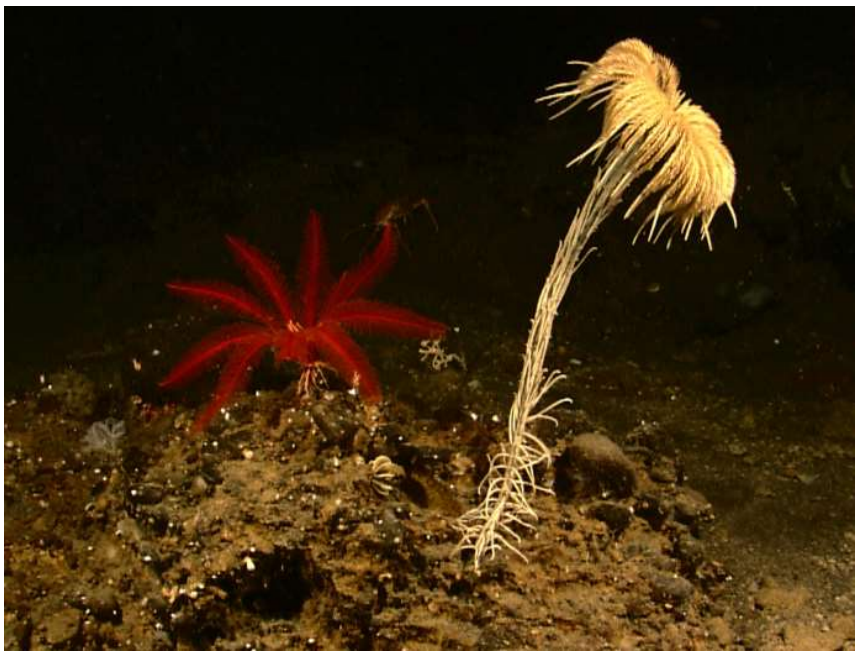
**Les crinoïdes**

/!\ il est conseillé de lire l'article « Les échinodermes » afin de comprendre tous les termes utilisés.

Parmi les 5 classes actuelles, la plus basale est celle des Crinoïdes (**Crinoidea**). En effet, elles présentent un squelette extraxial imperforé absent des 4 autres classes, ce qui constitue un caractère primitif au sein des échinodermes modernes. Ainsi, le corps des crinoïdes s'organise en trois parties. La zone concentrant les organes vitaux, les systèmes digestifs, nerveux et aquifères est la thèque nommée « calice » qui représente le squelette extraxial perforé. La bouche est centrale et des bras filtreurs nommés « brachioles » l'entoure. Ces derniers constituent la seconde partie du squelette composé de plaques axiales. Du côté aborale du calice s'élance primitivement un tube encré au fond à son extrémité distale par des structures agrippantes. Nommé « pédoncule », il se compose du fameux squelette extraxial imperforé reconnaissable par son organisation. En effet, le pédoncule est constitué d'ossicules discoïdes nommés « articles ». Ils s'empilent et son attachés entre eux par des ligaments. Les ossicules sont traversés par un canal central contenant des tissus et des nerfs. Le pédoncule émet des « cirres » qui sont de petits bras également recouvert par des pièces squelettiques extraxiales imperforées. Cependant, certains crinoïdes font l'objet d'une perte secondaire du pédoncule et sont alors qualifiées de « comatules ». Chez elles, le premier ossicule discoïde fixé à la base du calice nommé « ossicule centrodorsal » persiste et émet des cirres qui servent de structures d'accrochage. A noter qu'aujourd'hui, la plus part des espèces de crinoïdes sont des comatules. Il faut cependant garder à l'esprit que els comatules ne forment pas un groupe monophylétique parmi els crinoïdes. En résumé, l'anatomie des crinoïdes s'organise en trois parties faisant chacune partie d'un type de squelette : les brachioles (axial), le calice (extraxial perforé), et le pédoncule (extraxial imperforé). On peut ainsi considéré que les crinoïdes sont comparables à des étoiles de mer retournées avec le bouche en position dorsale et un pédoncule sur la face aborale.



< Deux types de crinoïdes pris en photo à grande profondeur. Le crinoïde blanc de droite présente un long pédoncule équipé de nombreux cirres. Celui-ci se compose du squelette extraxial imperforé, caractère primitif parmi les échinodermes modernes. Il permet au crinoïde de se fixer sur le fond. La partie supérieure est très fournie en brachioles filtreuses. Le crinoïde rouge de gauche est une comatule. Son pédoncule vestigial se limite seulement à l'ossicule centrodorsal fixé à la base du calice qui porte 10 grandes brachioles. Ses cirres à la base du calice (en blanc) lui permettent de se fixer sur le fond.

Malgré leurs caractères primitifs, les crinoïdes ne sont pas des reliques du passé dépourvues d'innovations évolutives. Par exemple, le groupe se caractérise par la perte de la madréporite externe : l'anneau aquifère ne communique donc pas directement avec l'extérieur. Une autre particularité des crinoïdes est l'organisation du squelette oral entourant la bouche et encerclé par les brachioles. Ce squelette extraxial perforé forme un calice résultant d'une fusion des plaques qui le compose. Ces plaques de carbonate de calcium sont disposées en trois rangées circulaires. La dernière rangée (celle de la face orale) sont au nombre de 5 et sont alignées avec les canaux ambulacraires qui courent à leur surface. Ainsi, la structure du calice recouvert du derme et de l'épiderme présente une symétrie pentaradiée. Les aires ambulacraires remplies de podia se prolongent dans les bras alimentaires (brachioles). Entres celles-ci se trouvent des aires interambulacraires (ou interradiales) dépourvues de piquants et abritant le mamelon anal. Le tube digestif en U se compose d'un œsophage puis d'un intestin sans véritable estomac. L'intestin est doté de diverticules augmentant la surface d'absorption des nutriments. Enfin, le rectum musculeux débouche par un tube anal formant un mamelon dans une zone interradiale sur la face orale à côté de la bouche.

Le mécanisme d'alimentation des crinoïdes est lui aussi une preuve de leur spécialisation et de leur évolution. Ainsi, les brachioles sont ramifiés et formés d'articles successifs à l'image du pédoncule. Chaque article est doté d'une pinnule recouverte de podia et qui peut occuper des fonctions reproductrices. Sur la face orale des brachioles court un sillon ambulacraire ouvert servant à l'alimentation suspensivore. En effet, au fond de ce sillon se trouve un tapis de cils

vibratiles épidermiques et court un cordon nerveux. Le tout est entouré de podia digitiformes (pieds ambulacraires en forme de doigts) recouverts de mucus et qui assurent la capture des particules alimentaires. Celles-ci mesurant entre 40 et 50 micromètres sont
transférées au fond du sillon pour être acheminées vers la bouche par le battement des cils épidermiques. L'alimentation des crinoïdes inclus le plus souvent des micro-algues, des larves d'invertébrés, de petits crustacés planctoniques et des particules détritiques. Cependant, leur mode de capture est peu sélectif et les crinoïdes sont amenés à avaler des particules indigestes tel des grains sable qui seront rejetés par l'anus. Il semble que les habitudes alimentaires de ces animaux varient grandement en fonction de l'espèce, du milieu, de la saison … Ainsi, les espèces de profondeurs seraient moins sélectives au vu de la rareté des ressources disponibles et se nourriraient ainsi le plus souvent de détritus. On a également découvert certaines espèces notamment appartenant à la famille des Holopodidaés (**Holopodidae**) seraient capables de capturer des poissons ou d'autres animaux macroscopiques actifs. A noter que les podia sont également connectés au système hémal. Celui-ci se constitue de nombreux sinus dont un complexe autour de l'œsophage. Le dioxygène entre ainsi par les podia et le système hémal fonctionnant comme système respiratoire mais aussi excréteur. Dans les fluides des sinus circulent des coelomocytes phagocytaires qui nettoient l'organisme et constituent un système immunitaire. Les brachioles sont primitivement au nombre de 5 respectant ainsi une symétrie pentaradiée. Cependant, ceux-ci se divisent en deux chez la plus part des espèces actuelles les dotant ainsi de 10 bras alimentaires. Chez les comatules, les brachioles peuvent être multibranchés pouvant parfois atteindre 200 banches.



^ Les brachioles ou bras alimentaires. Détails de deux brachioles en face aborale. Les pinnules qu'ils portent sont recouvertes de podia leur donnant un aspect « plumé ». Recouverts de mucus, ils permettent de capturer des particules alimentaires ainsi que d'oxygéner l'organisme.





^ Deux comatules aux brachioles particulières. La photo de gauche est celle d'une comatule de l'ordre comatulida. Ces brachioles multibranchés présentent de nombreuses pinnules. La comatule de droite appartient au genre *Holopus* de la famille des Holopodidés (ordre Cyrtocrinida). Cette famille abyssale mène une vie fixée entre 100 et 900 mètre de profondeur. Ces représentants semblent capturer de petits poissons ou autres animaux macroscopiques actifs en refermant brusquement leurs bras.

Concernant les perceptions des crinoïdes, leurs sens semblent se limiter au toucher. Elles possèdent également un système nerveux organisé en 3 anneaux nerveux. Le premier anneau central entour la bouche et émet des nerfs sensitifs radiaires dans les bras. Ce système est homologue au système nerveux des autres échinodermes modernes. Cependant, les crinoïdes possèdent également un second anneau nerveux en dessous du premier qui se prolonge en deux branches nerveuses sensitives qui vont innerver les podia et les pinnules des bras. Enfin, un troisième centre nerveux résidant à la base du calice projette un nerf moteur dans chaque bras ainsi que plusieurs nerfs moteurs vers le pédoncule. Concernant leur locomotion, les crinoïdes sont essentiellement des animaux sessiles c'est-à-dire passant la plus part de leur vie adulte fixée. Cependant, ces animaux sont soumis à la prédation de certains poissons aux dents coriaces capables de casser leur squelette calcaire, mais aussi d'autres échinodermes tel des étoiles de



^ La comatule rouge (*Himerometra robustipinna*, Himerometridae, Himerometroidea, Comatulida). Cette magnifique espèce tropicale présente des capacités régénératives poussées. Elle est ainsi capable de régénérer sa masse viscérale en moins de 3 semaines.

mer et surtout des oursins. Pour se défendre, les crinoïdes pratiquent l'autotomie : elle peuvent sectionner leurs pédoncule et bras en cas d'attaque pour préserver le reste du corps. L'appendice perdu repoussera les capacités régénératives de ces animaux étant importantes comme c'est souvent le cas chez les échinodermes. Cependant, cette pression évolutive semble avoir poussé les crinoïdes vers un mode de vie plus mobile. En effet, les crinoïdes à pédoncules minoritaires dans les océans actuels sont incapables de se déplacer er seul la rupture puis la régénération de leur pédoncule leur permet de s'encrer ailleurs. Ce serait alors l'une des raisons pour lesquelles les comatules sont plus nombreuses : ces crinoïdes sans pédoncule sont beaucoup plus mobiles. Elles peuvent ainsi marcher voir nager sur de courtes distances grâce à leurs bras. Même si leurs mœurs restent essentiellement sédentaires, les comatules sont capables de fuir un prédateur ou de trouver un nouveau site de nourrissage.



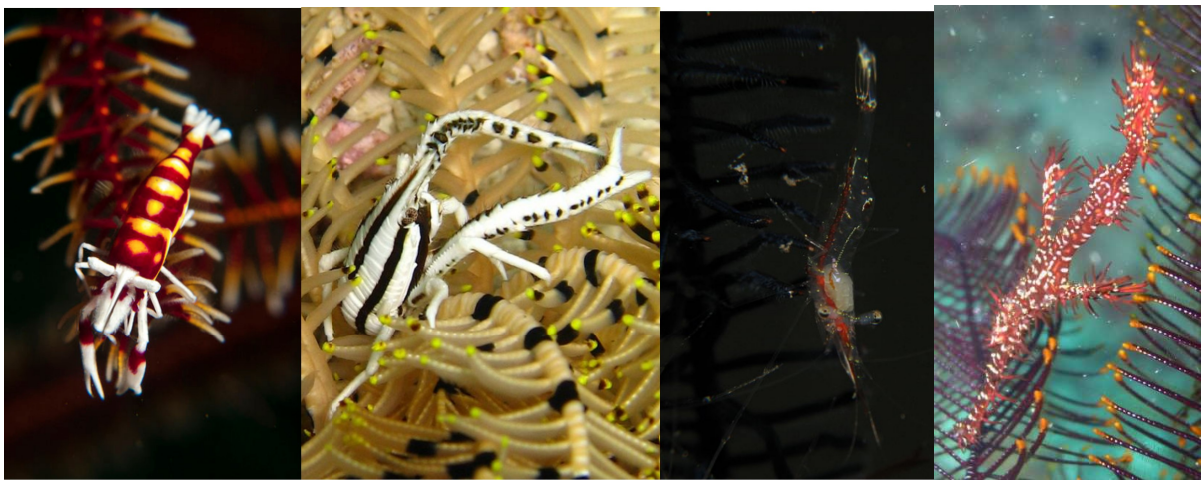





<^ Des prédateurs de crinoïdes. En haut à gauche, le baliste clown (*Balistoides conspicillum*) est un des seuls poissons se nourrissant de crinoïdes. Ses dents solides et ses mâchoires puissantes sont capables de briser le squelette coriace de ces échinodermes. Certains échinodermes sont également des prédateurs s'attaquant aux crinoïdes. Ainsi, les oursins (ci-contre) et certaines étoiles de mer (en haut à droite : étoile de mer du genre *Lophaster*) dévorent des crinoïdes. C'est peut-être la prédation qui a favorisé les comatules plus mobiles que les crinoïdes pédonculées expliquant la prédominance actuelle des premières.

Outre leurs relations crinoïdes-proies et crinoïdes-prédateurs, ces animaux entretiennent également des relations symbiotique et parasitiques. En effet, les crinoïdes étant des animaux passifs au squelette coriace attirant peu de prédateurs, elles constituent un abri pour de nombreux petits animaux qui se dissimulent dans leurs bras. La plus part des espèces imitent les pinnules par leur livrée striée afin de s'y camoufler. Cependant, une autre technique de camouflage efficace adoptée par certaines crevettes est l'absence de pigmentation : ces organismes transparents sont invisibles dans les bras des crinoïdes. Le poisson-fantôme arlequin (*Solenostomus paradoxus*) pousse le camouflage encore plus loin en imitant la forme des bras des crinoïdes. Les hôtes de ces échinodermes sont principalement des crevettes nettoyeuses, des crevettes pistolet, de petits crabes, quelques poissons (notamment des juvéniles) et une espèce de céphalopode : le calamar pygmée des crinoïdes (*Idiosepius pygmaeus*). Ce dernier se rencontre dans l'océan pacifique et est capable de changer la couleur et la texture de sa peau afin d'adapter son camouflage aux différentes

espèces et milieux dans lesquels il se réfugie. Nombre de ces espèces aident les crinoïdes à se débarrasser de leurs parasites en échange du couvert. Ces derniers sont principalement des vers marins. Ainsi, les crinoïdes se révèlent très importantes dans de nombreux écosystèmes par leurs relation symbiotiques avec d'autres esp !ces qui dépendent de leur protection.

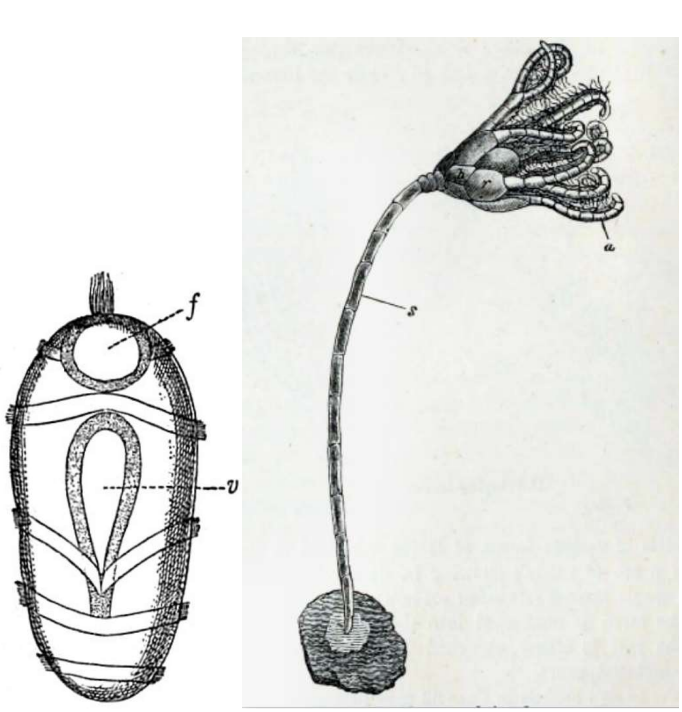


^> Divers espèces colonisant les crinoïdes. Ces échinodermes sessiles ont peu de prédateur du fait de leur squelette coriace. Deux nombreuses espèces viennent donc s'y réfugier. Parmi les symbioses avec les crinoïdes, les crustacés sont largement représentés (les 3 photos à gauche ci-dessus). La plus part adoptent une livrée striée pour imiter les pinnules et s'y camouflé comme la minuscule *Laomenes cornutus* (à gauche). La galathée des crinoïdes (Allogalathea elegans, au centre gauche) débarrasse quant à elle les crinoïdes de leurs parasites tel le ver *Myzostoma fuscomaculatum* (ci-contre : tache jaune claire sur le bras). La crevette *Manipontonia psamathe* (au centre à droite) est transparente afin d'être invisible parmi les bras de ces échinodermes. Le poisson-fantôme arlequin (*Solenostomus paradoxus*, à droite) imite avec la forme et les motif de sont corps les crinoïdes de son habitat. Le calamar pygmée des crinoïdes (*Idiosepius pygmaeus*, ci-dessous) est quant à lui le seul céphalopode connu parmi les hôtes de ces échinodermes.





Chez les crinoïdes, les sexes sont séparés. La reproduction est assurée par certaines pinnules qui renferment des canaux génitaux produisant les gamètes. Ces derniers se désagrègent afin de libérer les gamètes dans l'eau de mer. Mâles et femelles relâchent leurs gamètes en même temps grâce un signal phéromonal (porté par des molécules nommées phéromones) qui permet de les coordonnés. La fécondation externe produite une larve à symétrie bilatérale *vitellaria* en forme de baril cilié munie d'une touffe apicale sensorielle. Les individus les plus mobiles sont ces larves planctoniques qui peuvent dériver plusieurs semaines voire mois portées par les courants marins. Cela permet une bonne dispersion des larves et donc des espèces. Cependant, les femelles incubent leurs larves dans des chambres formées dans les bras chez certaines espèces. Les larves ne se nourrices pas et finissent par tomber sur le fond marin au bout de quelques jours s'y adhérant grâce à une glande adhésive. La métamorphose donne alors un juvénile pédonculé qui s'accroche au substrat grâce à cet appendice. Le pédoncule persiste chez les crinoïdes pédonculés adultes mais régresse pour ne laisser que des cirres chez les comatules. Initialement, ces individus « post-larvaires » n'ont que 5 bras. Ceux-ci se divisent chez la plus part des espèces pour former parfois 200 ramifications.






<^Différents stades du développement de la comatule commune (*Antedon bifida*, Antedonidae, Antedonoidea, Comatulida), l'une des deux seules crinoïdes méditerranéennes. L'image de gauche montre le stade larvaire du crinoïde. Cette larve « *vitellaria* » possède une symétrie bilatérale et se laisse généralement dériver dans le plancton durant quelques jours à plus d'un mois sans se nourrir. L'image de droite présente un individu juvénile. Malgré le fait qu'il s'agisse d'une comatule à l'état adulte (photo ci-dessus), le juvénile se fixe au substrat grâce à un pédoncule qui vat par la suite régresser.

Les crinoïdes sont aujourd'hui représentés par 600 espèces connues en 2017 réparties dans 4 ordres englobant une trentaine de familles. L'ordre des Comatulides (**Comatulida**) est le plus diversifié totalisant 575 espèces connues en 2017 soit 90 % des espèces de crinoïdes actuelles ne laissant que 55 espèces aux 3 autres ordres. Il rassemble des comatules de faible profondeur malgré quelques dizaines d'espèces abyssales dont 45 conservent leur pédoncule à l'état adulte. Si certaines comatulides peuvent être relativement mobiles voir mener une vie pélagique, les mœurs de la plus part d'entre elles restent fondamentalement sédentaires et elles ne se déplaceront que sous la contrainte. La respiration se fait par l'anus grâce à des contractions permanentes et « l'organe cloisonné » situé à la base du calice fait office de cœur. Le nombre de bras est généralement de 5 ou 10, plus rarement de 2, 4 ou 6. Ces bras peuvent être simples ou ramifiés. Les comatulines sont présentent dans la plus part des mers et des océans du monde dans toutes les gammes de températures et de profondeur (jusqu'à - 9 000 mètres). Elles sont cependant plus abondantes dans les écosystèmes tropicaux notamment en Océanie. L'ordre est subdivisé en 7 superfamilles plus 5 familles à part. Parmi ces superfamilles, les plus riches sont les Tropiometoïdes (**Tropiometoidea**), les Himerometroïdes (**Himerometroidea**) et les Antedonoïdes (**Antedonoidea**). Malgré leur grande diversité apparente, les comatulides et les crinoïdes en général représentent un groupe réduit par rapport aux 4 autres classes d'échinodermes actuelles.

Les 3 autres ordres actuels de crinoïdes sont beaucoup plus modestes en terme de diversité et regroupe principalement des crinoïdes pédonculés d'eaux profondes. Ce type d'habitat est connu pour âtre le refuge de nombreuses espèces relictuelles de groupes jadis plus importants. Les crinoïdes pédonculés représenteraient donc une morphologie primitive aujourd'hui minoritaire cantonnée aux zones abyssales. D'ailleurs, l'immense majorité des crinoïdes fossiles sont pédonculés. L'ordre des Cyrtocrinides (**Cyrtocrinida**) comprend 4 genres pour 3 familles de crinoïdes à pédoncule court. L'ordre des Hyocrinides (**Hyocrinida**) compte une seule famille : les Hyocrinidés (Hyocrinidae). Celle-ci rassemble des crinoïdes pédonculés d'eaux profondes. Enfin, l'ordre des Isocrinides (**Isocrinida**) est aujourd'hui représenté par une vingtaine d'espèces pédonculées abyssales ou polaires réparties dans 4 familles actuelles. A noter que les cyrtocrinides et les isocrinides comptent des familles fossiles. Nombre des familles actuelles de crinoïdes sont apparues durant le Mézosoïque soit il y a entre 252 et 66 millions d'années.





<^ Quelques crinoïdes de l'ordre des comatulides. La photo ci-dessus est celle de *Guillecrinus neocaledonicus*. Appartenant à la abyssale des Guillecrinidés, elle a restauré l'usage de son pédoncule normalement absent chez les comatulides adultes. Ci-contre : des comatulides typiques. Ci-contre en haut : une *Ptilometra australis*, une ptilometridée (super-famille Tropiometroidea). Ci-contre en bas : photo de *Comaster schlegelii*, une camtulidée (super-famille Comatuloidea).





< Deux crinoïdes apparentant à des ordres de taille modeste. A gauche : *Proisocrinus ruberrimus*, une proisocrinidée de l'ordre des Isocrinides. A droite : Hyocrinus sp., une hyocrinidée de l'ordre des hyocrinides. Ces deux crinoïdes pédonculés vivent dans des eaux profondes.

Comme les crinoïdes possèdent un squelette calcaire très minéralisé, celui-ci se fossilise facilement. Les fossiles de leurs pédoncules et bras nommés « entroques » forment même des amas denses nommés « calcaire à encrines » ou « encrinite ». Ainsi, la diversité fossile des crinoïdes est bien documentée. Les plus anciens échinodermes à morphologie de crinoïdes sont apparus au cambrien il y a environ 541 Ma. La parenté de ces animaux avec les véritables crinoïdes reste débattue. Si c'est effectivement le cas, ces classes disparues sont des crinozoaires (du sous-embranchement crinozoa). Les premiers véritables crinoïdes (appartenant à la classe crinoidea) s'individualisent à partir de l'ordovicien vers - 480 Ma. Ils deviennent alors très abondants et diversifiés durant toute la fin du paléozoïque (s'étendant du cambrien au permien de - 541 à - 252 Ma) avec un pic de diversité au début du carbonifère (mississippien, de - 358 à - 323 Ma). La classe crinoidea est ensuite la seul classe d'échinodermes à ma morphologie de « crinoïde » a survivre à l'extinction permien-trias d'il y a 252 Ma. Etant alors les seuls à occuper cette niche écologique, les crinoïdes vraies vont subir une grande radiation évolutive durant le mésozoïque (de - 252 à - 66 Ma).

Cependant, le groupe n'a jamais retrouvé sa diversité du paléozoïque et les formes pédonculées se sont raréfiées au fil des crises de biodiversité qui suivent. Avant leur déclin, les crinoïdes pédonculés étaient très abondantes et formaient de véritables prairies sous-marines durant le paléozoïque et le mésozoïque. Cependant, les comatules qui semblent être apparues entre le trias et le jurassique soit vers - 200 Ma. Elles domineront les formes fixes à partir de la fin du miocène il y a 23 Ma.

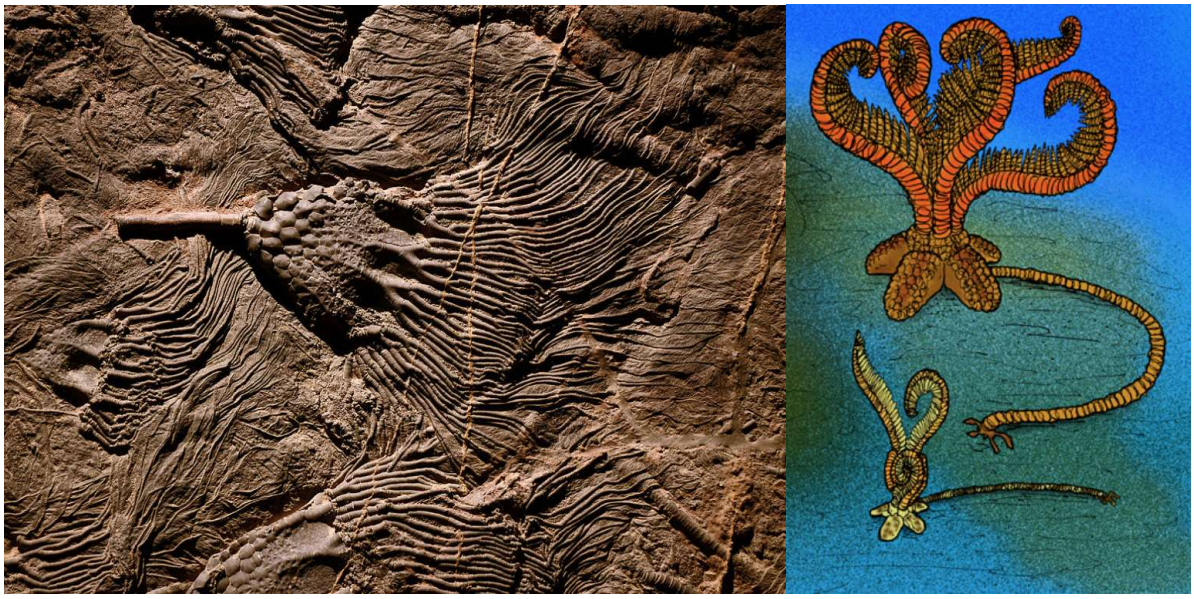



< Echantillon d'encrinite. Ce « calcaire à encrine » est formé de nombreux entroques et cercles de fixation appartenant à des pédoncules ainsi que de calices d'une « prairie » fossile de crinoïdes. Leur squelette se fossilisant bien, elle étaient si nombreuses que leurs restes ont formé ce calcaire après plus de 100 millions d'années de compactage à haute pression sous les sédiments. Les fossiles de crinoïdes entiers sont beaucoup plus rares.



^ Fossile de crinoïdes de la sous-classe articulata. A gauche : fossile de *Uintacrinus socialis*. L'ordre des Uintacrinides auquel elle appartient rassemble des crinoïdes qui semblent avoir été pélagiques avec la présence de ce qui est interprété comme un flotteur à la place du pédoncule. A droite : fossile de *Traumatocrinus guanlingensis*. Appartenant à l'ordre des Ecrinides, ses pinnules serrées formaient un « panier ».

Toutes les espèces actuelles font partie de la sous-classe des Articulées (**Articulata**). Ils se caractérisent par l'absence de plaque anale chez l'adulte, les articulations des bras sont ligamentaires ou musculaires, les bras portent des pinnules alternées et des canaux ambulacraires les interconnectent permettant un transport de la nourriture jusqu'à la bouche. Cependant, cette sous-classe moderne n'est apparue qu'au Trias, soit il y a moins de 252 Ma. La majorité des crinoïdes fossiles appartiennent donc à d'autres sous-classes. On compte ainsi environ 4 ou 5 sous-classes disparues de crinoïdes dont chacune comptent jusqu'à une trentaine de familles connues et des centaines de genres. L'une des plus anciennes est celle des Camerates (**Camerata**) apparaît au début de l'ordovicien et atteint sa diversité maximale au début du carbonifère avant son extinction à la lime permien-trias. Ses représentants présentent au minimum 10 bras souvent pinnulés dont les plaques sont incorporées dans la calice aux jonctions complètement fusionnées. Par ailleurs, le calice forme un « toit » rigide par dessus la bouche. Certain crinoïdes de la sous-classe des Cladides (**Cladida**) présentait une fixation directement située sous le calice malgré une conservation du pédoncule.



**^ Crinoïdes appartenant à des sous-classes fossiles.** **A gauche : fossile de *Scyphocrinites elegans*, un camerate. A droite, dessin de *Calceolispongia hindei* du permien d'Australie. Ce cladide se fixait directement per la base du calice mais conservait son pédoncule fonctionnel.**