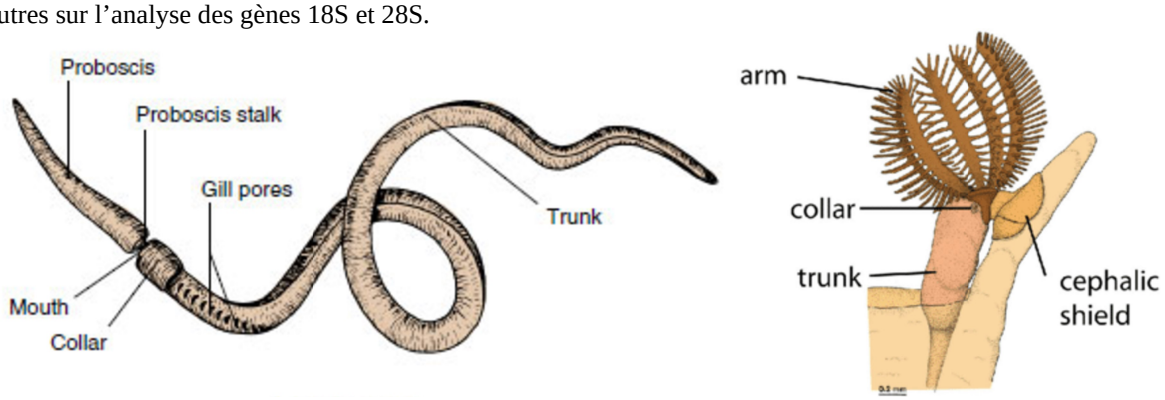
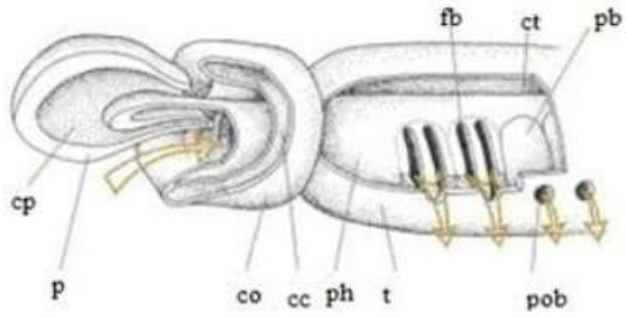
Les hémichordés (ou vers galnds)

L'embranchement des hémichordés (**Hemichordata**) regroupe actuellement 120 espèces vivant dans les mer du monde entier. Il s'agit d'organismes marins vermiformes répartis en deux classes toujours représentées par des espèces actuelles : les entéropneustes (**Enteropneusta**, 95 espèces) au mode de vie libre et fouisseur, et les ptérobranches (**Pterobranchia** 25 à 30 espèces) au mode vie fixé, colonial et filtreur. Il existerait cependant une troisième classe, celle des planctosphaeroïdés (**planctosphaeroidea**), mais celle-ci n'a été décrite qu'à partir d'une larve d'une espèce peu connue : *Planctosphaera pelagica*. Cette larve est du type tornaria et semble être étroitement apparentée aux entéropneustes même si celle-ci est plus grande que les larves de cette classe. La larve porte également une bande ciliée pour capturer les particules alimentaires. L'espèce est unique car elle possède des glandes sécrétant du mucus autour de la bande ciliée. Ce mucus pourrait servir pour l'alimentation ou pour la dissuasion des prédateurs et des parasites. La larve de cette espèce énigmatique a été découverte dans le plancton. La monophylie des hémichordés repose entre autres sur l'analyse des gènes 18S et 28S.



^ Anatomie externe de deux hémichordés. *Saccoglossus cambrensis* (à gauche), un entéropneuste, et *Cephalodiscus dodecalophus* (à droite), un ptérobranche. Légende : proboscis et cephalic shiel (bouclier céphaloïde) : protosome ; collar : col (mésosome) ; trunk : tronc (métasome) ; mouth : bouche ; gill pores : pores branchiaux ; arm : tentacule ; proboscis stalk : pédoncule reliant le protosome au col chez certains.

Le corps des hémichordés est allongé, mou, et divisé en une partie antérieure (protosome abritant le protocoele), suivie d'un col (mésosome creusé par le mésocoele primordiale), puis d'un long tronc (métasome possédant le métacoele primordiale). Le protosome cilié, parfois appelé gland ou trompe, fait l'objet d'une synapomorphie du groupe : ce caractère dérivé propre au hémichordés peut prendre des formes diverses étant allongé et musculeux chez les entéropneustes (formant un proboscis : organe fouisseur), ou étant aplati, discoïde, sécrétant la cœnène (mucus) et surplombant la bouche chez les ptérobranches (bouclier « céphalique » : organe locomoteur). Le col est un petit cylindre qui porte ventralement la bouche. Chez les ptérobranches, le col porte un nombre variable de bras tentaculés permettant à l'animale de capturer des particules organiques ou les proies planctoniques en suspension dans l'eau. Le col est également traversé par une stomochorde. Il s'agit d'une pièce rigide sous-tendant le plafond de la bouche à la base du probocis chez les entéropneustes, et aussi située dorsalement à la bouche chez *Cephalodiscus* (voir image ci-dessus). Sa composition montre qu'elle n'est pas homologue à la chorde des chordés (groupe dont fait partie les vertébrés) comme on avait pu le penser auparavant.

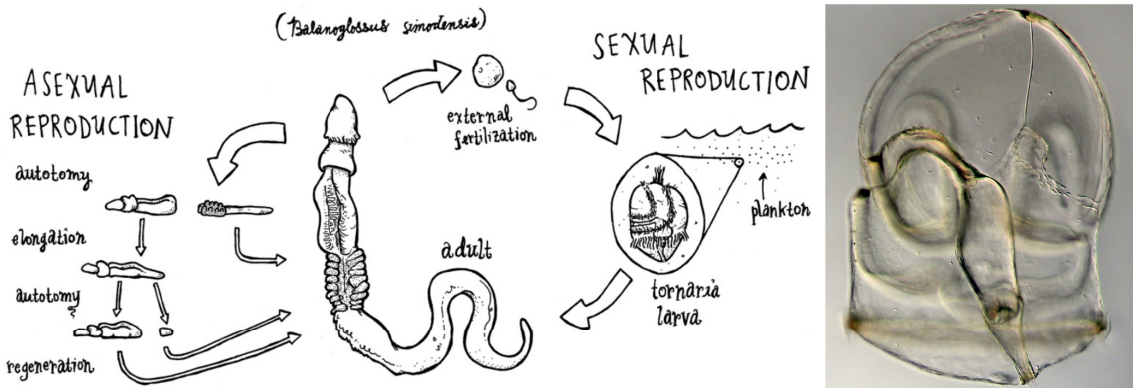


b : bouche
cc : coelome du col (mésocoele primordiale)
co : col (mésosome)
cp : coelome du probocis (protocoele)
ct : coelome du tronc (métacoele primordiale)
fb : fente branchiale (ou fentes pharyngées)
p : probocis
pb : poche branchiale
ph : pharynx
pob : pore branchiale
t : tronc (métasome)

^ Schéma interne de la partie antérieure d'un hémichordé entéropneuste. Légende à droite.

Le tronc ou métasome est long, effilé et représente la majeure partie du corps des hémichordés. Dans la partie antérieure du tronc se trouve le pharynx percé des fentes pharyngées. Ces fentes se trouvent dans des poches branchiales elles-mêmes traversant la paroi du pharynx en un pore branchiale (voir image ci-dessous). Ces fentes ciliées font l'objet d'une caractéristique propre au groupe : elles résultent de la fusion entre deux des trois feuillets cellulaires primitifs de l'embryon (ectoderme, mésoderme et endoderme). L'origine évolutive des fentes pharyngées chez les deutérostomiens notamment chez les hémichordés fait l'objet de deux théories. La première prône que ces fentes sont apparues chez les

premiers deutérostomiens étant conservées chez les chordés et chez les hémichordés, mais ayant disparues chez les échinodermes. La seconde théorie considère que l'apparition de ce caractère chez les chordés et les hémichordés est indépendante résultant d'une convergence évolutive : ces animaux auraient à l'origine vécu dans des environnements semblables occupant des niches écologiques proches. Ils auraient développés les mêmes besoins motivant l'acquisition de caractères semblables afin de répondre à ces besoins. Cependant, certains membres du groupe fossile des cambroernidés étaient équipés de fentes pharyngées. Cela veut-il dire que ce groupe est proche des hémichordés ? A l'inverse, serait-ce une preuve que ce caractère est apparu chez les premiers deutérostomiens avant d'être perdu chez les échinodermes ? Ou est-ce encore un cas de convergence évolutive ? Pour l'instant, la question n'est pas tranchée. Le schéma ci-dessus montre ces fentes. Outre ce système pharyngé, le tronc abrite le tube digestif (œsophage et intestin, il n'y as pas d'estomac), les gonades et l'anus. Ce dernier est terminal chez les entéropneustes, mais il débouche dorsalement près du col chez les ptérobranches du fait de leur tube digestif replié en U. Les deux gonopores émergent dans la même zone chez ces derniers.

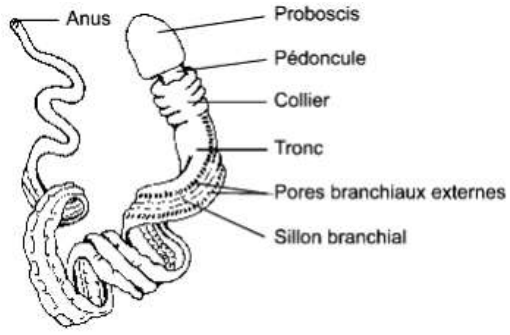


^ Le développement chez les entéropneustes. Présentation des deux modes de reproduction des entéropneustes (à gauche) : par clonage (asexuel) et par fécondation (sexuel) impliquant la larve tornaria (photo de droite).

Chez les entéropneustes, la reproduction est parfois asexuée donnant un développement direct (sans stade larvaire), et plus souvent sexuée avec sexes séparés (dioïque). Les paires de gonades près du pharynx libèrent alors les gamètes à travers un petit pore (gonopore) près des fentes branchiales. La fécondation est donc externe la femelle libérant un grands nombre d'œufs dans une masse de mucus gélatineux. Après fécondation, la grappe se rompt grâce au courant les œufs se dispersant et donnant un développement indirect qui passe par un stade larvaire planctonique (larve tornaria). Certains membres juvéniles possèdent également une queue post anale.

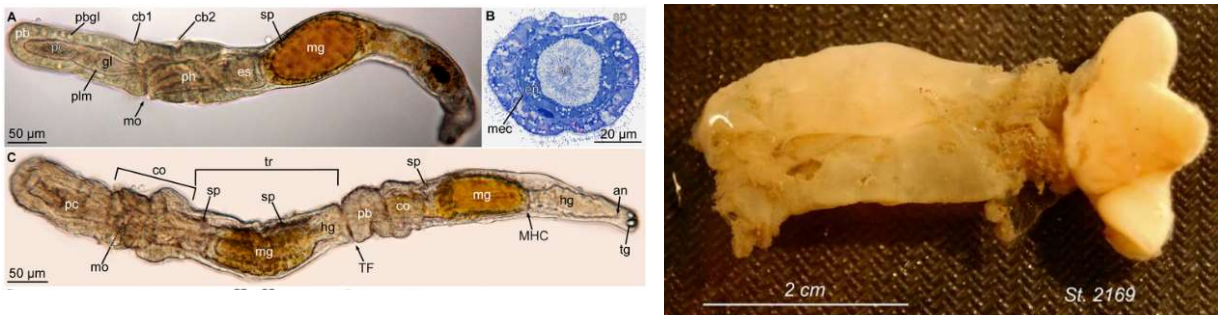


<v Deux entéropneustes. *Balanoglossus* (ci-dessous) de la famille des ptychoderidés (comme *Saccoglossus* : ci-dessus) est dessiné avec les détails de son anatomie externe. *Yoda purpurata* (à gauche) est un magnifique troquaratoridé nommé d'après sa ressemblance avec les oreilles de maître Yoda dans Star Wars Il vit sur le grands fonds en atlantique nord.



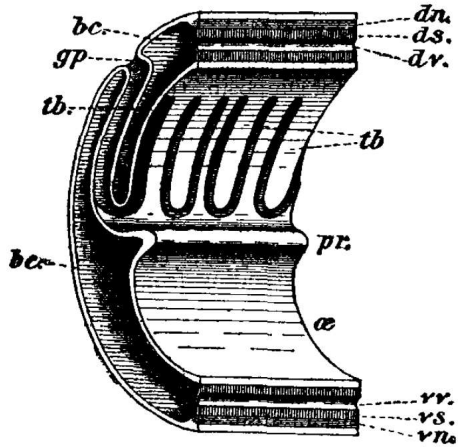
L'adulte ressemble à un gros vers de 9 à 45 cm de long. Cependant, une espèce brésilienne (*Balanoglossus gigas*) mesure plus de 2,5 m de long ! Ils vivent généralement en eaux marines peu profondes (<180 m) avec quelques exceptions comme l'espèce *Glandiceps abyssicola* (trouvé à 450 m) et la famille abyssale des troquaratoridés (vivant entre 1 500 et 3 700 m). Plusieurs espèces appartenant à cette famille mènent une vie libre (non fouisseur) rampant sur les grands fonds marins et s'élevant parfois dans l'eau pour trouver de la nourriture. Il est admis que les espèces d'eau profonde dérivent d'ancêtres vivant autre fois en eau peu profonde. Les entéropneustes sont présents sur tous les rivages et 60 % des espèces vivent en mer chaudes. La plus part creusent un tube en U dans le sable ou la vase de la zone de balancement des marées. Ainsi, ils s'enfouissent se protégeant des prédateurs. Les entéropneustes se déplacent et creusent par contraction (péristaltisme) du proboscis. Certains utilisent leur intestin comme ballast le remplissant de sable (reste sur le fond) et le vidant (s'élève dans la colonne d'eau). Certains vont à 20 m au dessus du fond. Leur peau est recouverte de cils et possède des glandes qui sécrètent un mucus. Certains produisent des composés bromés

(molécules avec de(s) atome(s) de brome) qui pourrait les protégés contre les bactéries et les prédateurs. Les entéropneustes sont actuellement représentés par 95 espèces réparties dans 4 familles : les troquaratoridés (voir ci-dessus), les spengelidés, les harrimaniidés (voir ci-dessous), et les ptychoderidés (voir ci-dessus). Ces 2 dernières familles se sont séparés il y a au moins 370 Ma. Le plus ancien fossile d'entéropneuste découvert date de la fin du cambrien (- 505 Ma).

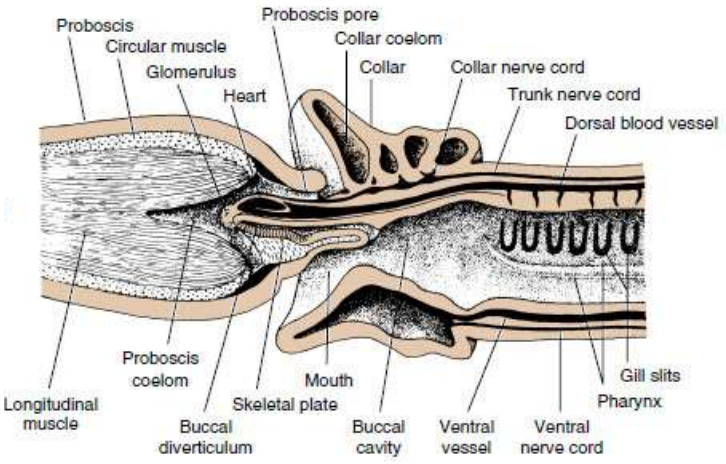


^ Deux entéropneustes. *Meioglossus psammophilus* de la famille des harrimaniidés (à gauche) a une taille microscopique. *Glandiceps abyssicola* est un spengelidé (à droite) d'eau profonde (jusqu'à 450 m de profondeur).

Ils avalent les sédiments dont ils extraient les particules organiques, mais certains se nourrices de particules en suspension qu'ils filtres à l'aide de leurs barres branchiales ciliées. La nourriture est acheminée vers la bouche par le proboscis cilié en un sillon bordé de cils situé juste devant celle-ci. Certains ont dans leur œsophage des ouvertures dorsales qui permettent de comprimer l'eau aidant à concentrer la nourriture. La digestion se fait dans l'intestin où la matière alimentaire est triée par des cils (et non mécaniquement par contractions musculaires). Leurs déjections se présentent sous la forme d'enroulement de sédiments (petits tas à l'ouverture postérieure de leur galerie) : ainsi, leurs cachettes sont repérables sur la vase ou le sable à marée basse.



< Structure de la région branchiale. bc : coelome ; tb : fentes pharyngées ciliées ; pr : crête ; dv et vv : vaisseaux sanguins dorsal et ventral ; gp : pore branchiale ; dn et vn : nerfs dorsal et ventral; œ : œsophage ; ds et vs : mésentères dorsal et ventral.
Le mésentère désigne une zone de jonction entre deux cavités (ici le nerf et le vaisseau sanguin). Il s'agit d'un mésenchyme bordé de deux assises épithéliales. Le mésenchyme est une structure dont les cellules sont mobiles et les interactions entre elles rendent impossible la délimitation de couches cellulaires. Il s'agit d'un type de tissu conjonctif : il assure le soutient des structures des organes et alimente l'épithélium tout en récupérant ces déchets puisque celui-ci n'est pas vascularisé. L'épithélium, qui permet de produire des substances (fonction glandulaire : glande) et de créer un revêtement, est quant à lui une structure de cellules jointives sans interposition de fibres ou de liquides (couches cellulaires nettes). Ces cellules sont polarisées : les deux extrémités opposées sont morphologiquement et biochimiquement différentes.



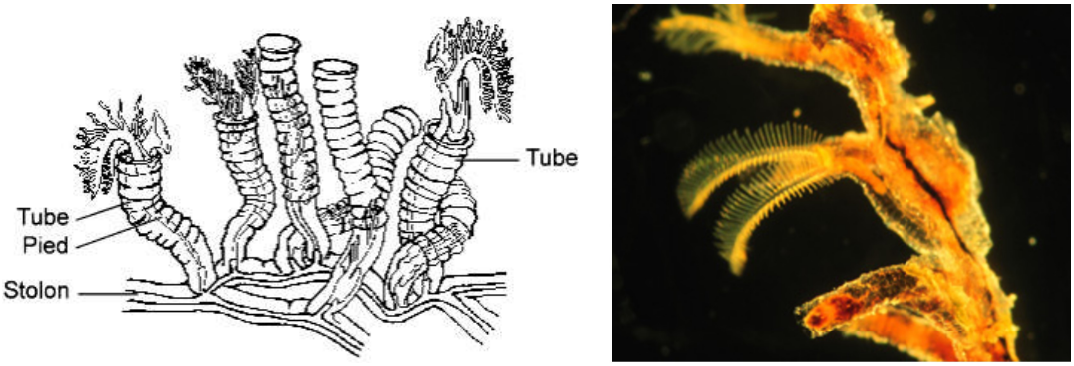
< Coupe antérieure d'un entéropneuste.

Légende :
Proboscis : protosome
Skeletal plate : stomochorde
Collar : col (mésosome)
Heart : « cœur » entouré d'un sinus sanguin
Mouth : bouche / glomerulus : « rein »
Gill slits : fentes pharyngées ciliées
Proboscis pore : coelomopore
Proboscis coelom : protocoele
Collar coelom : mésocoele primordiale
Longitudinal muscle : muscles du proboscis
Buccal cavity : cavité buccale
Vessel : vaisseau sanguin (ou sinus sanguin)
nerve cord : cordon nerveux (nerf)

Chez les entéropneustes (et sans doute aussi chez les ptérobranches), la respiration s'effectue par aspiration de l'eau oxygénée par la bouche. L'oxygène est ensuite recueillit par les branchies situées dans le tronc. Les vers forment continuellement de nouvelles fentes branchiales durant leur croissance si bien que certains individus âgés en possèdent

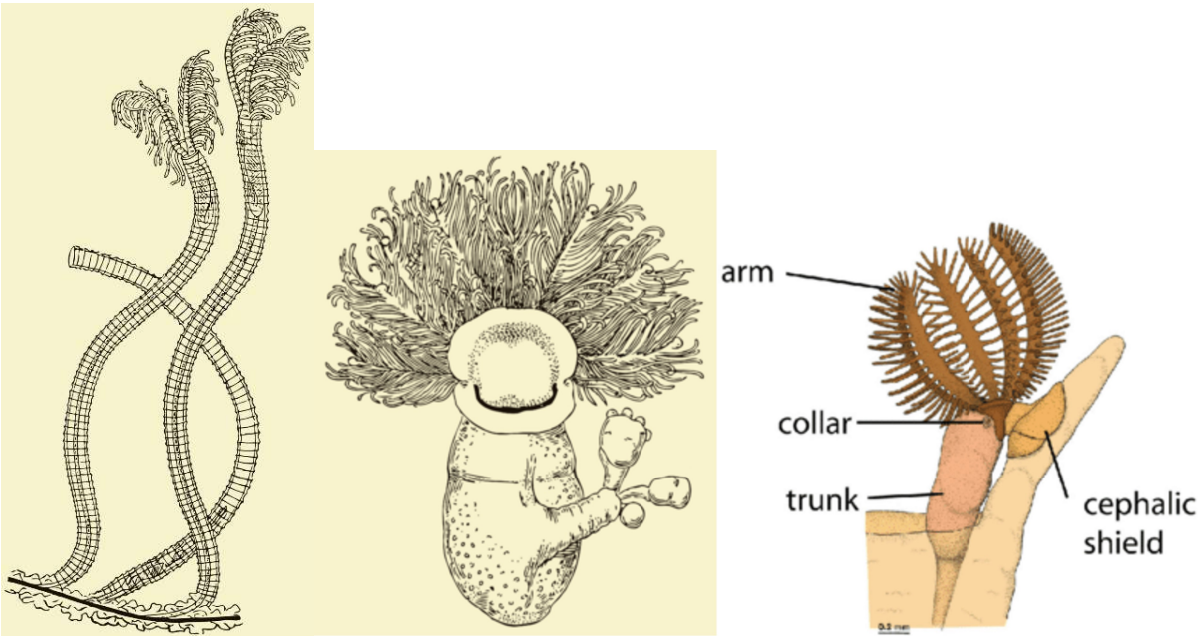
plus d'une centaine de paires. Chaque fente consiste en une chambre branchiale s'ouvrant dans le pharynx par une fente en forme de U et débouchant à l'extérieure par un pore branchiale (voir schéma de la structure branchiale page précédente). Des cils poussent l'eau à travers la fente et maintiennent un débit constant. Les tissus entourant les fentes sont bien alimentés en sang à l'aide de nombreux sinus. Les vaisseaux sanguins de leur système circulatoire se présentent sous la forme de sinus traversant les tissus et dans lesquels circule un sang incolore et acellulaire (absence de cellules dans le sang). Le sang circule dans un seul sinus au niveau du probocis pour se poursuivre ventralement dans le col et le tronc sous le tube digestif. De se « sinus principale » partent de nombreux petits sinus qui alimentent le tronc. Le sang passe ensuite par un sinus dorsale qui traverse le mésentère au-dessus de l'intestin et achemine le liquide sanguin jusqu'au proboscis où se trouve le cœur de l'animal. Ce cœur est bien différent de celui des vertébrés : il s'agit d'un sac musculaire fermé remplie de liquide (voir schéma ci-dessus). Le sang ne pénètre jamais à l'intérieur de ce « cœur », mais se dernier est entouré d'un gros sinus et bat régulièrement imprégnant un mouvement au liquide sanguin contenu dans le vaisseau. Dans le probocis se trouvent un complexe de plis et de petits sinus partant du vaisseau central du col. Cette formation appelée « glomérule » (glomerulus) pourrait avoir une fonction excrétrice nettoyant le sang à la manière des reins des vertébrés.

Les entéropneustes ne possèdent pas de sens sophistiqués. Néanmoins, ils possèdent un organe ciliaire situé devant la bouche qui semble impliqué dans la filtration (et peut-être dans le sens du goût ?), et la peau possèdent de nombreuses terminaisons nerveuses (sens du toucher). Sous la peau se trouve un plexus de nerf : il s'agit d'un réseau de ramifications de nerfs. Celui-ci se concentre dans des cordons nerveux. Le cordon nerveux ventral traverse le tronc met s'arrête au col alors que le cordon dorsale se prolonge jusqu'au proboscis. Le système nerveux est ainsi diffus et très étroitement lié à l'épiderme sans concentration sous la forme d'un ganglion, caractère typiquement xénambulacraire (voir document 4). Cependant, le cordon nerveux dorsale est partiellement séparé de l'épiderme dans le proboscis et cette zone est souvent creuse. Certains pensent que cette zone est homologue au cerveau des vertébrés mais ils ne disposent pas de preuves consensuelles. Il s'agit donc d'une hypothèse à prendre avec précaution.



^ Exemples de ptérobranches. Le dessin de gauche montre l'organisation d'une colonie de *Rhabdopleura*. La photo de droite montre quelques *Rhabdopleura*.

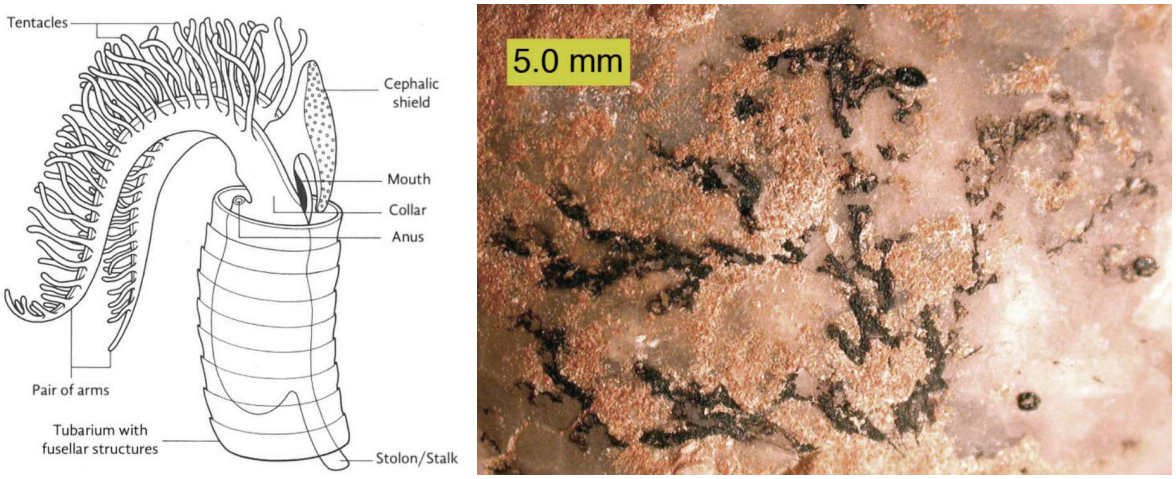
La majorité des ptérobranches (**Pterobranchia**) vivent dans des tubes en carbonate de calcium ramifiés qu'ils sécrètent. Ils peuvent se rétracter brusquement à l'intérieure afin de se dérober face à un danger (prédateur, …) et la remonté du zooïde vers l'extrémité de ceux-ci est plus lente étant générée par accrochage du bouclier céphalique à la paroi interne. Ce tube appelé *tubarium* est bio-minéralisé par eux-mêmes (dit tube par zooïde), et renferme le corps de l'animale (appelé zooïde) qui a une longueur inférieure au centimètre, mais dont le stolon peut dépasser les 4 cm. Ce stolon, long et fin, est une tige contractile qui relie les individus entre eux les ptérobranches étant des organismes coloniaux (d'où le terme zooïde : désigne ce qui ressemble à un individus les zooïdes étant tous interconnectés). Les nouveaux individus sont généralement engendrés par bourgeonnement à partir du stolon (stolomisation) ce qui implique un mode de reproduction asexué. Une pointe du stolon est alors le siège de bourgeonnements successifs : c'est le bourgeonnement monopodial la pointe du stolon étant toujours le seuls endroit où s'individualisent de nouveaux zooïdes. Cependant, la présence de zooïdes mâles (en minorité parmi les zooïdes stériles) et de zooïdes femelles (encore plus rares) permet une reproduction sexuée par fécondation externe avec séparation des sexes (notamment observé chez le genre *Rhabdopleura*). Les œufs fécondés sont incubés dans le tubarium féminin jusqu'à ce qu'ils deviennent des larves capables de nager (après 4 à 7 jours chez *Rhabdopleura*). Le développement est indirect passant par une larve sans bandes ciliée, donc plus rampante que nageuse. Cette larve est une forme simplifiée de la larve tornaria des entéropneustes. Elle s'entour d'un cocon protecteur où la métamorphose zooïdienne à lieu en 7 à 10 jours. La partie postérieure de la larve s'attache alors au fond marin et une tige finira par se développer : un nouveau stolon. Cet individu fondateur d'une nouvelle colonie est appelé sicule.



^ Quelques ptérobranches actuels. *Rhabdopleura normani* (à gauche) ; *Cephalodiscus dodecalophus* (au centre) dont l'anatomie externe est décrite dans l'image de droite.

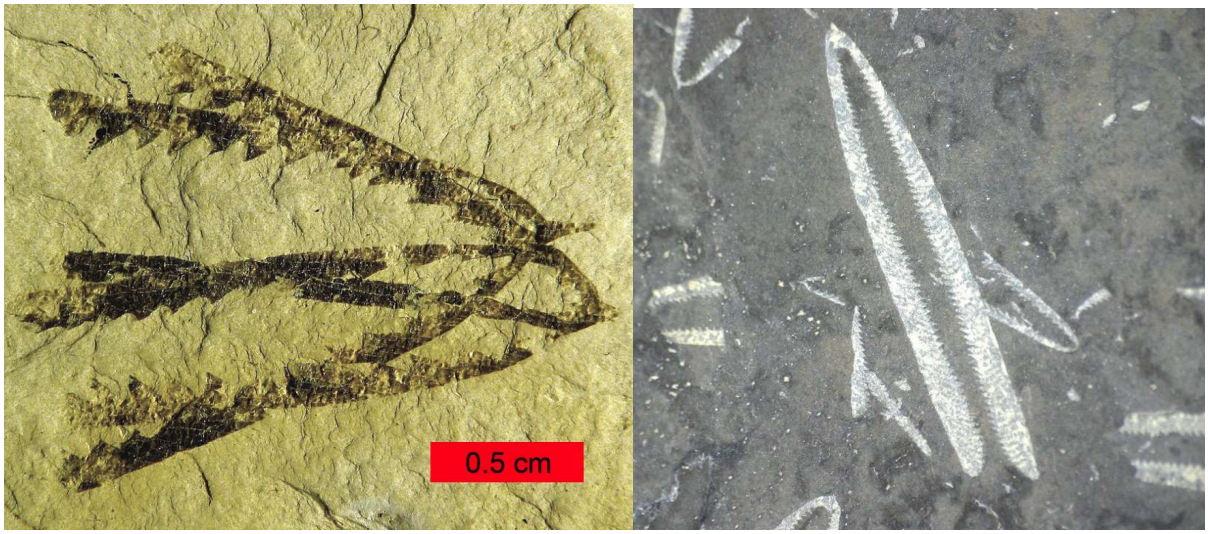
Les ptérobranches sont surtout présents dans les mers de l'hémisphère sud. La majorité habite en eaux profondes même si le genre *Rhabdopleura* se trouve entre 2 et 550 m de profondeur. Ils vivent à des températures comprises entre 5 et 10 °C. Ils possèdent de 1 à 9 paires de bras tentaculés fixés sur le col et composés d'un bras ramifié en de nombreux petits tentacules. Les tentacules leurs permettent de piéger le plancton en suspension à l'aide de cils qui filtrent l'eau. La nourriture ainsi capturée est ensuite acheminée vers la bouche par des cils vibratiles. Leur système digestif est réduit à un intestin dans lequel s'opère la digestion. Celui-ci est incurvé en U de telle sorte à ce que l'anus débouche dorsalement près du col. Les deux gonopores émergent dans la même zone chez les individus sexués. On a retrouvé dans leur tube digestif des diatomées, des radiolaires et des larves de crustacés. La classe n'est actuellement représentée que par 25à 30 espèces (selon les sources) répartis dans 3 genres. *Rhabdopleura* (famille des rhabdopleuridés, ordre rhabdopleurida) se caractérise par la présence de seulement 1 paire de bras tentaculés sur le col et par l'absence de fentes branchiales. Il vit dans eau claire et possède une seule gonade. *Cephalodiscus* (famille des cephalodiscidés, ordre cephalodiscida) possède quant à lui 9 paires de tentacules et une seule paire de fentes branchiales. Il est moins bien connu que son cousin bi-tentaculé. *Atubaria* (famille des atubaridés, ordre cephalodiscida) est représenté par l'unique espèce *A. heterolopha* et possède la particularité de ne pas bio-minéralisé de *tubarium*. Ce genre très mal connu et sa validité est parfois remise en question, mais il est actuellement reconnu par la communauté scientifique.

Le plus ancien ptérobranche fossile connu est *Galeaplumosusabilus*. Son fossile provenant de Chine (province de Chengjiang) est daté du cambrien inférieure (- 525 Ma). Un autre groupe d'hémichordés aujourd'hui disparu a proliféré entre le milieu du cambrien et le milieu du carbonifère (- 510 à - 320 Ma) : les graptolithes. Cependant, il est possible que les ptérobranches soient des descendants des graptolithes. En effet, les fossiles de ces animaux nous indique qu'ils vivaient dans des tubes qu'ils bio-minéralisaient eux-mêmes à partir de glandes du bouclier céphalique. La majorité des fossiles retrouvés sont les tubes des graptolithes. C'est pourquoi les graptolithes sont généralement considérés comme une sous-classe de ptérobranches (sous-classe graptolithina). L'ancienneté des ptérobranches fossiles étant plus grande que celle des entéropneustes, il a été suggérer que les premiers représentants de ces derniers vivait également dans des tubes mais que ce caractère a été perdu secondairement. Les colonies de graptolithes appelées rhabdosomes pouvaient compter de 3 à plusieurs milliers d'individus et se développaient à partir d'un individu initial appelé sicule. Un stolon chitiné constituait l'axe central de la colonie et possédait un nombre variable de branches appelées stypes connectant les individus entre eux à la manière des ptérobranches actuels. Les individus vivaient dans des ou tubarium bio-minéralisées par eux-mêmes. La taille de leur corps variait de 2 mm à 1 m de long. Dans certaines colonies il existait deux types de thèques : les authotèques et les bithèques. Ces types sont deux tailles différentes de tubarium pouvant peut-être impliqué un dimorphisme sexuel. Une caractéristique importante du tubarium est le fusellum, sortes de lignes de croissances le long du tube en forme d'anneaux semi- circulaires en zigzag également observées chez les ptérobranches actuels. Les graptolithes n'ont qu'une paire de bras, sinon le reste de leur ressemble beaucoup à celui des ptérobranches actuels. Leur système nerveux est sans doute le même que celui des ptérobranches actuels : il consiste en une simple couche de fibres sous l'épiderme, ainsi qu'un ganglion en collier qui s'individualise en plusieurs branches nerveuses, similaires au tube neural des hémichordés actuel.



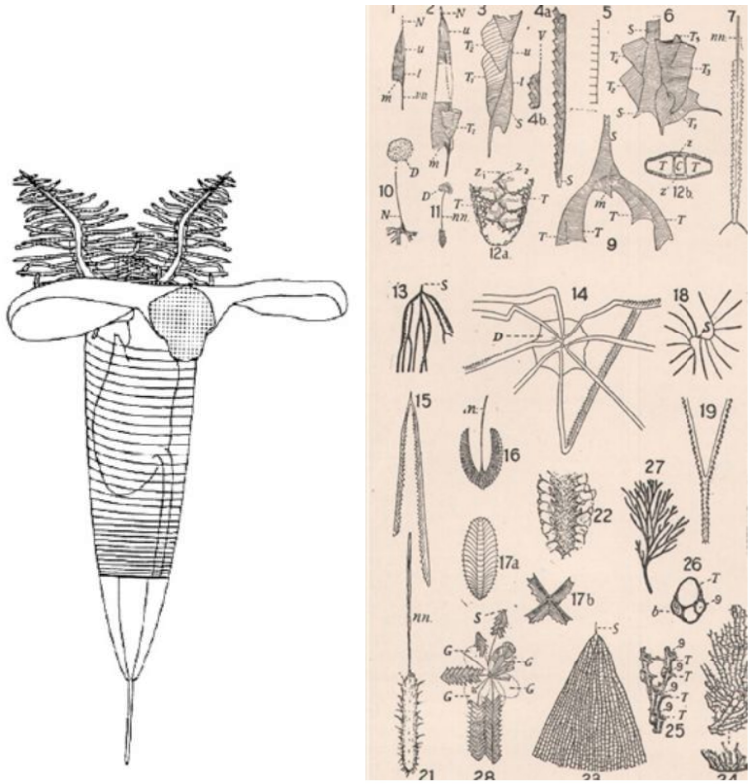
^ Anatomie et colonies des graptolithes. Schéma d'un zooïde de graptolithe (à gauche) ressemblant beaucoup aux zooïdes des ptérobranches actuels (mouth : bouche ; cephalic shield : bouclier céphalique ;collar : col ; arms : bras tentaculés ; tentacles : tentacules). La photo de droite montre une colonie fossile de *Thallograptus sphaericola* dont la thèque possède des branches creuses ramifiées contenant des zooïdes illustrant le bourgeonnement sympodial.

On suppose que le mode de reproduction des graptolithes était le même que celui des ptérobranches actuels avec un mode de reproduction sexué par fécondation externe, et un autre asexué par bourgeonnement du stolon. Le second mode de reproduction ne se faisait pas par bourgeonnement monopodial comme les ptérobranches actuels, mais par un bourgeonnement sympodial : les nouveaux individus perçaient la thèque pour constituer une nouvelle branche (voir photo ci-dessus). Les fossiles de graptolithes sont majoritairement découverts dans de l'ardoise et des schistes fins et noirs. Ces roches correspondent à des dépôts marins en mer calme et de faible profondeur. Cependant, certains graptolithes planctoniques ont pu couler à des endroits plus profonds : on les retrouvent alors dans du calcaire ou du grès. Certains fossiles peuvent être confondus avec des plantes : la forme des colonies par bourgeonnement sympodial évoque en effet des branches de végétaux. Les fossiles de ces colonies sont retrouvés aplatis dans le sens des strates des roches sédimentaires, toutes les branches se trouvant dans le même plan. Ce n'était pas le cas durant leur vie comme l'atteste quelques rares fossiles préservés en trois dimensions suite à un remplissage des tubes par de la pyrite de fer. Certains fossiles sont difficiles à identifier les tubes subsistant parfois par quelques fins films carbonés à la surface des roches. Une inclinaison du fossile à la lumière permet de révéler leur présence par brillance de ces marques.



^ Thèque fossiles de deux graptoloïdes, des graptolithes pélagiques. La photo de gauche montre la thèque du graptolithe *Pendeograptus fruticosus* datant de l'ordovicien inférieure (- 477 à - 474 Ma). La photo de droite est celle d'un assemblage de plusieurs fossiles du graptolithe *Didymograptus murchisoni* datant du milieu de l'ordovicien (- 478 à - 443 Ma).

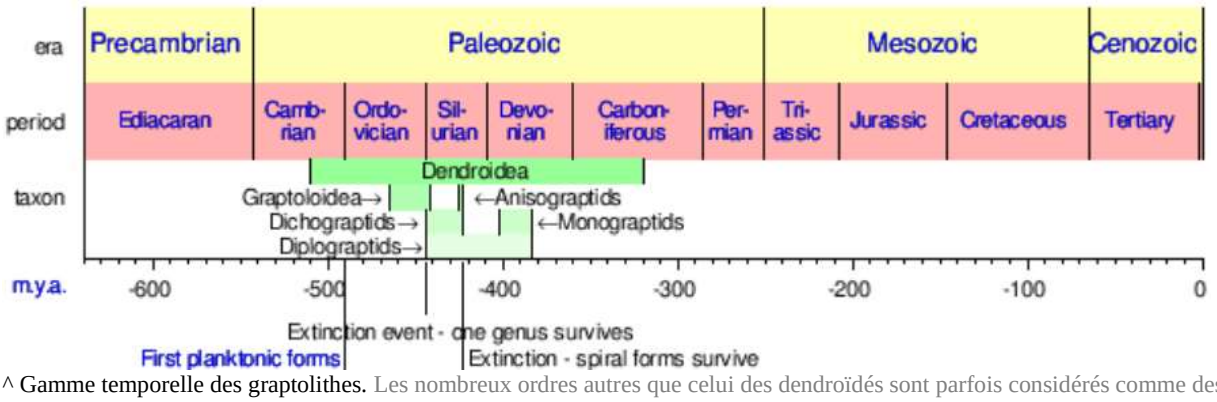
Les tubarium des graptolithes possèdent un nombre variable de branches (résultat du bourgeonnement sympodial) ce qui permet l'identification des espèces et leur classification dans les deux ordres **Dendroidea** (en formes de dendrites ou de branche avec un grand nombre d'axes par branches) et **Graptoloidea** (possèdent moins de branches : souvent 1 ou 2). Selon les auteurs, il existe d'autres ordres mais la classification ai sein des graptolithes est complexe et toujours sujette à débats. Nous parlerons ici de ces deux seuls ordres pour simplifier. Les premiers sont les plus primitifs (les plus anciens datent du



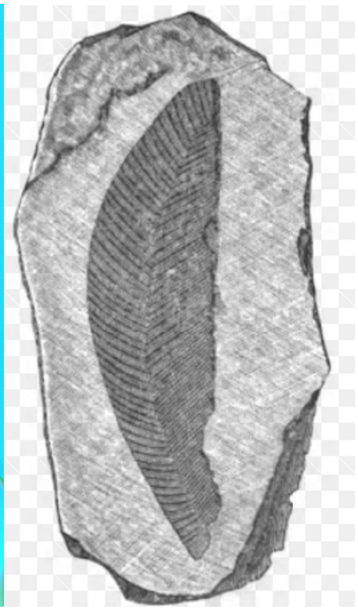
^ Morphologie et thèques de divers graptolithes. La représentation de gauche Forme hypothétique de zooïde pélagique avec des appeindices de natations développés à partir du bouclier céphalique. Les dessins de droite montrent la diversité des thèques de graptolithes.

cambrien supérieur) et vivaient majoritairement fixé sur des algues par de fins filaments, ou sur le fond marin par des sortes de racines. Les seconds plus tardifs (à partir de l'ordovicien) menaient une vie pélagique dérivant au grés des courants à la surface des océans. Ces formes libres planctoniques étaient fixés à un corps flottant ou possédaient des organes de natation. La locomotion des graptoloïdes est encore sujette à débat. En effet, les parties molles de leurs corps sont rarement fossilisées. Il existe plusieurs théories : il auraient développer des « avirons », sortes d'appendices natatoires assurant la flottabilité (voire ci-contre), ou opter pour la nage par mouvement ondulatoires des bras tentaculés. Cependant, l'ouverture du tube n'est pas assez large chez certaines espèces pour permettre la mise en place d'appendices et la nage par ondulations était sans doute trop énergivore, la confection du tubarium mobilisant en priorité les ressources de l'organisme. De nombreuses questions restent sur leur mode de locomotion mais il est probable que chaque espèce privilégiait une technique per rapport à une autre selon son mode de vie.

Les graptoloïdés constituaient un groupe très prolifique étant le groupe d'animaux les plus abondant du plancton jusqu'à leur déclin au début du dévonien. Les plus diversifiés appartenaient à la famille des axonophores (**Axonophoridae**) et les familles diplograptidés (**Diplograptidae**) et néograptidés (**Néograptidae**) ont connus une grande diversification durant l'ordovicien. Il étaient si nombreux que les géologues peuvent les utilisés en stratigraphie : on peut subdivisé les roches ordoviciennes et siluriennes en biozones graptolithes, chaque strates présentant des types différents de tubarium (une strate représente généralement moins d'un million d'années). Une glaciation à la fin de l'ordovicien a éliminé la plus part des graptolithes à l'exception des néograptines (**Neograptinidae**). Les derniers graptolithes sont des dendroïdes ayant survécut jusqu'au carbonifère. Suite à leur formidable diversité, les fossiles de graptolithes se retrouvent dans de nombreux sites à travers le monde : Etats-Unis, Canada, Australie, Allemagne, Chine … Mais des sites de Grande-Bretagne (Pays de Galle pour l'ordovicien, Ecosse pour la limite ordovicien-silurien) sont aussi particulièrement riches en graptolithes.



^ Gamme temporelle des graptolithes. Les nombreux ordres autres que celui des dendroïdés sont parfois considérés comme des familles au sein de l'ordre des graptoloïdés (mya : millions d'années ou Ma).

^ Reconstitution d’une colonie de du genre *Diplograpthus* (à gauche) et fossile d’un spécimen (à droite). Ce genre de graptolite graptoloïdé diplograptidé vivait du milieu du cambrien au milieu de l’ordovicien (de - 405 à - 438 Ma).

Date 2019.
Sources :

- washington.edu
- docplayer.fr
- uottawa.ca
- wikipédia