primibrachiales du matériel supplémentaire de MGUH8969. MEB. A. IBr1, vue distalo-adoral. B. Même IBr1 que A, vue adorale. C. IBr1, vue distalo-adorale. D. Même IBr1 que C. E. IBr2ax, vue adorale. F. zoom sur synarthries distales de E, vue distalo-adorale. G. Articulation proximale de E, vue proximalo-adorale. H. IBr2ax, vue latéralo-adorale. Échelle = 250 µm.

Seules deux des quatre IBr1 sont assez bien conservées (Figs 154B, D). IBr1 est subrectangulaire et plus haute que large. Aucune des brachiales étudiées n'est entière. Néanmoins, la partie distale semble être légèrement plus large que la partie proximale. La IBr1 est peu épaisse, ce qui lui confère un aspect aplati. Les aires musculaires de la synarthrie musculaire proximale de la IBr1 ont les bordures latérales externes cassées. Cependant, elles semblent être concaves (Figs 154B-D). Leurs extrémités distales semblent s'étendre presque perpendiculairement au plan proximal-distal de l'ossicule. Le sillon adoral est marqué et large tout au long des deux IBr1. Les rebords longeant le sillon adoral de part et d'autre sont relativement élevés distalement et forment deux extensions distales dans l'une des deux IBr1 illustrées (Fig. 154D). La IBr1 présente d'importantes extensions latérales fines. Cela confère à ces brachiales une surface adorale avec une élévation médiane. Aucun KP (entier, rudimentaire ou cassé) n'a été observé.

Une des deux IBr2 (Figs. 54E-G) est mieux conservée que l'autre (Fig. 154H). Elles ont toutes les deux une forme subpentagonale, plus haute que large. Toutes les IBr2ax observées ont des articulations proximales moins larges que la largeur des IBr1 observées. Le sillon adoral est marqué et large tout au long des IBr2ax. Cependant, les rebords le longeant de part et d'autre sont peu élevés dans la moitié distale de la IBr2ax, proximalement aux aires musculaires adorales des aires adorales externes. Une seule IBr2ax présente un petit puits au tiers distal du sillon adoral (Fig. 154H). Sur la IBr2ax la mieux conservée, les synarthries musculaires distales de la IBr2ax sont fortement asymétriques (Fig. 154F). Ainsi, la bifurcation du sillon adoral est peu profonde (Fig. 154B). Elle n'est pas cachée par les aires musculaires adorales externes des deux articulations distales. Ces dernières s'étendent vers cette région médiane mais ne sont pas assez longues. Notons que leurs pointes semblent abîmées. En vue adorale, elles cachent uniquement le sillon adoral entre les deux aires musculaires adorales d'une même synarthrie.

Les aires adorales internes sont réduites à des aires très fines mais très profondes dans leur moitié adorale (Fig. 154F). Seule la crête adorale des aires adorales internes est discernable. Les aires adorales internes forment une structure dont la base est recourbée mais est cassée distalement. On ne peut pas estimer sa hauteur. Un septum sépare les deux synarthries. La partie conservée a la même hauteur que le point le plus distal de la surface aborale de la IBr2ax (Fig. 154F). Aucun KP (entier, rudimentaire ou cassé) n'a été observé.

Les columnales étudiées sont toutes discoïdes. Les diamètres varient entre 0,9 mm (Fig. 154A) et 1,8 mm (Fig. 154G). Les hauteurs varient entre 0,1 et 1 mm (Fig. 154J). Les côtés sont légèrement convexes (*e.g.* Fig. 154J). Le lumen est soit sans forme définie soit en forme d'étoile (Fig. 154C). La plupart des columnales présentent des articulations qui sont des synostoses (Figs 154A, C, E). On n'observe jamais de synostoses avec des patterns multiradiés. Deux columnales présentent deux petites dépressions sur leur bord externe (Fig. 154E). Les aires de part et d'autre de l'axe connectant ces deux points sont légèrement déprimées (Fig. 154F). L'axe entre ces deux points peut donc être qualifié de crête fulcrale. Il n'y a pas de différence apparente de la microstructure du stéréome entre la crête et les aires latérales. La columnale la plus grande présente une crête fulcrale relativement bien discernable et clairement surélevée par rapport aux aires latérales (Figs 154G, H). Cette crête fulcrale présente aussi un stéréome syzigial (Fig. 154I). La crête atteint le canal axial mais l'élévation du stéréome ne l'entoure pas.

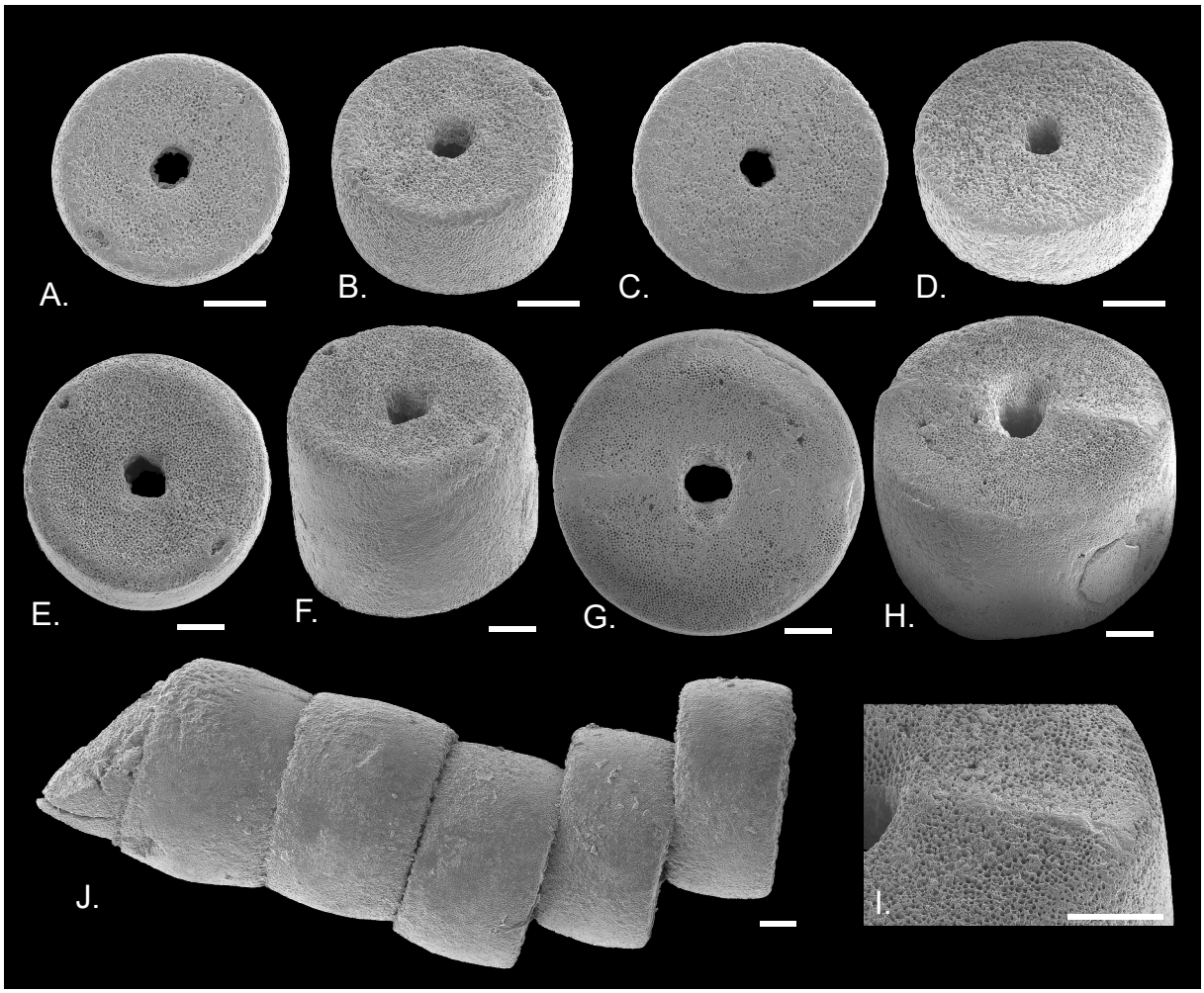


Figure 154. Columnales du matériel supplémentaire de MGUH8969. MEB.. A. Vue à plat d'une columnale avec une articulation synostosiale. B. Vue oblique de A. C. Vue à plat d'une columnale avec une articulation synostosiale. D. Vue oblique de C. E. Vue à plat d'une columnale avec une ébauche de crête fulcrale. F. Vue oblique de F. G. Vue à plat d'une columnale avec une articulation synarthriale. H. Vue oblique de H. I. Zoom sur la crête fulcrale de H. J. Pluricolumnale. Échelle = 250 µm. Il n'est pas possible de savoir si le côté illustré est l'articulation proximale ou distale.

1.3. Discussion

Rasmussen (1961) note la présence de plusieurs espèces de crinoïdes à Hvalløs, la plupart provenant des collections de J. Wind, dont une petite coupe aborale attribuée à *Bourgueticrinus bruennichinielseni* Ødum, 1923, plusieurs coupes aborales attribuées à *Monachocrinus*? *regnelli* Rasmussen, 1961, *Pseudoconocrinus maximus* (Nielsen, 1915) et *Democrinus gislenii* Rasmussen, 1961. De ce fait, il conclut que les columnales qu'il attribue à *Bathycrinus windi* pourraient aussi appartenir à un des autres Bourgueticrinina présents sur le site (Rasmussen 1961, p. 203). Il n'étend pas cette réflexion aux brachiales.

Roux (1978c), sur base des columnales, a établi un nouveau genre pour classer cette espèce : *Paleobathycrinus*. A ce genre sera ajoutée une nouvelle espèce, *P. endelmani*, décrite uniquement sur base de columnales du Danien supérieur de Mangyshlack, Kasaksthan (Klikushin 1982, Roux *et al.* 2019). Comme crête fulcrale, ces dernières présentent des grandes zones de stéréome syzygial rappelant les synarthries de la mesistèle de *Bathycrinus* et *Monachocrinus*. Ce type d'aires articulaires n'est pas retrouvé dans le matériel de *P. windi*. L'attribution du matériel kasakh au même genre que *P. windi* uniquement sur base des columnales devrait être revue.

Les caractères des columnales attribuées à *P. windi* ne permettent pas une attribution *per se* au clade BmP. En fait, leur nombre est relativement faible. On ne possède que des columnales de la proxistèle avec une morphologie très simple (synostose sans aucun structure rayonnante) et le nombre de brachiales avec des petits trous sur le bord de l'articulation est trop faible pour pouvoir en faire un caractère distinctif. Les columnales synostosiales de la proxistèles, à laquelle correspondent la plupart des columnales décrites, ressemblent effectivement à des columnales de la proxistèle de *Democrinus* ou *Monachocrinus* par exemple. Néanmoins, des structures extrêmement simples peuvent être sujettes à homoplasie, et les trous de part et d'autre des columnales sont inconnues dans le clade BmP. De même, la columnale la plus distale étudiée, avec une crête fulcrale extrêmement simple, présente des similitudes à la fois aux synarthries de la mésistèle de *Naumachocrinus* (Roux *et al.* 2019 : fig. 4B ; Fig. 105J) mais aussi à celles trouvées chez *Caledonicrinus* (Bourseau *et al.* 1991 : pl. 5, figs 10, 11). Comme évoqué par Rasmussen (1961), en l'absence d'un pédoncule articulé (et des parties distales), il est difficile de confirmer l'attribution taxonomique. Notons que les petits trous de part et d'autre de la crête fulcrale, observés ici au bord de certaines columnales, montrent une certaine ressemblance avec des columnales attribués à *Bourgueticrinus bellus* du Campanien de Mangyshlack, Kasaksthan (Klikushin 1982 : pl. 2 fig 4). La série de columnales présentée pour cette espèce par Klikushin (1982 : pl. 2) semble suggérer que la crête fulcrale crénelée et à axe non-calcifié de cette espèce se formerait autour d'un axe creux, se formant à partir de ces petits trous latéraux. Ceci pourrait suggérer une trajectoire ontogénétique différente des crêtes fulcrales chez *B. bellus* comparé à celles des Bourgueticrinina actuels (*e.g.* Roux 1977 ; Duco & Roux 1981). L'ontogenèse des columnales chez les différents taxons attribués avant Roux *et al.* (2019) au genre *Bourgueticrinus* est à ce jour inconnue. Similairement, la dernière illustration au MEB (et publiée) de l'ontogenèse des columnales de Bourgueticrinina actuels est de Roux (1977). Des nouvelles études employant cette technique seraient d'întérêt.

Se basant en grande partie sur des observations externes, selon Rasmussen (1961), les calices et brachiales attribués à *P. windi* correspondent à celles des *Bathycrinus* actuels. Cependant, la clarification de la morphologie interne de *Bathycrinus* faite dans le chapitre sur la faune actuelle permet de montrer quelques différences entre ce genre et *P. windi*. Ayant étudié seulement deux calices, la variabilité intraspécifique de *P. windi* reste mal définie.

On peut remarquer que les grandes dépressions interradiales bien marquées chez les deux calices sont uniques à cette espèce. Certains *B. volubilis* semblent aussi pouvoir présenter des dépressions interradiales marquées, mais elles sont moins larges (Mironov 2000 : fig. 2.5). Cependant, le fait que les extrémités des aires musculaires adorales des radiales soient adoralement éversées est similaire aux cercles de radiales des *Monachocrinus* actuels.

Les basales sont basses et forment un angle avec les radiales ce qui les approche de la morphologie des basales observées chez *Bathycrinus*. Néanmoins, elles ne semblent pas être entièrement fusionnées cce qui est un état de caractère attribué classiquement à *Monachocrinus*. La valeur taxonomique de ce caractère est discutable étant donné qu'il est supposément observable dans les deux genres. La variabilité de ce caractère devra être mieux étudiée. Rasmussen (1961), suivant Gislén (1938, p. 19), suggère que la présence de sutures entre basales est un caractère plésiomorphe. Notons qu'aucun cercle de basales et aucune basale seule n'ont été retrouvés.

Les cavités du système nerveux aboral forment un réseau de type B avec les canaux interradiaux, visibles sur les surfaces latérales des radiales. L'angle de la surface aborale observé sur les radiales isolées et un léger changement de densité dans les tomographies suggèrent que le côté interne des basales serait très hautes et le canal interradial pourrait passer à travers. Si cela s'avère vrai, il s'agirait bien d'un réseau de canaux de type B telle qu'on l'observe chez les BmP.

L'articulation distale de la IBr1 étant une synarthrie trifaciale est un caractère similaire à la plupart des Bourgueticrinina pédonculés actuels, à l'exception de *Monachocrinus* et certains *Porphyrocrinus*. De même, la IBr1 présente des extensions latérales typiques de *Bathycrinus*. Cependant, même si aucune brachiale ne semble entière, on distingue que la disposition des aires musculaires adorales est similaire à celle de *Monachocrinus*, s'étendant adoralement, non relevées et accolées à la surface adorale. Ceci est attendu étant donné la morphologie des radiales, et suggère que les IBr1 appartiennent bien au même taxon que les coupes aborales.

L'attribution des IBr2ax est moins claire. En effet, la présence de synarthries trifaciales n'a pas pu être confirmée sur les articulations proximales des quelques IBr2ax disponibles. De même, les extensions latérales semblent absentes des IBr2ax (comme chez *Monachocrinus*). Chez *Bathycrinus*, *Cingocrinus*, *Hirsutocrinus* et *Discolocrinus*, les extensions latérales sont continues sur les deux primibrachiales (*e.g.* Mironov & Pawson 2014 ; Mironov 2019 ; Mironov & Fujita 2021). Ces observations pourraient suggérér que ces IBr2ax n'appartiennent pas au même taxon que les calices et les IBr1. Néanmoins, la largeur du sillon adoral et la taille des rebords de part et d'autre du sillon semblent similaires entre les deux types de primibrachiales. De par leur largeur et aspect plutôt arrondi, ces structures font plus penser à celles observées chez *Monachocrinus*. Cependant, des sillons adoraux larges peuvent aussi être observés chez certains *Bathycrinus* (Mironov *et al.* 2021 : fig. 1c, d). Rasmussen (1961 : pl. 31 figs 19, 20) illustre une IBr1 avec un sillon adoral plus étroit. Les IBr2ax étudiées ici ne semblent pas présenter le petit puits adoral présent dans le tiers distal du sillon adoral chez *Monachocrinus* (même si la brachiale moyennement préservée semble le présenter).

Sans de nouvelles découvertes permettant de mieux appréhender la variabilité intraspécifique, et sans brachiales et columnales jointives l'attribution des différents types de brachiales à un même taxon restera incertaine. Néanmoins, en l'état actuel des connaissances, l'attribution à un genre autre que *Bathycrinus* paraît pertinent et le maintien du genre *Paleobathycrinus* paraît entièrement justifié pour désigner cet organisme avec une mosaïque de caractères

morphologiques combinant à la fois des caractères de *Bathycrinus* et de *Monachocrinus*. Sans découverte de brachiales avec des *knobby process,* ce taxon ne peut pas être inclus avec certitude dans le même clade que les BmP actuels. Néanmoins, la présence d'un réseau de type B fin et probablement traversant les basales peut justifier de le classer comme groupe frère des BmP.

- *Paleobathycrinus windi* du Danien de Hvalløs présente à la fois des caractères de *Monachocrinus* et de *Bathycrinus*.
- L'absence de KP mais la présence d'un réseau de type B probablement traversant les basales permettent de le classer comme groupe frère des BmP actuels.

2. Étude de *Paraconocrinus pyriformis*

2.1. Contexte géologique

Les fossiles étudiés proviennent des environs de Possagno, un village situé à environ 58 km au nord-ouest de Venise, dans la province de Trévise (région de la Vénétie, nord-est de l'Italie). Cette localité, largement connue dans la littérature géologique régionale, se caractérise par la succession priabonienne (Éocène supérieur) la plus épaisse (environ 700 m) de l'ensemble des Alpes méridionales (*e.g.* Agnini *et al.* 2014b).

Au début du Paléogène, Possagno était situé dans la partie occidentale du « bassin de Belluno », dans une zone de transition avec le plateau de Trente, qui, au cours de l'Éocène, s'est transformé en une plateforme carbonatée, le plateau des Lessini (Bosellini 1989 ; Agnini *et al.* 2014b). La sédimentation pélagique/hémipélagique a persisté dans cette partie du bassin dans les faciès « Scaglia » tout au long du Paléocène jusqu'à l'Éocène supérieur. Dès cette époque se met en place une succession régressive avec le dépôt des marnes de Possagno au Priabonien inférieur-moyen (Cita 1968). Elles seront recouvertes par la formation de Pradelgiglio au Priabonien supérieur (Frascari Ritondale Spano 1970) ainsi que par des marnes limoneuses (Braga 1972 ; Trevisani *et al*. 2009 ; Agnini *et al.* 2014b). Les marnes de Possagno s'étendent entre le fleuve Brenta à l'ouest et le fleuve Piave à l'est. L'activité d'extraction des marnes pour produire des briques entre le XIXe siècle et la fin du XXe siècle a permis de mettre partiellement à découvert cette formation (Grüning & Herb 1980 ; Trevisani, 1997 ; Agnini *et al.* 2014b). Elle est classiquement subdivisée en deux membres. Le membre inférieur (400 à 500 m d'épaisseur) est composé d'argiles bleu-gris, parfois légèrement limoneuses, et est interrompu par de rares intercalations de couches de tuf cristallin (Cita 1968 ; Grüning & Herb 1980). Il se distingue de la formation sous-jacente, la « Scaglia Cinerea », par sa teneur plus faible en carbonate de calcium (20 à 25 % contre 50 %, Cita 1975). La transition progressive entre les deux formations est marquée par une augmentation des apports terrigènes (argile et limon fin), probablement due à l'érosion de terres émergées pendant la régression marine du Bartonien-Priabonien (Trevisani 1997) et à une diminution de la paléoprofondeur, comme le souligne la diminution vers le haut du rapport foraminifères planctoniques/benthiques (Cita 1975 ; Grüning & Herb 1980). Cette partie de la formation est pratiquement dépourvue de macrofossiles (*e.g.* Trevisani 1997) et sa base correspond à des environnements situés à une profondeur d'environ 1000 m, tandis que la partie supérieure aurait été déposée à une profondeur d'environ 150 m (Grüning & Herb 1980). Le membre supérieur de la formation des marnes de Possagno, d'une épaisseur d'environ 150 m, se caractérise par une plus grande quantité de limon et une abondance de macrofossiles (*e.g.* Grüning & Herb 1980 ; Bizzotto 1983 ; Reato 1983 ; Trevisani 1997 ; Dominici *et al.* 2020). Les intercalations de grès sont plus fréquentes vers le sommet de la formation. On pense que cette partie supérieure s'est formée dans un environnement euphotique (Trevisani 1997). Selon Grüning et Herb (1980), elle s'est déposée à des profondeurs comprises entre 150 et 30 m.

La coupe de Curogna

Les échantillons contenant des crinoïdes proviennent d'une carrière située près du village de Curogna, à environ 5 km à l'est de Possagno, près du fleuve Piave (Fig. 155). Ici est exposé un intervalle de transition entre les membres inférieur et supérieur de la marne de Possagno, inaccessible ailleurs (*e.g.* Grüning & Herb 1980). Dans cette localité, la marne de Possagno est coupée par une discordance directement recouverte par des dépôts molassiques du Chattien-Aquitanien (Oligocène supérieur et Miocène inférieur), marquant une lacune stratigraphique importante couvrant la fin du Priabonien, le Rupélien et la majeure partie du Chattien (*e.g.* Grüning & Herb 1980 ; Trevisani 1997). La coupe de Curogna a été décrite par les auteurs Braga (1972), Grüning et Herb (1980) et Trevisani (1997). Grüning et Herb (1980) ont étudié

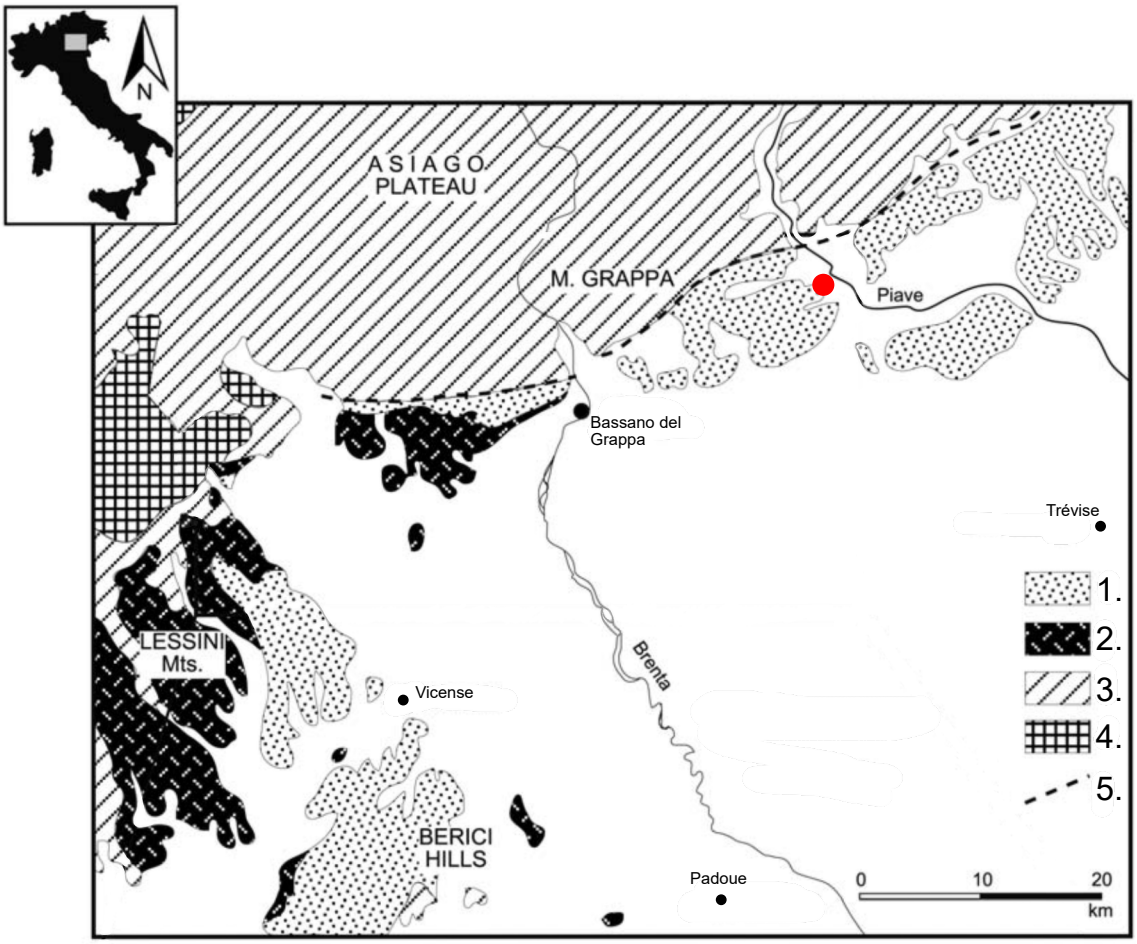


Figure 155. Carte géologique simplifiée du nord-est de l'Italie montrant la distribution des dépôts tertiaires dont les marnes de Possagno entre Curogna et Bassano del Grappa (d'après Trevisani *et al.* 2009). Point rouge : Localité de Curogna à côté de Possagno. 1 : Dépôts tertiaires, 2 : Roche volcanique tertiaire, 3 : Couverture datant du Triasique supérieur au Crétacé, 4 : Couverture du Triasique inférieur, 5 : Zone de flexure piémontaise.

un profil de 80 mètres de marne de Possagno (Fig. 156). Sur la base des foraminifères (probablement la zone 3 à sa base et la zone 4 sus-jacente de Grüning & Herb 1980), cette partie de la marne de Possagno a été interprétée comme ayant été déposée dans un environnement de plateau continental extérieur.

2.2. Description morphologique de *Paraconocrinus pyriformis*

Les échantillons de marnes scannées contiennent principalement des columnales. Aucune n'a été retrouvée connectée à un calice. Au total, neuf calices plus ou moins bien conservés ont été retrouvés dans ces marnes (Fig. 157). Le Tableau 42 indique les tailles de toutes les coupes aborales retrouvées au sein des cinq fragments de marne étudiés. Deux spécimens (F-A81689-calice1, PO-14-5-calice1) présentent la forme en poire typique de *Paraconocrinus pyriformis* (Figs 157A, F). Les spécimens plus grands présentent une coupe aborale plus large distalement, devenant presque conique (Fig. 157G) En revanche, le spécimen le plus petit (PO-10-12 - calice6) présente une coupe aborale subcylindrique (Fig. 157H). Des amas de brachiales et des brachiales isolées se retrouvent éparpillés parmi les columnales.

La faible résolution des scans et la mauvaise conservation des spécimens font qu'aucun calice ne présente une articulation parfaitement préservée sur les maillages. On reconnaît néanmoins différentes structures (Fig. 157D). Ainsi, il est possible d'établir que *(i)* l'aire ligamentaire aborale est peu profonde et relativement étroite ; *(ii)* chaque aire adorale se divise en une zone

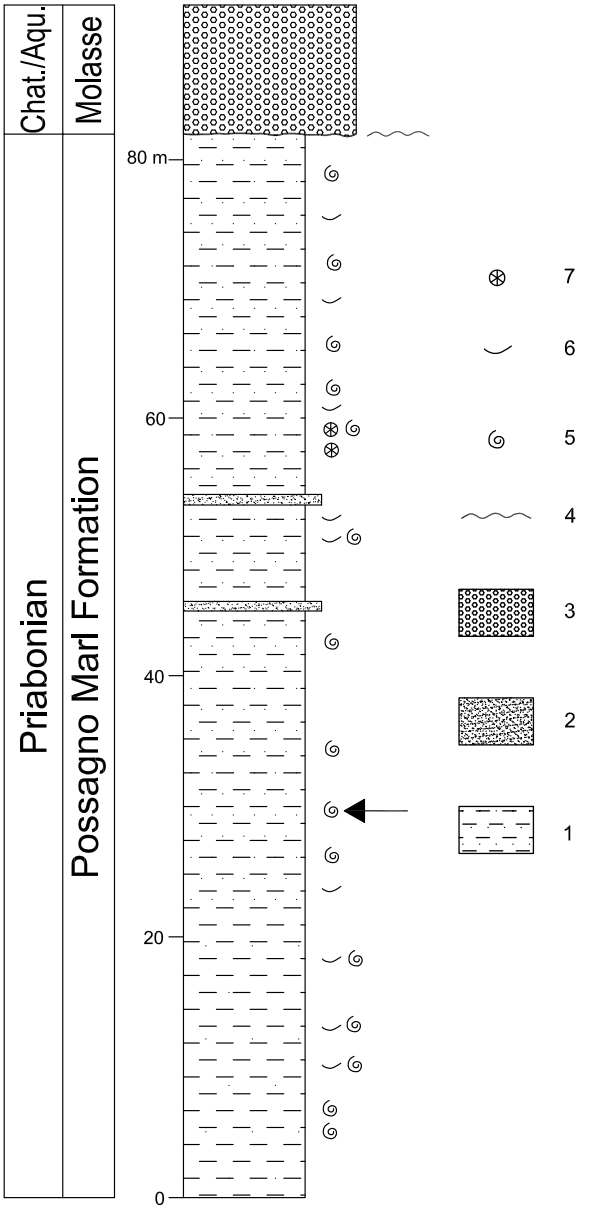


Figure 156. Coupe stratigraphique des marnes de Possagno au niveau de la carrière de Curogna, à l'est de Possagno. Redessinée par L. Giusberti et R. Gatto (d'après Grüning & Herb 1980). 1 : Marne et siltes marneux, 2 : Chouches sableuses, 3 : Conglomérats, marnes silteuses, arenites glauconitiques, et calcarenites, 4 : Discordance géologique, 5 : Gastéropodes, 6 : Bivalves, 7 : Coraux. La flèche indique la position stratigraphique approximative des marnes à crinoïdes.

Tableau 42. Tailles des coupes aborales retrouvés dans les cinq échantillons de marnes scannées. DBBab : diamètre aboral du cercle de basales, DRRad : diamètre adoral du cercle de radiales, HBBRR : hauteur de la coupe aborale, basales et radiales combinées, * : spécimen fortement abîmé. Mesures en mm.

Scan	Calice	H_{BBRR}	$D_{BB}ab$	$D_{RR}ad$
MNHN-F-A81689	Calice 1	3,3	0,9	2,9
MNHN-F-A81689	Calice 2*	3,7	0,7	3,6
MGP-PD-PO-10-12	Calice 1	3,3	1	3,4
MGP-PD-PO-10-12	Calice 2	3,3	0,9	3,5
MGP-PD-PO-10-12	Calice 3	3	0,8	3,4
MGP-PD-PO-10-12	Calice 4*	3,4	0,9	3
MGP-PD-PO-10-12	Calice 5	3	0,8	3,4
MGP-PD-PO-10-12	Calice 6*	1,9	0,5	1,1
MGP-PD-PO-14-5	Calice 1	3,5	0,8	2,9

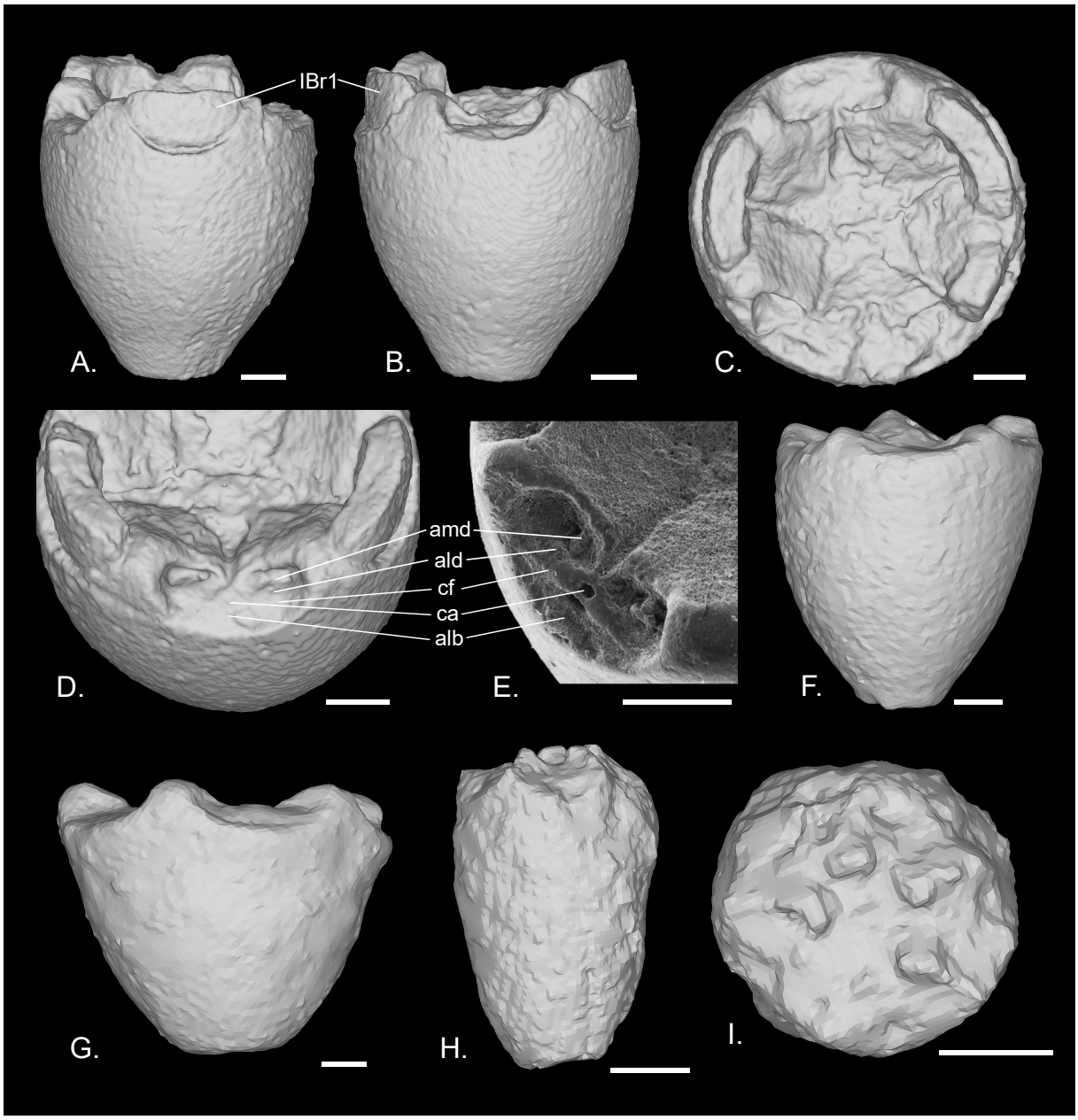


Figure 157. Maillages de coupes aborales de *Paraconocrinus pyriformis* retrouvées dans les marnes de Possagno à Curogna. A-D. Spécimen F-A81689-calyce1. A. Vue latérale. B. Vue latérale autre rayon que A. C. Vue adorale. D. Zoom sur aire articulaire. E. Image MEB de l'articulation de *Paraconocrinus pellati* (d'après Roux et al. 2019). F. Spécimen PO-14-5-calice1, vue latérale. G. Spécimen PO-10-12-calice5, vue latérale. H. Spécimen PO-10-12-calice6, vue latérale. I. Spécimen PO-10-12-calice6, vue adorale. alb : aire ligamentaire aborale, ald : aire ligamentaire adorale, amd : aire musculaire adorale, ca : canal axial, cf : crête fulcrale. Échelle = 500 µm.

peu profonde proche de la crête fulcrale et une zone adorale profonde formant une fossette. Cette dernière est entourée par une paroi adorale fortement relevée et repliée en direction aborale. Cette paroi adorale rejoint le bouchon axial avec une pente inférieure à 45°. En position médiane, elles rejoignent la paroi entourant le canal central, formant un sillon adoral marqué. Ce dernier se prolonge et s'élargit en direction du bouchon adoral. Ainsi la surface adorale centrale a une forme étoilée (Fig. 157C). En position interradiale, chaque aire articulaire est séparée par un grand processus interradial. Sa hauteur, mesurée à partir d'une ligne imaginaire à la hauteur la plus basse de l'aire ligamentaire aborale, équivaut à un tiers voire la moitié de la longueur de la crête fulcrale. On observe de la variation intraspécifique. Le petit spécimen, PO-

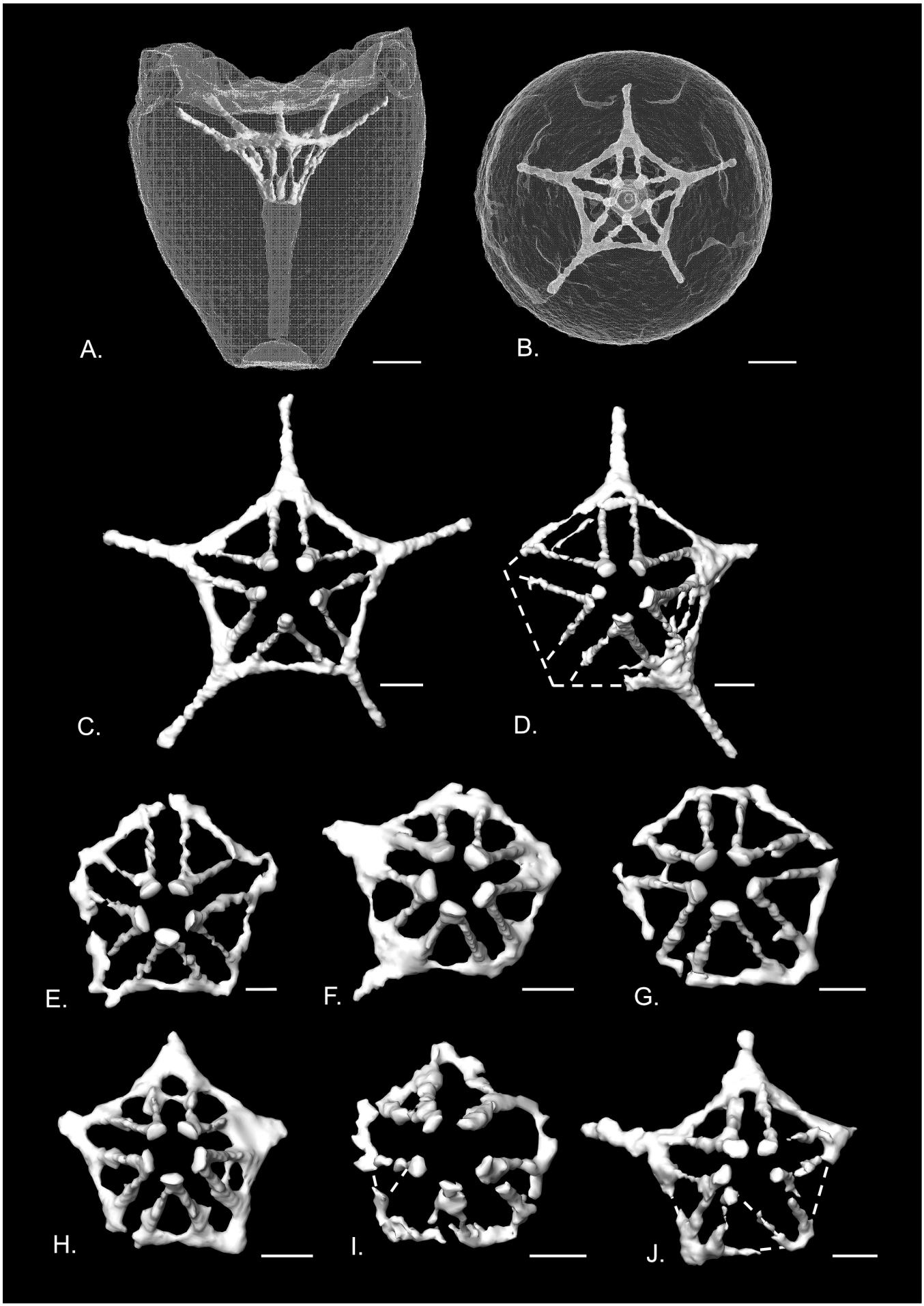


Figure 158. Maillages des cavités du système nerveux aboral (SNA) des calices de tous les grands spécimens de *Paraconocrinus pyriformis* retrouvés dans les marnes de Possagno à Curogna. A-C. Spécimen F-A81689-calyce1. A. Vue latérale en position radiale avec coupe aborale en transparence. B. Vue aborale, position radiale en haut, avec coupe aborale en transparence. C-J Cavités du SNA en vue aborale, position radiale en haut. D. Specimen F-A81689-calice2. E. Specimen PO-10-12-calice1. F. Spécimen PO-10-12-calice2. G. Spécimen PO-10-12-calice3. H. Spécimen PO-10-12-calice4. I. Spécimen PO-10-12-calice5. J. Spécimen PO-14-5-calice1. Les traits blancs pointillés indiquent le supposé tracé des canaux quand ceux-ci ne sont pas complets. Échelle = 500 μm.

10-12 -calice6, a des aires adorales différentes (Fig. 157I). Ce spécimen n'est pas bien préservé, cependant, on distingue quatre crêtes se finissant adoralement par un processus épais. Ces crêtes délimitent probablement des aires articulaires cunéiformes (Fig. 157H).

Les tomographies à rayons X permettent d'observer que tous les grands spécimens possèdent des cavités du SNA de type-I avec deux canaux interradiaux fusionnant avant d'atteindre la cavité du canal médian (Fig. 158). Ceci est à l'exception du spécimen le plus petit qui semble présenter un SNA de type B (Fig. 159).

Parmi les brachiales retrouvées on peut distinguer avec certitude des IBr1 (Figs 161A, D). On en retrouve souvent encore attachées aux coupes aborales (*e.g.* Fig. 157A). Elles sont toujours plus larges que hautes (W > 2H) et légèrement plus hautes qu'épaisses. La surface aborale est lisse et d'aspect ovale ou subsemicirculaire (Fig. 157A). Sur la surface adorale, on distingue un sillon adoral peu profond (Figs 160A, D). Proximalement, on peut soit distinguer une surélévation de la paroi entourant les aires adorales de l'articulation proximale, soit des dépressions des aires adorales. En effet, la surface articulaire proximale présente une synarthrie musculaire avec une aire ligamentaire aborale imperceptible sur les maillages, et des aires adorales étroites et profondes (Figs 160B, E). La distinction entre les aires adorales ligamentaires et musculaires est impossible. La surface articulaire distale est entièrement lisse à l'exception du canal central (Figs 160C, F).

Plusieurs grandes brachiales planes et subpentagonales ont été trouvées dans toutes les marnes (Figs 160G-Q). Elles sont toujours plus larges que hautes : les plus grandes font autour de W = 2H (la brachiale figurée à la Figure 160M a un côté cassé), alors que pour la plus petite W =1,3H (Fig. 160Q). La brachiale est très peu épaisse. Ainsi, chez les brachiales les plus grandes, l'épaisseur ne semble pas dépasser les 200 µm pour une largeur d'environ 800 µm. La surface adorale est lisse et légèrement convexe. La surface articulaire proximale est concave et entièrement lisse, synostosiale (Figs 160H, K). Les coins proximo-latéraux peuvent être tronqués (Fig. 160G). Les surfaces latérales sont lisses, planes et subrectangulaires pouvant être légèrement élargies adoralement aux extrémités proximales et distales (*e.g.* Figs 160L, M). La surface articulaire distale semble composée de deux aires articulaires asymétriques divisées au point le plus distal de la brachiale par un septum qui s'étend adoralement et proximalement (Figs 160I, L, N). En effet, de part et d'autre de ce septum, on distingue des dépressions pour des aires adorales (Fig. 160L), ainsi que des dépressions pour le canal axial (Fig. 160N). Les

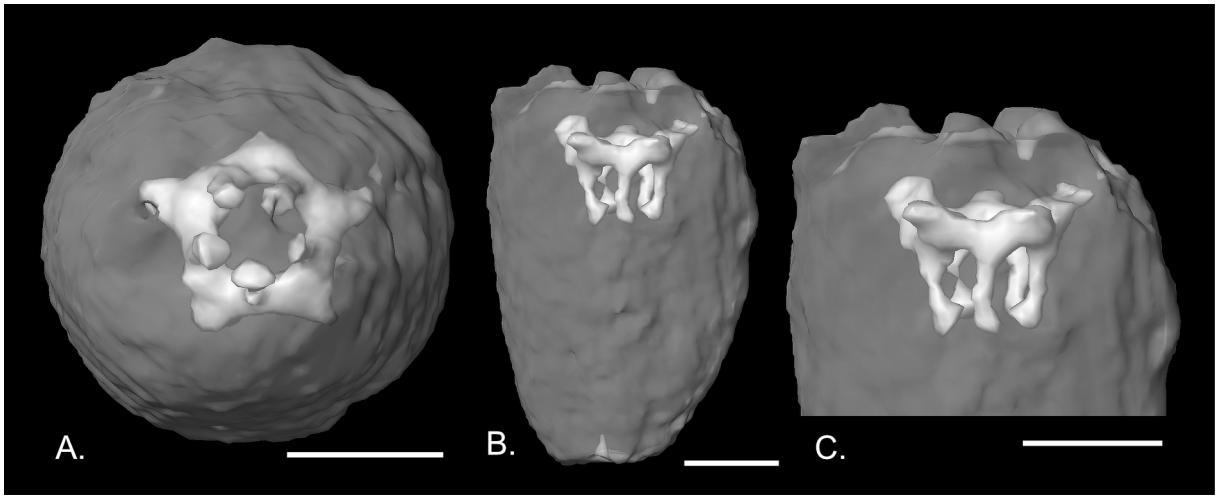


Figure 159. Maillages des cavités du système nerveux aboral (SNA) du spécimen PO-10-12-calice6 avec la coupe aborale en transparence. A. Vue aborale, position radiale en haut. B. Vue latérale en position interradiale. C. Zoom sur la région adorale en vue latérale en position interradiale. Échelle = 500 µm.



Figure 160. Maillages de différentes brachiales segmentées depuis les scans des marnes de Possagno à Curogna. A-F. IBr1. G-Q. Brachiales axillaires. A-C. Brachiale trouvée dans F-A81689. A. Vue adorale. B. Vue proximale. C. Vue distale. D-F. Brachiale trouvée dans F-A81689. D. Vue adorale. E. Vue proximale. F. Vue distale. G-I. Brachiale trouvée dans F-A81689. G. Vue adorale. H. Vue latéralo-proximale. I. Vue distale. J-L. Brachiale trouvé dans F-A81689. J. Vue adorale. K. Vue proximalo-aboral. L. Vue distalo-adoral. M-N. Brachiale trouvé dans F-A81689. M. Vue adorale. N. Vue distale. O. Brachiale trouvé dans F-A81689, vue adorale. P. Brachiale trouvée dans PO-14-5, vue adorale. Q. Brachiale trouvée dans PO-14-5, vue adorale. Échelle = 100 μm.



Figure 161. Maillages de différentes brachiales segmentées depuis les scans des marnes de Possagno à Curogna. A-C. Brachiale trouvée dans PO-14-5. A. Vue adorale. B. Vue adoral-distale. C. Vue proximale. D-F. Brachiale trouvée dans F-A81689. D. Vue adorale. E. Vue distale. F. Vue proximale. G. Brachiale trouvé dans PO-14-5, vue adorale. H. Brachiale trouvé dans F-A81689, vue adorale. I. Brachiale trouvée dans F-A81689, vue adorale. J-L. Brachiale trouvée dans F-A81689. J. Vue adorale. E. Vue distale. F. Vue proximale. M. Brachiale trouvé dans F-A81689, vue adorale. N. Brachiale trouvée dans F-A81689, vue adorale. O-Q. Brachiale trouvée dans F-A81689. O. Vue adorale. P. Vue latéralo-distale. Q. Vue proximale. R-T. Brachiale trouvé dans F-A81689. R. Vue adorale. S. Vue adoral-distale. T. Vue latéralo-proximale. U, V. Brachiale trouvée dans F-A81689. U. Vue adorale. V. Vue adoral-distale. W, X. Brachiale trouvée dans F-A81689. W. Vue adorale. X. Vue distale. Échelle = 100 µm.

aires articulaires sont très étroites. Les aires adorales externes, environ deux fois plus larges que les aires adorales internes, présentent des extensions adorales dans leur partie la plus externe, n'atteignant pas l'axe médian de la brachiale. La surface adorale ne présente pas de sillon adoral bien marqué sur les maillages. Néanmoins, sur la moitié distale, on distingue deux espaces libres entre d'un côté les extensions adorales externes des synarthries distales et, de l'autre, le septum séparant les deux synarthries distales. En-dessous des extensions adorales externes des synarthries distales, on retrouve une dépression entourée par le rebord latéral, les parois adorales des aires adorales de l'articulation proximale et une légère surélévation médiane (*e.g.* Figs 160J, L).

Les brachiales restantes trouvées présentent toutes des surfaces adorales convexes. Elles ne sont généralement pas épaisses, et sont pour la plupart asymétriques avec un côté latéral plus haut que l'autre (Fig. 161). Le côté proximal a été déterminé comme la surface articulaire la plus longue des deux. Les brachiales illustrées aux Figures 161A-I présentent une synarthrie musculaire comme articulation proximale et une synostose comme articulation distale. La brachiale des Figures 161A-C présente des aires adorales de la synartrie proximale qui sont presque symétriques. Au contraire, les brachiales figurées aux Figures 161D-I, ont l'aire adorale du côté moins haut de la brachiale qui est moins large et qui présente une extension adorale plus épaisse et s'étendant jusqu'à la surface distale. La brachiale illustrée aux Figures 161J-L, présente des synarthries musculaires sur ses deux surfaces articulaires. Dans ce cas c'est le côté le plus haut qui présente une extension adorale s'étendant jusqu'à l'articulation distale. Pour les brachiales illustrées aux Figures 161O-X il est difficile de déterminer avec certitude leur type d'articulation.

2.3. Discussion

Ces prélèvements de marnes semblent renfermer une seule espèce de crinoïde : *P. pyriformis*. Les columnales sont toutes de type *Democrinus* et elles sont associées à un seul type de coupe aborale identifiable comme *P. pyriformis*. Cependant, la morphologie du petit calice PO-10-12-calice6 trouvé dans le scan PO-10-12 est différente. Étant donné sa taille et l'omniprésence de *P. pyriformis* dans ce gisement, il est possible qu'il s'agisse d'un spécimen juvénile de cette même espèce. Cependant, cette étude reste exploratoire et, avec nos connaissances actuelles, aucune certitude n'est possible.

La segmentation de ces marnes a permis de trouver plusieurs brachiales de tailles et formes différentes. En l'absence d'une autre morphologie de coupe aborales et en attendant des études supplémentaires de ce gisement, toutes ces brachiales sont attribuées à *P. pyriformis*. Notons que même si toutes les brachiales n'ont pas été segmentées, on se retrouve avec un déficit de brachiales par rapport au nombre de calices. Leur morphologie large et peu épaisse, formant une relativement grande surface d'échange avec le milieu environnant a peut-être contribué à une dissolution accrue (*e.g.* Smith & Nelson 2003). De même, leur petite taille a potentiellement affecté leur transport lors de l'épisode d'enfouissement.

Les IBr1 ont pu être identifiées en les comparant aux IBr1 encore fixées aux coupes aborales et en vérifiant leur congruence avec la forme des synarthries des radiales : peu épaisses, larges, avec des aires adorales courtes et larges. Leur épaisseur, largeur et articulation distale synostosiale correspondent bien à la largeur, épaisseur et articulation proximale synostosiale des brachiales pentagonales trouvées. Ces dernières ne peuvent qu'être interprétées comme des brachiales axillaires. Ceci pourrait expliquer que plusieurs ont les coins proximaux tronquées : en fait, il pourrait s'agir d'une coupure permettant de se placer au-dessus du processus interradial quand celui-ci est plus haut que la IBr1. *Paraconocrinus pyriformis* aurait donc eu

au moins une IBr2ax. La brachiale axillaire de la Figure 160Q, moins large que les autres pourrait soit appartenir à un spécimen juvénile, soit être une axillaire distale.

La présence d'une axillaire explique aussi l'asymétrie des brachiales plus petites qui « compensent » l'articulation distale penchée de l'axillaire. Ceci est commun dans la plupart des bras de crinoïdes (*e.g.* Clark 1921). La plupart des brachiales possèdent des articulations synarthriales musculaires et des articulations ligamentaires synostosiales. Ceci pourrait suggérer un schéma d'organisation de bras avec des paires de brachiales. La présence de brachiales avec des synarthries musculaires de part et d'autre pourrait suggérer l'occasionnelle insertion de brachiales libres entre les paires de brachiales. Plus de brachiales sont nécessaires pour pouvoir tester cette hypothèse. Avec ces maillages, il n'est pas possible de se prononcer avec certitude sur la présence ou absence d'insertions pinnulaires. Cependant, elles semblent absentes des plus grandes brachiales. Ceci pourrait suggérer qu'elles sont absentes de la partie proximale du bras.

Des brachiales isolées ont aussi été découvertes pour le genre *Pseudoconocrinus* (*e.g.* Roux *et al.* 2019). Pour *P. doncieuxi* (Roux 1978b), l'espèce pour laquelle le plus de brachiales ont été trouvées, les conclusions sont similaires : une probable IBr2ax suivie d'une succession de paires de brachiales avec peu d'insertions pinnulaires suggérant que la P1 est distale à la IIBr2, et quelques rares IIBrax (Roux *et al.* 2021). Comme chez *Pseudoconocrinus*, *Paraconocrinus* présente une synostose comme articulation IBr1+2. Les axillaires, et brachiales en général, de *P. doncieuxi* sont plus épaisses et semblent présenter un sillon adoral mieux défini que celles de *Paraconocrinus*. Des lavages et une analyse au MEB seront nécessaires pour une étude plus approfondie de ce matériel.

Sur base des brachiales proximales, peut-on être certain de l'attribution de *Paraconocrinus* et de *Pseudoconocrinus* aux Rhizocrinidae ? Une des synapomorphies des Rhizocrinidae actuels établie précédemment est la perte secondaire de l'axillaire en IBr2. De plus, même si elle est parfois peu marquée, la IBr1+2 est toujours une synarthrie trifaciale comme chez la plupart des Bourgueticrinina actuels. En outre, tous les Bourgueticrinina actuels présentent des primibrachiales avec un sillon adoral bien marqué (sauf chez *Phrynocrinus*). De plus, comme tous les BmP, les Rhizocrinidae présentent des KP sur leurs primibrachiales.

Les IBr1 de *Paraconocrinus* diffèrent substantiellement des IBr1 des *Democrinus* actuels. Cela est dû en partie à la forte différence de la morphologie des synarthries des radiales. Il serait donc plus pertinent de comparer la morphologie des IBr1 de *Democrinus* à celles de *Pseudoconocrinus* qui se connectent à des synarthries de radiales plus similaires. Néanmoins, à ma connaissance, une seule IBr1 est illustrée dans la littérature (Roux *et al.* 2019 : fig. 9I). Il s'agit d'une brachiale attribuée à *Pseudoconocrinus* (= *Democrinus*) *maximus* (Nielsen, 1915). Sa face adorale ressemble effectivement à une brachiale de Rhizocrinidae actuel. Deux petites différences sont apparentes sur cette image MEB : *(i)* les côtés internes du rebord du sillon adoral sont concaves de part et d'autre (au lieu d'être entièrement droits) ; *(ii)* la surface adorale est convexe dès les aires latérales jusqu'au rebord du sillon adoral (au lieu d'être au moins légèrement concave au-dessus des aires musculaires adorales). La découverte et l'étude de plus de brachiales de *Pseudocronocrinus* est nécessaire pour pouvoir confirmer ses différences.

L'attribution du petit spécimen, PO-10-12-calice6, à *P. pyriformis* doit être prise avec précaution. Premièrement, bien que l'état de conservation du spécimen soit moyen, la surface adorale suggère une morphologie similaire à celle du type *Pseudoconocrinus* défini par Roux *et al.* (2019) avec des synarthries musculaires des radiales cunéiformes et des processus

interradiaux proches du centre de la surface adorale. Deuxièmement, le système nerveux aboral de ce spécimen présente un réseau de canaux de type B et non de type-I comme les spécimens de grande taille. Le passage d'un réseau de type B vers un réseau de type I est suggéré par des analyses immunohistochimiques des stades pentacrinoïdes chez *Antedon* (Aleotti *et al.* 2022 ; Mercurio *et al.* 2019, 2024). Des observations sur un seul taxon au sein des Comatulida ne permettent pas d'extrapoler ces résultats sur l'ensemble des autres espèces. Néanmoins ces observations suggèrent que ce changement est possible au cours de l'ontogenèse.

Avec le matériel disponible il n'est pas possible de trancher définitivement entre l'hypothèse que ce petit spécimen est un juvénile de l'espèce et l'hypothèse qu'il s'agit d'un représentant d'une espèce caractérisée par une petite taille (espèce naine). Cela est d'autant plus compliqué que l'absence de bras et de pédoncule dans nos prélèvements empêchent l'ajout de caractères morphologiques supplémentaires nécessaire à la comparaison.

Les modifications morphologiques au cours du développement de la surface adorale du calice n'ont pas encore été étudiés chez les Rhizocrinidae actuels et fossiles. Roux (1978b) a étudié un échantillon de plus de 800 coupes aborales de *Pseudoconocrinus doncieuxi* montrant l'importante variabilité morphologique de la taille relative des ossicules du calice chez cette espèce. Similairement, Kjaer et Thomsen (1999) ont aussi étudié les tailles relatives des pièces du calice au cours du développement au sein de différents échantillons de *Pseudoconocrinus* et *Carstenicrinus* de part et d'autre de la crise K-Pg. Ces deux études utilisent des lots contennant plusieurs spécimens de petite taille qui pourraient permettre d'effectuer des futures études sur l'ontogenèse de la surface adorale chez les Rhizocrinidae fossiles. Ces études, en combinaison avec des études du développement de ces caractères chez les Rhizocrinidae actuels, pourraient apporter des informations nouvelles sur la mise en place des caractères des radiales et permettre de mieux appréhender les liens de parenté entre faunes actuelles et fossiles.

Avec le matériel disponible, plusieurs différences ont pu être mises en évidence entre les brachiales des Rhizocrinidae actuels et fossiles. La comparaison entre l'étude de certains caractères morphologiques et les données moléculaires au sein de la faune actuelle suggère la présence de signal phylogénétique dans les caractères des bras et du calice (morphologie générale des IBr, IBr1+2, synarthries des radiales). De ce fait, sur la base de ces caractères, l'attribution de *Pseudoconocrinus* et *Paraconocrinus* aux Rhizocrinidae doit être revue.

- *Paraconocrinus pyriformis* a été découvert en grand nombre dans le Priabonien de Curogna.
- Les brachiales découvertes suggèrent la présence d'une IBr2ax, l'absence d'une synarthrie trifaciale en IBr1+2, l'absence de KP, et une morphologie générale des primibrachiales qui différent fortement de celle des Rhizocrinidae actuels.
- Ces observations des brachiales, ainsi que des synarthries musculaires des radiales différentes et un réseau de type I, suggèrent que *Paraconocrinus* et *Pseudoconocrinus* n'appartiennent pas au même clade que les Rhizocrinidae actuels.
- Le réseau de type I pourrait se former à partir d'un réseau de type B.

3. Diversité du réseau de canaux du SNA des Rhizocrinidae fossiles

3.1. Résultats

Huit coupes aborales fossiles de taxons actuellement attribués aux Rhizocrinidae ont été scannés dans le but d'étudier leur réseau de canaux du système nerveux aboral. Les différents spécimens sont attribués aux différents genres fossiles *Conocrinus*, *Pseudoconocrinus* et *Globulocrinus* ainsi qu'aux genres *Cherbonniericrinus* et *Democrinus*, ces deux derniers genres étant toujours représentés de nos jours. Notons que du doute persiste concernant l'identification des spécimens de *Democrinus* (Roux *et al.* 2019, Roux *et al.* 2021). De plus, un spécimen attribué à *Bourgueticrinus ellipticus* (Bourgueticrinidae) a été scanné pour confirmer l'organisation des cavités du SNA illustrées par Rasmussen (1978).

Le Tableau 43 liste les dimensions des spécimens ainsi que le type de SNA identifié. Le canal central de la coupe aborale s'étendant aboralement à la fusion des deux canaux interradiaux a été enlevé pour faciliter la visualisation des canaux interradiaux (Figs 162, 163, 164).

Tableau 43. Mesures effectuées sur les coupes aborales fossiles scannées avec les différents types de système nerveux aboral (SNA). DBBab : diamètre aboral du cercle de basales (de la proximale pour F-A25490), DRRad : diamètre adoral du cercle de radiales, HBBRR : hauteur de la coupe aborale, basales et radiales combinées (inclus la proximale pour F-A25490), Hol. : holotype, I : SNA de type-I, B : SNA de type B. Mesures en mm.

Époque	Cat. N°	Espèce	Type	H_{BBRR}	$D_{BB}ab$	$D_{RR}ad$	SNA
Priabonien	F-R54426	*Conocrinus thorenti*		7,5	0,7	2,7	I
Crétacé supérieur	F-A25490	*Bourgueticrinus ellipticus*		10,5	3,5	4,5	I
Bartonien	F-A69937-spc1	*?Democrinus elongatus*		7,2	1,1	2	I-B
Bartonien	F-A69937-spc2	*?Democrinus elongatus*		7,2	1	1,9	I
Yprésien	F-A69944-spc1	*Pseudoconocrinus doncieuxi*		6,7	1,5	2,5	I
Yprésien	F-A82001	*Pseudoconocrinus lavadensis*	Hol.	3,7	1,4	3,7	I
Yprésien	F-A82010	*?Democrinus elongatus*		5,3	0,7	1,1	I
Yprésien	F-A82011	*Globulocrinus amphoriformis*	Hol.	3,4	0,4	0,9	NA
Yprésien	F-A82013	*Cherbonniericrinus requiensis*	Hol.	1,3	0,3	0,7	NA

Les holotypes de *Globulocrinus amphoraformis*, F-A82011, et de *Cherbonniericrinus requiensis*, F-A82013, sont entièrement recristallisés. Chez tous les autres spécimens, seul quelques rares fragments de canaux, souvent pyritisés, ont pu être segmentés. Chez l'holotype de *Pseudoconocrinus lavadensis*, F-A82001, les canaux et le reste de l'ossicule se différencient par une différence d'homogénéité du mineral et non par une différence de densité. Ce qui a causé des difficultés lors de l'interpolation. Le spécimen pour lequel les cavités semblent le mieux préservées est le spécimen 1 de *Democrinus elongatus* F-A69937 (Figs 163G-J).

A l'exception de ?*Democrinus elongatus* F-A69937 spc1, tous les canaux observés peuvent être attribués avec assez de confiance à un réseau de type-I avec deux canaux interradiaux par interrayon.

Chez *C. thorenti* F-R54426, on observe dans deux interrayons deux fragments de canaux qui fusionnent aboralement (Figs 162A-C). Chez *P. doncieuxi* F-A69944, on observe deux débuts de canaux partant de l'anneau nerveux, proches de l'axe radial (Figs 162D-F). De même chez *P. lavadensi* F-A82001 (Figs 162G, H). Cependant, les canaux de ce dernier paraissent plus larges. Des différences existent entre les trois spécimens attribués à ?*Democrinus elongatus*. Le spécimen F-A82010 est mal conservé. Il présente de rares fragments en position interradiale, proches de la surface adorale, qui suggèrent la fusion aborale de deux canaux interradiaux (Figs 163A-C). En revanche, les deux spécimens du lot F-A69937 ont des canaux mieux conservés.

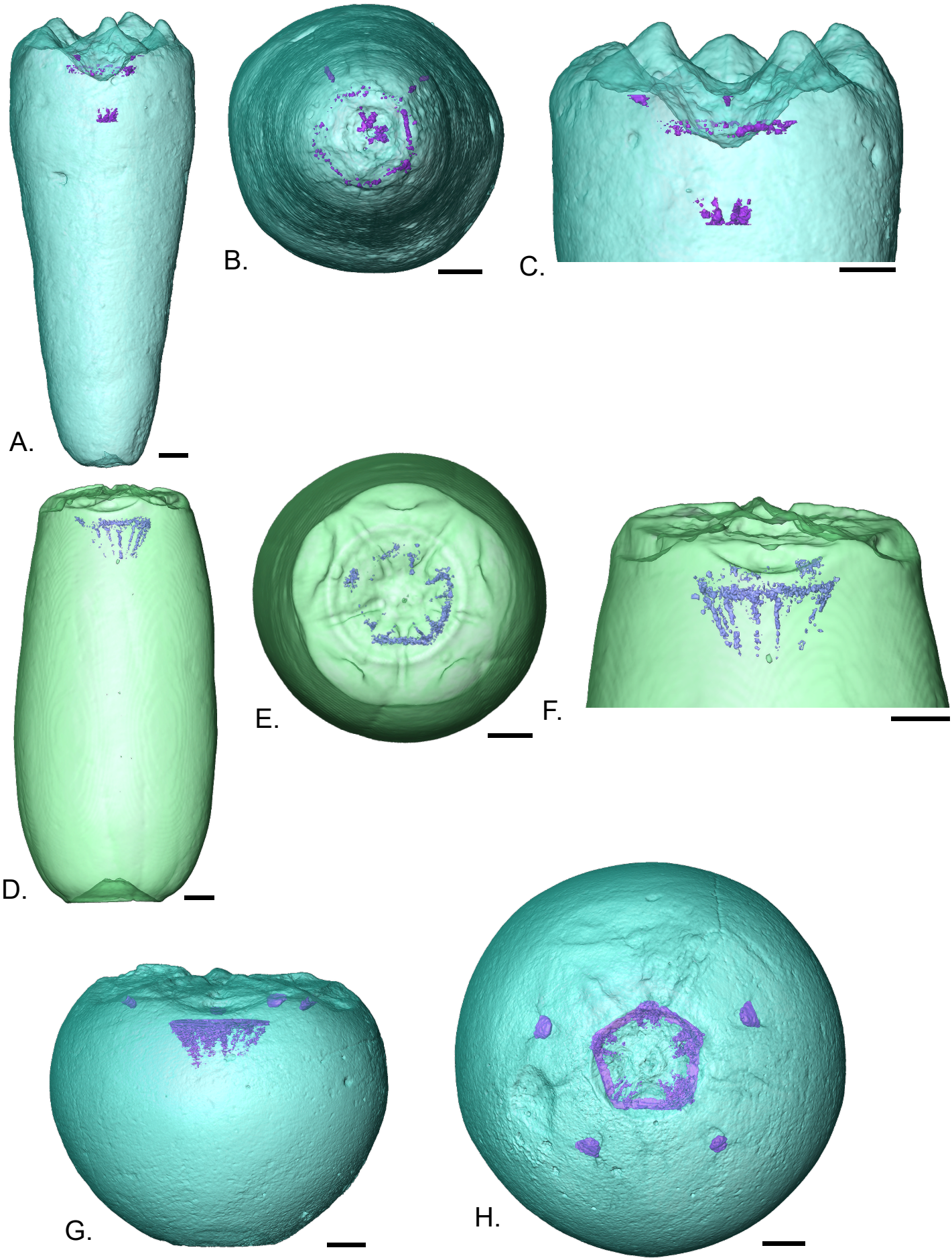


Figure 162. Maillages des cavités du système nerveux aboral (SNA) avec la coupe aborale en transparence. A-C. *Conocrinus thorenti* F-R54426. A. Vue latérale en position interradiale. B. Vue aborale, position interradiale en haut. C. Zoom sur la région adorale en vue latérale en position radiale. D-F. *Pseudoconocrinus doncieuxi* F-A69944-spc1. D. Vue latérale en position radiale. E. Vue aborale, position interradiale en haut. F. Zoom sur la région adorale en vue latérale en position radiale. G, H. *Pseudoconocrinus lavadensis* F-A82001, holotype. G. Vue latérale en position radiale. H. Vue aborale, position radiale en haut. Échelle = 500 µm.

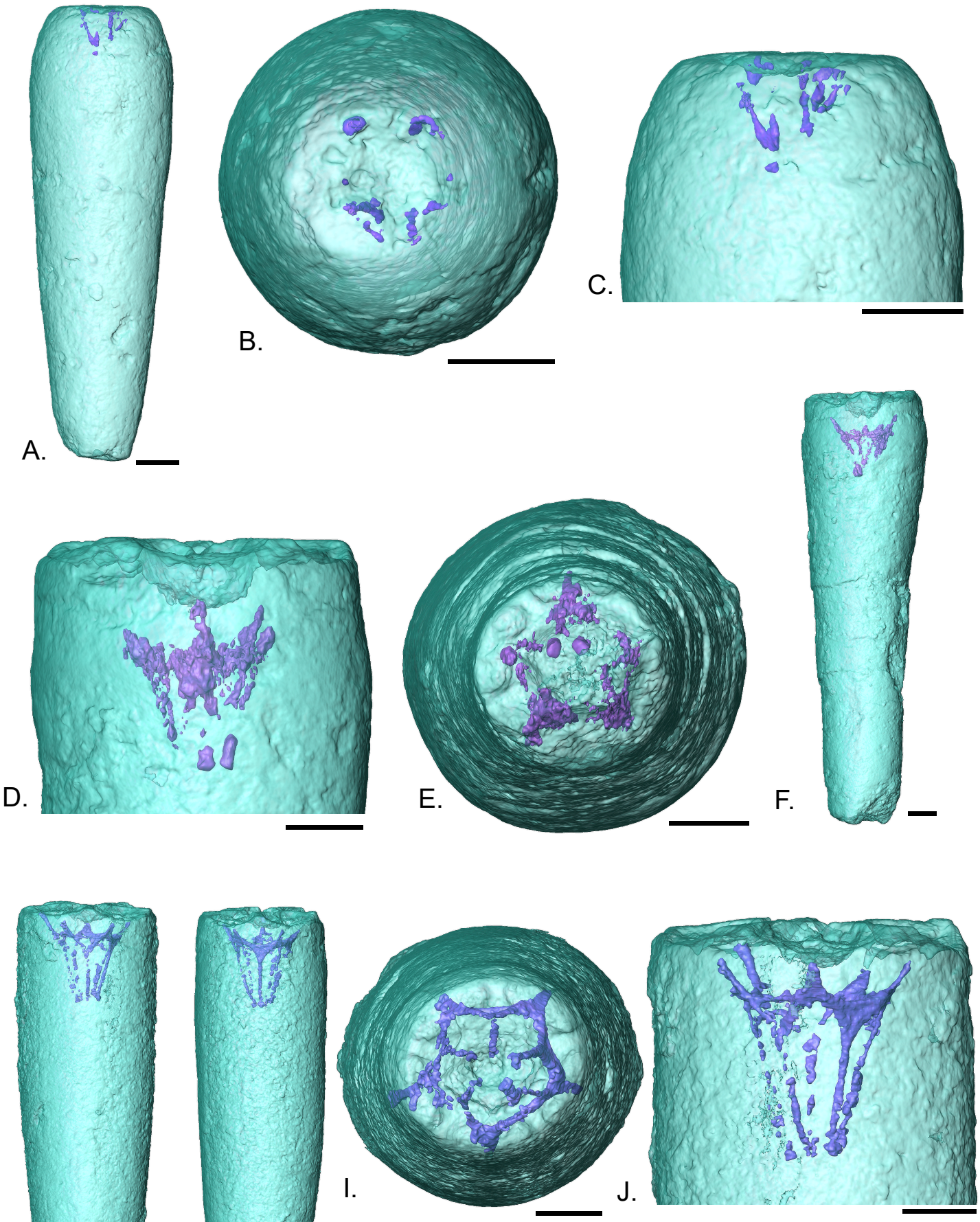


Figure 163. Maillages des cavités du système nerveux aboral (SNA) de différents spécimens de ?*Democrinus elongatus* avec la coupe aborale en transparence. A-C. F-A82010. A. Vue latérale en position radiale. B. Vue aborale, position interradiale en haut. C. Zoom sur la région adorale en vue latérale en position radiale. D-F. F-A69937-spc2. D. Zoom sur la région adorale en vue latérale en position radiale. E. Vue aborale, position interradiale en haut. F. Vue latérale en position interradiale. G-J. F-A69937-spc1. G. Vue latérale en position interradiale. H. Vue latérale d'un autre interrayon. Vue aborale, position interradiale en haut . C. Zoom sur la région adorale en vue latérale en position radiale. Échelle = 500 µm.

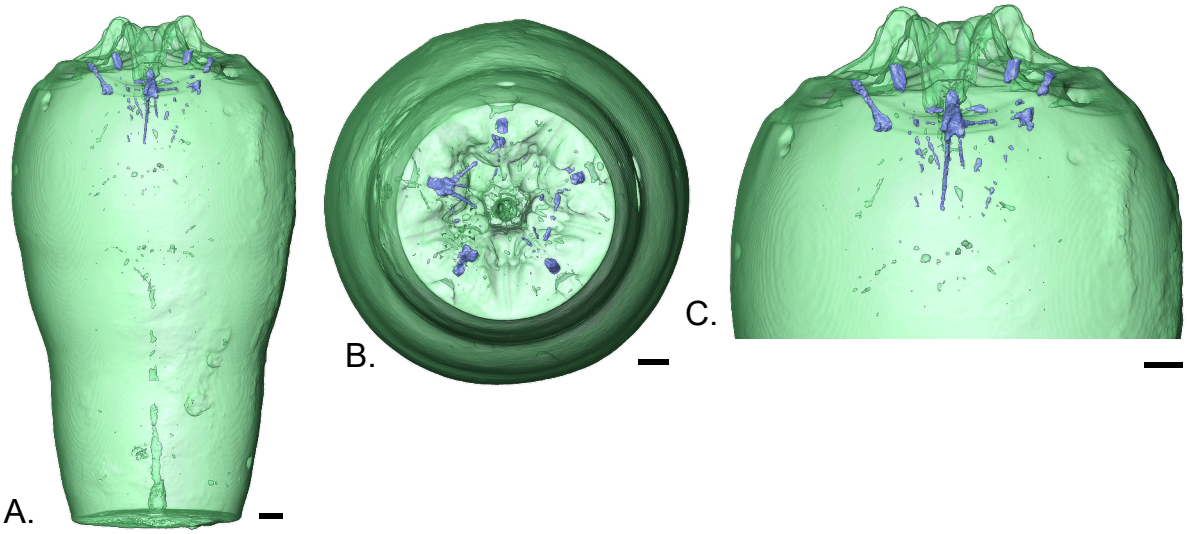


Figure 164. Maillages des cavités du système nerveux aboral de *Bourgueticrinus ellipticus* F-A25490 avec la coupe aborale en transparence. A. Vue latérale en position radiale. B. Vue aborale, position radiale en haut. C. Zoom sur la région adorale en vue latérale en position radiale. Échelle = 500 µm.

Le spécimen 2 présente dans deux interrayons des traces de canaux interradiaux fusionnant aboralement. De même, il présente deux commissures radiales avec des fragments de deux canaux interradiaux partant aboralement (Figs 163D-F). Le spécimen 1 est le mieux préservé. Dans quatre interrayons, il présente des traces claires de deux canaux interradiaux. Plus courts que ceux du spécimen 2, ils fusionnent avec un angle plus obtus. En revanche, un des interrayons possède un seul canal interradial avec une connexion triangulaire et plate avec l'anneau nerveux (Figs 163G-J).

Le système nerveux de *B. ellipticus* F-A25490 présente une commissure radiale où se connectent à la fois le nerf radial avec l'anneau radial et aboralement les deux canaux interradiaux (Fig. 164).

3.2. Discussion

Le scan de *B. ellipticus* confirme l'illustration des canaux faite par Rasmussen (1978). Bohn et Heinzeller (1999), étudiant le SNA de différents Bourgueticrinina actuels posent la même question qui est posée ici : peut-on réconcilier la classification des Bourgueticrinina avec les observations de l'organisation du réseau de canaux du SNA ? En effet, Bohn et Heinzeller (1999), avec la classification de Roux (1978c), où *Bourgueticrinus* est le genre frère de *Democrinus* et *Rhizocrinus* au sein des Bourgueticrinidae, réalisent que cela implique deux apparitions indépendantes du SNA de type B : une fois chez l'ancêtre commun de *Democrinus* et *Rhizocrinus*, et une fois au sein de *Bathycrinus*. Avec nos connaissances actuelles, le réseau de canaux de type B des Rhizocrinidae actuels est une synapomorphie du clade BmP et le réseau de type I des « Rhizocrinidae fossiles » est un caractère plésiomorphe au sein des Articulata.

Différentes possibilités émergent :

(A) les Rhizocrinidae fossiles forment une lignée à part au sein des Rhizocrinidae, dans laquelle a eu lieu une réversion du type B vers le type-I lors de l'apparition de cette famille au Paléocène (Roux *et al.* 2019) avec potentielle disparition de cette lignée au Miocène (dernières columnales attribués à *Paraconocrinus* Roux & Philippe 2021) ;

(B) les Rhizocrinidae fossiles appartiennent à la même lignée que les Rhizocrinidae actuels et il y a une première réversion vers le type-I au Paleocène suivie d'une réversion vers le type B vers le Miocène qui donne les *Democrinus* et *Rhizocrinus* actuels ;

(C) le type B n'est pas l'état de caractère ancestral du clade BmP et on a plusieurs acquisitions indépendantes au sein des différents clades actuels (Atelecrinidae, *Monachocrinus*, *Naumachocrinus*, *Bathycrinus* et Rhizocrinidae actuels) ;

(D) les Rhizocrinidae fossiles ne font pas partie du clade BmP et forment une lignée à part au sein des Bourgueticrinina avec convergence de la morphologie externe de la coupes aborales, et convergence de la prédominance des columnales de type *Conocrinus*.

Y a-t-il une hypothèse plus pertinente que les autres ? L'apparition indépendante du type B au sein de tous les représentants actuels du clade BmP paraît une option peu parcimonieuse. A première vue, il en va de même pour l'hypothèse de double réversion du SNA. Cependant, rappelons que l'inclusion des Atelecrinidae au sein du clade BmP est aussi la conséquence d'une double réversion. A ce jour, nous manquons d'information pour savoir si cette double réversion du SNA est plausible ou pas.

Une option plus parcimonieuse est que les Rhizocrinidae fossiles forment une lignée à part : soit au sein des Rhizocrinidae avec une seule réversion, soit en dehors du clade BmP ce qui n'implique aucune réversion mais une convergence de la morphologie externe du calice et des columnales. Est-il possible de déterminer s'il est plus probable d'avoir une convergence du calice ou une réversion de l'organisation du SNA ?

Un des caractères principaux pour l'attribution des fossiles à la famille des Rhizocrinidae actuels est la présence de columnales avec des synarthries de type-*Conocrinus*. Cependant, ce type de synarthries a été décrit chez les Rhizocrinidae mais aussi chez *Porphyrocrinus thalassae* (Roux 1977). De ce fait, la possibilité de convergence n'est pas à exclure. D'autant plus que l'habitat et le mode de vie des Rhizocrinidae actuels et fossiles est probablement très similaires (ancrage par un appareil radiculaire dans des substrats meubles).

Quant au calice, la morphologie de la surface adorale de *Paraconocrinus* et *Conocrinus* est très différente des Rhizocrinidae actuels (cf. Roux *et al.* 2019), dépassant largement la variation intraspécifique observée actuellement au sein de la famille. *Pseudoconocrinus*, *Carstenicrinus* et les Rhizocrinidae actuels partagent des articulations cunéiformes séparées par une crête interradiale, et des processus interradiaux internes. De plus, Roux *et al.* (2019) établissent que les synarthries de *Carstenicrinus* sont de type *Pseudoconocrinus*. Ce dernier diffère des Rhizocrinidae actuels, notamment par le fait que les aires musculaires adorales des synarthries des radiales ne forment jamais de fosse. Cette différence des synarthries des radiales pourrait être similaire à celle observée entre *Bathycrinus* et *Monachocrinus* où des différences de la forme des aires musculaires adorales reflètent une divergence importante des deux genres.

De plus, dans la section précédente il a été établi que des différences existent entre les brachiales des Rhizocrinidae fossiles pour lesquels les brachiales sont connues et les brachiales des Rhizocrinidae actuels.

Étant donné l'ensemble de caractères discutés, il est possible que les genres *Conocrinus*, *Pseudoconocrinus*, *Paraconocrinus* et *Carstenicrinus* ne fassent pas partie du même clade que les Rhizocrinidae actuels.

Que faire des spécimens identifiés comme potentiellement ?*Democrinus elongatus* dans la littérature (Roux *et al.* 2019 ; Roux *et al.* 2021) ? Leur réseau de type-I de canaux du SNA va dans le sens du doute exprimé lors de l'identification en tant que ?*Democrinus*. Le spécimen F-A82010 ainsi que les deux spécimens du lot F-A69937 présentent des aires musculaires adorales qui forment des petites fosses peu profondes et les aires adorales sont séparées par des crêtes épaisses, différentes de celles des *Democrinus* actuels étudiés. L'identification est effectivement difficile et plus de spécimens seraient nécessaires pour avoir une notion de la variabilité intraspécifique. Comment expliquer que le spécimen 2 a des cavités adorales de type-I alors que le spécimen 1 a un mélange des deux ? Pour *Paraconocrinus*, l'hypothèse a été faite qu'il y a un passage d'un réseau de type B vers un réseau de type I au cours du développement. Cela pourrait aussi être le cas pour les supposés *Democrinus* de l'échantillon F-A69937. Le spécimen 1, avec un mélange des deux types de réseau pourrait être un spécimen en transition ou présentant une anomalie développementale.

- Tous les Rhizocrinidae fossiles étudiés présentent un réseau de canaux du SNA de type I à l'exception d'un spécimen avec un interrayon de type B.
- Il est possible que les taxons fossiles attribués aux Rhizocrinidae appartiennent à un clade frère au clade incluant les BmP et *Paleobathycrinus*.

4. Discussion générale sur la faune fossile

L'étude des brachiales de *Paleobathycrinus* et *Paraconocrinus* complexifie la vision existante de la diversité au sein des Bourgueticrinina.

Paleobathycrinus windi a été catégorisé comme groupe frère des BmP par la similarité de ses brachiales avec celles de la faune actuelle ainsi que la présence d'un réseau de canaux du SNA avec une organisation de type B incluant probablement les brachiales, mais l'absence de brachiales portant des KP. Cette espèce est à ce jour la seule espèce fossile identifiée comme très proche du clade BmP. Sans la découverte de KP nous n'avons pas de certitude quant à l'apparition du clade BmP. Néanmoins, le réseau de canaux du SNA de type B est probablement présent au moins dès le Danien. Ce taxon présente une combinaison de caractères morphologiques partagés entre *Bathycrinus* et *Monachocrinus* comme la forme des aires musculaires adorales (caractère partagé avec *Monachocrinus*) ou, pour la synarthrie trifaciale en IBr1+2 et les extensions latérales des IBr (caractères partagés avec *Bathycrinus*). Sans accès à des brachiales l'attribution de *P. endelmani* au genre *Paleobathycrinus* est incertaine. Quoiqu'il en soit, les columnales illustrées par Klikushin (1982) ne ressemblent pas à celles des *Bathycrinus* et *Monachocrinus* actuels ce qui pourrait suggérer l'exclusion du clade BmP.

L'étude de *Paraconocrinus pyriformis* a soulevé la question de la validité de la famille des Rhizocrinidae telle que définie actuellement (incluant espèces fossiles et actuelles). En effet, la découverte de brachiales au sein des marnes de Possagno a permis d'établir que la morphologie des bras de cette espèce présente plusieurs similarités à celle de *Pseudoconocrinus doncieuxi*. Du fait de leurs différences avec la morphologie des bras des Rhizocrinidae actuels, ces observations réinterrogent sur la position de ces deux genres fossiles par rapport à la faune actuelle.

L'utilisation de la tomographie à rayons X sur plusieurs espèces fossiles a montré qu'une majorité d'entre elles présentent des réseaux de canaux de type-I. L'hypothèse zéro serait que les Rhizocrinidae fossiles font partie de la même lignée que les Rhizocrinidae actuels et qu'il y aurait eu une double réversion du type de SNA. L'hypothèse alternative serait que ces Rhizocrinidae fossiles seraient une lignée distincte des Rhizocrinidae actuels voire externe au clade BmP. Cette dernière hypothèse a été retenue suite à la combinaison des différences au niveau du calice, des brachiales et du SNA (tous des caractères dont l'importance du signal phylogénétique a été réévaluée dans la faune actuelle). De ce fait, il y a des éléments qui permettent d'exclure les genres *Paraconocrinus*, *Conocrinus*, *Pseudoconocrinus* et *Carstenicrinus* des Rhizocrinidae et de suggérer qu'ils forment un clade différent de BmP. Il reste à vérifier les caractères des fossiles attribués à *Cherbonniericrinus* et à *Democrinus* dans des études futures. Cette réévaluation ne peut être faite que suite à une étude approfondie de la variabilité au cours de l'ontogenèse pour les taxons actuels. Elle nécessitera aussi idéalement de trouver de nouvelles brachiales fossiles pour conforter les hypothèses. Nous continuerons de qualifier les genres *Paraconocrinus*, *Conocrinus*, *Pseudoconocrinus* et ?*Democrinus* de « Rhizocrinidae fossiles », faute d'un nouveau terme.

Suite à ces conclusions, les hypothèses proposées par Roux *et al.* (2019) peuvent être partiellement réévaluées. Cependant, nous manquons d'une révision détaillée de tous les *Bourgueticrinus*. Suite à l'étude de la faune actuelle, le seul caractère rassemblant Phrynocrinidae et BmP pédonculés semble être les synarthries de la dististèle de type *Conocrinus* et de type *Porphyrocrinus*. Ceci permet d'inclure les « Rhizocrinidae fossiles » mais exclut tous les *Bourgueticrinus* avec des synarthries de type B*ourgueticrinus* qui ne ressemblent pas spécifiquement aux synarthries de type B*ourgueticrinus* de la mésistèle de

Bathycrinus et *Monachocrinus*. Ceci exclurait probablement *B. ellipticus* du clade des Bourgueticrinina actuels, ce qui entrainerait un changement de nom pour ce clade. Concernant les Rhizocrinidae *sensu* Roux *et al.* (2019) cette définition exclurait probablement *Carstenicrinus baculatus* (Klikushin, 1982). D'après les illustrations des synarthries faites par Rasmussen (1961) ces caractères diagnostiques maintiendraient probablement *C. constrictus* (von Hagenow, *in* Quenstedt, 1876) du Campanien et *C. danicus* (Nielsen, 1913) du Danien au sein du même clade que les Bourgueticrinina actuels. Néanmoins, des analyses au MEB devraient être faites sur ces ossicules pour confirmer ces hypothèses. Dès le Paléocène, on pourrait avoir au moins deux lignées : une lignée des « Rhizocrinidae fossiles » et une lignée BmP avec *Paleobathycrinus*. Dès l'Eocène, on aurait potentiellement une ligné des Phrynocrinidae avec l'apparition d'*Eocenocrinus* (même si Rouse *et al.* 2013, suggèrent que cette séparation a lieu au Crétacé). La lignée des « Rhizocrinidae fossiles » s'éteindrait potentiellement après la limite Eocène-Oligocène avec un dernier représentant de *Paraconocrinus* au Miocène (Roux & Philippe 2021). Le moment de la diversification des BmP reste incertaine. De nos jours, se distingue un clade BmP comprenant *(i)* les Rhizocrinidae actuels dont la classification doit être réévaluée suite aux travaux moléculaires ; *(ii)* les genres *Bathycrinus*, *Monachocrinus,* et *Naumachocrinus* tous les trois dans des lignées différentes ; *(iii)* les Atelecrinidae. De ce fait, pour revenir sur les hypothèses de Roux *et al.* (2019) : *Cherbonniericrinus* n'est probablement pas de la même lignée que *Paraconocrinus*, et *Naumachocrinus* n'est effectivement pas de la même lignée que *Bathycrinus* mais n'appartient pas non-plus à une lignée incluant *Bourgueticrinus ellipticus* et *B. fischeri*.

Commentaire sur Dolichocrinus

Une espèce fossile souvent associée aux Bourgueticrinina est *Dolichocrinus aberrans* (de Loriol, 1891). Il s'agit d'une espèce trouvée généralement en faible quantité dans différents gisements jurassiques (Bathonien – Tithonian, Jurassique) du Portugal (Algarve, de Loriol 1891), de France (Ardèche, de Loriol 1882 ; Charbonnier *et al.* 2007 ; Charbonnier 2009 ; Hess, 2012), de Suisse (Ausich *et al.* 1999) et de Crimée (Klikushin 1987). Elle a aussi été identifiée dans des gisements polonais, mais cette identification est douteuse et les spécimens doivent être revus (cf. Pisera & Dzik 1979 ; Salamon & Gorzelak 2007). L'hypothèse que cette espèce soit un ancêtre des Bourgueticrinina a permis de proposer que la lignée des Bourgueticrinina aurait pu apparaître au Jurassique (Bourseau *et al.* 1991 ; Améziane & Roux 1997).

Dolichocrinus est uniquement connu par des cercles de radiales. Ces dernières ont la particularité d'être extrêmement allongées. Rasmussen (1978, p.926) propose que les longues radiales pourraient être un caractère partagé entre *Dolichocrinus* et *Naumachocrinus*. Cette hypothèse d'affinité sur base des radiales est reprise par Bourseau *et al.* (1991) et Améziane & Roux (1997). L'étude des synarthries des radiales de *Naumachocrinus* faite dans ce chapitre confirme que les longues radiales ne sont qu'une convergence (cf. illustrations de *Dolichocrinus* de Sahune dans l'Annexe 3E). Cette convergence pourrait-elle être due à l'environnement ? La distribution de *Naumachocrinus* est très large : entre 500 et 1500 m de profondeur selon Tunnicliffe *et al.* (2016). Cette gamme de profondeur est partagée par d'autres Bourgueticrinina actuels qui ne présentent pas de radiales allongées (*e.g.* McKnight 1973 ; Rogacheva *et al.* 2013). Il s'avère également que de très nombreux spécimens de *Dolichocrinus* ont été retrouvés dans des sites identifiés comme étant des suintements froids fossiles, habitat qui n'est pas partagé par *Naumachocrinus* (Annexe 3E). Enfin, des études préliminaires sur des fragments potentiellement attribuables à *Dolichocrinus*, suggèrent des canaux du SNA avec un réseau de type-I.

En conclusion, l'attribution de *Dolichocrinus* à une même lignée que les Bourgueticrinina ne peut pas être assurée. Il n'est à ce jour pas possible de confirmer ou d'infirmer si les radiales allongées retrouvées à la fois chez *Dolichocrinus* et *Naumachocrinus* sont une convergence. Ainsi, il n'est pas pertinent de dater l'apparition des Bourgueticrinina au Jurassique en se basant sur l'association avec *Dolichocrinus*.

- Le réseau de canaux du SNA de type B est présent au moins dès le Danien.
- Sans découverte de KP, nous n'avons pas de certitude quant à l'apparition du clade des BmP.
- Les caractères diagnostiques de la famille des Rhizocrinidae doivent être revus.
- Si les columnales de type *Conocrinus* et de type *Porphyrocrinus* sont utilisés comme caractères diagnostiques des Bourgueticrinina pédonculés le genre *Bourgueticrinus* serait exclu des Bourgueticrinina.
- Les fossiles les plus anciens attribuables à la lignée des Bourgueticrinina actuels sont des *Carstenicrinus* du Campanien.
- Avec nos connaissances actuelles, il n'est pas pertinent de retracer l'apparition des Bourgueticrinina au genre *Dolichocrinus* au Jurassique.

Chapitre V : Conclusion et perspectives

Combinant CTscan et MEB, l'étude détaillée de la morphologie et de l'ontogenèse des calices et brachiales de différents Bourgueticrinina actuels a permis de clarifier la variabilité des caractères, et ainsi d'établir des hypothèses de caractères diagnostiques pour les différents genres. L'utilisation de données moléculaires a permis de corroborer une partie des hypothèses, clarifiant plusieurs liens de parenté et permettant de mieux appréhender ce clade. Une meilleure compréhension de la variation intraspécifique a notamment permis de mieux percevoir le signal phylogénétique du *knobby process* et du réseau de type B des canaux du SNA, synapomorphies du clade BmP. Ce travail a permis la réévaluation de certains fossiles, qui complexifient les liens de parenté entre faune actuelle et fossile, remettant en cause les hypothèses les plus récentes.

Ce travail conforte l'importance de l'échantillonnage ; ce dernier étant souvent la limite principale de la réévaluation des caractères morphologiques. Ce travail est une étude exploratoire qui apporte un éclairage nouveau quant à l'analyse des caractères morphologiques et qui servira de base pour des travaux futurs. On ne peut que répéter que cela est une limite importante et que des nouveaux échantillons pourront changer notre compréhension de ces taxons.

Plusieurs lacunes persistent. Ainsi, la diversité morphologique au sein des Phrynocrinidae reste à explorer. Des échantillons avec des bras sont disponibles pour les taxons manquants dans cette analyse. Leur étude permettra de mieux appréhender la diversité d'organisations du SNA et des plaques des pinnules dans ce clade et ainsi mieux comprendre le lien entre cette famille et les BmP.

De même, des travaux préliminaires montrent que la partie distale des bras présente une panoplie des caractères qui contiennent fort probablement du signal phylogénétique. Déterminer ces caractères permettrait de clarifier d'autant plus les différences entre les bras de « Rhizocrinidae fossiles » et Rhizocrinidae actuels en utilisant les brachiales plus distales retrouvées dans les marnes.

Quant à l'ontogenèse, les échantillons de la campagne Norbi dont proviennent les *Bathycrinus carpenterii* utilisés ici sont très nombreux et incluent des stades encore plus jeunes que les spécimens étudiés. Leur étude pourrait apporter des informations supplémentaires notamment sur la mise en place des canaux du SNA, et des synarthries trifaciales.

Afin de quantifier les différences, il serait d'intérêt de compléter cette étude avec de la morphométrie. Par exemple, l'utilisation de morphométrie géométrique 3D pourrait permettre de mieux comprendre la variation au sein des synarthries des radiales et des brachiales des Rhizocrinidae actuels et fossiles. De même, on pourrait imaginer de quantifier les différences topologiques des KP au sein des Atelecrinidae afin de tester l'intérêt de cette structure pour discriminer les espèces. L'échantillon F296825 avec ses centaines de *Paratelecrinus* sp. pourrait être excellent pour établir la variation intraspécifique de cette structure.

Le travail sur la morphologie devrait aussi inclure des phylogénies basées sur des données morphologiques. Ceci facilitera la recherche de l'arbre plus parcimonieux et permettrait d'inclure les taxons actuels et fossiles dans une même analyse.

Quant au travail moléculaire, une des premières étapes serait d'essayer de rajouter les taxons manquants. Notamment, des spécimens de *Discolocrinus* collectés récemment au SOI et au

NIWA pourraient potentiellement fournir des informations quant à la position de cette espèce avec ce KP si particulier. De plus, la non-résolution de plusieurs nœuds suggère que des nouveaux marqueurs devraient être ajoutés à l'analyse. Un marqueur qui pourrait potentiellement permettre de résoudre des nœuds au sein des familles est l'espaceur interne transcrit (ITS) (*e.g.* Garzia *et al.* 2021). De plus, comme pour les Holopodidae, les essais de préparation de banques de séquençage d'ADN ancien n'ont pas eu de succès. Cependant, les protocoles peuvent être optimisés. Réussir à avoir accès aux données moléculaires des spécimens de collections plus anciens pourrait donner accès notamment à des séquences de *Sibogacrinus*, *Cherbonniericrinus* et plusieurs espèces de *Democrinus*.

Différents nouveaux fossiles pourraient apporter des nouveaux éléments pour la compréhension de l'évolution du clade BmP qui présente finalement relativement peu de représentants fossiles. Ainsi, certaines brachiales et columnales pourraient être attribuées à *Monachocrinus* (M. Roux et A. Gale comm. pers.). Un spécimen qui devra être étudié pour pouvoir mener à bien cette discussion est le spécimen NHM-E38715. Il s'agit d'un *Democrinus londinensis* (Forbes, 1852) illustré par Rasmussen (1972). Selon l'illustration, ce spécimen présente la proxistèle et la mesistèle connectées au calice, ainsi que des brachiales. Les marnes de Londres contiennent un faible taux de calcaire et permettent une bonne préservation des spécimens sans recristallisation. Il est donc très important de passer ce spécimen au tomographe à rayons X. Malheureusement, il n'a pas été trouvé dans les collections du NHM (A. Gale comm. pers.).

Il a été mentionné à plusieurs reprises qu'une étude devrait porter sur l'ontogenèse des différents Rhizocrinidae actuels et fossiles afin de mieux appréhender la variabilité des caractères morphologiques. Comme indiqué, les coupes aborales de *Pseudoconocrinus doncieuxi* utiliseés par Roux (1978b) et les séries utilisées par Kjaer et Thomsen (1999) sont des échantillons fossiles avec plusieurs spécimens juvéniles propices à ce type d'étude.

Finalement, comme pour les Holopodidae, notons l'importance de l'histologie. Les travaux de Bohn et Heinzeller (1999) ainsi que ceux de Carpenter (1884) ont permis des avancées majeures dans la compréhension de l'anatomie et la biologie de ces organismes, qui se révèlent essentielles pour comprendre l'origine des caractères. Je suis convaincu que ce sont les travaux histologiques qui permettront au mieux de clarifier le lien entre les Atelecrinidae et les Bourgueticrinina pédonculés.

DISCUSSION GÉNÉRALE

I. Utilisation des caractères morphologiques internes

L'objectif de cette thèse était d'évaluer si l'étude de caractères morphologiques internes permettait d'accéder à des nouveaux caractères morphologiques *(i)* robustes à la variabilité intra-taxon, *(ii)* congruents avec les données moléculaires, et *(iii)* transposables au registre fossile. Ceci dans le but de réévaluer la taxonomie des crinoïdes actuels et fossiles pour mieux comprendre leur évolution.

L'étude approfondie de différents caractères morphologiques internes, en tenant compte de leur variation notamment au cours de la croissance, a montré son intérêt à la fois chez les Holopodidae et les Bourgueticrinina. Elle a permis de déterminer des nouveaux caractères morphologiques qui semblent peu varier aux niveaux taxonomiques du genre et de la famille. Ainsi, malgré un faible échantillonnage, la morphologie des synarthries des radiales, proposée comme caractère par Roux *et al.* (2019) pour les Rhizocrinidae, semble pouvoir être appliquée à d'autres clades de crinoïdes pour différencier les genres. De même, malgré des contraintes architecturales et fonctionnelles, la morphologie 3D des brachiales semble aussi porter du signal phylogénétique. Des travaux futurs devront essayer de tester l'impact de l'environnement sur la morphologie des brachiales afin de permettre une meilleure interprétation de leurs caractères.

Au moins pour les Bourgueticrinina, plusieurs des caractères morphologiques internes observés sont congruents avec les données moléculaires. Ainsi, les différences observées entre taxons pour le *knobby process*, les synarthries des radiales, et le système nerveux aboral sont au moins en partie reflétées dans les arbres obtenus par les méthodes d'inférence bayésienne et par maximum de vraisemblance. Ceci est un argument supplémentaire en faveur du fait que ces caractères ont un intérêt diagnostique et suggère qu'ils sont porteurs de signal phylogénétique. Dans le cas des Holopodidae, des analyses moléculaires futures pourront peut-être aider à mieux appréhender l'utilité de caractères fortement affectés par des contraintes architecturales.

Cette étude a ainsi permis de proposer des nouveaux caractères diagnostiques pour différents taxons et de remettre en question d'autres.

Plusieurs de ces caractères morphologiques ont pu être retrouvés dans le matériel fossile. Ceci a permis de *(i)* proposer des nouvelles hypothèses taxonomiques ; *(ii)* déterminer le besoin de réétudier le matériel à disposition pour plusieurs taxons ; *(iii)* réaliser qu'avec nos connaissances actuelles, le matériel existant à ce jour pour certains taxons ne présente pas les caractères morphologiques nécessaires pour s'assurer de la validité de l'hypothèse taxonomique. L'observation de ces caractères internes a ainsi permis de proposer des nouvelles hypothèses de parenté entre taxons fossiles et actuels. Même si ces hypothèses se doivent d'être testées avec plus de matériel fossile, ces observations suggèrent que l'étude de caractères internes pourrait être d'intérêt pour la réévaluation taxonomique du registre fossile.

Ces résultats n'amoindrissent pas pour autant l'intérêt de la morphologie externe : les deux sources de caractères sont complémentaires. Ainsi, pour une partie du registre fossiles les caractères externes sont les seuls à disposition pour des raisons taphonomiques (Hess *et al.* 1999). A mes yeux, les caractères morphologiques externes ont un intérêt certain pour différencier les espèces au sein d'un genre, si la variation intraspécifique le permet, notamment en combinaison avec des données moléculaires. Cela a déjà pu être fait par exemple au sein de *Nesometra* (Pratama *et al.* 2024) ou *Sarametra* (Mao *et al.* 2025). Les caractères internes étudiés ici ont été utiles à des échelles taxonomiques au niveau du genre ou de la famille. Il est probable qu'à l'échelle de l'espèce moins de différences soient perceptibles.

1. Commentaire sur certains caractères

Un caractère important découle des travaux de cette thèse, à savoir, l'organisation des canaux du système nerveux aboral. Comme j'ai pu l'explorer notamment à travers l'étude des Bourgueticrinina, ce caractère, peu étudié à ce jour, est souvent congruent avec les données moléculaires. Le nombre de canaux des radiales a aussi pu être appliqué pour différencier *(i) Nesometra* d'*Antedon* (Pratama *et al.* 2024) ; *(ii)* le clade de *Promachocrinus* et *Florometra mawsonii* du clade contenant les autres espèces de *Florometra* (Eléaume 2006 ; Hemery *et al.* 2013) ; *(iii) Caledonicrinus* du clade contenant les Isocrinida, Cyrtocrinida et Hyocrinida (Heinzeller 1998 ; Cohen & Pisera 2016). Cependant, chez les Septocrinidae, la fusion des deux canaux au niveau des radiales est un caractère homoplasique. Pour distinguer les taxons il semble nécessaire d'étudier le réseau dans son entièreté. Il faut donc combiner l'observation du nombre de canaux de la radiale avec l'observation du nombre de canaux traversant les basales et la morphologie de ces canaux. Il serait intéressant dans des travaux futurs d'explorer la diversité morphologique de ces structures et la variabilité intrataxon en dehors des Bourgueticrinina ainsi que de combiner l'étude des canaux avec l'étude histologique des nerfs en eux-mêmes pour clarifier le lien existant entre les deux. Ce caractère semble aussi être pertinent pour l'étude des taxons fossiles. Ainsi, les canaux calicinaux *sensu* Grimmer et Holland (1990) observés au sein des Holopodidae sont aussi présents chez le genre de Cyrtocrinida pédonculé fossile *Eugeniacrinites* (Jaekel 1891 : pl. 40 figs 7, 8). Ceci va dans le sens de l'hypothèse d'acyclicité des Holopodidae proposée par Grimmer et Holland (1990), et suggère que le canal calicinal pourrait être une synapomorphie d'un clade incluant Holopodidae et Eugeniacrinitidae, sinon de tous les Cyrtocrinida. En outre, la famille fossile des Encrinidae Dujardin & Huppé, 1862, qui forment actuellement leur propre ordre fossile au sein des Articulata, présente une organisation unique où deux canaux sortent sur la surface adorale de la radiale (Beyrich 1857 : pl. 1 fig. 12). Le lien entre ces différentes organisations est à étudier en détail en intégrant les formes fossiles et l'ontogenèse.

Parmi les caractères morphologiques internes étudiés au cours de cette thèse, il a été montré que les brachiales ont potentiellement un intérêt pour la taxonomie. L'idée que les brachiales portent aussi des caractères utiles pour la taxonomie n'est pas nouvelle. Ainsi, les caractères morphologiques des brachiales ont joué un rôle important dans la classification des Isocrinida où, utilisée sans information sur l'ontogenèse, ils ont mené à des classifications diverses qui se sont avérées incongruentes avec les données moléculaires (*e.g.* Améziane-Cominardi & Roux 1994 ; Améziane *et al.* 2021, 2023). A ce jour, la variation des caractères morphologiques des bras et leur pertinence pour la taxonomie restent peu explorées en dehors des Isocrinida (*e.g.* Roux *et al.* 2009 ; Améziane *et al.* 2021). Ainsi, chez les comatules, l'anatomie interne des brachiales est proposée pour la taxonomie au moins dès Carpenter (1888) mais son utilisation reste rare (Clark 1921 ; Macurda & Meyer 1975). Eléaume *et al.* (2004) ont fait la distinction entre deux espèces du genre *Thalassometra* Clark, 1907 (Thalassometridae, Comatulida) en utilisant comme caractère la morphologie du sillon adoral et des différences microstructurales des aires musculaires adorales. Similairement, Eléaume (2006), différencie les deux espèces de *Notocrinus* Mortensen, 1917 (Notocrinidae Mortensen, 1918, Comatulida), entre autres, grâce à des différences au niveau des proportions des aires ligamentaires et musculaires de la IBr1. Ce caractère semble aussi se prêter à l'étude des taxons fossiles. En dehors des exemples de cette thèse, l'ordre fossile des Millericrinida semble présenter des synarthries musculaires avec un épais rebord adoral se finissant souvent par une petite aire arrondie avec une microstructure rugueuse (*e.g.* Loriol 1882-1884 : pl. 61 figs 1c, 5e). Celles-ci sont absentes des Isocrinida actuels (*e.g.* Carpenter 1884), dont *Proisocrinus ruberrimus* (Allexandre 2024), ce qui pourrait

être en faveur d l'hypothèse de convergences de la morphologie externe entre certains Isocrinida et Millericrinida (Améziane *et al.* 2023).

Un autre caractère à (ré)explorer pour la taxonomie est la morphologie des spicules et plaques des sillons ambulacraires des pinnules. Cette thèse, dans la continuité des travaux de Mironov (2000), Mironov et Pawson (2014), et Roux et Messing (2017), a permis une exploration plus poussée des pinnules grâce à l'intégration d'une part de nombreux spécimens et d'autre part à la diversité des taxons analysés au sein des Comatulida pédonculés. Ces travaux confirment l'intérêt des caractères des pinnules pour la systématique des Bourgueticrinina. Cependant, cette exploration doit être poursuivie, notamment chez les Atelecrindiae. L'étude de l'ontogenèse de ces plaques pourrait également aider à polariser ce caractère comme cela a pu être en partie fait chez les Hyocrinidae (Roux & Lambert 2011). En effet, les plaques des pinnules se sont avérées de grand intérêt pour la systématique de ce groupe (Mironov & Sorokina 1998 ; Améziane & Roux 2010 ; Roux & Lambert 2011 ; Roux *et al.* 2013). Clark (1921) a abondamment étudié les plaques de couverture de différentes espèces de comatules. Ses observations, ainsi que celles de Carpenter (1884) et Dilwyn (1940) notamment, seraient à réétudier en tenant compte de nos connaissances actuelles sur la systématique des comatules. Mao *et al.* (2025) et Virgili *et al.* (2023) proposent des différences au niveau des pinnules (*e.g.* proportions des pinnulaires proximales, nombre de pinnulaires) mais ne regardent pas la microstructure des plaques présentes le long du sillon ambulacraire. La microstructure des plaques des pinnules pourrait aussi être d'intérêt pour les Isocrinida (*e.g.* Carpenter 1884). Des études au MEB sont nécessaires chez tous les taxons pour bien pouvoir comparer la microstructure. La possibilité de transposer ce caractère sur le fossile est très limitée avec, à ma connaissance, peu de spécimens préservant ces structures. La microstructure des plaques sur des fossiles à préservation exceptionnelle reste à ma connaissance inconnue.

L'exemple de Gale et Stevenson (2025) soulève plusieurs réflexions quant à l'importance de l'étude de l'ontogenèse et de la variabilité intraspécifique. En effet, ces auteurs créent des nouvelles espèces de Saccocomidae d'Orbigny, 1852 à partir de radiales uniques. A aucun moment ils ne tiennent compte de la possibilité que ces radiales puissent *(i)* être des radiales de spécimens juvéniles (comparables à Fig. X) ; *(ii)* des ossicules dont la forme a été affectée par la taphonomie ; *(iii)* que des contraintes fonctionnelles pourraient mener à des convergences. Par cette approche typologique est créé une parataxonomie. Y a-t-il un intérêt à une parataxonomie des brachiales, telle qu'elle existe déjà depuis plusieurs décennies pour les pluricolumnales (*i.e.* fragments de pédoncule avec plusieurs columnales) d'Isocrinida par exemple (Rasmussen 1961, p. 409) ? Les taxons sont démultipliés à des fins de communication entre experts et avec la promesse d'un intérêt pour la stratigraphie. Or, cela ne peut pas fonctionner si les parataxons se basent sur des caractères homoplasiques.

2. Tissus mous

L'utilisation de tissus mous avec un but taxonomique a, à ma connaissance, été sous-étudiée chez les crinoïdes (*e.g.* Heinzeller 1998 ; Saulsbury 2019). Ceci pourrait être en partie dû à la forte importance donnée à la comparaison entre faune actuelle et faune fossile, où les seuls caractères accessibles sont ceux des ossicules. De plus, l'accès à ces caractères est généralement invasif et peut être techniquement compliqué. Dans cette thèse, j'ai essayé d'utiliser des caractères tels que le système nerveux aboral, les replis de tissus du sillon ambulacral des pinnules, et les sacculi. Le SNA, proposé par Heinzeller 1998 et Bohn et Heinzeller 1999, est particulièrement d'intérêt car un proxy existe sous la forme des canaux du

calice, ce qui permet donc d'être appliqué partiellement au registre fossile. Cela est aussi le cas pour les cavités cœlomiques chez certaines espèces de comatules (Saulsbury 2019). De nombreux autres caractères sont évidemment à explorer au sein de la faune actuelle. Ainsi, sachant que le système digestif des crinoïdes semble présenter une certaine diversité morphologique (Lahaye & Holland 1984 ; Holland *et al.* 1991 ; Heinzeller & Welsch 1994 ; Ezhova & Malakhov 2020) son étude pourrait être d'intérêt comme cela a été montré chez les échinides (Ziegler *et al.* 2008, 2009). Un autre caractère classiquement évoqué est l'organisation du tegmen, utilisé déjà en partie chez les Comatulidae (*e.g.* Clark 1915 ; Summers *et al*. 2014). Clark (1921) a décrit une grande variabilité morphologique pour la disposition de la bouche et des sillons ambulacraires sur le tegmen au sein de cette famille. Cette diversité n'a pas encore été explorée en tenant compte des phylogénies moléculaires.

Comme pour les caractères des ossicules, il faudrait étudier la diversité intraspécifique (notamment celle liée à l'ontogenèse) et essayer d'appréhender au mieux le fonctionnement des organes avant de pouvoir les utiliser pour la classification des espèces.

II. Interprétation du registre fossile et effet des crises biologiques sur les crinoïdes

Plus de recherches et du nouveau matériel fossile sont nécessaires pour pouvoir étudier l'impact des crises biologiques sur les crinoïdes. Néanmoins, certaines observations ont pu être faites.

Dans l'état actuel de nos connaissances, la morphologie générale du squelette des Holopodidae semble relativement inchangée depuis le Cénomanien, à l'exception du sillon du canal radial qui semble avoir été perdu chez *Cyathidium* après le Miocène. Cette relative stabilité des caractères morphologiques depuis le Crétacé va dans le sens de l'hypothèse de Roux (1987) selon laquelle la crise Crétacé-Paléogène (K-Pg) et la transition de l'Eocène à l'Oligocène (E-O) n'auraient pas eu d'impact majeur sur les crinoïdes. Davantage d'études sur la biologie et la morphologie de ces organismes sont nécessaires pour comprendre l'impact des changements environnementaux.

Au contraire, chez les Bourgueticrinina, étant donné nos connaissances actuelles, la distinction entre une lignée *Bourgueticrinus*, une lignée « Rhizocrinidae fossiles » et une lignée BmP implique que les crises K-Pg et E-O ont eu potentiellement un effet majeur sur ces clades. En effet, la lignée *Bourgueticrinus* qui se diversifie au Crétacé se serait éteinte avec la crise K-Pg. Cela aurait laissé une niche vacante pour la diversification des « Rhizocrinidae fossiles » à l'Eocène, potentiellement à partir du genre *Carstenicrinus*. Cette lignée s'éteint, à son tour, en grande partie après la crise E-O. La lignée des BmP se développerait après cette crise. Le refroidissement climatique important est proposé comme à l'origine des disparitions/apparitions lors de cette crise (*e.g.* McKinney *et al.* 1992, Invany *et al.* 2000) ce qui tend à suggérer que le clade BmP aurait potentiellement été mieux adapté à ce changement d'environnement. L'absence d'une révision précise du genre *Bourgueticrinus* ainsi que le faible nombre de fossiles de l'Oligocène et du Néogène ne permet pas d'étayer plus nos hypothèses.

III. Conclusion

Suite aux travaux d'Améziane *et al* (2023) et de Roux *et al.* (2013), les approches de cette thèse ont été d'intégrer à la fois des données sur la variabilité des caractères morphologiques internes et externes intra-taxon, la variation des caractères au cours de la croissance et des données moléculaires pour mieux appréhender la diversité des faunes de crinoïdes actuelles. Appliqué

aux Holopodidae et aux Bourgueticrinina, cela a permis de déterminer le potentiel intérêt taxonomique de plusieurs caractères morphologiques internes, à savoir les canaux du système nerveux aboral, les synarthries des radiales et la morphologie des primibrachiales. Ces caractères ont pu être transposés avec succès dans le matériel fossile. Ces résultats pourraient permettre d'amorcer la réévaluation taxonomique nécessaire pour les faunes fossiles et actuelles.

Bibliographie

Agnini, C., Fornaciari, E., Raffi, I., Catanzariti, R., Pälike, H., Backman, J. & Rio, D. (2014a) Biozonation and biochronology of Paleogene calcareous nannofossils from low and middle latitudes. *Newsletters on Stratigraphy*, 47 (2), 131–181. https://doi.org/10.1127/0078-0421/2014/0042

Agnini, C., Capraro, L., Giusberti, L., Boscolo Galazzo, F., Fornaciari, E., Luciani, V., Papazzoni, C.A. & Rio, D. (2014b) Post-Conference Field Trip Guidebook: The Paleogene of the Central-Eastern Veneto Region (northeastern Italy) July 5-6, 2014. *In*: Ferrara, Italy, p. 48.

Aleotti, A., Wilkie, I.C., Yañez-Guerra, L.A., Gattoni, G., Rahman, T.A., Wademan, R.F., Ahmad, Z., Ivanova, D.A., Semmens, D.C., Delroisse, J., Cai, W., Odekunle, E., Egertová, M., Ferrario, C., Sugni, M., Bonasoro, F. & Elphick, M.R. (2022) Discovery and functional characterization of neuropeptides in crinoid echinoderms. *Frontiers in Neuroscience*, 16, 1006594. https://doi.org/10.3389/fnins.2022.1006594

Allexandre, I. (2024) A bout de nerfs : convergence du système nerveux aboral des crinoïdes pédonculés. Mémoire de Master 1. Sorbonne Univeristé - Muséum Nationale d'Histoire Naturelle

Amemiya, S., Omori, A., Tsurugaya, T., Hibino, T., Yamaguchi, M., Kuraishi, R., Kiyomoto, M. & Minokawa, T. (2016) Early stalked stages in ontogeny of the living isocrinid sea lily *Metacrinus rotundus*. *Acta Zoologica*, 97, 102–116.

Améziane, N., Bourseau, J.-P., Heinzeller, T. & Roux, M. (1999) Les genres *Cyathidium* et *Holopus* au sein des Cyrtocrinida (Crinoidea; Echinodermata). *Journal of Natural History*, 33 (3), 439–470. https://doi.org/10.1080/002229399300335

Améziane, N., Bourseau, J.-P., Heinzeller, T. & Welsch, U. (1998) The "young *Holopus*" of Carpenter 1884: Juvenile stage or a species of its own? *In*: Mooi, R. & Telford, M. (Eds), *Echinoderms: San Francisco. Proceedings of the Ninth International Echinoderm Conference, San Francisco, California, USA, 5-9 August 1996*. Balkema, Rotterdam, pp. 121–125.

Améziane, N., Eléaume, M. & Roux, M. (2021) Ontogeny of non-muscular brachial articulations in Balanocrininae (Echinodermata, Crinoidea): iterative trajectories or phylogenetic significance? *Zoomorphology*, 140 (1), 47–67. https://doi.org/10.1007/s00435-020-00508-y

Améziane, N., Eléaume, M. & Roux, M. (2023) Classification of Isocrinida (Echinodermata: Crinoidea) with the description of a new extant genus and species from the western Pacific. *Zoological Journal of the Linnean Society*,, zlad101. https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlad101

Améziane, N. & Roux, M. (1997) Biodiversity and historical biogeography of stalked crinoids (Echinodermata) in the deep sea. *Biodiversity and Conservation*, 6, 1557–1570.

Améziane, N. & Roux, M. (2005) Environmental control versus phylogenic fingerprint in ontogeny: The example of the development of the stalk in the genus *Guillecrinus* (stalked crinoids, Echinodermata). *Journal of Natural History*, 39 (30), 2815–2860. https://doi.org/10.1080/00222930500060595

Améziane, N. & Roux, M. (2010) Stalked crinoids from Tasmanian seamounts. Part 1: Hyocrinidae. *Journal of Natural History*, 45 (3–4), 137–170. https://doi.org/10.1080/00222933.2010.520825

Améziane-Cominardi, N. (1989) Distribution bathymétrique des Pentacrines du Pacifique occidental: essai de modélisation et d'application aux faunes du Lias (problèmes de tectono-eustatisme au cours du rifting téthysien). PhD. Université Claude Bernard - Lyon 1

Améziane-Cominardi, N., Bourseau, J.-P., Avocat, R. & Roux, M. (1990) Les Crinoïdes pédonculés de Nouvelle-Calédonie: inventaire et réflexions sur les taxons archaïques. *In*: De Ridder, C., Dubois, P., Lahaye, M.-C., & Jangoux, M. (Eds), *Echinoderm Research, Proceedings Second European Conference Echinoderms Brussels, Belgium, 18-21 September 1989*. Balkema, Rotterdam, pp. 117–124.

Améziane-Cominardi, N. & Roux, M. (1987) Biocorrosion et micritisation des ossicules d'Echinodermes en milieu bathyal au large de la Nouvelle-Calédonie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série 2, Mécanique, physique, chimie, sciences de l'univers, sciences de la terre*, 305, 701–705.

Améziane-Cominardi, N. & Roux, M. (1994) Ontogenèse de la structure en mosaïque du squelette des crinoïdes pédonculés actuels: conséquences pour la biologie évolutive et la taxonomie. *In*: David, B., Guille, A., & Féral, J.-P. (Eds), *Echinoderms through Time, Proceeding of the 8th International Echinoderm Conference, Dijon 6–10 September 1993*. Balkema, Rotterdam, pp. 185–190.

Angrand, P. & Mouthereau, F. (2021) Evolution of the Alpine orogenic belts in the Western Mediterranean region as resolved by the kinematics of the Europe-Africa diffuse plate boundary Lacombe, O., Tavani, S., Teixell, A., Pedreira, D., & Calassou, S. (Eds). *BSGF - Earth Sciences Bulletin*, 192, 42. https://doi.org/10.1051/bsgf/2021031

Arendt, J. & Reznick, D. (2008) Convergence and parallelism reconsidered: what have we learned about the genetics of adaptation? *Trends in Ecology & Evolution*, 23 (1), 26–32. https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.011

Arendt, Y.A. (1974) Morskie lilii. Tsirtokrinidy. *Trudy Paleontologicheskego Instituta, Akademia Nauk SSSR*, 144, 1–251.

Aschauer, B., Heinzeller, T. & Weinert, P. (2006) Almost within grasp: Crinoid organs rendered 3-dimensionally. *In*: Harris, L.G., Boetger, S.A., Walker, C.W., & Lesser, M.P. (Eds), *Echinoderms: Durham. Proceedings of the 12th International Echinoderm Conference*. CRC Press, London, pp. 9–14.

Ausich, W.I. (1980) A Model for Niche Differentiation in Lower Mississippian Crinoid Communities. *Journal of Paleontology*, 54 (2), 273–288.

Ausich, W.I., Brett, C.E., Hess, H. & Simms, M.J. (1999) Crinoid form and function. *In*: *Fossil Crinoids*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3–30.

Ausich, W.I. & Kammer, T.W. (2013) Mississippian crinoid biodiversity, biogeography and macroevolution. *Palaeontology*, 56 (4), 727–740. https://doi.org/10.1111/pala.12011

Barbieri, G., De Zanche, V. & Sedea, R. (1991) Vulcanismo Paleogenico ed evoluzione del semigraben Alpone-Agno. *Rendiconti della Società Geologica Italiana*, 14, 5–12.

Barbieri, G. & Zampieri, D. (1992) Deformazioni sinsedimentarie eoceniche con stile a domino nel semigraben Alpone-Agno e relativo campo di paleostress (Monti Lessini orientali - Prealpi Venete). *Atti Ticinesi di Scienze della Terra*, 35, 25–31.

Bather, F.A. (1899) A Phylogenetic Classification of the Pelmatozoa. *Report of the British Association for the Advancement of Science*, 68, 916–923.

Baumiller, T.K. (2008) Crinoid Ecological Morphology. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 36 (1), 221–249. https://doi.org/10.1146/annurev.earth.36.031207.124116

Baumiller, T.K. & Gaździcki, A. (1996) New Crinoids from the Eocene La Meseta Formation of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontologica Polonica*, 55, 101–116.

Beccaluva, L., Bianchini, G. & Wilson, M. (2007) 418 *Cenozoic Volcanism in the Mediterranean Area*. Geological Society of America Available from: http://specialpapers.gsapubs.org/content/418 (June 8, 2024)

Beccaro, L., Fornaciari, E., Mietto, P. & Preto, N. (2001) Analisi di facies e ricostruzione paleoambientale della rampa dei “Calcari nummulitici” (Monti Lessini orientali - Vicenza). *Studi Trentini di Scienze Naturali, Acta Geologica*, 76, 3–16.

Bernecker, M. & Weidlich, O. (1990) The Danian (Paleocene) coral limestone of Fakse, Denmark: A model for ancient aphotic, azooxanthellate coral mounds. *Facies*, 22 (1), 103–137. https://doi.org/10.1007/BF02536947

Beschin, C., Busulini, A., De Angeli, A., Tessier, G. & Ungaro, S. (1991) Due nuovi generi di Raninidae dell’Eocene del Veneto (Italia). *Lavori della Società Veneziana di Scienze Naturali*, 16, 187–212.

Beschin, C., De Angeli, A., Checchi, A. & Zarantonello, G. (2016) *Crostacei decapodi del" tufo a* Lophoranina*" (Luteziano inferiore) della Valle del Chiampo (Vicenza, Italia nordorientale)*. Museo di Archeologia e Scienze Naturali “G. Zannato,.” Montecchio Maggiore (Vicenza), 92 pp.

Best, D.J. & Roberts, D.E. (1975) Algorithm AS 89: The Upper Tail Probabilities of Spearman’s Rho. *Applied Statistics*, 24 (3), 377. https://doi.org/10.2307/2347111

Beyrich, H. (1857) Über die Crinoiden des Muschelkalks. *Abhandlung der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*,, 1–49.

Bizzotto, B. (1983) *Prototherium intermedium* n. np. (Sirenia) dell’Eocene Superiore di Possagno e proposta di revisione ristematica del taxon Eotheroides Palmer 1899. *Memorie di scienze geologiche già Memorie degli Instituti di Geologia e Mineralogia dell’Università di Padova*, 36, 95–116.

Bohn, J.M. & Heinzeller, T. (1999) Morphology of the bourgueticrinid and isocrinid aboral nervous system and its possible phylogenetic implications (Echinodermata, Crinoidea). *Acta Zoologica*, 80 (3), 241–249. https://doi.org/10.1046/j.1463-6395.1999.00022.x

Bosellini, A. (1989) Dynamics of Tethyan carbonate platforms. *In*: Crevello, P.D., Wilson, J.L., & Read, J.F. (Eds), *Controls on Carbonate Platform and Basin Platform*. SEPM Special Publications SEPM Society for Sedimentary Geology, pp. 3–13.

Bosellini, F.R. & Papazzoni, C.A. (2003) Palaeoecological significance of coral-encrusting foraminiferan associations: A case-study from the Upper Eocene of northern Italy. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48 (2), 279–292.

Bourseau, J.-P., Améziane-Cominardi, N., Avocat, R. & Roux, M. (1991) Echinodermata : Les Crinoïdes pédonculés de Nouvelle-Calédonie. *In*: Crosnier, A. (Ed.), *Résultats des campagnes MUSORSTOM. Vol. 8*. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, pp. 229–334.

Bourseau, J.-P., Améziane-Cominardi, N. & Roux, M. (1987) Un Crinoïde pédonculé nouveau (Echinodermes), représentant actuel de la famille jurassique des Hemicrinidae : *Gymnocrinus richeri* nov. sp. des fonds bathyaux de Nouvelle-Calédonie (S.W. Pacifique). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 305 (16), 595–599.

Bowden, D.A., Schiaparelli, S., Clark, M.R. & Rickard, G.J. (2011) A lost world? Archaic crinoid-dominated assemblages on an Antarctic seamount. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58 (1–2), 119–127. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.09.006

Braga, G.P. (1972) Calcare di S. Giustina. *Bollettino del Servizio Geologico d'Italia*, 92.

Breimer, A. (1978) Recent Crinoids. *In*: Moore, R.C. & Teichert, C. (Eds), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. T, Echinodermata 2*. Geological society of America University of Kansas, Kansas, pp. T1–T57.

Brombin, V., Bonadiman, C., Jourdan, F., Roghi, G., Coltorti, M., Webb, L.E., Callegaro, S., Bellieni, G., De Vecchi, G., Sedea, R. & Marzoli, A. (2019) Intraplate magmatism at a convergent plate boundary: The case of the Cenozoic northern Adria magmatism. *Earth-Science Reviews*, 192, 355–378. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.03.016

Brower, J.C. (2011) Paleoecology of suspension-feeding echinoderm assemblages from the Upper Ordovician (Katian, Shermanian) Walcott-Rust Quarry of New York. *Journal of Paleontology*, 85 (2), 369–391. https://doi.org/10.1666/10-066.1

Bruguière, J.-G. (1789) *Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des vers. Tome premier*. Panckoucke, Paris, 344 pp.

Byrne, M. & O'Hara, T. Eds (2017) *Australian Echinoderms : Biology, Ecology and Evolution*. CSIRO Publishing, Clayton, 624 pp.

Candia Carnevali, M.D. & Bonasoro, F. (2001) Microscopic overview of crinoid regeneration. *Microscopy Research and Technique*, 55 (6), 403–426. https://doi.org/10.1002/jemt.1187

Cardini, A. & Elton, S. (2007) Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. *Zoomorphology*, 126 (2), 121–134. https://doi.org/10.1007/s00435-007-0036-2

Carpenter, P.H. (1884) Report upon the Crinoidea collected during the Voyage of the H.M.S. Challenger during Years 1873-76. Part I. General Morphology, with descriptions of the stalked crinoids. *The Voyage of H.M.S. Challenger. Zoology*, 11 (32), 1–442.

Carpenter, P.H. (1888) Report upon the Crinoidea collected during the Voyage of the H.M.S. Challenger during Years 1873-76. Part II. The Comatulae. *The Voyage of H.M.S. Challenger. Zoology*, 26 (60), 1–402.

Carpenter, W.B. (1866) Besearches on the Structure, Physiology, and Development of *Antedon* (*Comatula*, Lamk.) *rosaceus* — Part I. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 156, 671–756.

Castresana, J. (2000) Selection of Conserved Blocks from Multiple Alignments for Their Use in Phylogenetic Analysis. *Molecular Biology and Evolution*, 17 (4), 540–552. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026334

Cavelier, C. (1984) Paléogène. *In*: *Synthèse géologique du Sud-Est de la France*. Orléans, pp. 390–468.

Chafetz, H.S. & Reid, A. (2000) Syndepositional shallow-water precipitation of glauconitic minerals. *Sedimentary Geology*, 136 (1–2), 29–42. https://doi.org/10.1016/S0037-0738(00)00082-8

Chang, F.Y. & Liao, Y.L. (1963) On the recent stalked crinoids of China. *Acta Zoologica Sinica*, 15 (2), 435–444.

Charbonnier, S. (2009) The Jurassic La Voulte Lagerstätte : A bathyal environment. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 199, 1–272.

Charbonnier, S., Vannier, J., Gaillard, C., Bourseau, J.-P. & Hantzpergue, P. (2007) The La Voulte Lagerstätte (Callovian): Evidence for a deep water setting from sponge and crinoid communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 250 (1–4), 216–236. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.03.013

Cherbonnier, G. & Guille, A. (1972) Sur une espèce actuelle de Crinoïde crétacique de la famille Holopodidae : *Cyathidium foresti* nov. sp. *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des sciences. Série D, Sciences naturelles*, 274, 2193–2196.

Cita, M.B. (1968) Marna di Possagno. *Bollettino del Servizio Geologico d'Italia*, 1, 165.

Clark, A.H. (1907) Two new Crinoids from the North Pacific ocean. *Proceedings of the United States National Museum*, 32 (1543), 507–512.

Clark, A.H. (1908) The Axial Canals of the Recent Pentacrinitidae. *Proceedings of the United States National Museum*, 35 (1634), 87–91.

Clark, A.H. (1909) New recent Indian Crinoids. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 22, 143–151.

Clark, A.H. (1912a) *Naumachocrinus*, a new genus belonging to the family Phrynocrinidae. *Proceedings of the United States National Museum*, 42 (1895), 195–197.

Clark, A.H. (1912b) Description of twenty new recent unstalked Crinoids, belonging to the Families Antedonidae and Atelecrinidae, from the Dutch East Indies. *Notes from the Leyden Museum*, 34, 129–156.

Clark, A.H. (1915) Monograph of the Existing Crinoids. Volume 1. The Comatulids: Part 1. *Bulletin of the United States National Museum*, 82 (1), 1–406.

Clark, A.H. (1917) A revision of the recent genera of the crinoid family Bourgueticrinidae, with the description of a new genus. *Journal of the Washington Academy of Science*, 7, 388–392.

Clark, A.H. (1919) The systematic position of the crinoid genus *Holopus*. *Journal of the Washington Academy of Science*, 9, 136–138.

Clark, A.H. (1921) Monograph of the Existing Crinoids. Volume 1. The Comatulids: Part 2. *Bulletin of the United States National Museum*, 82 (2), 1–795.

Clark, A.H. (1941) Monograph of the Existing Crinoids. Volume 1. The Comatulids: Part 4a. Superfamily Mariametrida (except the family Colobometridae). *Bulletin of the United States National Museum*, 82 (4a), 1–603.

Clark, A.H. (1950) Monograph of the Existing Crinoids. Volume 1. The Comatulids: Part 4c. Superfamily Tropiometrida (the families Thalassometridae and Charitometridae). *Bulletin of the United States National Museum*, 82 (4c), 1–383.

Clark, A.H. & Clark, A.M. (1967) Monograph of the Existing Crinoids. Volume 1. The Comatulids: Part 5. Suborders Oligophreata (Concluded) and Macrophreata. *Bulletin of the United States National Museum*, 82 (5), 1–860.

Clark, A.M. (1973) Some new taxa of recent stalked Crinoidea. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology Series*, 25, 267–288.

Clarke, K.R., Gorley, R.N., Somerfiels, P.J. & Warwick, R.M. (2014) *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 3rd ed. PRIMER-E, Plymouth

Clausen, O.R. & Huuse, M. (2002) Mid-Paleocene palaeogeography of the Danish area. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 49, 171–186. https://doi.org/10.37570/bgsd-2003-49-13

Clemmensen, A. & Thomsen, E. (2005) Palaeoenvironmental changes across the Danian–Selandian boundary in the North Sea Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 219 (3–4), 351–394. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.01.005

Cohen, B.L., Améziane, N., Eleaume, M. & de Forges, B.R. (2004) Crinoid phylogeny: a preliminary analysis (Echinodermata: Crinoidea). *Marine Biology*, 144 (3), 605–617. https://doi.org/10.1007/s00227-003-1212-7

Cohen, B.L. & Pisera, A. (2016) Crinoid phylogeny: new interpretation of the main Permo-Triassic divergence, comparisons with echinoids and brachiopods, and EvoDevo interpretations of major morphological variations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120 (1), 38–53.

Colloca, F., Carpentieri, P., Balestri, E. & Ardizzone, G.D. (2004) A critical habitat for Mediterranean fish resources: shelf-break areas with *Leptometra phalangium* (Echinodermata: Crinoidea). *Marine Biology*, 145 (6), 1129–1142. https://doi.org/10.1007/s00227-004-1405-8

Comeau, A., Bishop, C.D. & Cameron, C.B. (2017) Ossicle development of the crinoid *Florometra serratissima* through larval stages. *Canadian Journal of Zoology*, 95 (3), 183–192. https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0195

Conan, G., Roux, M. & Sibuet, M. (1981) A photographic survey of a population of the stalked crinoid *Diplocrinus* (*Annacrinus*) *wyvillethomsoni* (Echinodermata) from the bathyal slope of the Bay of Biscay. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 28 (5), 441–453. https://doi.org/10.1016/0198-0149(81)90136-9

Cuvier, G., Cuvier, G., Laurillard, C.L., Pierron, J.A., Louvet, G.P. & Latreille, P.A. (1817) t.4 (1817) *Le règne animal distribué d'après son organisation : pour servir de base a l'histoire naturelle des animaux et d'introduction a l'anatomie comparée*. Chez Déterville, A Paris, 302 pp. Available from: https://www.biodiversitylibrary.org/item/17709

David, J., Messing, C.G., Baumiller, T.K., Améziane, N. & Roux, M. (1998) Mesures directes et modélisation de la croissance rapide d'un crinoïde pédonculé bathyal au large des Bahamas. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série 3, Sciences de la vie*, 321 (9), 771–775.

David, J., Roux, M., Messing, C.G. & Améziane, N. (2006) Revision of the pentacrinid stalked crinoids of the genus *Endoxocrinus* (Echinodermata, Crinoidea), with a study of environmental control of characters and its consequences for taxonomy. *Zootaxa*, 1156 (1), 1. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1156.1.1

David, V. (2017) *Traitement de données en sciences environnementales*. ISTE,. St. George's Road, 175 pp.

De Loriol, P. (1891) *Description de la Faune Jurassique du Portugal. en branchement des échinodermes*. Imprimerie de l'académie royale des sciences, Lisbonne

De Vecchi, G. & Sedea, R. (1995) The Paleogene basalts of the Veneto region (NE Italy). *Memorie di Scienze Geologiche*, 47, 253–374.

Deja, K., Dragańska-Deja, K. & Wesławski, J.M. (2023) New strategies for the new environment in Spitsbergen fjords (Arctic). Scattering of the feather star Heliometra glacialis (Echinodermata, unstalked crinoid) clinging to a crab. *Polar Biology*, 46 (10), 1137–1143. https://doi.org/10.1007/s00300-023-03171-3

Dilwyn, J.D. (1940) Crinoidea. *Discovery Reports*, 18 (1), 121–222.

Dominici, S., Fornasiero, M. & Giusberti, L. (2020) The largest known cowrie and the iterative evolution of giant cypraeid gastropods. *Scientific Reports*, 10 (21893). https://doi.org/https://doi.org/10.1038/s41598-020-78940-9

Dommergues, J.-L., David, B. & Marchand, B. (1986) Les relations ontogenèse-phylogenèse: applications paléontologiques. *Geobios*, 19 (3), 335–356.

Donovan, S.K. (1992) Scanning EM study of the living cyrtocrinid *Holopus rangii* (Echinodermata, Crinoidea) and implications for its functional morphology. *Journal of Paleontology*, 66 (4), 665–675.

Donovan, S.K. (2021) Cirrus versus radice: a brief study of confused crinoid terminology. *Lethaia*, 54 (4), 441–442. https://doi.org/10.1111/let.12418

Donovan, S.K. & Jakobsen, S. (2004) An unusual crinoid-barnacle association in the type area of the Danian (Paleocene), Denmark. *Lethaia*, 37 (4), 407–415. https://doi.org/10.1080/00241160410002126

Donovan, S.K. & Jakobsen, S.L. (2009) Comment on "The 'living-fossil' community of the cyrtocrinid *Cyathidium foresti* and the deep-sea oyster *Neopycnodonte zibrowii* (Azores Archipelago)" by M. Wisshak, C. Neumann, J. Jakobsen and A. Freiwald [Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271 (2009) 77–83]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 279 (3–4), 233–234. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.04.017

Donovan, S.K. & Pawson, D.L. (2008) A new species of the sessile crinoid *Holopus* d'Orbigny from the tropical western Atlantic, with comments on holopodid ecology (Echinodermata: Crinoidea: Holopodidae). *Zootaxa*, 1717 (1), 31–38. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1717.1.3

Donovan, S.K. & Veltkamp, C.J. (2001) The Antillean Tertiary Crinoid Fauna. *Journal of Paleontology*, 75 (3), 721–731. https://doi.org/10.1666/0022-3360(2001)075%3C0721:TATCF%3E2.0.CO;2

Duco, A. & Roux, M. (1981) Modalités particulières de croissance liées au milieu abyssal chez les Bathycrinidae (Échinodermes, Crinoïdes Pédonculés). *Oceanologica Acta*, 4 (4), 481–485.

Dynowski, J.F., Nebelsick, J.H., Klein, A. & Roth-Nebelsick, A. (2016) Computational Fluid Dynamics Analysis of the Fossil Crinoid *Encrinus liliiformis*(Echinodermata: Crinoidea) Humphries, S. (Ed.). *PLOS ONE*, 11 (5), e0156408. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156408

Eléaume, M. (2006) Approche morphométrique de la variabilité phénotypique : conséquences systématiques et évolutives. Application aux crinoïdes actuels (Crinoidea : Echinodermata).,PhD. Muséum National d'Histoire Naturelle

Eléaume, M., Améziane, N. & Park, Y.-H. (2004) Re-evaluation of the systematics of two deep-sea species of *Thalassometra* (Echinodermata: Crinoidea) and its biogeographical implications. *Journal of Natural History*, 38 (15), 1949–1968. https://doi.org/10.1080/00222930310001613566

Eléaume, M., Bohn, J.-M., Roux, M. & Améziane, N. (2012) Stalked crinoids (Echinodermata) collected by the R/V Polarstern and Meteor in the south Atlantic and in Antarctica. *Zootaxa*, 3425 (1), 1. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3425.1.1

Eléaume, M., Roux, M. & Améziane, N. (2014) A new type of stalk articulation in the sea lily genus *Vityazicrinus* (Echinodermata, Crinoidea) and its ontogeny. *Zoomorphology*, 133 (3), 307–320. https://doi.org/10.1007/s00435-014-0222-y

Engle, S. (2012) Ultrastructure and development of the body cavities in *Antedon bifida* (Pennant, 1777) (Comatulida, Crinoida).,PhD. Freien Universität Berlin

Ezhova, O.V. & Malakhov, V.V. (2020) Axial complex of Crinoidea: Comparison with other Ambulacraria. *Journal of Morphology*, 281 (11), 1456–1475. https://doi.org/10.1002/jmor.21259

Fechter, H. (1973) *Cyathidium meteorensis* spec. nov., ein neuer Crinoide aus der Familie Holopodidae. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 25 (1), 162–169. https://doi.org/10.1007/BF01609966

Fishelson, L. (1974) Ecology of the northern Red Sea crinoids and their Epi- and Endozoic fauna. *Marine Biology*, 26 (2), 183–192. https://doi.org/10.1007/BF00388888

Flotte Océanographique française (2020) Victor 6000. ROV grande profondeur.

Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R. & Vrijenhoek, R. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3 (5), 294–299.

Foo, S.H., Taylor, K.H., Messing, C.G., Rouse, G.W., Tay, T.S., Tan, K.S. & Huang, D. (2021) Assessing the taxonomy of *Heterometra* -like feather stars (Echinodermata: Crinoidea: Himerometroidea) based on morphology and molecular data. *Systematics and Biodiversity*, 19 (7), 632–647. https://doi.org/10.1080/14772000.2021.1902418

Frascari Ritondale Spano, F. (1970) Formazione di Pradelgiglio. *Servizio Geologico d'Italia, Studi illustrativi della Carta Geologica d'Italia. Formazioni Geologiche*, 4, 93–101.

Frisone, V., Pisera, A. & Preto, N. (2016) A highly diverse siliceous sponge fauna (Porifera: Hexactinellida, Demospongiae) from the Eocene of north-eastern Italy: systematics and palaeoecology. *Journal of Systematic Palaeontology*, 14 (11), 949–1002. https://doi.org/10.1080/14772019.2015.1132015

Frisone, V., Preto, N., Pisera, A., Agnini, C., Giusberti, L., Papazzoni, C.A., De Angeli, A., Beschin, C., Mietto, P., Quaggiotto, E., Monaco, P., Dominici, S., Kiessling, W., Luciani, V., Roux, M. & Bosellini, F.R. (2020) A first glimpse on the taphonomy and sedimentary environment of the Eocene siliceous sponges from Chiampo, Lessini Mts, NE Italy. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 59 (3), 299–313. https://doi.org/10.4435/BSPI.2020.25

Fujita, T., Ohta, S. & Oji, T. (1987) Photographic observations of the stalked crinoid *Metacrinus rotundus* Carpenter in Suruga Bay, central Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, 43 (6), 333–343. https://doi.org/10.1007/BF02109286

Gale, A.S. & Jagt, J.W.M. (2024) The aberrant crinoid *Cyathidium* (Echinodermata, Crinoidea, Cyrtocrinida) from lower Campanian phosphatic chalk in West Sussex (UK) and Picardie (France). *Proceedings of the Geologists' Association*, 135 (6), 631–638. https://doi.org/10.1016/j.pgeola.2024.07.001

Gale, A.S. & Stevenson, A. (2025) Crinoids (Echinodermata, Articulata) from the Campanian (Upper Cretaceous) rocky shore at Ivö Klack, southern Sweden. *Acta Geologica Polonica*,, 45–45. https://doi.org/10.24425/agp.2024.152667

Garzia, M., Mariottini, P., Salvi, D. & Furfaro, G. (2021) Variation and Diagnostic Power of the Internal Transcribed Spacer 2 in Mediterranean and Atlantic Eolid Nudibranchs (Mollusca, Gastropoda). *Frontiers in Marine Science*, 8, 693093. https://doi.org/10.3389/fmars.2021.693093

Giresse, P. (2022) Quaternary Glauconitization on Gulf of Guinea, Glauconite Factory: Overview of and New Data on Tropical Atlantic Continental Shelves and Deep Slopes. *Minerals*, 12 (7), 908. https://doi.org/10.3390/min12070908

Gislén, T. (1924) Echinoderm Studies. *Zoologiska bidrag från Uppsala*, 9, 206–212.

Gislén, T. (1925) Two new stalked crinoids from the Kei lslands. *Videnskabelige Meddelelser frå Dansk Naturhistorisk Forening i København*, 79, 85–95.

Gislén, T. (1927) Japanese Crinoids. *Videnskabelige Meddelelser frå Dansk Naturhistorisk Forening i København*, 83, 1–69.

Gislén, T. (1938) A revision of the recent Bathycrinidae with a study of their phylogeny and geographical distribution. *Lunds Universitets Årskrift N. F. Avd. 2*, 34 (10), 1–30.

Grabowski, M. & Porto, A. (2017) How many more? Sample size determination in studies of morphological integration and evolvability. *Methods in Ecology and Evolution*, 8 (5), 592–603. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12674

Grimmer, J.C. & Holland, N.D. (1990) The Structure of a Sessile, Stalkless Crinoid *(Holopus rangii)*. *Acta Zoologica*, 71 (2), 61–67. https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1990.tb01070.x

Grober-Dunsmore, R. & Keller, B.D. Eds (2006) *Caribbean connectivity: Implications for marine protected area management. Proceedings of a Special Symposium, 9-11 November 2006, 59th Annual Meeting of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, Belize City, Belize*. U.S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, Office of National Marine Sanctuaries, Silver Spring, MD

Grüning, A. & Herb, R. (1980) Paleoecology of Late Eocene Benthonic Foraminifera from Possagno (Treviso-northern Italy). *Cushman Foundation Special Publication*, 18, 68–85.

Guensburg, T.E., Mooi, R. & Mongiardino Koch, N. (2023) Crinoid calyx origin from stem radial echinoderms. *Journal of Paleontology*, 97 (5), 1092–1115. https://doi.org/10.1017/jpa.2023.14

Guensburg, T.E., Sprinkle, J., Mooi, R., Lefebvre, B., David, B., Roux, M. & Derstler, K. (2020) *Athenacrinus* n. gen. and other early echinoderm taxa inform crinoid origin and arm evolution. *Journal of Paleontology*, 94 (2), 311–333. https://doi.org/10.1017/jpa.2019.87

Guettard, J.-É. (1761) Mémoire sur les encrinites et les pierres étoilées, dans lequel on traitera aussi des Entroques, etc. *Histoire de l'Académie royale des sciences*, Année 1755, 224–263.

Guindon, S., Dufayard, J.-F., Lefort, V., Anisimova, M., Hordijk, W. & Gascuel, O. (2010) New Algorithms and Methods to Estimate Maximum-Likelihood Phylogenies: Assessing the Performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*, 59 (3), 307–321.

Hansen, J.M. (1977) Dinoflagellate stratigraphy and echinoid distribution in Upper Maastrichtian and Danian deposits from Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 26, 1–26.

Haugh, B.N. & Bell, B.M. (1980) Fossilized Viscera in Primitive Echinoderms. *Science*, 209 (4457), 653–657. https://doi.org/10.1126/science.209.4457.653

Heinzeller, T. (1998) The nervous system of crinoids: Survey and taxonomic implications. *In*: *Echinoderms: San Francisco. Proceedings of the Ninth International Echinoderm Conference, San Francisco, California, USA, 5-9 August 1996*. Balkema, Rotterdam, pp. 169–174.

Heinzeller, T. & Fechter, H. (1995) Microscopical Anatomy of the Cyrtocrinid *Cyathidium meteorensis* (sive *foresti*) (Echinodermata, Crinoidea). *Acta Zoologica*, 76 (1), 25–34. https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1995.tb00979.x

Heinzeller, T., Fricke, H., Bourseau, J.-P., Améziane-Cominardi, N. & Welsch, U. (1996) *Cyathidium plantei* sp. n., an extant cyrtocrinid (Echinodermata, Crinoidea) morphologically identical to the fossil *Cyathidium depressum* (Cretaceous, Cenomanian). *Zoologica Scripta*, 25 (1), 77–84. https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1996.tb00153.x

Heinzeller, T. & Welsch, U. (1994) Crinoidea. *In*: *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Wiley-Liss, Inc., pp. 9–148.

Heinzeller, Th., Fechter, H., Améziane-Cominardi, N. & Welsch, U. (1997) Development of *Cyathidium foresti* (Echinodermata: Crinoidea, Cyrtocrinida) from early attached larvae to adult-like juveniles. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 35 (1), 11–21. https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1997.tb00399.x

Helmuth, B. & Sebens, K. (1993) The influence of colony morphology and orientation to flow on particle capture by the scleractinian coral Agaricia agaricites (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 165 (2), 251–278. https://doi.org/10.1016/0022-0981(93)90109-2

Hemery, L.G. (2011) Diversité moléculaire, phylogéographie et phylogénie des Crinoïdes (Echinodermes) dans un environnement extrême : l'océan Austral.,PhD. Muséum National d'Histoire Naturelle

Hemery, L.G., Eléaume, M., Roussel, V., Améziane, N., Gallut, C., Steinke, D., Cruaud, C., Couloux, A. & Wilson, N.G. (2012) Comprehensive sampling reveals circumpolarity and sympatry in seven mitochondrial lineages of the Southern Ocean crinoid species *Promachocrinus kerguelensis* (Echinodermata): Circumpolarity of seven COI crinoid lineages. *Molecular Ecology*, 21 (10), 2502–2518. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05512.x

Hemery, L.G., Roux, M., Améziane, N. & Eleaume, M. (2013) High-resolution crinoid phyletic inter-relationships derived from molecular data. *Cahiers de Biologie Marine*, 54, 511–523.

Hess, H. (2012) Crinoids from the Middle Jurassic (Bajocian–Lower Callovian) of Ardèche, France. *Swiss Journal of Palaeontology*, 131 (2), 211–253. https://doi.org/10.1007/s13358-012-0044-9

Hess, H., Ausich, W.I., Carlton, B.E. & Simms, M.J. (1999) *Fossil crinoids*. Cambridge University Press, Cambridge ; New York, 275 pp.

Hess, H. & Messing, C.G. (2011) 3 *Treatise on Invertebrate Paleontology: Part T, Echinodermata 2 (revised), Crinoidea*. Lawrence,. The University of Kansas Paleontological Institute, Kansas, 261 pp.

Hinsinger, D.D., Debruyne, R., Thomas, M., Denys, G.P.J., Mennesson, M., Utage, J. & Dettai, A. (2015) Fishing for barcodes in the Torrent: from COI to complete mitogenomes on NGS platforms. *DNA Barcodes*, 3 (1). https://doi.org/10.1515/dna-2015-0019

Hoang, D.T., Chernomor, O., Von Haeseler, A., Minh, B.Q. & Vinh, L.S. (2018) UFBoot2: Improving the Ultrafast Bootstrap Approximation. *Molecular Biology and Evolution*, 35 (2), 518–522. https://doi.org/10.1093/molbev/msx281

Holland, N.D. (1967) Some observations on the saccules of *Antedon mediterranea* (Echinodermata, Crinoidea). *Pubblicazioni de la Stazione Zoologica di Napoli*, 35, 257_262.

Holland, N.D., Leonard, A.B. & Meyer, D.L. (1991) Digestive mechanics and gluttonous feeding in the feather star *Oligometra serripinna* (Echinodermata: Crinoidea). *Marine Biology*, 111 (1), 113–119. https://doi.org/10.1007/BF01986352

Hou, Z. & Li, S. (2018) Tethyan changes shaped aquatic diversification. *Biological Reviews*, 93 (2), 874–896. https://doi.org/10.1111/brv.12376

Huelsenbeck, J.P., Larget, B. & Alfaro, M.E. (2004) Bayesian Phylogenetic Model Selection Using Reversible Jump Markov Chain Monte Carlo. *Molecular Biology and Evolution*, 21 (6), 1123–1133. https://doi.org/10.1093/molbev/msh123

Hyžný, M., Charbonnier, S., Merle, D., Lashari, R.A., Bartolini, A. & Métais, G. (2016) New Early Cenozoic ghost shrimps (Decapoda, Axiidea, Callianassidae) from Pakistan and their palaeobiogeographic implications. *Geodiversitas*, 38 (3), 341–353. https://doi.org/10.5252/g2016n3a2

Ivany, L.C., Patterson, W.P. & Lohmann, K.C. (2000) Cooler winters as a possible cause of mass extinctions at the Eocene/Oligocene boundary. *Nature*, 407 (6806), 887–890. https://doi.org/10.1038/35038044

Ifrim, C., Lehmann, J., Ward, P., Ifrim, C., Lehmann, J. & Ward, P. (2015) Paleobiogeography of Late Cretaceous Ammonoids. *In*: Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I., & Mapes, R.H. (Eds), *Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography*. Topics in Geobiology Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 259–274.

Jaekel, O. (1891) Über Holopocriniden mit besonderer Berücksichtigung der Stramberger Formen. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft*, 43 (3), 557–671.

Jaekel, O. (1907) Über die Körperform der Holopocriniten. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*,, 272–309.

Jaekel, O. (1918) Phylogenie und System der Pelmatozoen. *Paläontologische Zeitschrift*, 3 (1), 1–128. https://doi.org/10.1007/BF03190413

Jagt, J.W.M. (1986) *Cyathidium vlieksi*, a new holopodid crinoid from the Upper Maastrichtian (Late Cretaceous) of southern Limburg, The Netherlands. *Geologie en Mijnbouw*, 65 (3), 215–221.

Jagt, J.W.M. (1999) Late Cretaceous-Early Palaeogene echinoderms and the K/T boundary in the southeast Netherlands and northeast Belgium — Part 2: Crinoidea. *Scripta Geologica*, 116, 59–255.

Jagt, J.W.M., Deckers, M., Van den Engel, A. & Fraaje, R. (2018) Naw data on *Dunnicrinus aequalis* and *Cyathidium vlieksi* (Crinoidea, Articulata) from the Maastrichtian of the southeast Netherlands and northeast Belgium Reich, M., Kutscher, M., & Stegemann, T.R. (Eds). *Zitteliana*, 92 (6).

Jagt, J.W.M., Neumann, C. & Girod, P. (2010) First record of a holopodid crinoid from the late Campanian white chalk facies of northern Germany. *In*: Reich, M., Reitner, J., Roden, V., & Thuy, B. (Eds), *Echinoderm Research 2010. 7th European Conference on Echinoderms, Göttingen, October 2-9, 2010, Abstract Volume and Field Guide to Excursions*. Göttingen, pp. 59–60.

Jamieson, A.J., Fujii, T., Mayor, D.J., Solan, M. & Priede, I.G. (2010) Hadal trenches: the ecology of the deepest places on Earth. *Trends in Ecology & Evolution*, 25 (3), 190–197. https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.09.009

Jarvis, I. (1992) Sedimentology, geochemistry and origin of phosphatic chalks: the Upper Cretaceous deposits of NW Europe. *Sedimentology*, 39 (1), 55–97. https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.1992.tb01023.x

Jermiin, L.S., Jayaswal, V., Ababneh, F.M. & Robinson, J. (2017) Identifying Optimal Models of Evolution. *In*: Keith, J.M. (Ed.), *Bioinformatics. Volume 1: Data, Sequence Analysis, and Evolution*. Methods in Molecular Biology Humana New York, New York, p. 491.

Johnson, C.C. & Kauffman, E.G. (1990) Originations, Radiations and Extinctions of Cretaceous Rudistid Bivalve Species in the Caribbean Province. *In*: Kauffman, E.G. & Walliser, O.H. (Eds), *Extinction Events in Earth History. Proceedings of the Project 216: Global Biological Events in Earth History*. Lecture notes in earth sciences Springer, Berlin, Heidelberg, p. 432.

Kalyaanamoorthy, S., Minh, B.Q., Wong, T.K.F., Von Haeseler, A. & Jermiin, L.S. (2017) ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*, 14 (6), 587–589. https://doi.org/10.1038/nmeth.4285

Karp, A., Isaac, P.G. & Ingram, D.S. (1998) Isolation of Nucleic Acids Using Silica-Gel Based Membranes: Methods Based on the Use of QIAamp Spin Columns. *In*: Karp, A., Isaac, P.G., & Ingram, D.S. (Eds), *Molecular Tools for Screening Biodiversity*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 59–63.

Kassambara, A. (2023) rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests.

Katoh, K. & Standley, D.M. (2013) MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance and Usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30 (4), 772–780. https://doi.org/10.1093/molbev/mst010

Kiel, S. (2001) Taxonomy and Biogeography of Late Cretaceous Gastropoda.,PhD. Universität Hamburg

Kimura, M. (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16 (2), 111–120. https://doi.org/10.1007/BF01731581

Kjaer, C.R. & Thomsen, E. (1999) Heterochrony in Bourgueticrinid Sea-Lilies at the Cretaceous/Tertiary Boundary. *Paleobiology*, 25 (1), 29–40.

Klikushin, V.G. (1982) Taxonomic survey of fossil isocrinids with a list of the species found in the USSR. *Geobios*, 15 (3), 299–325. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(82)80083-1

Klikushin, V.G. (1987) Crinoids from the Middle Liassic Rosso ammonitico bEds *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 175, 235–260.

Kocovsky, P.M., Adams, J.V. & Bronte, C.R. (2009) The Effect of Sample Size on the Stability of Principal Components Analysis of Truss-Based Fish Morphometrics. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138 (3), 487–496. https://doi.org/10.1577/T08-091.1

Koehl, M.A.R. (1977) Effects of Sea Anemones on the Flow Forces they encounter. *Journal of Experimental Biology*, 69, 87–105.

Kupriyanova, E.K., Vinn, O., Taylor, P.D., Schopf, J.W., Kudryavtsev, A.B. & Bailey-Brock, J. (2014) Serpulids living deep: calcareous tubeworms beyond the abyss. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 90, 91–104. https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.04.006

Lach, R. & Salamon, M.A. (2016) Late Cretaceous crinoids (Echinodermata) from the southwestern margin of the Holy Cross Mts. (southern Poland) and phylogenetic relationships among bourgueticrinids. *PalZ*, 90 (3), 503–520. https://doi.org/10.1007/s12542-016-0313-9

Lahaye, C.A. & Holland, N.D. (1984) Electron microscopic studies of the digestive tract and absorption from the gut lumen of a feather star, *Oligometra serripinna* (Echinodermata). *Zoomorphology*, 104 (4), 252–259. https://doi.org/10.1007/BF00312039

Lahaye, M.-C. & Jangoux, M. (1987) The skeleton of the stalked stages of the comatulid crinoid *Antedon bifida* (Echinodermata): Fine structure and changes during growth. *Zoomorphology*, 107 (1), 58–65. https://doi.org/10.1007/BF00312130

Lambert, J. & Valette, D. (1934) Étude sur quelque Échinodermes crétacés de Bugarach (Aude). *Bulletin de la Societé Geologique de France*, 5e série, t. IV (1-2–3), 43–60.

Leonard, C., Evans, J., Knittweis, L., Aguilar, R., Alvarez, H., Borg, J.A., Garcia, S. & Schembri, P.J. (2020) Diversity, distribution, and habitat associations of deep-water echinoderms in the Central Mediterranean. *Marine Biodiversity*, 50 (5), 69. https://doi.org/10.1007/s12526-020-01095-3

Linck, J.H. (1733) *De stellis marinis liber singularis*. Jakob Schuster, Leipzig, 107 pp. Available from: https://www.biodiversitylibrary.org/item/210081#page/185/mode/1up

Linné, C. von (1767) *Systema naturae : per regna tria natura, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. t.1, pt. 2 (Regnum animale)*. Ed. 12, reformata.,. Impensis direct. Laurentii Salvii, Holmiae, 842 pp. Available from: https://www.biodiversitylibrary.org/item/137240

Loriol, P. de (1882) ser. 1, Terrain Jurassiques, t. 11 *Crinoïdes. Part 2. Atlas.* G. Masson, Paris, 260 pp. Available from: https://www.biodiversitylibrary.org/item/106847

Lösel, P.D., van de Kamp, T., Jayme, A., Ershov, A., Faragó, T., Pichler, O., Tan Jerome, N., Aadepu, N., Bremer, S., Chilingaryan, S.A., Heethoff, M., Kopmann, A., Odar, J., Schmelzle, S., Zuber, M., Wittbrodt, J., Baumbach, T. & Heuveline, V. (2020) Introducing Biomedisa as an open-source online platform for biomedical image segmentation. *Nature Communications*, 11 (1), 5577. https://doi.org/10.1038/s41467-020-19303-w

Luciani, V. (1989) Stratigrafia sequenziale del Terziario nella catena del Monte Baldo (Province di Verona e Trento). *Memorie di Scienze Geologiche*, 41, 263–351.

Macurda, D.B. & Meyer, D. (1974) Feeding Posture of Modern Stalked Crinoids. *Nature*, 247, 394–396.

Macurda, D.B. & Meyer, D.L. (1975) The microstructure of the crinoid endoskeleton. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 74, 1–52.

Macurda, D.B. & Meyer, D.L. (1976) The Morphology and Life Habits of the Abyssal Crinoid *Bathycrinus aldrichianus* Wyville Thomson and its Paleontological Implications. *Journal of Paleontology*, 50 (4), 647–667.

Macurda, D.B. & Roux, M. (1981) The skeletal morphology of the isocrinid crinoids *Annacrinus wyvillethomsoni* and *Diplocrinus maclearanus*. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 25 (9), 162–219.

Macurda Jr, D.B., Meyer, D.L. & Roux, M. (1978) The Crinoid Stereom. *In*: Moore, R.C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. T, Echinodermata 2*. Geological society of America University of Kansas, Kansas, pp. T813–T928.

Mair, P., Groenen, P.J.F. & De Leeuw, J. (2022) More on Multidimensional Scaling and Unfolding in *R* : **smacof** Version 2. *Journal of Statistical Software*, 102 (10). https://doi.org/10.18637/jss.v102.i10

Mallefet, J., Martinez-Soares, P., Eléaume, M., O'Hara, T. & Duchatelet, L. (2023) New insights on crinoid (Echinodermata; Crinoidea) bioluminescence. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1136138. https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1136138

Manni, R. (2005) The non-isocrinid crinoids of the Michelotti Collection. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 44 (3), 211–218.

Manni, R. (2022) Eocene crinoids (Echinodermata) from Cava Boschetto near Chiampo (Veneto, north-eastern Italy). *Journal of Mediterranean Earth Sciences*, 14, 27–45.

Manni, R. & Pacioni, E. (2021) New records of the cyrtocrinid crinoids *Cyathidium gastaldii* (Michelin, 1851) and *Holopus spileccense* (Schlüter, 1878) from Eocene strata in Veneto, north-east Italy. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 301 (1), 65–77. https://doi.org/10.1127/njgpa/2021/0997

Mao, J., Zhang, R., Eléaume, M., Zhou, Y., Zhang, D., Sun, S., Sha, Z. & Wang, C. (2025) Description of three new species of Zenometridae (Echinodermata, Crinoidea, Comatulida), with new insights on species and

genus delimitation. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 204 (4), zlaf089. https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaf089

Martini, E. (1971) Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. *In*: Farinacci, A. & Matteucci, R. (Eds), *Proceedings of the 2nd Planktonic Conference, Roma, 1970*. Roma, pp. 739–785.

Massalongo, A. (1850) *Schizzo geognostico sulla valle del Progno o torrente d'Illasi: con un saggio sopra la flora primordiale del M. Bolca*. Tipografia G. Antonelli, Verona, 77 pp.

Mathieu, M. (2021) Ré-évaluation de la hiérarchie des caractères morphologiques des Cyrtocrinida actuels. Etape préliminaire pour une meilleure appréhension des éléments fossiles dissociés. Mémoire de Master 2. Université Libre de Bruxelles

McKinney, M.L., McNamara, K.J., Carter, B.D. & Donovan, S.K. (1992) Evolution of Paleogene Echinoids: A Global and Regional View. *In*: Prothero, D.R. & Berggren, W.A. (Eds), *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. 349–367.

McKnight, D.G. (1973) Stalked Crinoids from the New Zealand Region. *NZOI Records*, 1 (14), 199–210.

Medizza, F. (1980) Il giacimento di Spilecco (Verona). *In*: Parisi, G. (Ed.), *I vertebrati fossili italiani-Catalogo della Mostra*. La Grafica, Verona, pp. 139–141.

Mei, Z., Sha, Z. & Sun, S. (2023) Going deeper and further: a range and depth extension for the deep-sea feather star *Paratelecrinus cubensis* (Carpenter, 1881) (Comatulida, Atelecrinidae), first record from the Western Pacific. *ZooKeys*, 1184, 103–113. https://doi.org/10.3897/zookeys.1184.110577

Mercurio, S., Gattoni, G., Messinetti, S., Sugni, M. & Pennati, R. (2019) Nervous system characterization during the development of a basal echinoderm, the feather star *Antedon mediterranea*. *Journal of Compar ative Neurology*, 527 (6), 1127–1139. https://doi.org/10.1002/cne.24596

Mercurio, S., Gattoni, G., Scarì, G., Ascagni, M., Barzaghi, B., Elphick, M.R., Croce, J.C., Schubert, M., Benito-Gutiérrez, E. & Pennati, R. (2024) A feather star is born: embryonic development and nervous system organization in the crinoid *Antedon mediterranea*. *Open Biology*, 14 (8), 240115. https://doi.org/10.1098/rsob.240115

Merle, D., Lesport, J.-F. & Ledon, D. (2022) The palaeobiogeography of *Subpterynotus* Olsson & Harbison, 1953 (Gastropoda: Muricidae) revisited with the description of two Cenozoic new species from Eastern Atlantic. *Annales de Paléontologie*, 108 (2), 102556. https://doi.org/10.1016/j.annpal.2022.102556

Merle, D., Pacaud, J.-M., Métais, G., Bartolini, A., Lashari, R.A., Brohi, I.A., Solangi, S.H., Marivaux, L. & Welcomme, J.-L. (2014) Volutidae (Mollusca: Gastropoda) of the Lakhra Formation (Earliest Eocene, Sindh, Pakistan): systematics, biostratigraphy and paleobiogeography. *Zootaxa*, 3826 (1). https://doi.org/10.11646/zootaxa.3826.1.3

Merle, D. & Roux, M. (2018) Stalked crinoids from Gan (Late Ypresian, southwestern France): exceptional stereom preservation, paleoecology and taxonomic affinities. *Swiss Journal of Palaeontology*, 137 (2), 225–244. https://doi.org/10.1007/s13358-018-0162-0

Messing, C.D. (2021) Arm Posture in Living Crinoids. *In*: Meyer, D., Veitch, M., Messing, C.D., & Stevenson, A. (Eds), *Crinoid Feeding Strategies: New Insights From Subsea Video And Time-Lapse*. Elements of Paleontology

Messing, C.D., Améziane, N. & Eléaume, M. (2000) Echinodermata Crinoidea: Comatulid Crinoids of the KARUBAR Expedition to Indonesia. The families Comasteridae, Asterometridae, Calometridae and Thalassometridae. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 184, 627–702.

Messing, C.G. (1981) Reclassification and redescription of the comatulid *Comatonia cristata* (Hartlaub) (Echinodermata: Crinoidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 94 (1), 240–253.

Messing, C.G. (2003) Unique morphology in the living bathyal feather star, *Atelecrinus* (Echinodermata: Crinoidea). *Invertebrate Biology*, 122 (3), 280–292. https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2003.tb00092.x

Messing, C.G. (2013) A revision of the genus *Atelecrinus* PH Carpenter (Echinodermata: Crinoidea). *Zootaxa*, 3681 (1), 1. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3681.1.1

Messing, C.G. (2016) *Porphyrocrinus daniellalevyae* n. sp. (Echinodermata: Crinoidea), a sea lily from the tropical western Atlantic with a unique crown pattern. *Zootaxa*, 4147 (1), 1. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4147.1.1

Messing, C.G. (2020) A revision of the unusual feather star genus *Atopocrinus* with a description of a new species (Echinodermata: Crinoidea). *Zootaxa*, 4731 (4). https://doi.org/10.11646/zootaxa.4731.4.2

Messing, C.G. & White, C.M. (2001) A revision of the Zenometridae (new rank) (Echinodermata, Crinoidea, Comatulidina). *Zoologica Scripta*, 30 (3), 159–180. https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.2001.00062.x

Meyer, D., Veitch, M., Messing, C.G. & Stevenson, A. (2021) *Crinoid Feeding Strategies: New Insights From Subsea Video And Time-Lapse*. 1st ed. Cambridge University Press Available from: https://www.cambridge.org/core/product/identifier/9781108893534/type/element (February 7, 2023)

Meyer, D.L. (1972) *Ctenantedon*, a new Antedonid Crinoid convergent with Comasterids. *Bulletin of Marine Science*, 22 (1), 54–66.

Meyer, D.L. (1973) Feeding behavior and ecology of shallow-water unstalked crinoids (Echinodermata) in the Caribbean Sea. *Marine Biology*, 22 (2), 105–129. https://doi.org/10.1007/BF00391776

Meyer, D.L., LaHaye, C.A., Holland, N.D., Arneson, A.C. & Strickler, J.R. (1984) Time-lapse cinematography of feather stars (Echinodermata: Crinoidea) on the Great Barrier Reef, Australia: demonstrations of posture changes, locomotion, spawning and possible predation by fish. *Marine Biology*, 78 (2), 179–184. https://doi.org/10.1007/BF00394698

Meyer, D.L. & Macurda, D.B. (1977) Adaptive radiation of the comatulid crinoids. *Paleobiology*, 3 (1), 74–82. https://doi.org/10.1017/S0094837300005121

Meyer, D.L., Messing, C.G. & Macurda Jr, D.B. (1978) Zoogeography of Tropical Western Atlantic Crinoidea (Echinodermata). *Bulletin of Marine Science*, 28 (3), 412–441.

Meyer, M. & Kircher, M. (2010) Illumina Sequencing Library Preparation for Highly Multiplexed Target Capture and Sequencing. *Cold Spring Harbor Protocols*, 2010 (6), pdb.prot5448. https://doi.org/10.1101/pdb.prot5448

Michelin, H. (1851) Description d'un nouveau genre de la famille des Crinoïdes. *Revue et magasin de zoologie pure et appliquée*, 2 (3), 93–94.

Miller, J.S. (1821) *A Natural History of the Crinoidea or Lily-shaped animals; with observations on the genera* Asteria*,* Euryale*,* Comatula*,* Marsupites. Bryan and Co. City Printing office, Bristol

Minh, B.Q., Schmidt, H.A., Chernomor, O., Schrempf, D., Woodhams, M.D., Von Haeseler, A. & Lanfear, R. (2020) IQ-TREE 2: New Models and Efficient Methods for Phylogenetic Inference in the Genomic Era Teeling, E. (Ed.). *Molecular Biology and Evolution*, 37 (5), 1530–1534. https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015

Mironov, A.N. (2000) New Taxa of stalked crinoids from the suborder Bourgueticrinina (Echinodermata, Crinoidea). *Zoologicheskii Zhurnal*, 79 (6), 712–728.

Mironov, A.N. (2008) Stalked crinoids of the family Bathycrinidae (Echinodermata) from the eastern Pacific. *Invertebrate Zoology*, 5 (1), 133–153. https://doi.org/10.15298/invertzool.05.2.04

Mironov, A.N. (2019) See lilies of the genus *Bathycrinus* (Echinodermata, Crinoidea: Bathycrinidae) from the North-West Pacific hadal trenches. *Zootaxa*, 4604 (3), 401–427. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4604.3.1

Mironov, A.N., Dilman, A.B., Gebruk, A.V., Kremenetskaia, A.V., Minin, K.V. & Smirnov, I.S. (2019) Echinoderms of the Kuril-Kamchatka Trench. *Progress in Oceanography*, 179, 102217. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102217

Mironov, A.N. & Fujita, T. (2021) *Hirsutocrinus duplex*, a New Genus and Species of Sea Lilies (Crinoidea, Comatulida, Bathycrinidae) from the Western North Pacific. *Species Diversity*, 26 (1), 101–110. https://doi.org/10.12782/specdiv.26.101

Mironov, A.N. & Kremenetskaia, A. (2022) Distribution of hadal genera depends on the lower limits of their bathymetrical ranges. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 185, 103787. https://doi.org/10.1016/j.dsr.2022.103787

Mironov, A.N. & Pawson, D.L. (2010) A new genus and species of Western Atlantic sea lily in the family Septocrinidae (Echinodermata: Crinoidea: Bourgueticrinida). *Zootaxa*, 2449 (1), 49. https://doi.org/10.11646/zootaxa.2449.1.2

Mironov, A.N. & Pawson, D.L. (2014) A new species of Western Atlantic sea lily in the family Bathycrinidae (Echinodermata: Crinoidea), with a discussion of relationships between crinoids with xenomorphic stalks. *Zootaxa*, 3873 (3), 259. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3873.3.5

Mironov, A.N. & Sorokina, O.A. (1998) Sea lilies of the order Hyocrinida (Echinodermata, Crinoidea). *Zoologicheskie Issledovania, Moscow*, 2, 1–117.

Mironov, A.N., Zhang, D. & Wang, C. (2021) Sea Lilies of the Genus *Bathycrinus* (Crinoidea, Bathycrinidae) from the Yap and Palau Trenches. *Paleontological Journal*, 55 (9), 1019–1028. https://doi.org/10.1134/S0031030121090094

Mladenov, P.V. & Chia, F.S. (1983) Development, settling behaviour, metamorphosis and pentacrinoid feeding and growth of the feather star Florometra serratissima. *Marine Biology*, 73 (3), 309–323. https://doi.org/10.1007/BF00392257

Moore, R.C. (1967) Unique stalked crinoids from the Upper Cretacecous of Mississippi. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, (17), 1–35.

Moore, R.C. & Teichert, C. Eds (1978) T *Treatise on Invertebrate Paleontology: Part T, Echinodermata 2 (Crinoidea)*. The Geological Societ of America, Inc. and The University of Kansas, Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas

Mortensen, Th. (1920) Studies in the Development of Crinoids. *Papers from the Department of Marine Biology of the Carnegie Institution of Washington*, 16, 1–94.

Nakano, H., Hibino, T., Oji, T., Hara, Y. & Amemiya, S. (2003) Larval stages of a living sea lily (stalked crinoid echinoderm). *Nature*, 421 (6919), 158–160. https://doi.org/10.1038/nature01236

Nakano, H., Nakajima, Y. & Amemiya, S. (2009) Nervous system development of two crinoid species, the sea lily *Metacrinus rotundus* and the feather star *Oxycomanthus japonicus*. *Development Genes and Evolution*, 219 (11–12), 565–576. https://doi.org/10.1007/s00427-010-0317-5

Naser-Khdour, S., Minh, B.Q., Zhang, W., Stone, E.A. & Lanfear, R. (2019) The Prevalence and Impact of Model Violations in Phylogenetic Analysis Bryant, D. (Ed.). *Genome Biology and Evolution*, 11 (12), 3341–3352. https://doi.org/10.1093/gbe/evz193

Naughton, K.M., O'Hara, T.D., Appleton, B. & Gardner, M.G. (2014) Sympatric cryptic species in the crinoid genus *Cenolia* (Echinodermata: Crinoidea: Comasteridae) delineated by sequence and microsatellite markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 78, 160–171. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.05.006

Néraudeau, D. & Mathey, B. (2000) Biogeography and diversity of South Atlantic Cretaceous echinoids: implications for circulation patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 156 (1–2), 71–88. https://doi.org/10.1016/s0031-0182(99)00132-7

Nielsen, K.B. (1913) Crinoiderne i Danmarks Kridtaflejringer. *Danmarks Geologiske Undersøgelse*, 2 (26), 1–120.

Ødum, H. (1926) Studier over Daniet i Jylland og paa Fyn. *Danmarks Geologiske Undersøgelse*, 2 (46), 1–306.

Oji, T. (1996) Is Predation Intensity Reduced With Increasing Depth? Evidence from the West Atlantic Stalked Crinoid *Endoxocrinus parrae* (Gervais) and Implications for the Mesozoic Marine Revolution. *Paleobiology*, 22 (3), 339–351.

Oji, T., Ogawa, Y., Hunter, A.W. & Kitazawa, K. (2009) Discovery of Dense Aggregations of Stalked Crinoids in Izu-Ogasawara Trench, Japan. *Zoological Science*, 26 (6), 406–408. https://doi.org/10.2108/zsj.26.406

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M. henry H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2018) vegan: Community Ecology Package.

Orbigny, A. d' (1837) Mémoire sur une seconde espèce vivante de la famille des Crinoïdes ou Encrines, servant de type au nouveau genre Holope (*Holopus*). *Magasin de Zoologie, d'anatomie comparée et de paleontologie*, 7 (Classe X), 1–8.

Orbigny, A.D. d' (1849) t.1 (1849) *Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphiques*. V. Masson, Paris, 574 pp. Available from: https://www.biodiversitylibrary.org/item/259898

Pakhnevich, A. & Mirantsev, G.V. (2014) Micro-CT study of crinoid stems with *Phosphannulus*. *In*: Unpublished, Saint-Petersburg, pp. 111–114.

Palmer, A.R. (2009) Animal asymmetry. *Current Biology*, 19 (12), R473–R477. https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.04.006

Palmer, A.R. (2016) What determines direction of asymmetry: genes, environment or chance? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371 (1710), 20150417. https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0417

Palumbi, S.R. (1994) Genetic Divergence, Reproductive Isolation, and Marine Speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 547–572.

Palumbi, S.R., Martin, A.P., Romano, S.L., McMillan, W.O., Stice, L. & Grabowski, G. (1991) *The Simple Fool's Guide to PCR*. Dept. of Zoology, University of Hawaii, Honolulu

Papazzoni, C.A., Giusberti, L. & Trevisani, E. (2014) The Spilecco site. *In*: Papazzoni, C.A., Giusberti, L., Carnevale, G., Roghi, G., & Zorzin, R. (Eds), *The Bolca Fossil-Lagerstätten: A window into the Eocene world*. Rendiconti della Società Paleontologica Italiana, pp. 105–110.

Pedersen, T.L. (2024a) ggforce: Accelerating "ggplot2."

Pedersen, T.L. (2024b) patchwork: The Composer of Plots.

Perch-Nielsen, K. (1979) Calcareous Nannofossil Zonation at the Cretaceous/Tertiary Boundary in Denmark. *In*: Birkelund, T. & Bromley, R.G. (Eds), *Cretaceous-Tertiary boundary events: symposium I: The Maastrichtian and Danian of Denmark*. University of Copenhagen, Copenhagen, pp. 115–135.

Pisera, A. & Dzik, J. (1979) Tithonian crinoids from Rogoźnik (Pieniny Klippen Belt, Poland) and their evolutionary relationships. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 72 (3), 805–849. https://doi.org/10.5169/SEALS-164863

Plaziat, J.-C. (1981) Late Cretaceous to Late Eocene palaeogeographic evolution of southwest Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36 (3–4), 263–320. https://doi.org/10.1016/0031-0182(81)90110-3

Pourtalès, L.F. de (1879) Description of a young *Holopus*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 5, 213–216.

Pratama, G.A., Virgili, R., Reimer, J.D. & Fujita, T. (2024) *Nesometra integra*, a New Species of Feather Star (Echinodermata: Crinoidea: Comatulida: Antedonidae) from Southern Japan and Western Australia. *Species Diversity*, 29 (2), 255–268. https://doi.org/10.12782/specdiv.29.255

Rasmussen, H.W. (1961) A Monograph on the Cretaceous Crinoidea. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter*, 12 (1), 1–428.

Rasmussen, H.W. (1972) Lower Tertiary Crinoidea, Asteroidea and Ophiuroidea from Northern Europe and Greenland. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter*, 19 (7), 1–83.

Rasmussen, H.W. (1978) Articulata. *In*: Moore, R.C. & Teichert, C. (Eds), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. T, Echinodermata 2*. Geological society of America University of Kansas, Kansas, pp. T813–T928.

Reato, S. (1983) Significato paleoecologico di una malacofauna eosenica superiore della Marna di Possagno (Trevigiano, Italia NE) nell'ambito delle faune bentoniche della Tetide. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 22 (1–2), 65–75.

Renema, W., Bellwood, D.R., Braga, J.C., Bromfield, K., Hall, R., Johnson, K.G., Lunt, P., Meyer, C.P., McMonagle, L.B., Morley, R.J., O'Dea, A., Todd, J.A., Wesselingh, F.P., Wilson, M.E.J. & Pandolfi, J.M. (2008) Hopping Hotspots: Global Shifts in Marine Biodiversity. *Science*, 321 (5889), 654–657. https://doi.org/10.1126/science.1155674

Reznikov, N., Buss, D.J., Provencher, B., McKee, M.D. & Piché, N. (2020) Deep learning for 3D imaging and image analysis in biomineralization research. *Journal of Structural Biology*, 212 (1), 107598. https://doi.org/10.1016/j.jsb.2020.107598

Richer de Forges, B. (2000) BORDAU 2 cruise, Alis R/V.

Richter, R. (1930) Warum hefteten sich riffhöhlen-bewohnende Crinoiden (*Cyathidium*) hängend an? *Paleontologische Zeitschrift*, 12, 64–65.

Rogacheva, A.V., Mironov, A.N., Minin, K.V. & Gebruk, A.V. (2013) Morphological evidence of depth-related speciation in deep-sea Arctic echinoderms. *Invertebrate Zoology*, 10 (1), 143–166. https://doi.org/10.15298/invertzool.10.1.07

Rogers, C. (1990) Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series*, 62, 185–202. https://doi.org/10.3354/meps062185

Romano, M., Manni, R. & Nicosia, U. (2016) Phylogenetic analysis of cyrtocrinid crinoids and its influence on traditional classifications. *Journal of Mediterranean Earth Sciences*, 8, 1–21. https://doi.org/10.3304/JMES.2016.001

Romanowski, M.S.M. & Messing, C.G. (2022) A revision of the feather star genera *Poecilometra* and *Strotometra* (Echinodermata: Crinoidea: Charitometridae). *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 34 (12), 158–192.

Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P., Teslenko, M., Zhang, C. & Nylander, J.A.A. (2020) MrBayes version 3.2 Manual: Tutorials and Model Summaries.

Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology*, 61 (3), 539–542. https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029

Rouse, G.W., Jermiin, L.S., Wilson, N.G., Eeckhaut, I., Lanterbecq, D., Oji, T., Young, C.M., Browning, T., Cisternas, P., Helgen, L.E., Stuckey, M. & Messing, C.G. (2013) Fixed, free, and fixed: The fickle phylogeny of extant Crinoidea (Echinodermata) and their Permian–Triassic origin. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66 (1), 161–181. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.09.018

Roux, M. (1970) Introduction l'etude des microstructures des tiges de crinoïdes. *Geobios*, 3 (3), 79–98.

Roux, M. (1974) Les principaux modes d'articulation des ossicules du squelette des Crinoïdes pédonculés actuels. Observations microstructurales et conséquencespour l'interprétation des fossiles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série D*, 278 (2), 2015–2018.

Roux, M. (1975) Microstructural analysis of the crinoid stem. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, (75), 1–7.

Roux, M. (1976) Aspects de la variabilité et de la croissance au sein d'une population de la Pentacrine actuelle : *Anacrinus wyvillethomsoni*. *Thallasia Jugoslavica*, 12 (1), 307–320.

Roux, M. (1977) Les Bourgueticrinina (Crinoidea) recueillis par la "Thalassa" dans le golfe de Gascogne : anatomie comparée des pédoncules et systématique. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, 3 (426), 1–83.

Roux, M. (1978a) Ontogenèse, variabilité et évolution morphofonctionnelle du pédoncule et du calice chez les Millericrinida (échinodermes, crinoïdes). *Geobios*, (11), 213–241.

Roux, M. (1978b) Importance de la variabilité de la forme du calice chez les Bathycrinidae (Echinodermes, Crinoïdes) : l'exemple de l'espèce éocène *Conocrinus doncieuxi* nov. sp. *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences. Série D, Sciences naturelles*, 7 (287), 797–800.

Roux, M. (1978c) Ontogenèse et évolution des crinoïdes pédonculés depuis le Trias. Implications océanographiques, PhD. Université Paris-Sud (Centre d'Orsay).

Roux, M. (1985) Les crinoïdes pédonculés (Echinodermes) de l'Atlantique N.E.: Inventaire, écologie et biogéographie. *In*: Laubier, L. & Monniot, C. (Eds), *Peuplements profonds du Golfe de Gascogne. Le programme BIOGAS*. Ifremer, pp. 479–490.

Roux, M. (1987) Evolutionary ecology and biogeography of recent stalked crinoids as a model for the fossil record. *Echinoderm Studies*, 2, 1–53.

Roux, M. (2015) Crinoids of the stalked family Hyocrinidae (Echinodermata) collected by the USNS Eltanin in the Southern Ocean. *Zootaxa*, 3990 (3), 381. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3990.3.4

Roux, M., Améziane, N. & Eleaume, M. (2009) The genus *Teliocrinus* (Crinoidea, Echinodermata): a key taxon among pentacrinid stalked crinoids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155 (1), 22–39. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00392.x

Roux, M., Eléaume, M. & Améziane, N. (2019) A revision of the genus *Conocrinus* d'Orbigny, 1850 (Echinodermata, Crinoidea, Rhizocrinidae) and its place among extant and fossil crinoids with a xenomorphic stalk. *Zootaxa*, 4560 (1), 51–84. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4560.1.3

Roux, M., Eleaume, M., Hemery, L.G. & Améziane, N. (2013) When morphology meets molecular data in crinoid phylogeny: a challenge. *Cahiers de Biologie Marine*, 54, 541–548.

Roux, M. & Lambert, P. (2011) Two new species of stalked crinoids from the northeastern Pacific in the genera *Gephyrocrinus* and *Ptilocrinus* (Echinodermata, Crinoidea, Hyocrinidae). Effects of ontogeny and variability on hyocrinid taxonomy. *Zootaxa*, 2825 (1), 1. https://doi.org/10.11646/zootaxa.2825.1.1

Roux, M., Martinez, A. & Vizcaïno, D. (2021) A diverse crinoid fauna (Echinodermata, Crinoidea) from the Lower Eocene of the Gulf of Languedoc (Corbières, Aude, southern France). *Zootaxa*, 4963 (2), 201–242. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4963.2.1

Roux, M. & Messing, C.G. (2017) Stalked Crinoids Collected off California with Descriptions of Three New Genera and Two New Species of Hyocrinidae (Echinodermata). *Pacific Science*, 71 (3), 329–365. https://doi.org/10.2984/71.3.7

Roux, M., Messing, C.G. & Améziane, N. (2002) Artificial Keys to the Genera of Living Stalked Crinoids (Echinodermata). *Bulletin of Marine Science*, 70 (3), 33.

Roux, M. & Montenat, C. (1977) Sites a crinoides pedoncules et bathymetrie des bassins messiniens dans les Cordillieres betiques orientales (Espagne meridionale). *Bulletin de la Societé Geologique de France*, 7e série, t. 19 (2), 405–416.

Roux, M. & Philippe, M. (2021) Early Miocene stalked crinoids (Echinodermata) from the southern Rhodanian basin (southeastern France). Paleoenvironments and taxonomy. *Zootaxa*, 5052 (3), 301–331. https://doi.org/10.11646/zootaxa.5052.3.1

Salamon, M.A. & Gorzelak, P. (2007) Evidence of shallow-water cyrtocrinids (Crinoidea) from the Callovian of Poland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 244 (3), 257–260. https://doi.org/10.1127/0077-7749/2007/0244-0257

Samadi, S. & Corbari, L. (2011) EXBODI cruise, Alis R/V.

Samadi, S. & Olu, K. (2019) KANADEEP 2 cruise, RV L'Atalante.

Sars, M. (1868) *Rhizocrinus lofotensis* M. Sars, nouveau genre vivant des Crinoïdes pédicellés, dits lis de mer. *In*: Sars, M. (Ed.), *Mémoires pour servir à la connaissance des Crinoïdes vivants*. Brøgger & Christie, Christiania, pp. 1–46.

Saulsbury, J. (2019) Crinoid respiration and the distribution of energetic strategies among marine invertebrates. *Biological Journal of the Linnean Society*,, blz167. https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz167

Saulsbury, J. & Zamora, S. (2020) The nervous and circulatory systems of a Cretaceous crinoid: preservation, palaeobiology and evolutionary significance Sevastopulo, G. (Ed.). *Palaeontology*, 63 (2), 243–253. https://doi.org/10.1111/pala.12452

Saulsbury, J.G. & Baumiller, T.K. (2023) Dispersals from the West Tethys as the source of the Indo-West Pacific diversity hotspot in comatulid crinoids. *Paleobiology*, 49 (1), 39–52. https://doi.org/10.1017/pab.2022.23

Schander, C., Rapp, H.T., Kongsrud, J.A., Bakken, T., Berge, J., Cochrane, S., Oug, E., Byrkjedal, I., Todt, C., Cedhagen, T., Fosshagen, A., Gebruk, A., Larsen, K., Levin, L., Obst, M., Pleijel, F., Stöhr, S., Warén, A., Mikkelsen, N.T., Hadler-Jacobsen, S., Keuning, R., Petersen, K.H., Thorseth, I.H. & Pedersen, R.B. (2010) The fauna of hydrothermal vents on the Mohn Ridge (North Atlantic). *Marine Biology Research*, 6 (2), 155–171. https://doi.org/10.1080/17451000903147450

Schatten, H. ed. (2013) *Scanning Electron Microscopy for the Life Sciences*. Cambridge University Press, Cambridge; New York, 261 pp.

Schill, S.R., Raber, G.T., Roberts, J.J., Treml, E.A., Brenner, J. & Halpin, P.N. (2015) No Reef Is an Island: Integrating Coral Reef Connectivity Data into the Design of Regional-Scale Marine Protected Area Networks Chen, C.A. (Ed.). *PLOS ONE*, 10 (12), e0144199. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144199

Schlüter, C. (1878) Über einige astylide Crinoiden. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 30 (1), 28–66.

Schmidt, W.E. & Siegel, E. (2011) Free descent and on bottom ADCM measurements in the Puerto Rico Trench, 19.77°N, 67.40°W. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58 (9), 970–977. https://doi.org/10.1016/j.dsr.2011.06.005

Schnetler, K.I. & Nielsen, M.S. (2018) A Palaeocene (Selandian) molluscan fauna from boulders of Kerteminde Marl in the gravel-pit at Gundstrup, Fyn, Denmark. *Cainozoic Research*, 18 (1), 3–81.

Sénesse, P. (1939) Remarques sur *Cyathidium senessei*, crinoïde fossile des Corbières. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse*, 73 (3), 209–213.

Serra-Kiel, J., Hottinger, L., Caus, E., Drobne, K., Ferràndez, C., Jauhri, A.K., Less, G., Pavlovec, R., Pignatti, J., Samsó, J.M., Schaub, H., Sirel, E., Strougo, A., Tambareau, Y., Tosquella, J. & Zakrevskaya, E. (1998) Larger foraminiferal biostratigraphy of the Tethyan Paleocene and Eocene. *Bulletin de la Societé géologique de France*, 169 (2), 281–299.

Shibata, T.F., Sato, A., Oji, T. & Akasaka, K. (2008) Development and Growth of the Feather Star *Oxycomanthus japonicus* to Sexual Maturity. *Zoological Science*, 25 (11), 1075–1083. https://doi.org/10.2108/zsj.25.1075

Shortis, M.R., Seager, J.W., Williams, A., Barker, B.A. & Sherlock, M. (2007) A towed body stereo-video system for deep water benthic habitat surveys. *In*: Grün, A. & Kahmen, H. (Eds), *Proceedings of the 8th Conference on Optical 3-D Measurement Techniques, vol. 2*. ETH Zurich, pp. 150–157.

Sieverts, H. (1931) *Cyathidium depressum* aus dem Oberen Cenoman Rheinland-Westfalens. *Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin*, 52, 159–176.

Sieverts-Doreck, H. (1952) Classification. *In*: Moore, R.C., Lalicker, C.G., & Fischer, Philipp, A.G. (Eds), *Invertebrate Fossils*. McGraw Hill, New York, pp. 613–614.

Sieverts-Doreck, H. (1953) Sous-classe 4. Articulata. *In*: Piveteau, J. (Ed.), *Traité de Paléontologie*. Masson and Cie, Paris, pp. 756–765.

Simms, M.J. (1988a) Patterns of evolution among lower Jurassic crinoids. *Historical Biology*, 1 (1), 17–44. https://doi.org/10.1080/08912968809386465

Simms, M.J. (1988b) The phylogeny of post-Palaeozoic crinoids. *In*: Paul, C.R.C. & Smith, A.B. (Eds), *Echinoderms phylogeny and evolutionary biology*. Current Geological Concepts Clarendon Press, Oxford, pp. 269–284.

Simms, M.J. (1993) Reinterpretation of thecal plate homology and phylogeny in the Class Crinoidea. *Lethaia*, 26 (4), 303–312. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1993.tb01535.x

Smith, A.M. & Nelson, C.S. (2003) Effects of early sea-floor processes on the taphonomy of temperate shelf skeletal carbonate deposits. *Earth-Science Reviews*, 63 (1–2), 1–31. https://doi.org/10.1016/S0012-8252(02)00164-2

Soille, P. (2004) *Morphological Image Analysis*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-3-662-05088-0 (May 2, 2025)

Speel, J.A. & Dearborn, J.H. (1983) Comatulid Crinoids From R/V Eltanin Cruises In The Southern Ocean. *In*: Kornicker, S. (Ed.), *Antarctic Research Series*. American Geophysical Union, Washington, D. C., pp. 1–60.

Springer, F. (1924) The genus *Holopus*, with the description of a hitherto unrecorded specimem of *H. rangii*. *Bulletin from the laboratories of natural history of the State University of Iowa*, 10, 45–63.

Steenstrup, J.J. (1847) Über Korallen in der Faxöer Kreide, *Moltkia* und *Cyathidium*. *In*: Michaelis, G.A. & Scherk, H.F. (Eds), *Amtlicher Bericht über die 24. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Kiel, im September 1846*. Akademische Buchhandlung, Kiel, pp. 148–150.

Sugni, M., Ignoto, S., Mioni, E., Cortelezzi, P., Casati, M., Ferrario, C., Bonasoro, F., Winkler, A. & Tremolada, P. (2025) Biological and ecological characterisation of the crinoid *Antedon mediterranea* (Lamarck, 1816) in surface waters of La Spezia gulf (Italy). *The European Zoological Journal*, 92 (1), 1108–1127. https://doi.org/10.1080/24750263.2025.2555919

Summers, M.M., Messing, C.G. & Rouse, G.W. (2014) Phylogeny of Comatulidae (Echinodermata: Crinoidea: Comatulida): A new classification and an assessment of morphological characters for crinoid taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 80, 319–339. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.030

Summers, M.M., Messing, C.G. & Rouse, G.W. (2017) The genera and species of Comatulidae (Comatulida: Crinoidea): taxonomic revisions and a molecular and morphological guide. *Zootaxa*, 4268 (2), 151. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4268.2.1

Syverson, V., Messing, C.G., Stanley, K. & Baumiller, T.K. (2015) Growth, injury, and population dynamics in the extant cyrtocrinid *Holopus mikihe* (Crinoidea, Echinodermata) near Roatán, Honduras. *Bulletin of Marine Science*, 91 (1), 47–61. https://doi.org/10.5343/bms.2014.1061

Taira, K., Kitagawa, S., Yamashiro, T. & Yanagimoto, D. (2004) Deep and Bottom Currents in the Challenger Deep, Mariana Trench, Measured with Super-Deep Current Meters. *Journal of Oceanography*, 60 (6), 919–926. https://doi.org/10.1007/s10872-005-0001-y

Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. & Kumar, S. (2011) MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28 (10), 2731–2739. https://doi.org/10.1093/molbev/msr121

Tang, Y., Horikoshi, M. & Li, W. (2016) ggfortify: Unified Interface to Visualize Statistical Results of Popular R Packages. *The R Journal*, 8 (2), 474–485. https://doi.org/10.32614/RJ-2016-060

Taylor, K.H., Rouse, G.W. & Messing, C.G. (2018) Revising Mariametridae: the genera *Dichrometra, Lamprometra*, and *Liparometra* (Echinodermata: Crinoidea). *Systematics and Biodiversity*, 16 (2), 142–159. https://doi.org/10.1080/14772000.2017.1375044

Taylor, K.H., Rouse, G.W. & Messing, C.G. (2023) Phylogeny and taxonomy of Himerometroidea (Echinodermata: Crinoidea). *Zootaxa*, 5277 (1), 149–164. https://doi.org/10.11646/zootaxa.5277.1.7

Thomsen, E. & Heilmann-Clausen, C. (1984) The Danian-Selandian boundary at Svejstrup with remarks on the biostratigraphy of the boundary in western Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 33, 341–362.

Thomson, C.W. (1865) On the Embryogeny of *Antedon rosaceus*, Linck (*Comatula rosacea* of Lamarck). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 155 (2), 513–544.

Thomson, C.W. (1878) On the Structure and Relations of the Genus *Holopus*. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 9, 405–410. https://doi.org/10.1017/S0370164600032715

Thomson, W. (1872) On the Crinoids of the "Porcupine" Deep-Sea Dredging Expedition. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 7, 764–773.

Todd, P.A. (2008) Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biological Reviews*, 83 (3), 315–337. https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2008.00045.x

Todo, Y., Kitazato, H., Hashimoto, J. & Gooday, A.J. (2005) Simple Foraminifera Flourish at the Ocean's Deepest Point. *Science*, 307, 689. https://doi.org/10.1126/science.1105407

Torrence, K.G., Correia, M.D. & Hoffman, E.A. (2012) Divergent sympatric lineages of the Atlantic and Indian Ocean crinoid *Tropiometra carinata*. *Invertebrate Biology*, 131 (4), 355–365. https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2012.00275.x

Trevisani, E. (1997) Stratigrafia sequenziale e paleogeografia del margine orientale del Lessini Shelf durante l'Eocene superiore (Prealpi Venete, provincie di Vicenza e Treviso). *Studi Trentini di Scienze Naturali, Acta Geologica*, 71, 145–168.

Trevisani, E., Bizzotto, B. & Papazzonioni, C.A. (2009) The Priabonian platform of the Venetian Prealps in the «flessura pedemontana» (southern Altopiano di Asiago and southern Monte Grappa Massif, Northern Italy): a case history of confused lithostratigraphic nomenclature. *Italian Journal of Geosciences*, (3), 739–745. https://doi.org/10.3301/IJG.2009.128.3.739

Trevisani, E. & Papazzoni, C.A. (2003) Le più antiche piattaforme carbonatiche del Lessini Shelf: biostratigrafia e paleoambiente dello "Spilecciano" di Spilecco (M. Lessini, Provincia di Verona). *In*: *GEOITALIA 2003, 4° Forum Italiano di Scienze della Terra (FIST), Bellaria, Riassunti*. Bellaria, pp. 309–311.

Tribovillard, N., Bout-Roumazeilles, V., Abraham, R., Ventalon, S., Delattre, M. & Baudin, F. (2024) The contrasting origins of glauconite in the shallow marine environment highlight this mineral as a marker of paleoenvironmental conditions. *Comptes Rendus. Géoscience*, 355 (S2), 213–228. https://doi.org/10.5802/crgeos.170

Tunnicliffe, V., Roux, M., Eléaume, M. & Schornagel, D. (2016) The stalked crinoid fauna (Echinodermata) of the Molucca and Celebes Seas, Indonesia: taxonomic diversity and observations from remotely operated vehicle imagery. *Marine Biodiversity*, 46 (2), 365–388. https://doi.org/10.1007/s12526-015-0369-x

Veitch, M.A. (2022) Reflecting the Past in the Present: How Studying Living Crinoids Sheds Light on Their Fossil Record.,PhD. University of Michigan

Velde, B. (2014) Green Clay Minerals. *In*: Mackenzie, F.T. (Ed.), *Sediments, Diagenesis and Sedimentary Rocks*. Treatise on Geochemistry (Second Edition) Elsevier, pp. 351–364.

Virgili, R., Cerrano, C., Ponti, M., Lasut, M.T. & Reimer, J.D. (2020) Crinoid diversity and their symbiotic communities at Bangka Island (North Sulawesi, Indonesia). *Marine Biodiversity*, 50 (5), 90. https://doi.org/10.1007/s12526-020-01097-1

Virgili, R., Poliseno, A., Fujita, T., Pratama, G.A., Fernández-Silva, I. & Reimer, J.D. (2023) Molecular phylogeny of the genus *Dorometra* Clark, 1917 (Crinoidea: Comatulida: Antedonidae): a new genus and new insights for future taxonomic revisions of Antedonidae. *Systematics and Biodiversity*, 21 (1), 2192209. https://doi.org/10.1080/14772000.2023.2192209

Von Lampe, F. & Jenny, S. (2024) goeveg: Functions for Community Data and Ordinations., 0.7.6.

Vrielynck, B., Dercourt, J. & Cottereau, N. (1995) The Tethys, an Ocean broken by Seuils Lithospheriques. *In*: Nairn, A.E.M. (Ed.), *The Thethys Ocean*. The Ocean Basins and Margins Plenum Press, New York, pp. 495–511.

Warnock, R.E. & Liddell, W.D. (1985) Oxygen consumption in two shallow-water comatulid crinoids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 91 (1–2), 169–182. https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90228-X

Welch, J.R. (1978) Flume Study of Simulated Feeding and Hydrodynamics of a Paleozoic Stalked Crinoid. *Paleobiology*, 4 (1), 89–95.

Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K. & Yutani, H. (2019) Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4 (43), 1686. https://doi.org/10.21105/joss.01686

Wildish, D. & Kristmanson, D.D. (1997) *Benthic suspension feeders and flow*. Cambridge University Press, Cambridge, 1 p.

Wind, J. (1953) Kridtaflejringer i Jylland. *Flora og Fauna*, 59 (4), 73–84.

Wisshak, M., Neumann, C., Jakobsen, J. & Freiwald, A. (2009a) The "living-fossil community" of the cyrtocrinid *Cyathidium foresti* and the deep-sea oyster *Neopycnodonte zibrowii* (Azores Archipelago). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271 (1–2), 77–83. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.09.015

Wisshak, M., Neumann, C., Jakobsen, J. & Freiwald, A. (2009b) Reply to the Comment on "The 'living-fossil' community of the cyrtocrinid *Cyathidium foresti* and the deep-sea oyster *Neopycnodonte zibrowii* (Azores Archipelago)" by M. Wisshak, C. Neumann, J. Jakobsen and A. Freiwald [Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271 (2009) 77–83]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 279 (3–4), 235–236. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.05.012

Xia, X. (2018) DAMBE7: New and Improved Tools for Data Analysis in Molecular Biology and Evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 35 (6), 1550–1552. https://doi.org/10.1093/molbev/msy073

Xia, X. & Lemey, P. (2009) Assessing substitution saturation with DAMBE. *In*: Lemey, P., Salemi, M., & Vandamme, A.-M. (Eds), *The Phylogenetic Handbook*. Cambridge University Press, pp. 615–630.

Xia, X., Xie, Z., Salemi, M., Chen, L. & Wang, Y. (2003) An index of substitution saturation and its application. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26 (1), 1–7. https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00326-3

Yutani, H. (2023) gghighlight: Highlight Lines and Points in "ggplot2."

Zamora, S., Rahman, I.A. & Ausich, W.I. (2015) Palaeogeographic implications of a new iocrinid crinoid (Disparida) from the Ordovician (Darriwillian) of Morocco. *PeerJ*, 3, e1450. https://doi.org/10.7717/peerj.1450

Zampieri, D. (1995) Tertiary extension in the southern Trento Platform, Southern Alps, Italy. *Tectonics*, 14 (3), 645–657. https://doi.org/10.1029/94TC03093

Zezina, O.N. (2009) Relicts of the Tethyan fauna in the Recent oceans. *Paleontological Journal*, 43 (8), 877–880. https://doi.org/10.1134/s003103010908005x

Zhang, Z., Zhang, Z., Ma, J., Taylor, P.D., Strotz, L.C., Jacquet, S.M., Skovsted, C.B., Chen, F., Han, J. & Brock, G.A. (2021) Fossil evidence unveils an early Cambrian origin for Bryozoa. *Nature*, 599 (7884), 251–255. https://doi.org/10.1038/s41586-021-04033-w

Ziegler, A. (2012) Broad application of non-invasive imaging techniques to echinoids and other echinoderm taxa. *Zoosymposia*, 7 (1), 53–70. https://doi.org/10.11646/zoosymposia.7.1.6

Ziegler, A. (2019) Combined visualization of echinoderm hard and soft parts using contrast-enhanced micro-computed tomography. *Zoosymposia*, 15 (1), 172–191. https://doi.org/10.11646/zoosymposia.15.1.19

Ziegler, A., Faber, C. & Bartolomaeus, T. (2009) Comparative morphology of the axial complex and interdependence of internal organ systems in sea urchins (Echinodermata: Echinoidea). *Frontiers in Zoology*, 6 (1), 10. https://doi.org/10.1186/1742-9994-6-10

Ziegler, A., Faber, C., Mueller, S. & Bartolomaeus, T. (2008) Systematic comparison and reconstruction of sea urchin (Echinoidea) internal anatomy: a novel approach using magnetic resonance imaging. *BMC Biology*, 6 (1), 33. https://doi.org/10.1186/1741-7007-6-33

Ziegler, P.A. (1982) *Geological atlas of Western and Central Europe*. The Hague : Shell Internationale Petroleum Maatschappij B.V. ; New York, N.Y. : Distributed by Elsevier Science Pub. Co., 146 pp. Available from: http://archive.org/details/geologicalatlaso0000zieg (July 31, 2025)

Žítt, J. (1983) Spoon-like crinoids from Štramberk (Lower Cretaceous, ČSSR). *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B – Historia Naturalis*, 39 (2), 69–114.

Žítt, J. (1996) *Cyathidium* Steenstrup (Crinoidea) in the Upper Cretaceous of Bohemia (Czech Republic). *Journal of the Czech Geological Society*, 41 (3–4), 233–239.

Žítt, J. & Vodrážka, R. (2008) New data on Late Turonian crinoids from the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic. *Bulletin of Geosciences*,, 311–326. https://doi.org/10.3140/bull.geosci.2008.03.311

Žítt, J., Vodrážka, R., Hradecká, L., Svobodová, M. & Zágoršek, K. (2006) Late Cretaceous environments and communities as recorded at Chrtníky (Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*,, 43–79. https://doi.org/10.3140/bull.geosci.2006.01.043

Žítt, J., Vodrážka, R. & Zágoršek, K. (2014) New observations on the holopodid crinoid genus *Cyathidium* Steenstrup from the lower Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic. *Cretaceous Research*, 51, 56–69. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.05.019

Zittel, K.A. von (1879) *Handbuch de Paläontologie. Paläozoologie. 1 Band. I Abtheilung: Protozoa, Coelenterata, Echinodermata und Molluscoidea*. R. Oldenburg, Munich Available from: https://library.hungaricana.hu/hu/view/SZAK_BAKO_Muzealis_Zittel_Handbuch_der_Palaeontologie_1/?pg=393&layout=s