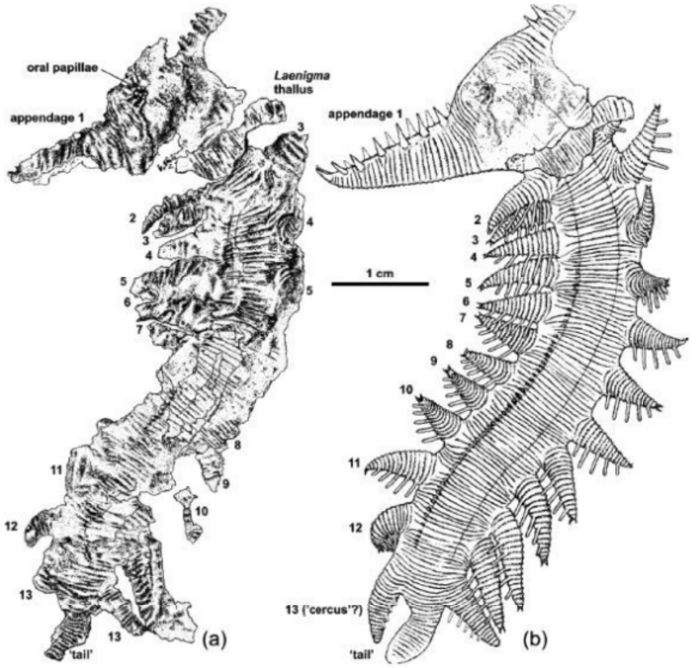
Les origines des panarthopodes 2 (dinocarides)

Le groupe des dinocarides (**Dinocaridida**) est un groupe de panarthropode parfois placé dans les lobopodiés. Ils présentent en effet une anatomie externe très dérivée avec des appendices natatoires, l'absence de membres adaptés à une locomotion terrestre, de grands yeux complexes et des appendices buccaux spécialisés. Cette morphologie est commune aux 2 principaux groupes de dinocarides : les Opabiniidés et les Radiodontes. Ces dinocarides dérivés étaient des prédateurs ou super-prédateurs très diversifiés au cambrien. Ils seraient liés aux origines des euarthropodes. Cependant, certaines espèces de lobopodiens à la morphologie xenusiide (vermiforme, annelé, membres locomoteurs simples portant des griffes nommés lobopodes) présentent des appendices frontaux qui les rapprocheraient des dinocarides. Ainsi, l'espèce ***Siberion lenaicus*** est généralement exclue des xenusiides et rapprochée des dinocarides malgré son corps tubulaire muni de lobopodes locomoteurs. En effet, cet animal qui vivait en Russie il y a 518 à 513 millions d'années présente des appendices frontaux très développés portant des épines. Ces appendices servaient sans doute pour la capture de proies ou de particules en suspension. C'est justement ceux-ci qui pourraient représenter une homologie avec les appendices oraux des dinocarides. De même, les appendices frontaux de *Siberion lenaicus* seraient homologues aux antennes des onychophores actuels. En se sens, les xenusiides sont paraphylétiques englobant les ancêtres des onychophores, des dinocarides et, par extension, des euarthropodes. A noter que les pattes de *Siberion* portent des épines et des griffes ce qui le rapprocherait de *Aysheaia* lui aussi équipé d'appendices antérieurs.



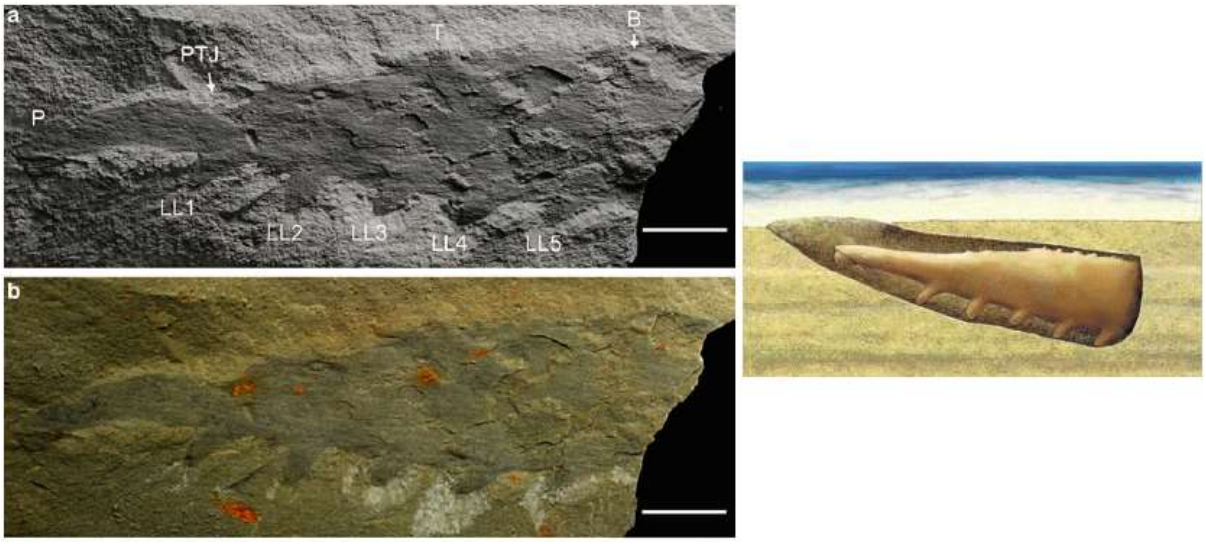
^ Fossile de *Siberion lenaicus* (à gauche) et sa reconstitution (à droite). On distingue ses fameux appendices frontaux qui rapprochent ce xenusiide des dinocharides comme le rhadiodonte *anomalocaris* (ci-dessous).





Un autre xenusiide a des relations discutées avec les dinocarides. Le fossile de l'animal découvert en 2011 en Espagne et est daté de la série 2 du cambrien (entre - 529 et - 509 millions d'années). Il a d'abord été interprété comme étant la partie antérieure du corps d'un nouveau lobopodien xenusiide du nom de ***Mureropodia apae***. Cependant, le fossile a été réinterprété par une autre équipe de paléontologues en 2017 comme un appendice buccal de *Caryosyntrips*. Ce genre proche d'*anomalocaris* (un radiodonte) n'est connu que par ces appendices. Cette réinterprétation a été critiquée par les auteurs de la publication de 2011. Le débat est toujours ouvert sur l'interprétation de ce fossile.

< Interprétation de 2017 : le fossile serait un appendice buccale du dinocaride *Caryosyntrips.*



^ Interprétation de 2011 : le fossile serait la partie antérieure du corps du xenusiide *Mureropodia apae.*

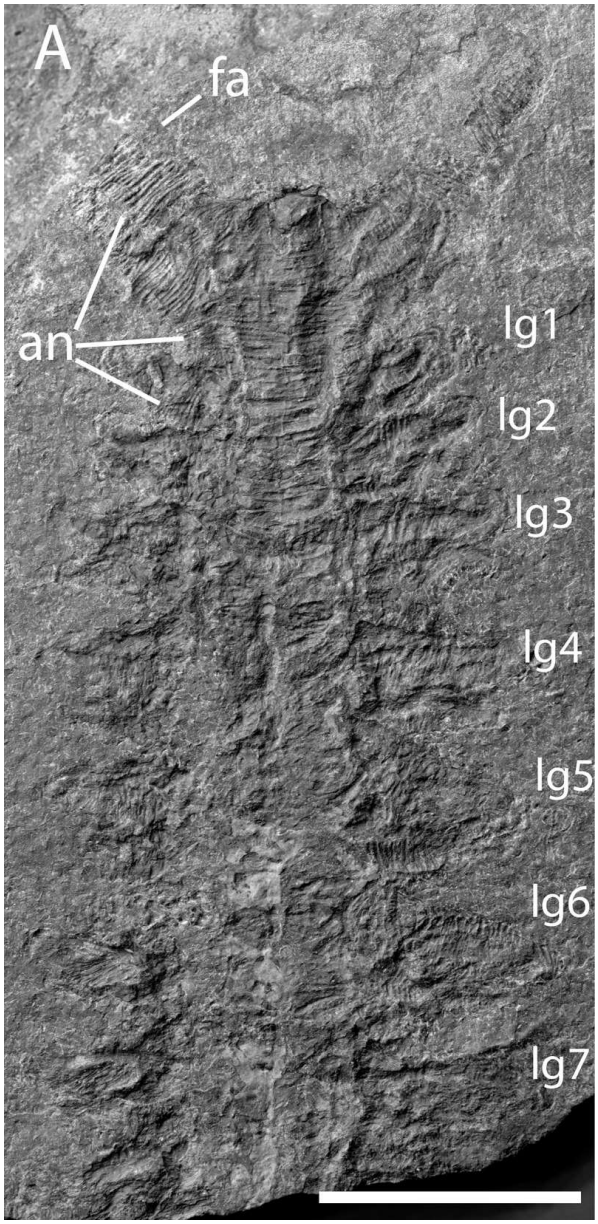
Les premiers vrais Dinocarides

On trouves dans le groupe 3 genres très basaux. Leur anatomie présente une partie seulement des caractéristiques des Opabiniidés et des Radiodontes. Leur corps possède ainsi des appendices buccaux développés et des appendices natatoires dépourvus de griffes et portant des branchies. Cependant, des lobopodes sont présents sous les nageoires, leur corps n'est pas ou peu sclérotisé (durcit) et la présence d'yeux composés chez ces organismes est encore débattue. A noter que les appendices buccaux des dinocarides basaux ressemblent à ceux de lobopodiens xénusiides dérivés comme *Megadictyon*. Ils ont donc été proposés comme étant homologue aux appendices frontaux de tous les lobopodiens ainsi qu'aux antennes des Onychophores.



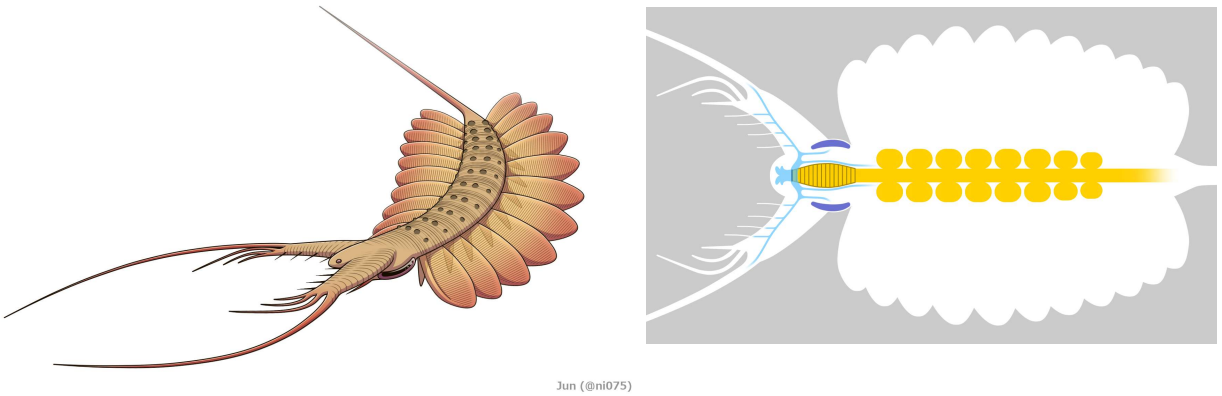
^ Les appendices buccaux du dinocaride basal *Pambdelurion* (à droite) portent 3 épines sensorielles et ressemblent à ceux du xénusiide dérivé *Megadictyon* (à gauche).

Tous ces genres basaux on vécut à l'étage 3 du cambrien (- 521 à - 514 millions d'années). Les mieux connus sont ***Kerygmachela*** et ***Pambdelurion*** découverts au Groenland.
Ces deux organismes étaient probablement des prédateurs de grande taille pour l'époque (respectivement 17,5 et 55 cm de long). Leurs appendices buccaux leurs permettaient de saisir des proies de petite taille comme l'indique leur petite bouche. Cependant, leur caractère mou et leur relative faiblesse suggère une fonction surtout sensorielle. De plus, ils portent 1 (*Kerygmachela*) à 3 (*Pambdelurion*) longues structures interprétées comme étant des organes sensoriels.
Derrière la tête, le corps se compose de 11 segments. Chacun d'eux porte dorsalement une paire d'appendices natatoires non-musculeux et pourvus de branchies, et ventralement une paire de lobopodes. Leurs « nageoires » ne devaient pas permettre une nage efficace et ces organismes devaient probablement vivre près du fond.
Les organes internes bien préservés de *Kerygmachela* permettent d'étudier leurs systèmes digestif et nerveux. Ainsi, ils possédaient un large pharynx suivit d'un intestin droit portant latéralement 8 paires de glandes digestives. Quant à son système nerveux, il comporte un gros ganglion céphalique d'où émergent des ramifications vers la appendices frontaux et l'arrière du corps.



^ Fossile de *Pambdelurion whittingtoni*, un dinocaride basal du Groenland.

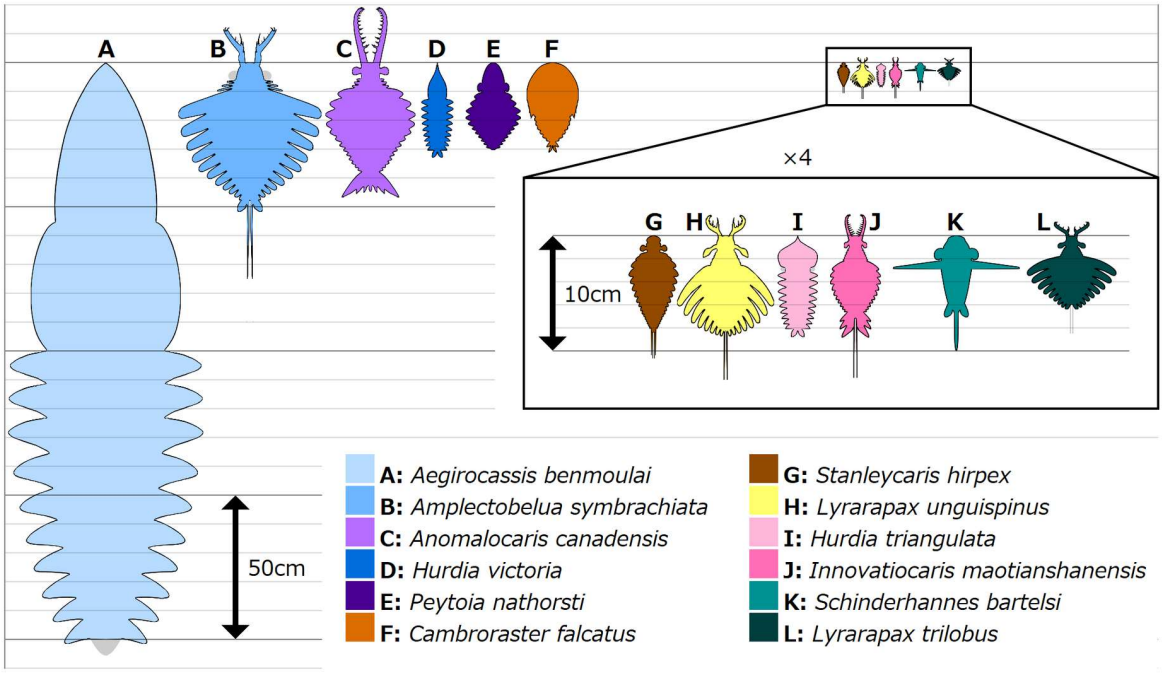
Enfin, *Kerygmachela* possède 4 rangées de sclérites dorsaux sur les 11 segment de son corps. A l'inverse, *Pambdelurion* ne semble posséder aucune structures durcie.
Un genre chinois du même âge a été rapproché de ces deux dinocarides basaux : ***Omnidens***. On ne connaît de lui que sa bouche. Celle-ci est entourée d'un cercle de sclérites et suggère un animal d'une taille de 1,5 m. Cependant, ces interprétations son débattues.



^ Reconstitution de Kerygmachela. A droite : systèmes digestif (jaune), nerveux (bleu claire) et potentiels yeux de l'animal.

Les Radiodontes

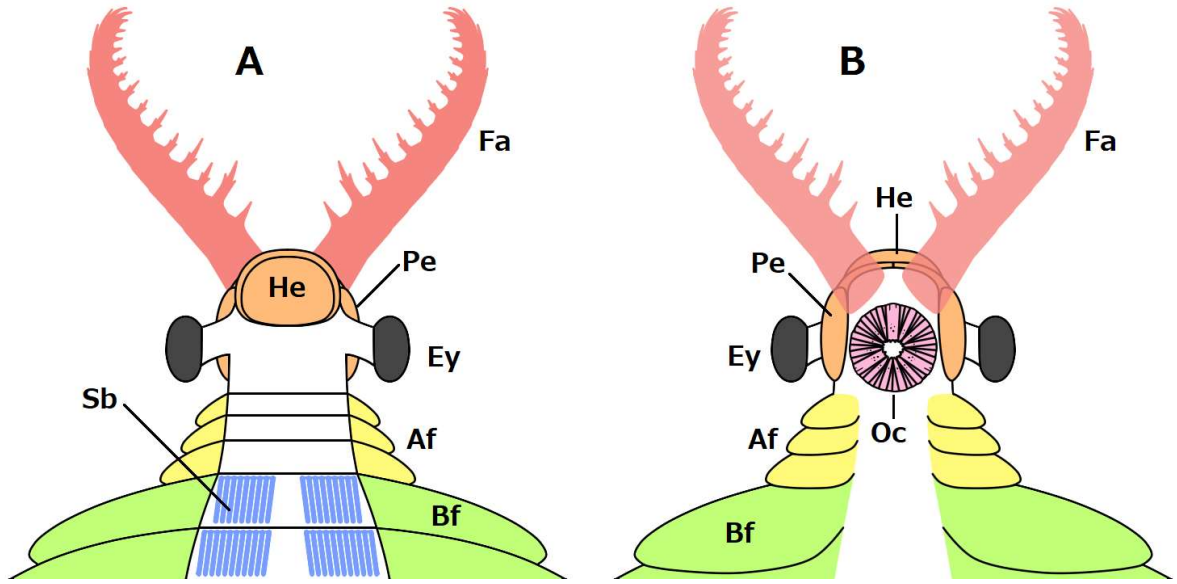
Le groupe le plus diversifié de Dinocarides est l'ordre des Radiodontes (**Radiodonta**). Celui-ci se compose de 4 familles ayant vécues de - 521 à - 400 à millions d'années (étage 3 du cambrien au dévonien inférieur) en. Il s'agit pour la plus part de petits à grands prédateurs dominants les chaînes alimentaires du cambrien. Ensuite, certaines espèces sont devenues suspensivores profitant du développement du plancton.



^ Diversité des Radiodontes.

Familles du cambrien : les bases du plan d'organisation des Radiodontes

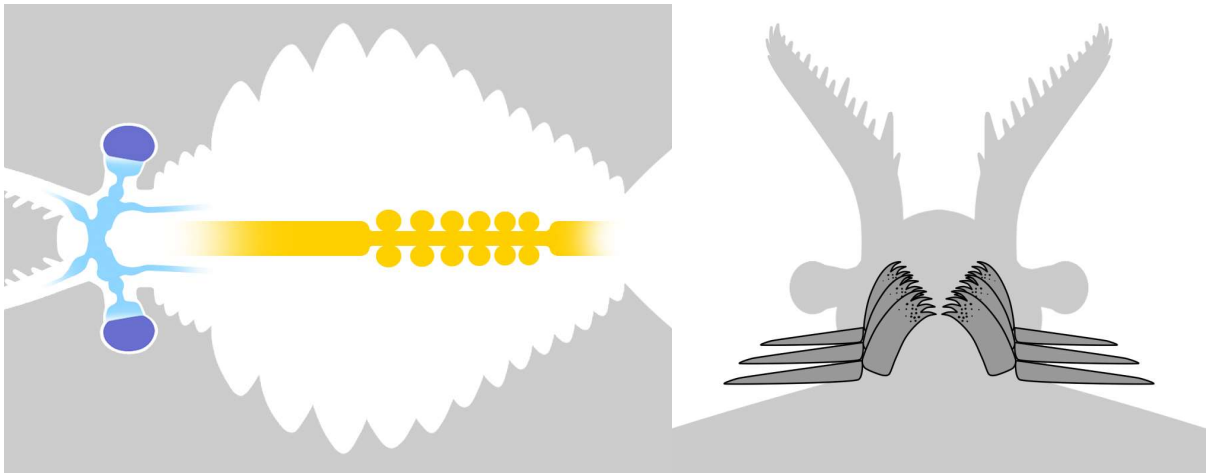
Au cambrien apparaissent les formes les plus primitives dès la série 2 (à partir de - 521 millions d'années). Leur corps se compose d'une tête portant 2 appendices buccaux et d'un tronc comportant de nombreux segments chacun équipés d'une paire d'appendices natatoires ainsi que de branches. Contrairement aux panarthropodes plus basaux, le corps des radiodontes possède des plaques dermiques durcies.
Ainsi, la tête présente de petits éléments ovoïdes : un bouclier céphalique dorsal flanqué de deux plaques latérales. Les appendices buccaux s'insèrent ventralement entre ces plaques. La bouche ainsi que deux gros yeux composés latéraux se placent entre les plaques latérales.
Les 3 ou 4 premiers segments du tronc sont plus petits et portent latéralement des plaques natatoires, et ventralement des structures interprétées comme étant des lames buccales. Sinon, tous les segments présentent latéralement des plaques constituant les appendices natatoires et dorsalement des structures branchiales. Cette organisation préfigure celle des **appendices biramés** que possédait l'ancêtre en commun de tous Euarthropodes (« vrais arthropodes ») et que l'on retrouve plus ou moins altérés chez la plus part des arthropodes actuels. Ces appendices présentent un segment basal (basipodite) sur lequel se fixe deux « rames » : une d'un seul tenant permettant la locomotion (endopodite), et une deuxième segmentée portant les branchies (exopodite).
Enfin, le tronc se termine par une ou plusieurs queues qui sont soit des structures natatoires, soit de fines épines souples (furcae).



^ Organisation de l'avant du corps d'un Radiodonte basal. La tête porte des plaques (He, Pe) ainsi que des appendices buccaux (Fa), la bouche (Oc) et les yeux (Ey). Les 3 premiers segments du tronc portent des paires de petites plaques natatoires (Af) et des lames ventrales (non visibles). Le reste du tronc porte de grandes plaque snatatoires (Bf) ainsi que des branchies dorsales (Sb).

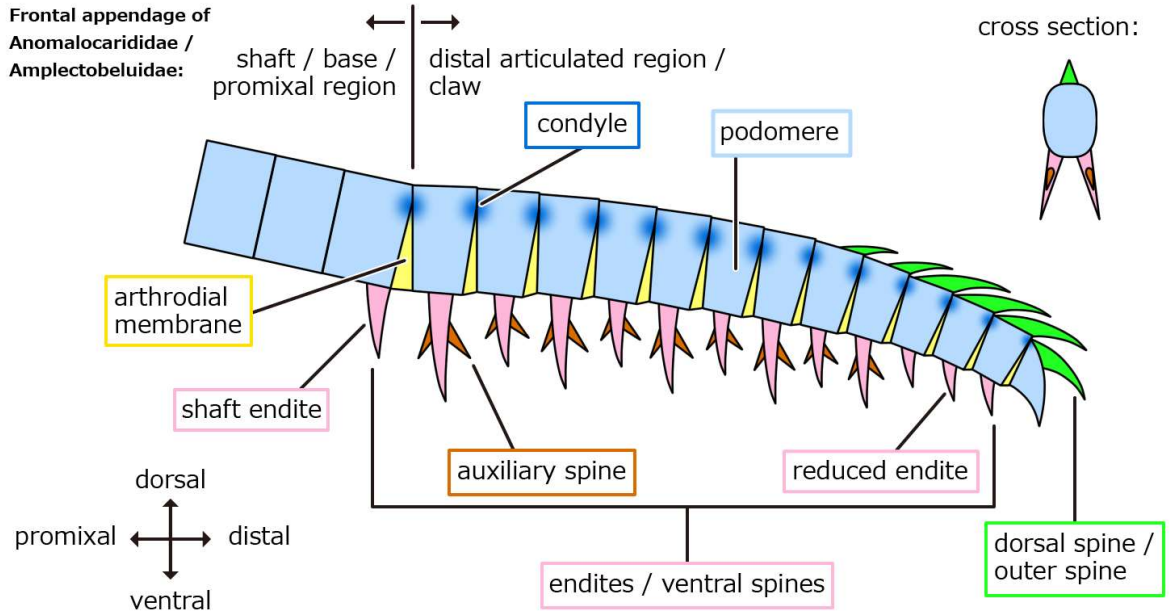
La bonne préservation de nombreux fossiles de radiodontes a permis de reconstituer leurs systèmes digestif et nerveux. Le premier comporte une bouche (ou cône oral) constituée de 3 à 4 plaques dentaires disposées en cercle et suivie d'un grand pharynx connecté à un estomac. Celui-ci aboutit à un intestin droit flanqué de 6 paires de glandes

digestives. Enfin, rectum termine le tube digestif. Le second s'organise autour d'un unique ganglion céphalique connecté aux yeux et développant 2 branches frontales (innervation des appendices buccaux) et deux branches postérieur (innervation du tronc).



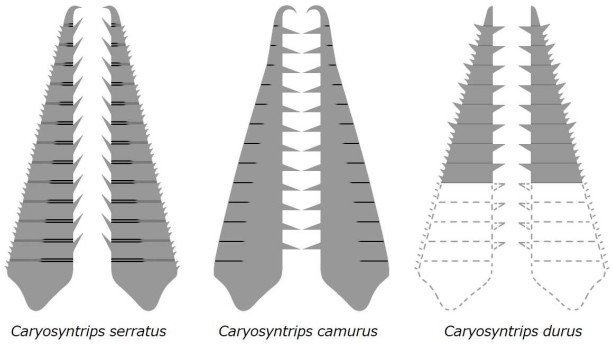
^ Reconstitution des systèmes digestif (jaune) et nerveux (bleu) ainsi que des lames broyeuses ventrales (à droite).

Les morphologies du tronc et des appendices buccaux des radiodontes primitifs suggère des animaux nageurs et durophages chassant près du fond des animaux à carapace comme les trilobites. Ils constituent le plus ancien exemple de super-prédateurs. Ce niveau trophique situé au sommet des chaînes alimentaires semble être apparu durant l'événement de diversification appelé « **explosion cambrienne** ». La course à l'armement opposant proies et prédateurs s'est alors engagée : les uns se couvrent de coquilles et sont mobiles, les autres développent des yeux et des appendices pour les attrapés ainsi que des dents capables de transpercer leur carapace.



^ Structure générale d'un appendice buccal de radiodonte primitif. Celui-ci permettant à ces super-prédateurs de saisir et d'amener leurs proies tels des trilobites vers leur bouche équipée de dents broyeuses.

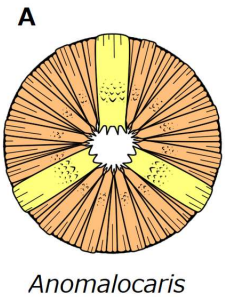
La phylogénie des radiodontes primitifs est débattue. Des travaux de 2021 mélangent les familles historiques et placent les radiodontes comme groupe frère des euarthropodes. Le taxon le plus basale serait alors le genre ***Caryostyntrips***. Cet animal de la fin du cambrien moyen (Miaolingien, - 509 à - 497 millions d'années) d'Amérique du nord et d'Espagne est connu uniquement par ses appendices buccaux classés selon 3 espèces. Ces appendices ne semblent pas être flexibles contrairement à ceux des autres radiodontes. Ils étaient alors animés d'un mouvement d'ouverture/fermeture latéral à la manière de ciseaux afin de saisir des proies.

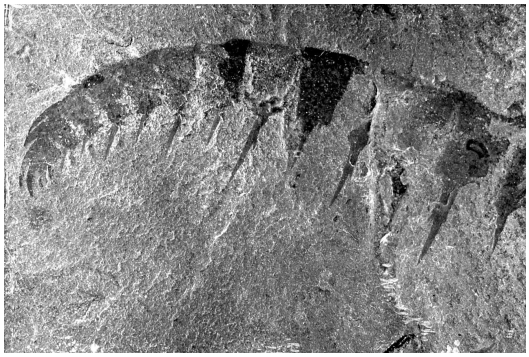




^ Fossiles de *Caryostyntrips* (à gauche) et reconstitution de l'animal (à droite).

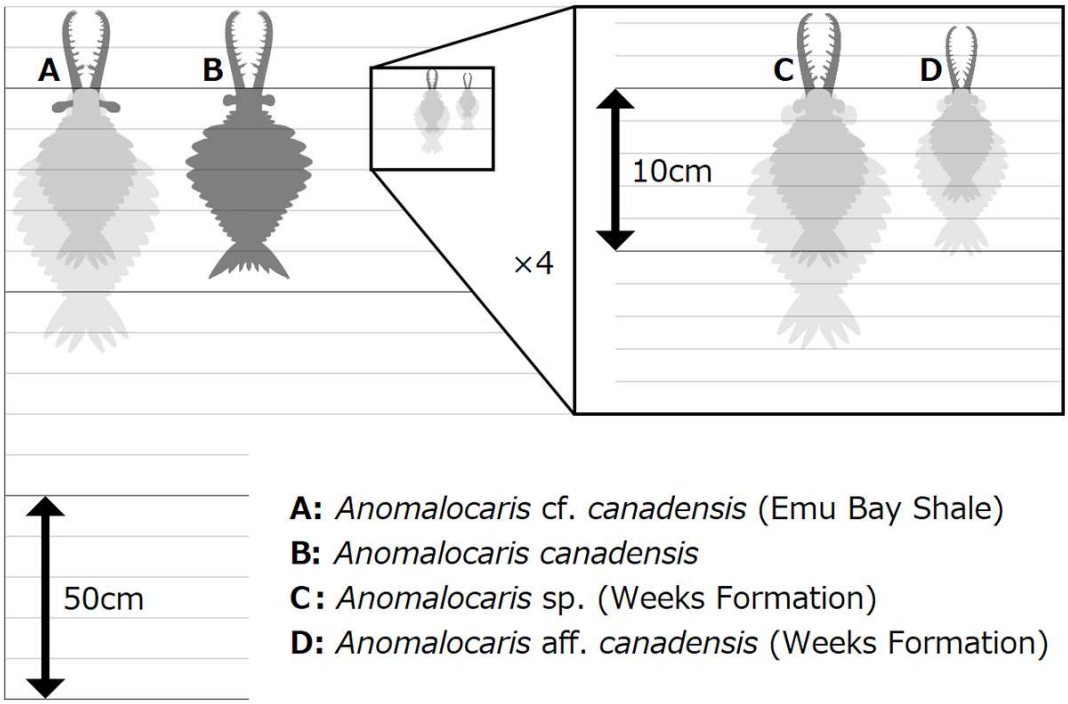
Si on prend la classification historique (avant 2021), on a 3 familles du cambrien. La plus connue est celle des Anomalocarididés (**Anomalocarididae**) dont le principal genre est le célèbre ***Anomalocaris***. Il s'agit d'un super-prédateur de grande taille pour l'époque (jusqu'à 40 cm de long selon les espèces) vivant sur un plateau continental il y a - 520 à - 499 millions d'années (cambrien moyen). Ses fossiles on été trouvés en Amérique du nord. Il est notamment un animal emblématique de la faune de Burgess, un site paléontologique à au degré de préservation.





< Éléments appartenant à *Anomalocaris*. A gauche : sa bouche broyeuse contenant 3 dents a originellement été décrite comme étant une méduse. A droite : fossile de l'un de ses appendices buccaux.

Lors de sa découverte en 1892, les paléontologues n'avaient retrouvés que ses appendices buccaux. Leur ressemblance superficielle avec des queues de crevettes a conduit les scientifiques à le nommer « Anomalocaris » ce qui signifie « crevette anormale ». Sa bouche et son tronc avaient également été décrits indépendamment en tant que méduse et algue. Ce n'est qu'en 1966 qu'un fossile complet sera découvert. Il s'agit de l'un des premiers dinocarides décrit.



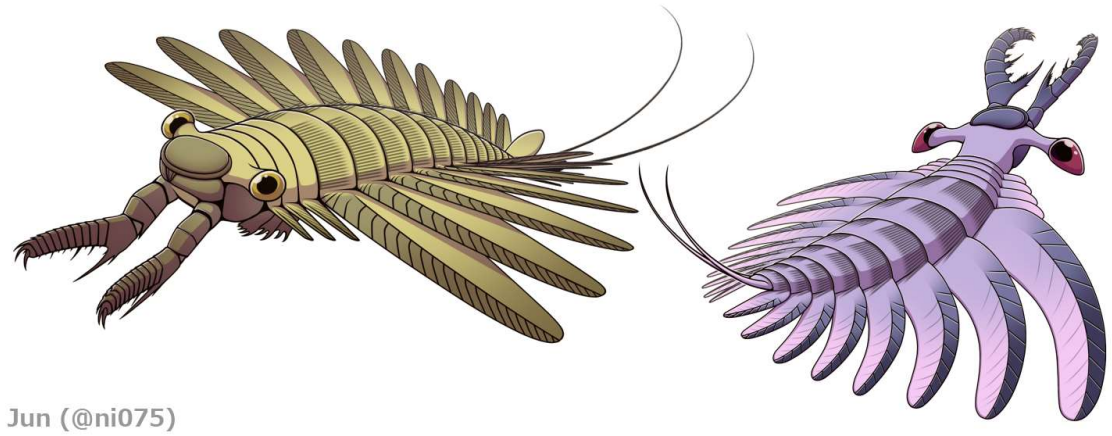
^ Dimension des différentes espèces d'*Anomalocaris*.

L'hypothèse d'un *Anomalocaris* super-prédateur est soutenue par l'analyse sa morphologie. Ainsi, ses appendices buccaux sont préhenseurs par flexion de leurs segments sur toute leur longueur et sa bouche armée de trois dents est broyeuse. On a également des observations de marques de morsure sur des trilobites ainsi que des coprolithes (déjections fossiles) contenant des fragments de coquille. Cependant, ces preuves résultent peut-être de l'activité d'un autre animal, peut-être même d'un autre radiodonte. Une alternative proposée pour la nutrition d'*Anomalocaris* est la succion., mais la première hypothèse reste la plus largement acceptée.



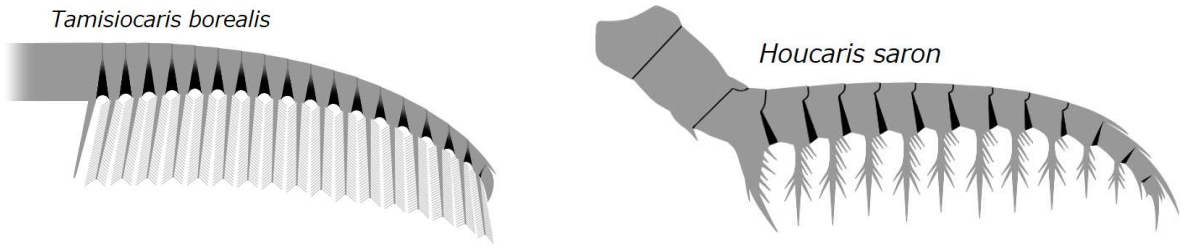
^ Reconstitution d'*Anomalocaris*.

Un autre famille bien connue du cambrien est celle des Amplectobeluidés (**Amplectobeluidae**). Contrairement à *Anomalocaris*, les appendices buccaux de ces radiodontes sont en forme de pinces. La préhension repose alors sur la flexion de segments terminaux vers un segment central possédant une projection allongée épineuse. De plus, leur bouche possède 4 dents. Leurs fossiles on été trouvés à l'étage 3 du Cambrien (- 521 à - 514 millions d'années) en Amérique du nord et en Chine.



^ Reconstitution de deux Amplectobeluidés : ***Amplectobelua*** (à gauche) et ***Lyrarapax*** (à droite). Les deux animaux ne sont pas à l'échelle.

Enfin, on trouve au cambrien la famille des Tamisiocaridídés (**Tamisiocarididae**). Elle a été découverte dans la série 2 du cambrien (- 521 à - 509 millions d'années). Leurs appendices buccaux possèdent des épines plus fines et plus densément réparties que chez les autres radiodontes du cambrien ce qui correspondrait à une adaptation à la préhension d'organismes plus petits. Ainsi, leurs proies ne devaient pas dépasser quelques millimètres de long. Le fonctionnement de ses appendices reste cependant identique à celui des appendices d'*Anomalocaris*.

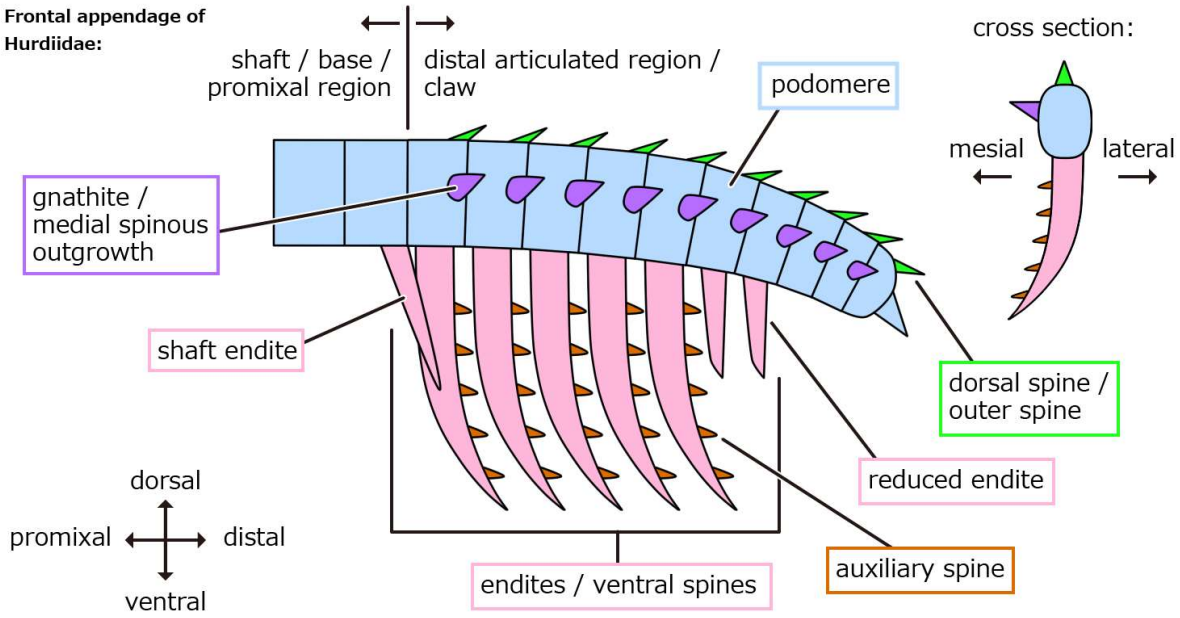


^ Appendices buccaux de deux Tamisiocaridídés.

<u>Les Hurdiidés : des radiodontes dérivés</u>

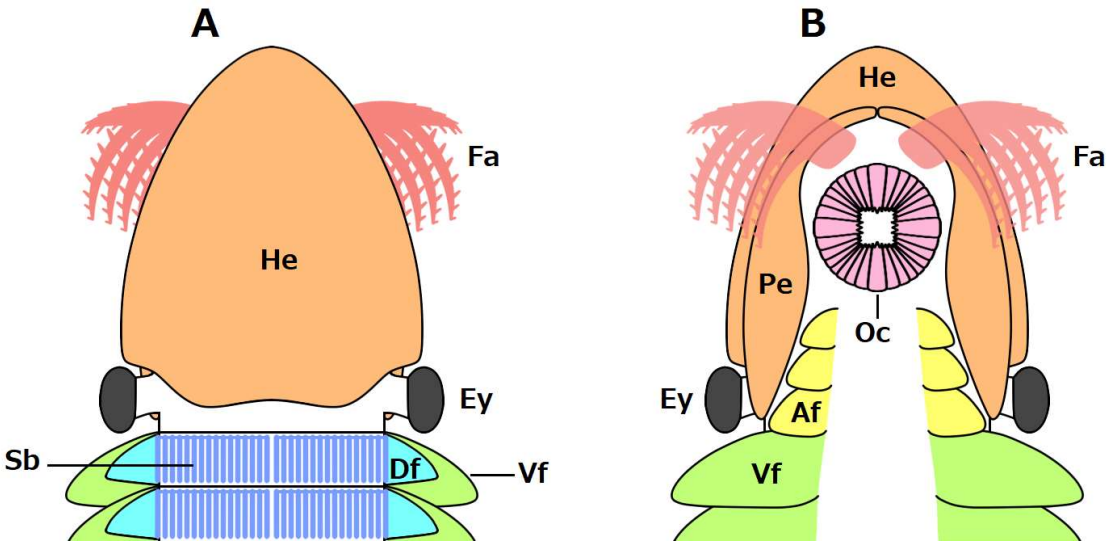
La famille des Hurdiidés (**Hurdiidae**) est connue de l'étage 4 du cambrien au dévonien inférieur soit pendant 121 millions d'années (- 514 à - 393) ! Elle est de loin la plus diversifiée que se soit en nombre de genres qu'en diversité des modes de vie. Tous ses représentants possèdent une bouche à 4 dents, une carapace de plus en plus allongée sur la tête et surtout des appendices buccaux bien plus dérivés. Ces derniers ne possèdent qu'une seule rangée d'épines ventralement et une asymétrie dans la

répartition des épines latérales. De plus, les espèces les plus dérivées présentent deux rangées de plaques natatoires sur chaque flanc. Enfin, on observe une tendance à la réduction de la queue.



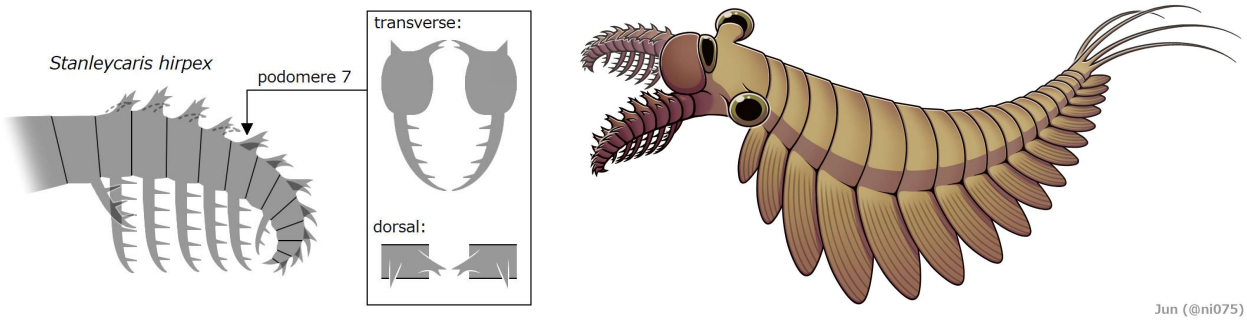
^ Morphologie générale d'un appendice de radiodonte Hurdiidé.

Les Hurdiidé étaient des prédateurs chassant une gamme très variable de proies selon leur propre taille et la spécialisation de leurs appendices buccaux. En effet, les macroprédateurs présentent des appendices trapus avec de grosses épines, tendis que les filtreurs présentent des épines longues, fines, rapprochées et finement dentelées, ce qui rappel les fanons des baleines modernes.



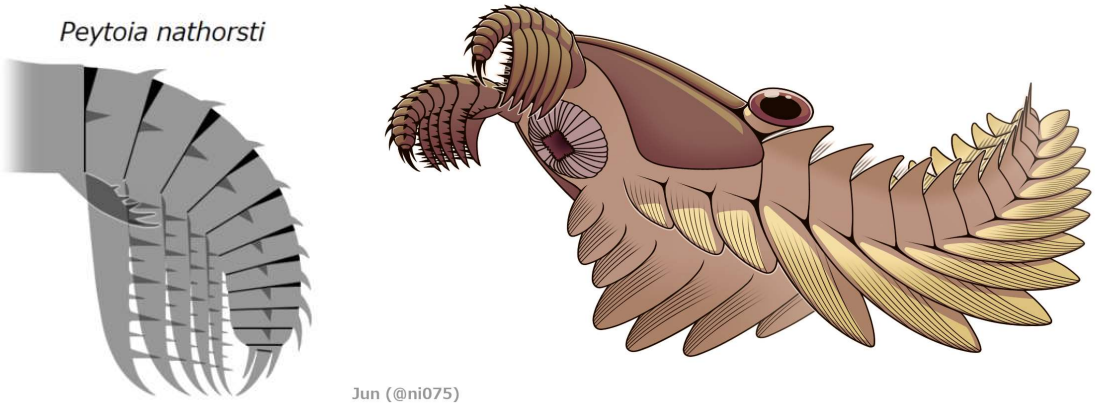
^ Morphologie d'un Hurdiidé (même légende qu'en page 5).
Df : plaques latérales supplémentaires.

L'un des Hurdiidés les plus primitifs est ***Stanleycaris***. Ayant vécut à la fin du cambrien moyen (Miaolingien, - 509 à - 497 millions d'années) au Canada, sa morphologie est proche de celle de son cousin *Anomalocaris*. La vrai différence entre ces deux radiodontes est l'organisation des appendices buccaux. Outre les caractéristiques Hurdiidiennes, ceux de *Stanleycaris* présentent une disposition des épines permettant une préhension différente qui s'effectue à la fois par des mouvements latéraux et de flexion. C'est une sorte de mélange entre les modes de préhension de *Caryostyntrips* et d'*Anomalocaris* (voir page 7). Avec ses 10 cm de long, son mode de vie devait être similaire à celui des radiodontes cambriens : nageure chassant près du fond des proies à coquille. Une autre caractéristique originale de *Stanleycaris* est la présence d'un troisième œil dorsal en avant des deux autres.



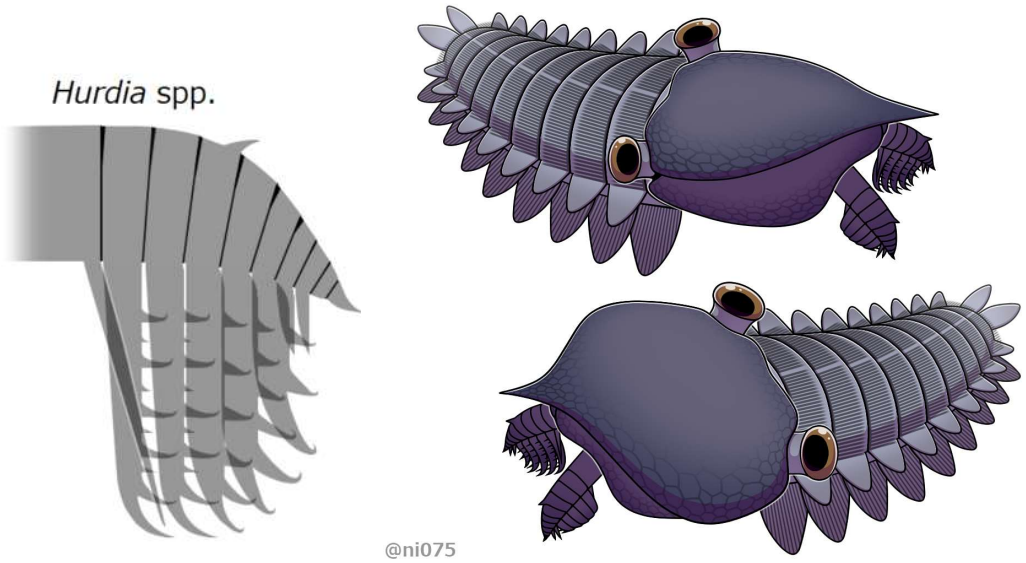
^ Appendice buccal (à gauche) et reconstitution (à droite) de *Stanleycaris*.

Un autre Hurdiidé macroprédateur du cambrien est ***Peytoia***. Cet animal présente des caractéristiques plus dérivées que *Stanleycaris* avec notamment un bouclier céphalique plus long et une rangée de plaques latérales supplémentaire. Il vivait au Canada et en Pologne durant le cambrien moyen (- 521 à - 497 millions d'années).



^ Appendice buccal (à gauche) et reconstitution (à droite) de *Peytoia*.

Au cambrien apparaît également la branche des radiodontes les plus dérivés : les Hurdiidés filtreurs. Parmi eux ont trouve ***Hurdia*** du cambrien moyen (- 505 millions d'années) d'Amérique du nord, d'Europe et de Chine. Cet animal grand pour l'époque (30 cm de long pour la plus grosse espèce) n'était pas réellement un filtreur. Cependant, ses appendices buccaux suggèrent une alimentation basée sur des proies de petite taille. Il possède de nombreuses caractéristiques dérivées au sein des radiodontes. Son bouclier céphalique est long, pointu à l'avant et soudé sur toute sa longueurs avec les plaques latérales ce qui protège efficacement sa tête. Ses appendices buccaux sont de petite taille et restent en position ventrale (ils ne sont pas dirigés vers l'avant comme chez les espèces précédentes). Enfin, il possède sur son tronc la seconde rangée de plaques.



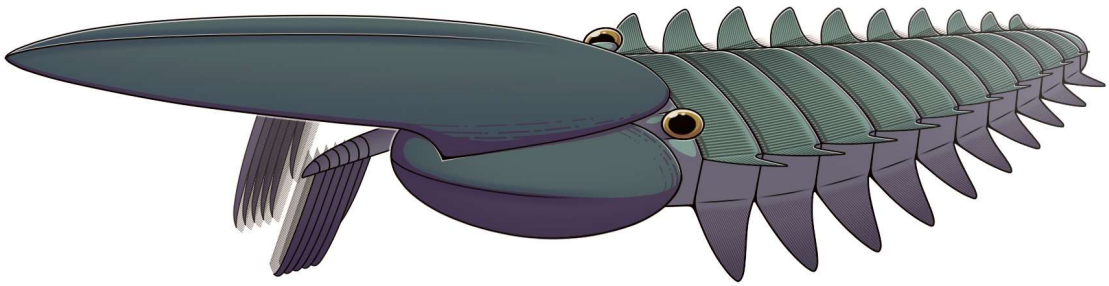
^ Reconstitution d'un appendice buccal (à gauche) et des deux espèces de *Hurdia* (à droite) : *H. victoria* (30 cm) en haut et *H. Triangulata* (8 cm) en bas.

Une véritable espèce filtreuse du cambrien est ***Cambroraster***. Long de 30 cm, cet animal de la faune Burgess (Canada, - 509 à - 497 millions d'années) présente un grand bouclier céphalique entièrement soudé aux plaques latérales couvrant plus de la moitié de son corps. C'est l'un des radiodontes les plus dérivés avec sont poroche cousin contemporain ***Titanokorys***, un géant pour l'époque avec ses 50 cm de long. Ses appendices buccaux sont courts avec de longues et fines épines très rapprochées formant un maillage dentelé. Ces structures sont adaptées à la filtration et donc à la chasse d'animaux de très petite taille.



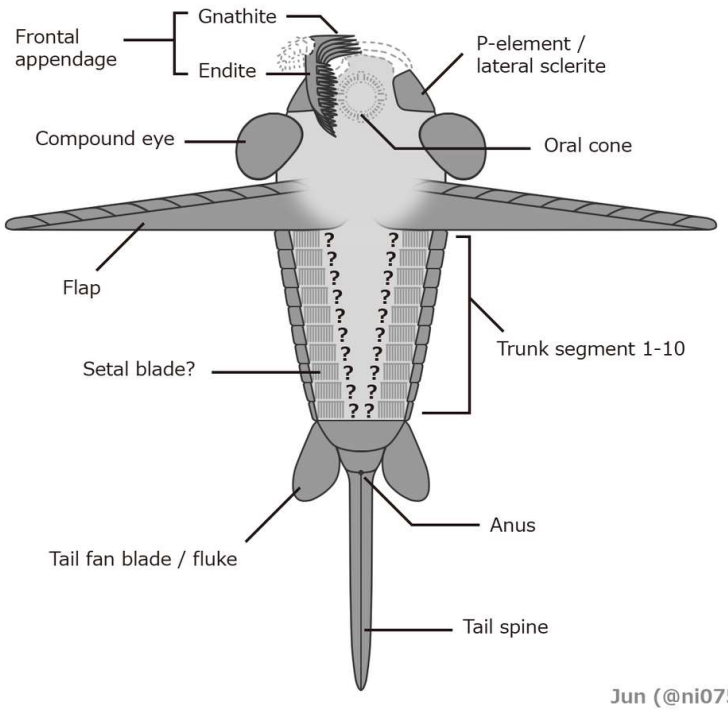
^ Appendice et reconstitution de *Cambroraster*, bouclier céphalique de *Titanokorys*.

Parmi les radiodontes filtreurs, on trouve le plus grand dinocaride connu : ***Aegirocassis*** et ses 2 m se long ! Vivant au milieu de l'Ordovicien inférieur (Tremadocien, - 408 millions d'années), son gigantesque bouclier céphalique forme un « nez » à la base duquel se trouves 2 grosses plaques latérales formant des « joues ». Les appendices buccaux sont situés ventralement sous le « nez » et possèdent de très longes épines reprochées et abondement dentelées. Ces « peignes » forment un maillage fin semblable à celui observé dans les fanons des baleines actuelles. Il devait occuper une niche écologique semblable à celle de ces mammifères marins modernes en profitant de la grande diversification du plancton Ordovicien.



Jun (@ni075)

^ Reconstitution de *Aegirocassis*.

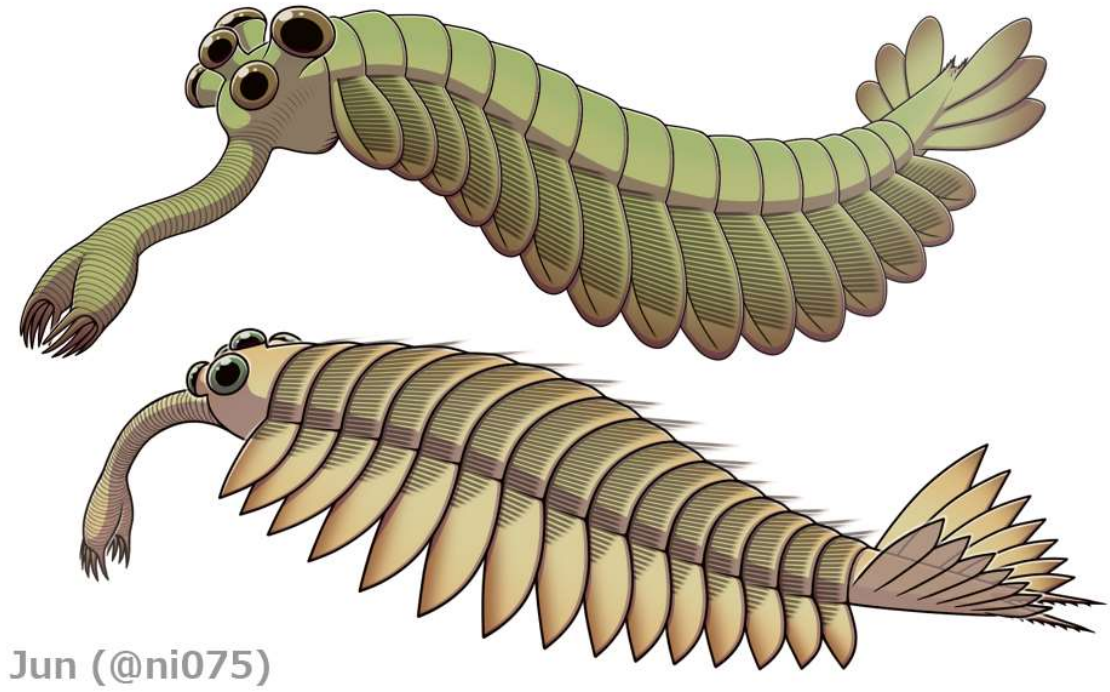


Le dernier radiodonte connu est un animal étrange du dévonien inférieur (- 408 et - 400 millions d'années). Il est surprenamment assez basal parmi les Hurdiidés : ***Schinderhannes***. Voici une bonne leçon d'évolution : « plus récent » n'implique pas « plus dérivé ».

Cet animal de 10 cm de long présente une morphologie assez primitive avec ses petites plaques céphaliques et ces yeux très en avant. Il présente cependant des innovations évolutives comme la présence « d'ailes » antérieures et postérieures.

Les Opabiniidés

La famille des Opabiniidés (**Opabiniidae**) comporte 2 genres d'animaux très étranges. Leur morphologie générale ressemble beaucoup à celle des Radiodontes primitifs (voir page 5) avec une organisation tête-tronc, des plaques natatoires, des branchies dorsales et une queue multiple. Cependant, deux caractéristiques diffèrent totalement : la présence de 5 yeux composés au lieu de deux et d'un unique appendice buccal. Enfin, ils possédaient peut-être des lobopodes sous leurs plaques natatoires ce qui est un caractère primitif chez les dinocarides (voir page 3).
Les deux genres compris dans cette familles sont des prédateurs de taille moyenne pour l'époque (entre 5 et 7 cm) dont le plus connu est **Opabinia**. Ce dernier possédait des branchies uniquement sur les plaques latérales. Comparé aux appendices biramés, c'est comme les branchies se trouvaient sur l'endopodite. C'est une condition originale propre à Opabinia.



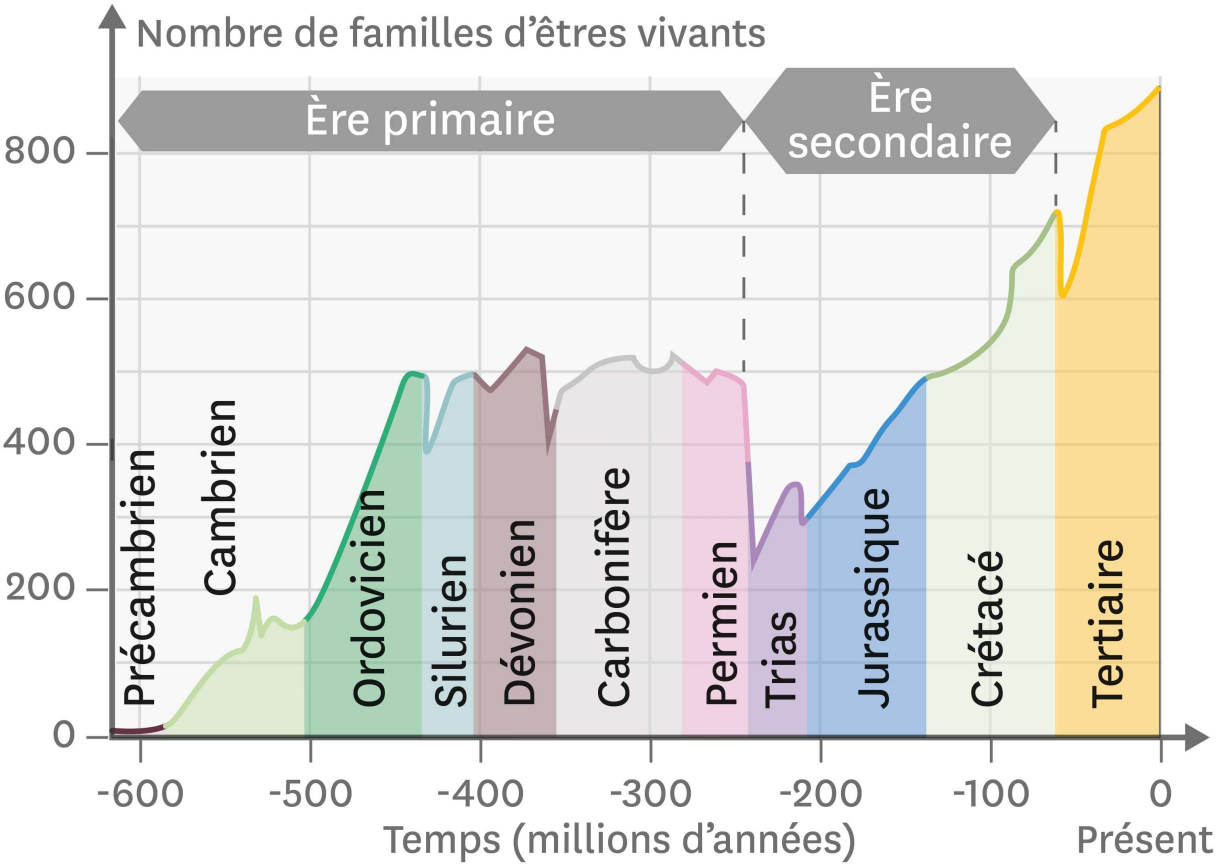
^ Reconstitution des deux Opabiniidés : *Opabinia* (en haut) et *Utoraura* (en bas).

Conclusion

L'évolution des dinocarides permet de faire un pont entre les lobopodiens primitifs du permien et les arthropodes vrais. Dans un premier temps, les lobopodiens arborent des appendices frontaux (*Siberion* et *Megadictyon*, voir pages 1 et 3) qui deviendront des antennes chez les Onychophores actuels. Ensuite, ils deviennent nageur en développant des plaques natatoires au-dessus de leurs pattes (*Pambdelurion* et *Kerygmachela*, voir page 3). Finalement, ces dernières appelées lobopodes disparaissent et l'animal devient complètement nageur, chassant près du fond. Il développe également des branchies et des plaques durcies. Ses appendices buccaux sont devenus plus complexes et permettent une préhension des proies. Enfin, il acquière de gros yeux composés. C'est la condition

des radiodontes (page 4) et des opabiniidés (page précédente).
Toute cette évolution a principalement eu lieu durant le cambrien. Elle fait partie du grand évènement de diversification du vivant nommé « explosion cambrienne ». Celle fait suite à une glaciaition et comme principaux moteurs une recolonisation des niches écologiques, un apport important de nutriments lié au retrait des glaces et de nouvelles compétitions entre les espèces dont la course à l'armement entre proies et prédateurs.

La disparition des dinocarides est liée à des extinctions successives durant les périodes suivant le cambrien. L'apparition de nouveaux prédateurs arthropodes, céphalopodes ou vertébrés a également contribué à leur extinction.



^ Diversité des êtres vivants en fonction du temps. On observe une grande diversification au cambrien.