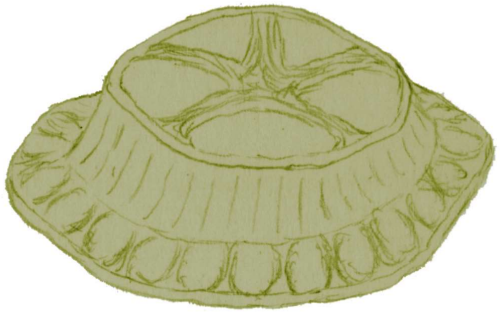
Les classes d'échinodermes fossiles

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

Concernant les classes fossiles d'échinodermes, leur phylogénie s'insert avant et dans le clade formé par les classes modernes. Nous allons d'abord découvrir les classes fossiles les plus basales compris hors du clade formé par les échinodermes modernes, puis nous parlerons des groupes fossiles en lien avec chacune des 5 classes actuelles. Mais avant, penchons-nous sur un animal énigmatique : *Arkarua adami*.

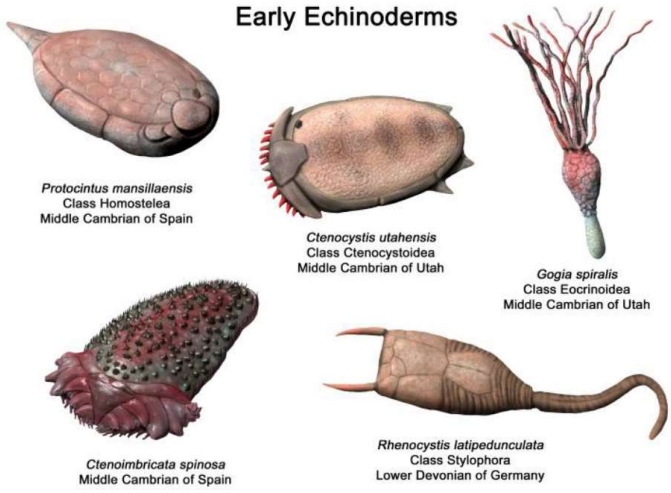


^ Dessin de *Arkarua adami*. Cet animal énigmatique vieux de plus de 600 millions d'années est un candidat potentiel au titre de plus ancien échinoderme (et donc aussi de plus ancien deutérostomien). En effet, certains caractères dont notamment la symétrie pentaradiée semblent pencher en faveur de cette hypothèse. Cependant, l'absence de madréporite et d'un squelette calcaire la remet en cause.

Le fossile de cette espèce a été mis au jour en Australie dans les Flinders Ranges. Son âge est exceptionnel pour un animal complexe : il date de l'édiacarien soit d'il y a environ - 635 à - 541 millions d'années. Son corps se présente sous la forme d'un petit dôme tronqué de 3 à 10 mm de haut et parcourus d'arêtes radiales avec au sommet une dépressions marquée par cinq creux radiaux ressemblant à des aires ambulacraires. Ajouté à une symétrie pentaradiée, *Arkarua* semble être un échinoderme. Cela ferait de lui le plus ancien représentant du groupe connu et repousserait par ailleurs la date de l'apparition des deutérostomiens. Cependant, une telle interprétation a été largement remise en cause notamment par l'absence d'un squelette calcaire et d'une madréporite. L'assimilation d'*Arkarua* à un échinoderme reste donc fortement douteuse.

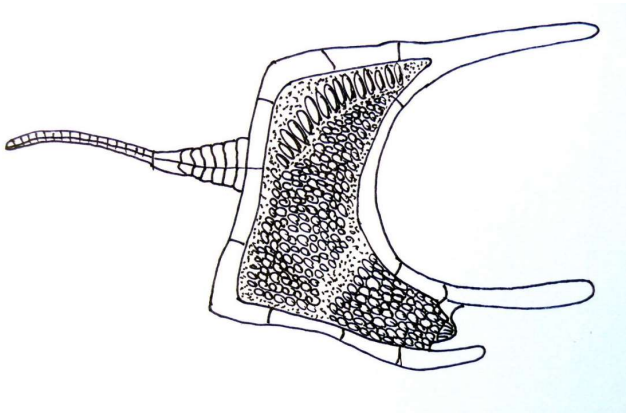
Les premiers échinodermes : des fossiles « exotiques »

De nombreuses classes fossiles basales ont des caractéristiques bien différentes de celles des échinodermes modernes. En effet, leurs représentants ne possèdent pas une symétrie pentaradiée mais ont une symétrie plus ou moins bilatérale ou sont asymétriques. Une partie d'entre eux sont également dépourvus de bras ambulacraire. Enfin, certains semblent posséder des fentes pharyngiennes alors que les échinodermes modernes en sont tous dépourvus. Cela montre que ces espèces basales représentent une transition entre les deutérostomiens « typiques » (symétrie bilatérale, de fentes pharyngées) et les échinodermes tel qu'on les connaît aujourd'hui (symétrie pentaradiée, bras ambulacraire). C'est pourquoi ces spécimens fossiles étaient autrefois placés dans le groupe polyphylétique des Homalozoaires (**Homalozoa**). Il comptait 4 classes : les Stylophores (**Stylophora**), les Homoiostélés (**Homoiostelea**), les Homostélés (**Homostelea**) et les Ctenocystoïdes (**Ctenocystoidae**). Selon les différentes phylogénies, les Homalozoaires sont classés comme les échinodermes les plus basaux, ou sont redistribués parmi d'autres groupes. Ainsi, les Stylophores sont parfois inclus dans les crinoïdes et les trois autres classes sont placées parmi le groupe fossile des Blastozoaires selon certains auteurs. Ici, nous allons considérer que les 4 classes de Homalozoaires sont situées à la base des échinodermes, mais cette vision est amenée à être invalidée ou reste à être confirmée. De même, les classes des Helicoplacoïdés (**Helicoplacoidea**) et des Cyclocystoïdes (**Cyclocystoidea**) sont ici présentées comme basales, mais certains scientifiques les placent parmi les échinozoaires (oursins et concombres de mer).



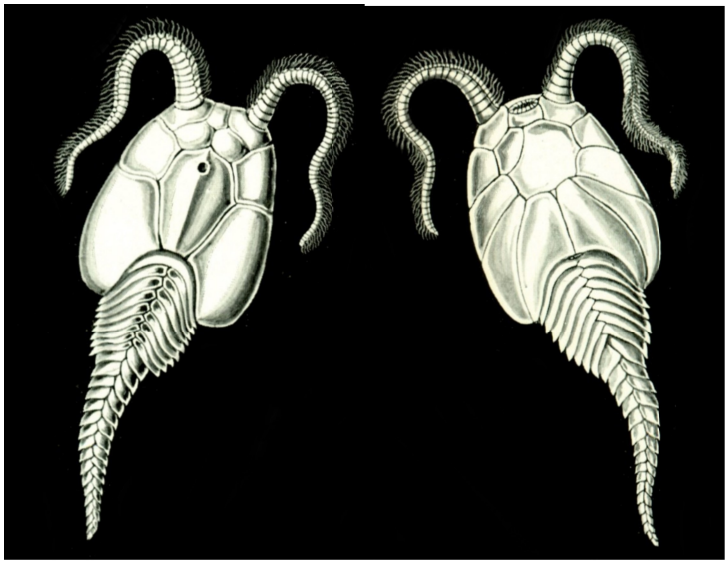
< Aperçu de la diversité passée des échinodermes. Tous ces animaux fossiles (sauf *Gogia spiralis*) étaient autrefois classés parmi les Homalozoaires car leurs caractéristiques sont inhabituelles. En effet, ils possèdent pour la plus part une symétrie globalement bilatérale et certains sont dépourvus de bras ambulacraire tendis que d'autres semblent posséder des fentes pharyngiennes pourtant absentes chez les échinodermes modernes. Cependant, on retrouve chez eux des caractéristiques purement échinodermes : squelette externe spécial, madréporite, …





^ Fossile et dessin de *Cothurnocystis*. Ce cornute du dévonien (- 410 à - 358 Ma) est un représentant des stylophores, un groupe d'échinodermes fossiles primitifs. Ses représentants sont pourvus d'un unique bras ambulacraire et d'une symétrie bilatérale ou asymétrique. Certains pensent qu'il s'agit de chordés basaux possédant une nothochorde.

La classe d'échinodermes la plus basal est celle des Stylophores (**Stylophora**) dont les fossiles se retrouvent du milieu du cambrien à la fin du carbonifère (de - 509 à - 299 Ma). Présentant une symétrie bilatérale ou asymétrique, leur corps se compose d'un « tronc » protégé par des plaques dures soudées d'où émerge un ou deux « bras » en face antérieure, et un unique appendice postérieur nommé aulacophore. L'aulacophore était parfois interprété comme une queue abritant une notochodre, ce qui placerait le groupe parmi les chordés, ou comme un pied permettant à l'animal de s'ancrer dans le fond. Il est aujourd'hui interprété comme étant un bras ambulacraire à l'image des bras de l'étoile de mer. D'après l'examen de traces fossiles trouvées à proximité de spécimens de mitrates, ils auraient pu également s'en servir comme organe de locomotion rampant sur le fond marin "bras la première". L'analyse de leur structure interne suppose la présence d'un hydrocœle chez les stylophores. La classe est parfois placée parmi les crinoïdes. En effet, les deux groupes possèdent des plaques extraxiales imperforées. Le squelette de ces échinodermes se compose ainsi de plaques axiales (sur le ou les « bras »), de plaques extraxiales perforées (sur le « tronc ») et de plaques extraxiales imperforées sur l'aulacophore des stylophores (voir schéma de *Castericty*s page suivante) qui serait alors homologue au pédoncule des crinoïdes. Cependant,



^ Dessins de *Enoploura*. Ce stylophore mitrate est représenté dorsalement (à droite) et ventralement ventrale (à gauche) avec la bouche en haut. L'attribution des faces dorsale et ventrale est peut-être mauvaise (voir texte page suivante). La base de son appendice postérieur (l'aulacophore) semble être équipée de fentes pharyngées, un caractère aujourd'hui absent chez les échinodermes modernes.

la présence de ces plaques pourrait représenter un cratère primitif et donc partagé par tous les échinodermes basaux. Le groupe peut-être polyphilétique des stylophores se compose de deux ordres : celui des cornutes (**Cornuta**) et celui des mitrates (**Mitrata**). Le premier est représenté du cambrien à la fin de l'ordovicien (de - 513 à - 445,6 Ma) par de nombreuses familles. Le genre le plus connu des cornutes est *Cothurnocystis* du dévonien de France, d'Ecosse, de République tchèque, du Maroc et du Nevada (USA). Son « tronc » asymétrique fait penser à une botte. 11 plaques définissent le contour de celle-ci avec 3 plaques supplémentaires formant des processus nommés « orteil », « talon » et « lèvre » à l'avant de l'animal (voir image ci-dessus). La pointe de la « botte » semble porter la bouche et l'anus, le sommet de celle-ci abriterait un pharynx équipé de fentes pharyngées.

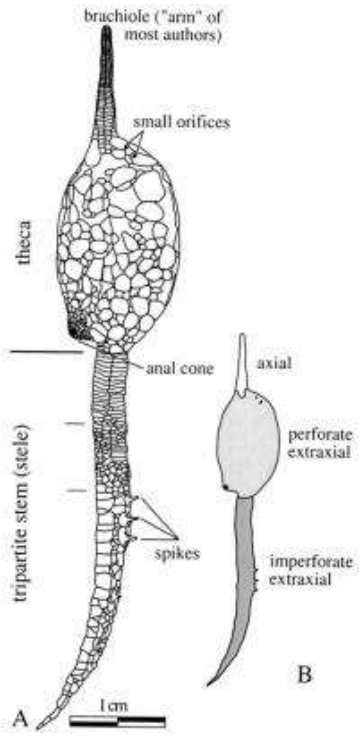
Le second ordre des stylophores, celui des mitrates, s'étend du milieu du cambrien à la fin du carbonifère (de - 500 à - 299 Ma) et compte également de nombreuses familles. Deux exemples de représentants typiques des mitrates sont *Rhenocystis* du dévonien inférieur (de - 419 à - 393 Ma) d'Allemagne et *Enoploura* (voir page précédente). Les mitrates étaient de petits organismes (quelques millimètres de long) dont le « tronc » comprenait deux faces distinguées par la

forme des plaques qui les recouvres. En effet, ce qui était peut-être la face dorsale était recouverte de plaques peux nombreuses et pour certaines larges. Cette face est asymétrique puisqu'une plaque présente dans la moitié droite est absente de la partie gauche. L'autre face se compose de petites plaques plus nombreuses avec une ouverture pouvant être la bouche. Cependant, l'attribution de ces faces à un côté dorsale et ventrale de l'animal reste incertaine. Leur aulacophore était long et segmenté avec une ouverture à leur extrémité (parfois interprétée comme étant la bouche, l'anus ou les deux). Chez certaines espèces, la capture de la nourriture semble être assurée par deux appendices situés sur la partie du tronc opposée à l'aulacophore (généralement interprété comme étant la partie antérieure de l'animal). L'aulacophore est interprété comme étant un bras ambulacraire pourvu ou non d'un système hydrostatique et permettant une locomotion benthique : l'animal rampe sur le fond "bras en avant". Cette théorie est fondée sur l'analyse de traces fossilisées autour des organismes. Certains pensent que les mitrates possédaient des structures semblables à des fentes pharyngées à la base de l'aulacophore alors que celles-ci sont absentes chez les échinodermes actuels.

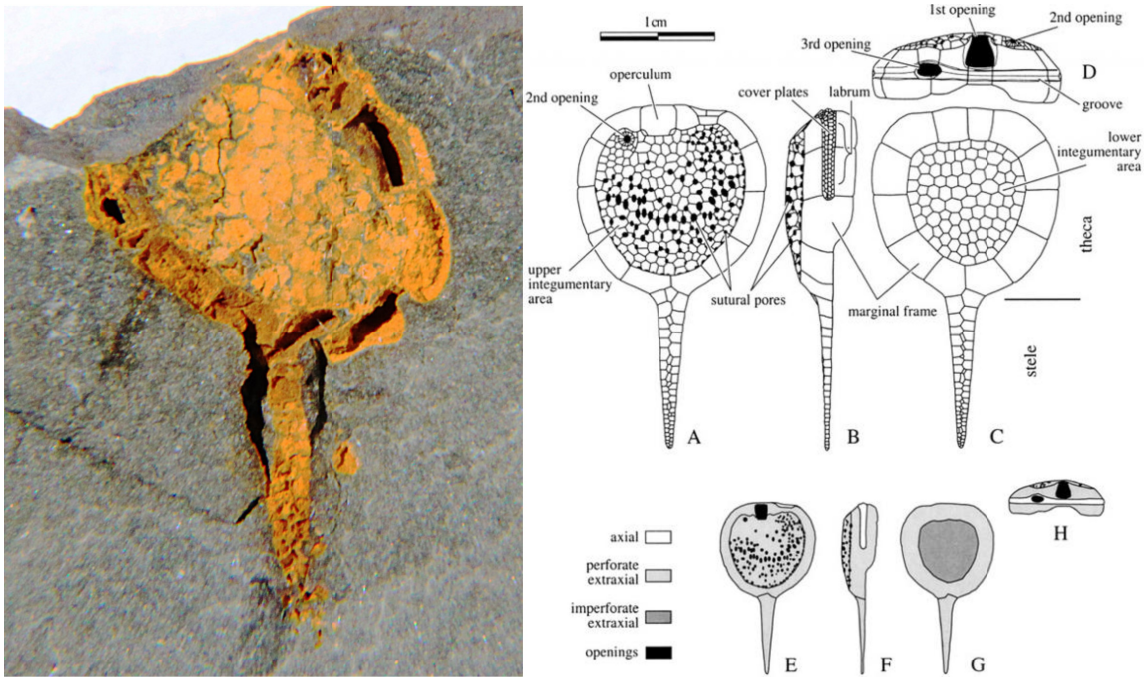


^ Deux stylophores typiques. L'image de droite est une représentation de *Rhenocystis*, un mitrate du dévonien inférieur (de - 419 à - 393 Ma). La photo de gauche est celle d'un fossile de *Castericys*, un cornute de la fin du cambrien inférieur (environ - 520 Ma).

La classe des Homoiostélés (**Homoiostelea**) est un groupe mal connu représenté par l'unique ordre des solutes (**Soluta**) du milieu du cambrien à la fin du silurien (de - 501 à - 412 Ma). La partie principale de ces animaux nommée thèque (theca) est asymétrique. Elle possède un organe allongé à l'extrémité considéré comme étant postérieure. La présence d'un membre ambulacraire à l'opposé (face antérieure) est sujette à débat. A noter que le cornute *Castericys* (fossile ci-dessus et schéma ci-contre) est parfois rattaché aux solutes. Cet animal possède un lobe nommé branchiole et en position « antérieure » (opposé à l'organe « caudale »). Pour la plus part des auteurs, il s'agit d'un bras ambulacraire. Les homostélés sont phylogénétiquement plus dérivés que les stylophores : il sont plus proches des échinodermes modernes.



> Schéma de l'anatomie de *Castericys.* Cet animale présente des caractéristiques le plaçant soit parmi les solutes, soit parmi les cornutes. La présence d'un lobe antérieur nommé branchiole (A) est généralement interprété comme un bras ambulacraire (« arm ») réfuterait la théorie selon laquelle les solutes en sont dépourvus. Le petit schéma à droite (B) permet de différencier la répartition des plaques axiales, extraxiales perofrées et extraxaiales imperforées composant le squelette de *Castericys*.



^ Fossile et schéma de l'anatomie de *Trochocystites*. Cet homostélé typique présente une ouverture asymétrique sur ce qui est interprété comme la face dorsale pouvant correspondre à la madréporite (« 2nd opening » sur le schéma). Les deux autres ouvertures situées sur la zone définie comme antérieure de l'animal sont probablement la bouche et l'anus (« 1st » et « 3rd opening »).

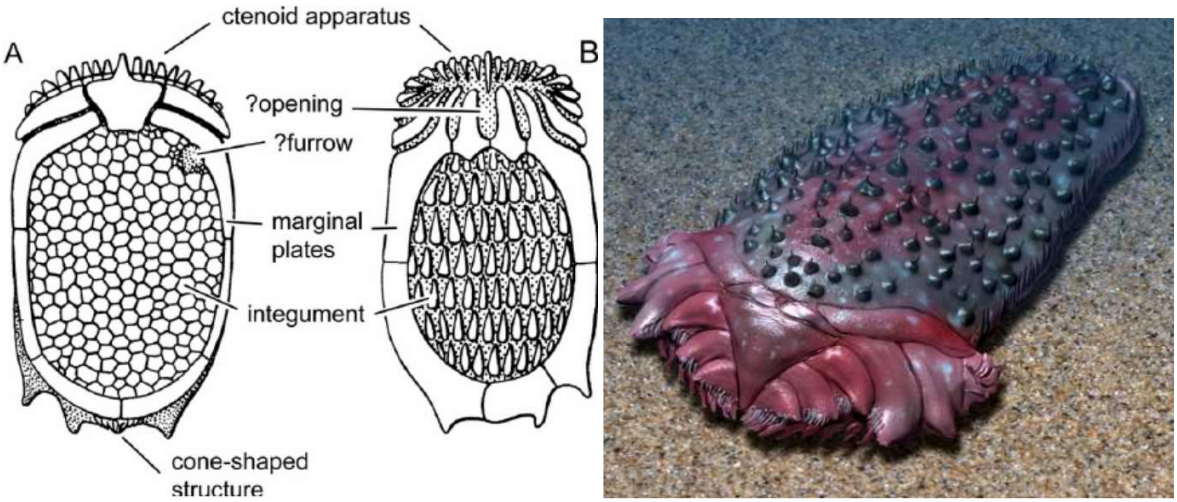
La classe des Homostélés (**Homostelea**) est encore plus dérivée. Ne comptant que l'ordre des cinctes (**Cincta**), ces représentants vécurent uniquement durant le cambrien moyen (de - 509 à - 497 Ma). Ces organismes plats présente deux types de plaques sur le « tronc » : des plaques marginales allongées formant son contour, et de nombreuses petites plaques (poreuses sur la face « dorsale ») remplissant les surfaces dorsales et ventrales. Ils possédaient une ouverture asymétrique sur le côté gauche de la face « dorsale » correspondant à la madréporite. Encore une fois, la notion de « dos » et de « ventre » est difficile à définir, mais le placement de la madréporite en face dorsale semble plus adapté. Deux autres ouvertures se trouvent dans la face « antérieure ». Il s'agit sûrement de la bouche et de l'anus. A l'opposé se trouve un organe allongé qui n'est pas interprété comme un bras ambulacraire les homostélés en étant dépourvu. Parmi ses représentants, on peut citer *Trochocystites* de la république tchèque qui atteint une longueur d'1,5 cm (images ci-dessus). On peut aussi citer *Protocintus mansillaensis*, un cinctede 2 cm de long bien connu provenant d'Espagne (image ci-dessous).



< Reconstitution de *Protocintus mensillaensis*. Ce cincte espagnol vivait comme tous les homostélés durant le cambrien moyen (de - 509 à - 497 Ma). Bien qu'étant des échinodermes, ces animaux étaient apparemment dépourvus de bras ambulacraire. S'agit-il d'une réversion, d'une perte ?

La classe des Ctenocystoïdes (**Ctenocystoidea**) comprend l'unique ordre des Ctenocystides (**Ctenocystida**) qui regroupe de 3 à 4 genres pour environ 5 espèces ayant comme principale caractéristique de porter un organe en forme de peigne à leur extrémité antérieur appelé appareil cténoïde (d'où le nom de « ctenocystide »). Il est constitué de plaques articulées qui forment un conduit probablement tapissé de cils (cilié) et menant à la bouche. La fonction de cet organe buccale complexe est encore mal connue, mais il pourrait permettre à ces animaux de capturer et/ou de couper des particule alimentaires ou des proies avant de les transporter jusqu'à la bouche à l'aide des cils afin de l'absorber.

Vivant uniquement au cambrien moyen (de - 513 à - 455,8 Ma), le corps aplati dorso-ventralement des ctenocystides est dépourvu de tout appendice, et donc de bras ambulacraire. On ignore donc comment ils se déplaçaient. D'une forme sub-quadrangulaire, leur corps est recouvert de grosses plaques marginales et d'un dallage dorsal de plaques plus petites parfois épineuses, comme chez *Ctenoimbricata spinosa* d'Espagne. La madréporite est située à l'avant-droite sur une plaque dorsale, et l'arrière porte une pyramide anale parfois asymétrique. Le genre type du groupe est *Ctenocystis* de l'Utha (USA).



^ Deux ctenocystidés. Le dessin de gauche montre *Ctenocystis* en face dosale (A) et en face ventrale (B). *Ctenoimbricata spinosa* est représenté à droite. Dépourvus de tout appendices, ces échinodermes atypiques étaient globalement bilatériens (excepté la madréporite ou « furrow » en position latérale droite) et portaient un organe buccal complexe en forme de peigne appelé appareil cténoïde. Ils proviennent tous du cambrien moyen (de- 513 à - 455,8 Ma) et on ignore leur mode de déplacement.

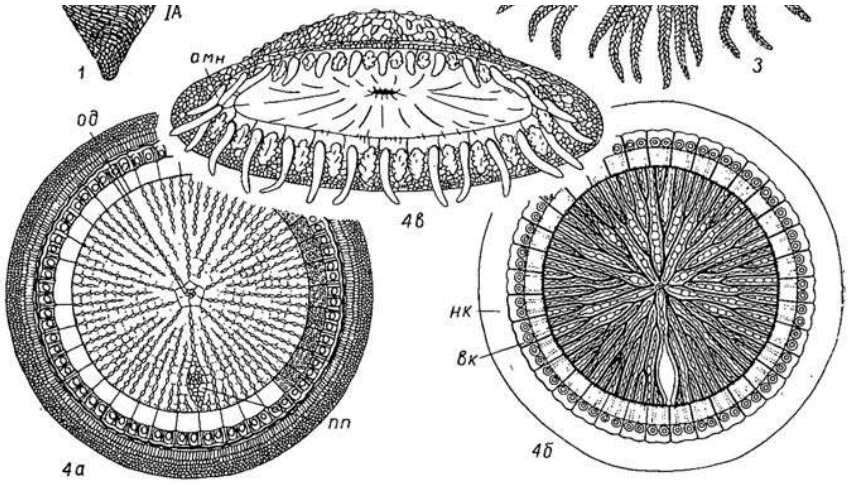


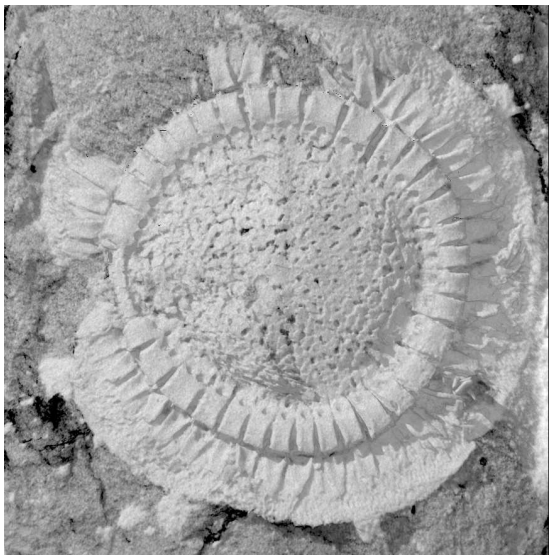
Parfois placée parmi les échinozoaires avec les oursins et les concombres de mer, la classe des Helicoplacoïdés (**Helicoplacoidea**) ne compte que 2 à 3 genres pour 3 à 4 espèces. Ce petit groupe est très mal connu car ses fossiles datant du début du cambrien (de - 530 à - 516 Ma) et provenant principalement du Nevada (USA) sont rares et mal préservés. Leur corps plus ou moins allongé (du « ballon de rugby » au « cigare ») possède une symétrie globale bilatérale (malgré la découverte d'un spécimen à la symétrie pentaradiée) et est recouvert de nombreuses petites plaques soudées disposées en spirale. Certains pensent que leur bouche se prolongeait également par une spirale contournant le corps. Mesurant environ 7 cm de long, on pense qu'ils se tenaient en position érigée, le corps pointant vers la surface. Ce mode de vie fixe devait s'accompagner par un régime alimentaire suspensivore sessile. Il est possible qu'ils se réfugient dans des terriers durant la journée n'étendant leur corps qu'à la nuit tombée pour se nourrir de plancton. Cependant, certains suggèrent qu'ils profitaient du sédiment très stratifié du début du cambrien pour demeurer planté à la verticale dans le fond. C'est l'évolution de ce sédiment qui les auraient alors menées à la leur disparition. L'espèce type du groupe est *Helicoplacus guthi.*

< Fossile d'*Helicoplacus guthi* de Californie (USA).

Les Cyclocystoïdes (**Cyclocystoidea**) forment un petit groupe d'au moins 9 genres répartis dans deux familles. Dans le registre fossile, ils apparaissent à l'Ordovicien en Amérique et sont représentés pour la dernière fois au Dévonien en Europe (soit une période de - 471,8 à - 379,5 Ma). Leur corps a la forme de petit disque arrondi recouvert de plaques imbriquées encerclées par un anneau marginal rigide. Celui-ci se compose de grosses plaques en relief marquées et visiblement séparées ce qui témoigne peut-être d'articulations entre celles-ci. Enfin, une « jupe » flexible devait entourer le corps de ces animaux. La face inférieure du disque porte cinq rayons buccaux se rejoignant au centre où se trouve la bouche. Ces rayons étaient probablement bordés de podia flexibles (ou membres ambulacraires) permettant de se déplacer et de capturer la nourriture. Ces organismes présentent donc la symétrie pentaradiée bien connue des échinodermes modernes. De plus, la face supérieure est protégée par des plaques calcaires polygonales portant cinq

perforations centrales entourant l'anus. Leur classification est débattue et certains placent les cyclocystoïdes parmi les oursins.



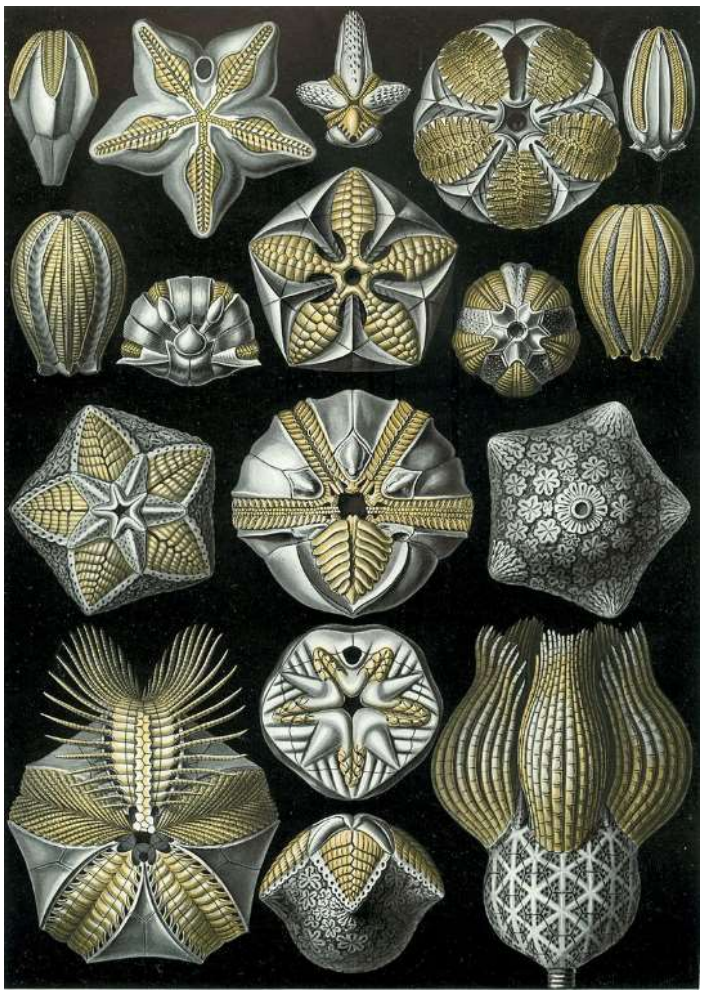


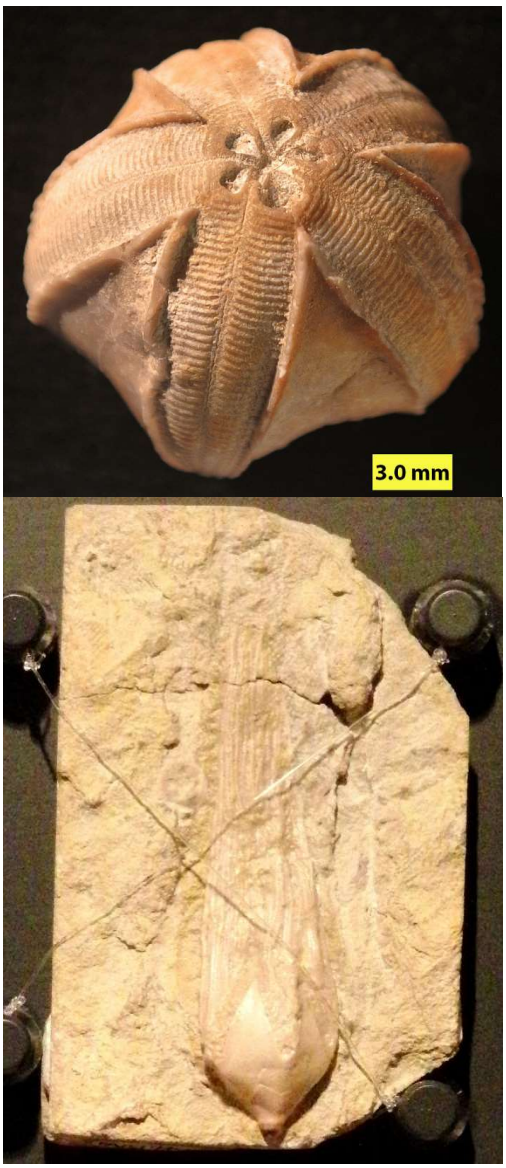
^> Deux cyclocystoïdes. L'image de gauche montre la reconstitution de *Cyclocystoides* de dessous (4a), de dessous sans les plaques ventrales montrant les rayons buccaux (4b), et de dessus (4c). La photo de droite est celle d'un fossile de *Moroccodiscus smithi* vue de dessus provenant de l'ordovicien du Maroc représentant le seul cyclocystoïde d'Afrique connu à ce jour. Ces échinodermes ayant vécues de l'ordovicien au dévonien seraient peut-être des oursins primitifs.

Les formes fossiles « proches » des crinoïdes

De nombreuses classes fossiles d'échinodermes présentent des caractéristiques les reprochant des crinoïdes modernes. Ces formes fossiles ont été regroupées au sein des Blastozoaires (**Blastozoa**). Cependant, un tel regroupement est paraphylétique car les membres fossiles sont en réalité plus ou moins distants des crinoïdes et certains sont même exclus du clade formé par les échinodermes actuels. Les blastozoaires étaient des animaux pentaradiés benthiques fixés sur le fond marin par une « tige » composée de segments circulaires (ou « articles ») emboités. Dans la partie distale du fond se trouve la « thèque » arrondie et très minéralisée formée de plaques calcaires emboîtées et abritant les organes vitaux ainsi que le système respiratoire, digestif et reproducteur. De celle-ci s'élançaient des structures filamenteuses très ramifiées nommées brachioles (comme les crinoïdes modernes). Celles-ci s'insèrent dans des dépressions laissant des marques visibles sur la thèque nommées ambulacres ou aires ambulacraires. Les brachioles sont des organes de filtreurs permettant de capturer des particules alimentaires en pleine eau. Ainsi, ces animaux pratiquaient probablement un régime alimentaire suspensivore sessiles : il s'agissait de filtreurs immobiles attendant que le courant leur apporte de petites particules organiques (plancton) afin de se nourrir. Une telle organisation rappel effectivement les crinoïdes, mais ces caractéristiques et ce mode de vie a du évoluer au moins deux fois indépendamment : c'est la convergence évolutive poussant des organismes soumis au mêmes contraintes à développer des formes similaires. Cependant, il existe une différence majeure entre les crinoïdes et les blastozoaires : ces derniers ne présentent pas de cirres (petits appendices) le long de leur tige. Ces échinodermes fossiles du type « crinoïde » apparaissent à l'ordovicien et atteignent leur apogée au carbonifère avant leur disparition à la fin du Permien suit à la terrible extinction de masse permien-trias d'il y a 250 millions d'années.

Une « branche » représentant la plus part des blastozoaires prend racine avant le clade des échinodermes modernes. Elle comprend une poignée de classes à la morphologie proche des crinoïdes alors qu'ils n'en sont pas apparentés. Dans cette branche, on trouve le groupe des Blastoïdes (**Blastoidea**) qui a donné son nom aux blastozoaires. Outre leur morphologie de crinoïde composée d'un tige accrochée au fond portant une thèque à son extrémité distale, les blastoïdes présente une magnifique symétrie pentaradiée visible sur la face orale de la dite thèque où se trouvent les filaments buccaux distribués en 5 groupes disposés autours de la bouche centrale. Souvent, seule cette thèque est fossilisée prenant la forme et la taille de noix plus ou moins allongées et marquées par des dépressions pentaradiées nommées « ambulacres » (zones d'insertion des filaments buccaux). Le groupe se caractérise cependant par des pores respiratoires débouchant vers des hydrospires formant un système respiratoire complexe, ce qui est rare chez les échinodermes. Les blastoïdes apparaissent à l'ordovicien (il y a environ 488 Ma) comme la plus part des classes d'échinodermes à la morphologie de crinoïdes. Le groupe atteint le maximum de sa diversité au début du carbonifère avant leur disparition à la fin du Permien. Globalement, sa diversité est plus faible (9 familles) et ses représentants sont bien moins présents que pour d'autres groupes dont notamment les véritables crinoïdes (plusieurs cnetianes de familles) même durant le carbonifère.

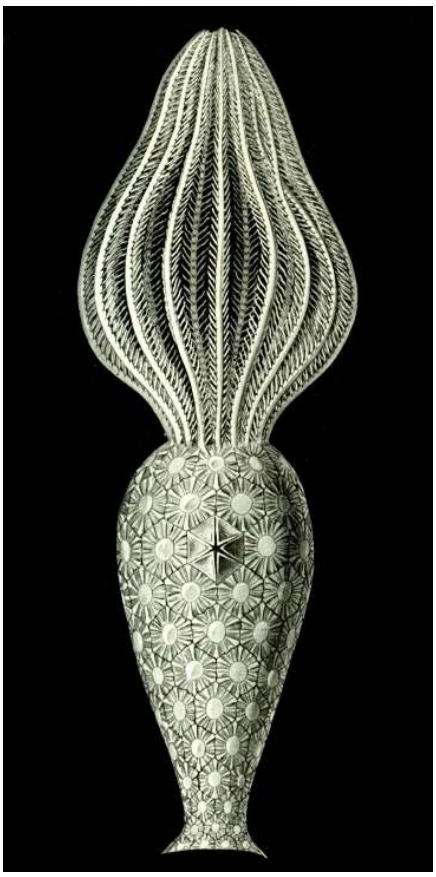




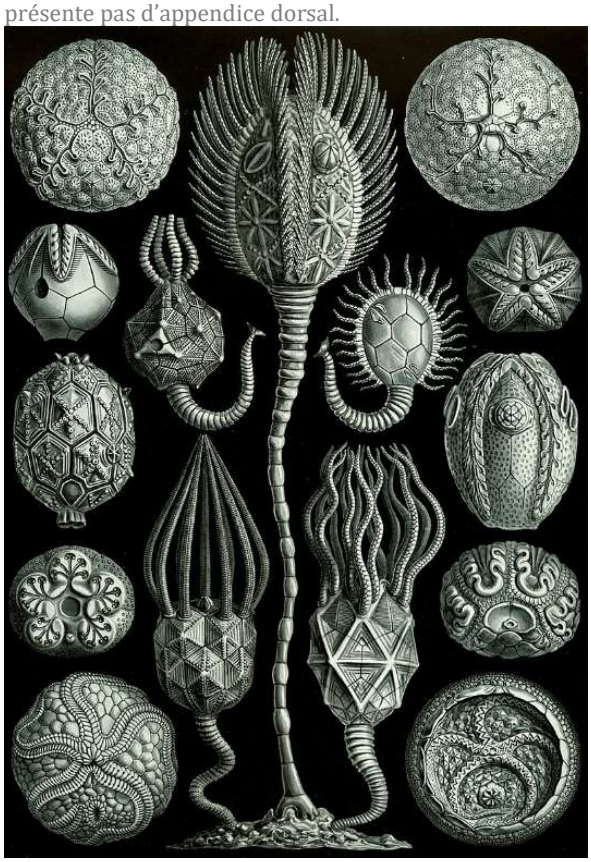
^> Aperçu de la diversité des blastoïdes, des échinodermes primitifs à la morphologie de crinoïde. Ci-dessus sont représentés divers blastoïdes (surtout du genre *Pentremites*). La photo en haut à droite est celle d'un fossile de *Pentremites sp.* sans ses filaments buccaux. En basen bas à droite : un fossile plus complet de l'animal (espèce *P. welleri*) provenant du carbonifère de l'Illinois (USA).

Cousins des blastoïdes, la classe des Eocrinoïdes (**Eocrinoidea**) apparaît cependant plus tôt. En effet, le groupe s'étend du cambrien inférieur au silurien (soit de - 530 à - 419 Ma). Les éochrinoïdes représentent même les échinodermes dominants du cambrien. Présentant toujours cette fameuse morphologie de crinoïdes, ils se caractérisent par une thèque allongée souvent en forme de cône arrondi ou de sac. Cette thèque peut être directement fixée au fond marin ou peut présenté un appendice dorsal allongé dont l'extrémité était fixée au fond. Cependant, cet appendice n'est pas homologue à la tige crinoïde car elle n'est pas formée d'articles circulaires imbriqués. Cela illustre bien que en dépit de leur nom qui signifie « crinoïdes de l'aube », les éocrinoïdes ne sont pas apparentées aux véritables crinoïdes. Le groupe est assez petit et ne compte que 9 genres.





^> Deux éocrinoïdes. La photo ci-dessus montre un fossile de *Gogia spiralis*, un éocrinoïde typique répandu dans l'ordovicien du sud des Etats-Unis. Cette espèce présente un appendice dorsal permettant de fixer l'animal au sol. Il ne s'agit cependant pas d'une tige du type crinoïde car il n'est pas formé d'articles imbriqués. L'image ci-contre représente un *Acanthocystites briareus*. La thèque allongée de cette espèce ne présente pas d'appendice dorsal.



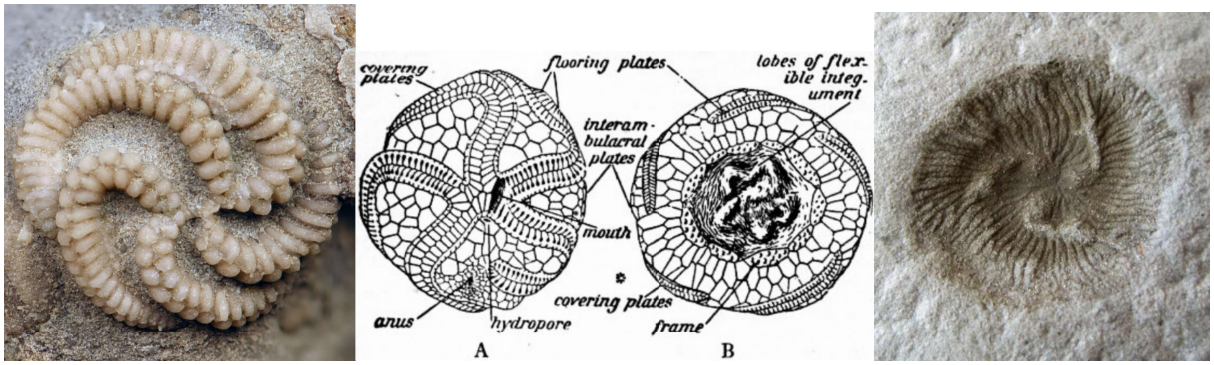
La classe des Cystoïdes (**Cystoidea**) fait également partie de cette branche d'échinodermes à morphologie d'échinodermes exclue du clade formé par les classes modernes. Leur thèque ovoïde présente des ambulacres disposés en une symétrie pentaradiée imparfaite et plus rarement triradiale. L'anus se trouve sur le côté de la thèque. Les cystoïdes présentaient une tige « crinoïde » formée d'articles circulaires imbriqués et fixée au fond. Le nombre de brachioles varie de deux à plusieurs dizaines, mais est généralement de cinq. Ce groupe apparaît lui aussi à l'ordovicien et connaît son apogée au silurien avant de disparaître dès le dévonien, soit un registre fossile s'étendant de - 460 à - 392 millions d'années. Les cystoïdes comptant au totale plus d'une dizaine de familles se séparent en deux groupes morphologiques : les Rhombifères (**Rhombifera**) dont les pores de la thèque sont arrangés en rhombes (losanges, et par opposition, les Diploporides (**Diploporida**).

< Aperçut de la diversité des cystoïdes. On remarque facilement les membres du sous-groupe des rhombifères par les formes en losange, triangles et hexagones visibles à la surface de leur thèque. Les ambulacres à la surface des la thèque des cystoïdes possèdent une symétrie pentaradiée imparfaite ou son triradiés.

Enfin, selon certains auteurs, la seule classe de blastozoaire effectivement incluse parmi les véritables crinoïdes (**Crinozoa**) est celles des Paracrinoïdes (**Paracrinoidea**), quoi que le groupe soit sujet à restructuration et reclassification. Le groupe est présent de l'ordovicien jusqu'au début du silurien (d'environ - 485 à - 440 Ma). Deux à cinq brachioles filtreuses sont disposées autour de la bouche de manière asymétrique ou relativement bisymétrique. La thèque est de forme irrégulière et une tige semblable à celle des crinoïdes permet à l'animal de se fixer au substrat inorganique du fond marin. Cependant, certaines reconstructions supposent que l'extrémité distale de la tige par rapport à la thèque était partiellement enfouie dans les sédiments. 13 à 15 genres sont classés parmi les paracrinoïdes.
Un autre groupe fossile est parfois lui aussi rattaché aux crinoïdes : les Edrioastéroïdes (**Edrioasteroidea**). Les fossiles de cette classent se présentent sous la forme de petit disques arrondis parcourus par 5 zones ambulacraires aux branches généralement recourbées en spirale et convergeant vers la bouche centrale. Vu de cette manière, ces fossiles ressemblent à de petites étoiles de mer. Cependant, certains indices dont la disposition de l'anus triangulaire non loin de la bouche semblent indiquer qu'il s'agissait d'animaux sessiles. Les fossiles représenteraient alors des thèques qui devaient êtres fixées au substrat par une courte tige du type crinoïde. Certains édrioastéroïdes se sont fossilisés à la surface de trilobites ce qui pourrait indiquer que ces échinodermes se fixaient également sur d'autres animaux menant une vie dite « épibiotique ». Cette morphologie rappelle encore une fois les crinoïdes et s'il s'avère que les édrioastéroïdes n'en sont pas apparenté, elles seraient quant même inclues dans le clade formé par les échinoderme modernes. Le groupe apparaît dès le cambrien il y a 516 millions d'années et disparaît au milieu du permien soit il y a 272 millions d'années. Cependant, certains organismes de la faune d'édiacara d'Australie tel *Arkarua* (voir plus haut) ou *Tribrachidium* (ci-dessous) pourraient être affiliés aux édrioastéroïdes. Ces animaux énigmatiques ont vécues il y a plus de 600 millions d'années ce qui ferait remonté l'âge d'apparition de la classe et dans la foulée celui de l'apparition des échinodermes. Mais cette théorie est aujourd'hui remise en cause par l'absence chez ces fossiles de squelette calcaire et de madréporite.



^ Fossile de *Comarocystites punctatus*, une paracrinoïde typique, clade peut-être inclus parmi les crinoïdes.



^ Fossiles et représentation de divers édrioastéroïdes confirmées ou supposées. Le fossile de gauche est celui de *Streptaster vorticellatus* de l'ordovicien supérieur du Kentuchy (USA). Mesurant 13 mm de diamètre, il montre la morphologie typique du groupe. L'image au centre détaille l'anatomie de la thèque des édrioastéridoïdes qui sont parfois rattachés aux crinoïdes. A : face orale présentant la bouche (mouth), l'anus, la madréporite (hydropore) et les ambulacres (converging et flooring plates) ; B : face dorsale d'où partait une tige. Le fossile de droite appartient à *Tribrachidium* qui vivait il y a plus de 600 millions d'années. Certains pensent que cet animal était apparenté aux édrioastéroïdes. Cependant, l'absence de squelette calcaire et de madréporite rend cette interprétation peu réaliste.

Les classes d'éleuthérozoaires disparues

Pour rappel, les éleuthérozoaires regroupent tous les échinodermes actuels à part les crinoïdes soit les astéroïdes (étoiles de mer), les ophiuroïdes (ophiures), les échinoïdes (oursins) et les holothuroïdes (concombres de mer). Les trois classes fossiles que nous allons abordé s'intègrent en différents endroits dans la phylogénie des éleuthérozoaires.

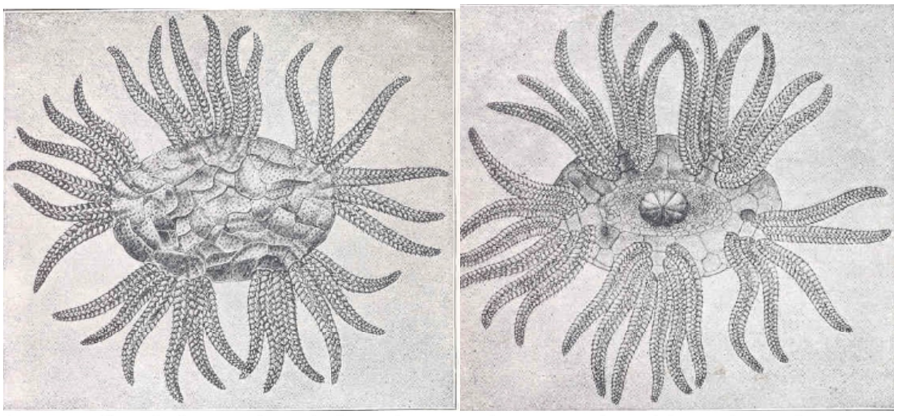
Du côté des astérozoaires regroupant les astéroïdes (étoiles de mer) et les ophiuroïdes (ophiures), une petite classe fossile de 7 familles s'insert comme clade frère des ophiures : les Somasteroïdes (**Somasteroidea**). Ses représentants ressemblent à des étoiles de mer très aplaties et assez rigides avec



des bras plus ou moins développés. Cependant, à l'inverse des premières astérides, ces animaux semblent avoir été adaptés à la consommation de charognes et autres restes organiques présents à la surface des sédiments plutôt qu'à la prédation active. Les somastéroïdes se caractérisent notamment par un squelette très développé composé d'un réseau d'ossicules reliés par des tissus conjonctifs. A l'image de sa faible diversité, le groupe a eu une faible durée d'existence couvrant l'ordovicien et le dévonien. A noter que leur apparition au tout début de l'ordovicien il y a environ 510 à 493 millions d'années précède de peu celle des autres astérozoaires. Fait surprenant, l'étoile de mer *Plasterias latiradiata* était jusqu'en 1982 considérée comme une somastéroïde ce qui aurait fait survivre le groupe jusqu'à nos jours occasionnant un vide dans le registre fossile de 359 Ma. Cependant, l'animal a été reclassé comme *Luidia latriadiata* au sein des astérides.

< Fossile de *Stuertzia leptosoma*, une somastérozoïde typique.

Du côté des échinozoaires rassemblant les échinoïdes (oursins) et les holothuroïdes (concombres de mer), deux classes fossiles leur sont assignées. Ainsi, les Ophiocistioïdes (**Ophiocistoidea**) sont apparentés aux holothuries. Leur corps a une forme de dôme aplani formé par des plaques calcaires selon une symétrie pentaradiée : il s'agit bien d'un échinoderme du type « moderne ». La bouche située au sommet du dôme est équipée de cinq mâchoires portant des dents rappeuses appelées « goniodontes ». Ces pièces buccales rappelant la lanterne d'Aristote des oursins sont souvent les seuls restes fossilisés des ophiocistioïdes. Aucun anus n'a été identifié sur ces animaux se qui suggère l'absence de celui-ci. Cependant, la présence d'une madréporite sur la face supérieure a été confirmée. Celle-ci est entourée de ce qui semble être des pores génitaux permettant l'émission des gamètes. Cinq ambulacres rayonnent sur la face supérieure depuis la bouche jusqu'à s'arrêter avant la face inférieure aplatie. De ceux-ci s'étendaient plusieurs grands bras à la marge du dôme. Ils sont qualifiés de « podia » mais ils sont bien plus robustes et longs que les podia des échinodermes actuels. Ces bras étaient couverts de petites plaques osseuses ce qui a permis leur conservation. Le groupe coptant 6 familles pour 40 espèces est également apparu au début de l'ordovicien inférieur avant d'atteindre son apogée au cours du dévonien puis sa disparition à la fin du Permien (soit de - 475 à - 254 Ma). Les ophiocistioïdes sont apparentés aux échinozoaires sur la base de l'analyse de leur structure squelettique et certains spécimens semblent montrer des affinités avec les holothuries. Cependant, la confirmation de telles interprétations nécessite plus d'éléments afin de faire consensus.



^ Dessin d'*Eucladia woodwardi*. Cet ophiocistoïde est représenté à gauche en face ventrale et à droite en face dorsale montrant la bouche au sommet du dôme et les zones d'insertion des bras.

Enfin, la classe des Edrioblastoïdes (Edrioblastoidea) qui a vécue durant l'ordovicien moyen il y a environ 375 millions d'années est apparentée aux oursins. Leur thèque est sphéroïdale et présente 5 ambulacres bien développés.