



Évolution

Stephen J. Gould, les mitrates et les monstres

Bertrand Lefebvre

UMR Biogéosciences, université de Bourgogne, 6, bd Gabriel, 21000 Dijon, France

Reçu le 25 mai 2003 ; accepté le 8 septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

L'intérêt de l'analyse des cas tératologiques pour la compréhension des mécanismes du développement ontogénétique est un thème récurrent dans l'œuvre littéraire de Gould. Cet article aborde le thème des monstres à travers deux problématiques ayant pour sujet des échinodermes paléozoïques atypiques: les stylophores mitrates. Le premier thème s'intéresse au débat concernant la position phylétique des stylophores au sein des deutérostomes. Trois interprétations ont été proposées pour leur appendice articulé, dont l'une implique que les mitrates soient des « monstres prometteurs » (modèle calcichordé). Une analogie avec différents scénarios proposés pour l'extinction des dinosaures démontre que le modèle calcichordé ne représente pas une hypothèse scientifique, contrairement aux deux autres interprétations, qui peuvent être testées. Le second thème porte sur la description d'un spécimen anormal du mitrate *Mitrocystites mitra*, de l'Ordovicien moyen de Bohême. L'anomalie présentée par cet échantillon suggère que l'insertion de plaques centrales dans le cadre marginal le long du bord droit de M^5 est un phénomène récurrent chez les Mitrocystitida, qui peut s'expliquer par l'existence de contraintes moindres dans la partie postérieure du test. **Pour citer cet article : B. Lefebvre, C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Stephen J. Gould, mitrates and monsters. The interest of analyses based on teratological specimens to understand the mechanisms and rules of ontogenetic development is a central theme in Gould's literature. This paper deals with monsters through two topics focusing on a group of atypical Palaeozoic echinoderms: mitrate stylophorans. The first topic deals with the phyletic position of stylophorans within deuterostomes. Three rival scenarios have been proposed, based on different interpretations of the stylophoran appendage. One of these scenarios implies that mitrates are « hopeful monsters » (calcichordate theory). An analogy with various hypotheses formulated for the disappearance of dinosaurs shows that the calcichordate model is not a scientific hypothesis, unlike the two other interpretations, which can be tested. The second topic is dedicated to the description of an abnormal specimen of the mitrate *Mitrocystites mitra*, from the Middle Ordovician of Bohemia. The abnormal plating of its lower surface suggests that the insertion of centrals within the posterior region of the marginal thecal frame is an iterative phenomenon in Mitrocystitida. **To cite this article : B. Lefebvre, C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Calcichordés ; échinodermes ; stylophores ; mitrates ; ontogenèse ; monstres ; Paléozoïque

Keywords: Calcichordates; echinoderms; stylophorans; mitrates; ontogeny; monsters; Palaeozoic

Adresse e-mail : bertrand.lefebvre@u-bourgogne.fr (B. Lefebvre).

Abridged English version

The interest of teratological specimens to understand the mechanisms and rules of ‘normal’ ontogenetic development is a central theme in Gould’s literature [23,25]. This paper deals with monsters through two topics focusing on a group of atypical Palaeozoic echinoderms: mitrate stylophorans. The first topic deals with a possible case of ‘hopeful monster’ through a general issue: the phyletic position of stylophorans within deuterostomes. The second topic is dedicated to the description of an abnormal specimen of the mitrate *Mitrocystites mitra*, from the Middle Ordovician of Bohemia.

Are mitrates hopeful monsters?

Palaeozoic echinoderms are, with arthropods, one of Gould’s favourite groups to illustrate the notion of maximal initial disparity [23,26]. More than twenty classes of echinoderms appeared in a relatively short time interval at the base of the Palaeozoic, but only five of them survived the Permian–Trias crisis (decimation) [28,46,53,67,69,73]. The five modern classes all exhibit five-fold symmetry, a calcite skeleton, and water-vascular system. These characteristics are less obvious in several Palaeozoic groups, and especially in the four classes generally grouped within the carpoids (or homalozoans): cinctans, ctenocystoids, solutes and stylophorans. The bizarre morphologies of these fossils question their assignment to the phylum Echinodermata, but also address a more general issue: what makes an echinoderm?

Stylophorans (cornutes and mitrates) are probably the most controversial group of carpoids [8,12,17,32,33,39,40,50,55,71,74]. They consist of a bipartite body comprising a flattened test (theca) and a tripartite flexible appendage (Fig. 1), both made of calcitic skeletal elements (plates) showing the typical echinoderm microstructure (stereom). Three rival interpretations have been proposed for the stylophoran appendage. It has been first identified as a stem, by comparison with similar-looking structures occurring in various Palaeozoic echinoderms [3,4,6,7,29,70]. The observation of mobile biserial elements articulated to the appendage and of a longitudinal median groove on its internal surface lead Ubahgs [71,72] to interpret the stylopho-

ran appendage as a feeding arm, analogous to that of crinoids [48,50,72,74]. These two interpretations consider stylophorans as true echinoderms (because of the possession of a calcite skeleton, and of echinoderm-like features, such as a stem or a feeding arm), but as primitive and aberrant forms, because of the absence of five-fold symmetry (considered as an apomorphy of more derived groups) [37,50,53,55,60,66,69,73]. The third interpretation is based on the assumptions that (1) the last common ancestor of echinoderms and chordates was a calcite-plated deuterostome with gill slits, and (2) that stylophorans are calcite-plated primitive chordates (or calcichordates) closely related to this last common ancestor [12,18,30,33,35–36]. Following this interpretation, all details of the internal anatomy of stylophorans can be reconstructed by comparison with larval stages of modern amphioxus and tunicate tadpoles [30–33]. The theca is interpreted as the head of the tadpole, and the appendage as a chordate-like tail, with notochord and muscle-blocks [30–33,35–36]. However, two points have to be stressed: (1) the reconstruction of soft-parts inside the head and tail of calcichordates is purely hypothetical and deduced from the comparison with modern chordates [8,17,37,41,54,60,73]; (2) the calcichordate theory implies that mitrates are hopeful monsters deriving from cornute parents. A single important mutation is supposed to have occurred at the cornute-mitrate transition, and caused dramatic anatomical changes, such as duplication of several internal organs, loss and regeneration of the tail [33,36].

Examination of the three rival interpretations for the stylophoran appendage (stem, arm, and tail) suggests that they are all equally plausible. Such is the case with three scenarios for the disappearance of dinosaurs, discussed by Gould in his essay *Sex, drugs, catastrophs* [23]. Within these three scenarios, Gould clearly makes the difference between pure speculation (which cannot be tested) and scientific hypotheses (which can be tested). By analogy with the dinosaurs of Gould, it turns out that the calcichordate theory cannot be considered as a scientific hypothesis, as there is no objective way to test this brilliant, auto-coherent, but purely speculative scenario [12]. The two other interpretations (stem and feeding arm) are scientific hypotheses and can be tested in light of a new model of skeletal homologies for echinoderms: the Extraxial Axial Theory (EAT).

The EAT is based on embryological grounds and allows the identification of three homologous regions in all echinoderms (axial, perforate extraxial, and imperforate extraxial parts) [14–16,46,47]. The five-fold symmetry is correlated to the single axial region and thus does not represent an autapomorphy of echinoderms [15–16,46,47]. Three main types of appendages can be defined in echinoderms, following the axial and/or extraxial origin of their constitutive elements [17]: brachioles (axial), arms (axial + perforate extraxial), and stems (imperforate extraxial). Application of the EAT to the stylophoran appendage shows that it corresponds to the association of an extraxial thecal extension (proximal region), and of an arm, homologous to that of crinoids (mid- and distal portions). Stylophorans are thus considered as derived echinoderms close to crinoids [17].

An abnormal specimen of the mitrate Mitrocystites mitra

Abnormal morphologies caused by external (physical or biotic) factors are well-documented in modern and fossil echinoderms [2,9,13,20,21,38,43–45,57,62]. Teratologically altered morphologies have been also described [38,47], but few of them in Palaeozoic groups. Within mitrate stylophorans, two main types of abnormal specimens have been documented in the literature: (1) mirror-image forms, resulting from an ontogenetic alteration known as *situs inversus*, as in *Peltocystis cornuta* (Fig. 2) [58,59,68,72]; (2) irregularities in the plating of the upper thecal surface, resulting from the absence of one plate (*Placocystites forbesianus*) [59] or the presence of a supernumerary element (*Ateleocystites huxleyi*) [59,75].

An abnormal specimen of *Mitrocystites mitra*, from the Dobrotiva Formation (Middle Ordovician) of Bohemia is described. Its lower surface consists of 14 marginals and 4 centrals (Figs. 3D, 4A-B), instead of 13 and 5 respectively in normal specimens (Figs. 3A–C, 4C). This anomaly in plating results from the unusual expansion of two posterior marginals (PP₁ and PP₂), which causes the insertion of one central plate (I'₃) into the marginal frame, along the right side of M'₅. Interestingly, two other comparable insertions of central plates occurred in the same place (along the right margin of M'₅), independently, during the evolution of mitrocystitid mitrates [42].

1. Introduction

Depuis la plus haute antiquité, les monstres fascinent et intriguent, entre effroi et curiosité. Gould n'échappe pas à la règle, et il en a fait le thème central de plusieurs de ses essais : *Vivre enchaîné*, *Le plus court chemin pour un épi*, ou encore *Des monstres prometteurs* [23,25]. Dans le grand laboratoire du vivant, c'est souvent l'anomalie qui permet de comprendre la construction du « normal » [1,25]. Cet article a pour objectif de traiter deux thèmes en rapport à la fois avec la notion de « monstre » et un groupe d'échinoderms paléozoïques : les stylophores mitrates. Dans le premier thème, c'est la notion de « monstre prometteur », chère à Gould [25], qui est abordée à travers une problématique très générale : la position systématique des stylophores au sein des deutérostomes. Le second thème s'intéresse plus particulièrement à la description d'un spécimen anormal du mitrate *Mitrocystites mitra*, et souligne l'intérêt de ce cas particulier pour la compréhension de tendances évolutives plus générales au sein des Mitrocystitida.

2. Les mitrates sont-ils des monstres prometteurs ?

2.1. Introduction : Gould et les carpoïdes

Dans *La vie est belle*, Gould a exposé à travers la découverte et la réinterprétation des faunes des Schistes de Burgess (Cambrien moyen) deux notions fondamentales dans l'histoire de la vie [26] : (1) celle de contingence : la biodiversité actuelle est le fruit d'une longue évolution ponctuée d'une succession de hasards, et elle serait très probablement différente, si on « redéroulait le film de la vie »; (2) celle de disparité maximale initiale : la radiation cambrienne a produit un grand nombre de plans d'organisation différents, dont seuls quelques-uns ont survécu (décimation) et se sont diversifiés (d'où un arbre évolutif en forme de « sapin de Noël »). Avec les arthropodes, le phylum des échinoderms constitue l'un des exemples les plus souvent cités par Gould, afin d'illustrer son modèle de radiation initiale suivie d'une décimation importante [23,24,26,27]. En effet, près d'une vingtaine de classes

d'échinodermes apparaissent au Paléozoïque inférieur [28,46,53,67,69,73], mais seulement cinq d'entre elles ont survécu à la crise Permien–Trias, pour se diversifier jusqu'à l'Actuel : les crinoïdes, les étoiles de mer, les holothuries, les ophiures et les oursins. Ces cinq classes présentent trois caractéristiques fondamentales (autapomorphies), déclinées dans tous les traités et manuels de zoologie : un squelette calcitique présentant une microstructure très particulière (le stéréome), une tuyauterie interne remplie d'eau de mer (le système aquifère ou ambulacraire), et une symétrie radiale d'ordre cinq, unique au sein du règne animal. Toutefois, comme le souligne Gould [26], cette définition des échinodermes, basée principalement sur l'anatomie des formes actuelles, devient particulièrement délicate à appliquer, lorsqu'il s'agit d'interpréter la morphologie de certains groupes paléozoïques, dont « certains sont caractérisés par des anatomies fort éloignées de la gamme actuelle ». Parmi ces formes problématiques, les carpoïdes (ou homalozoaires) représentent probablement l'un des groupes fossiles les plus surprenants et les plus controversés [8,12,17,32,33,39,40,50,54,55,74]. Ils rassemblent quatre classes exclusivement paléozoïques : cinctas, cténocystoïdes, solutes et stylophores [17,69,73]. Les carpoïdes sont caractérisés par un corps généralement aplati, sans la moindre trace de symétrie pentaradiée, mais dont les éléments squelettiques (plaques) présentent toutefois la microstructure caractéristique des échinodermes. L'interprétation de tels fossiles est particulièrement délicate, car certains caractères considérés comme diagnostiques des échinodermes sont présents (le stéréome), tandis que d'autres sont absents (la symétrie cinq), et d'autres enfin sont difficilement applicables (le système ambulacraire). Les morphologies « atypiques » des carpoïdes soulèvent par conséquent une double interrogation. (1) Qu'est-ce qui définit un échinoderme (le squelette calcitique, la symétrie cinq, ou les deux) ? (2) La caractérisation des échinodermes, fondée en grande partie sur l'anatomie des formes actuelles, est-elle pertinente ? La réponse à ces deux questions et l'interprétation de fossiles tels que les carpoïdes sont impossibles en l'absence d'un schéma d'homologies cohérent et global, applicable à l'ensemble du phylum. C'est probablement pourquoi la position systématique des carpoïdes, et plus particulièrement celle des stylophores, suscite depuis une quarantaine d'années un débat particulièrement vif

dans la communauté paléontologique : ces fossiles représentent-ils des échinodermes primitifs et aberrants ou le chaînon manquant entre échinodermes et vertébrés ? Cette controverse n'a été mentionnée brièvement qu'une seule fois par Gould [26] : « certains carpoïdes exhibaient une symétrie bilatérale si prononcée, que quelques paléontologistes les regardent comme des ancêtres possibles des poissons, et du même coup les nôtres ». Tous les ingrédients semblaient pourtant réunis pour l'élaboration d'un nouveau « drame en cinq actes » : l'intrigue (l'origine des vertébrés), les acteurs (des fossiles aux morphologies aussi étonnantes que celles de la plupart de leurs contemporains des Schistes de Burgess), la chronologie (le débat fait rage au début des années 1980 [8,32,37,39,55,74]), et enfin le contexte humain (Gould connaît bien Conway-Morris, qui a abordé plusieurs fois le sujet [10,11,65]).

2.2. L'appendice des stylophores

La classe des stylophores (cornutes, mitrates) représente certainement le groupe de carpoïdes qui a suscité le plus d'interprétations [8,12,17,32,33,39,40,50,55,71,74]. Les stylophores sont constitués de deux parties bien distinctes (Fig. 1) : (1) un appendice articulé, différencié longitudinalement en trois régions distinctes, et (2) un test aplati et asymétrique, qui peut présen-

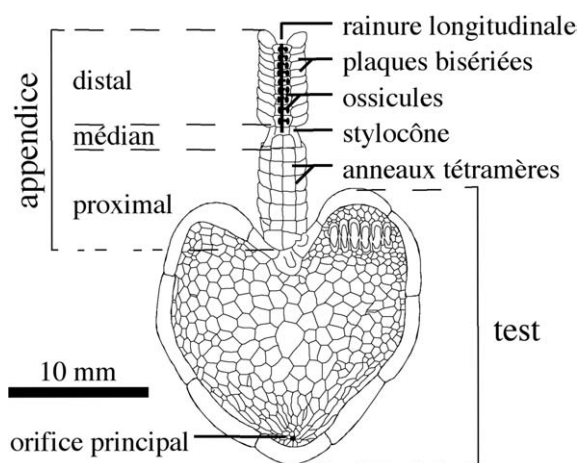


Fig. 1. Anatomie de la face supérieure du cornute *Phyllocystis blayaci* (Cornuta), formation de Saint-Chinian (Ordovicien inférieur), Montagne noire (Languedoc).

Fig. 1. Anatomy of upper surface of the cornute *Phyllocystis blayaci* (Stylophora), Saint-Chinian Formation (Lower Ordovician), Montagne Noire (Languedoc, France).

ter divers orifices, dont l'un (l'orifice principal) s'ouvre toujours à l'extrémité du test opposée à l'insertion de l'appendice [17,30,31,41,50,60,71,72]. Chez tous les stylophores, le test présente deux faces contrastées : l'une plane ou légèrement déprimée, l'autre nettement convexe. La principale différence entre cornutes et mitrates concerne la morphologie générale du test, fortement asymétrique et constitué de plaques délicates chez les cornutes, normalement peu asymétrique et formé d'éléments massifs chez les mitrates [50,60,72]. L'organisation de l'appendice articulé est, par contre, similaire chez les deux groupes [17,40,41,50,60,72]. Il comprend : (1) une partie proximale, articulée au test, relativement large, particulièrement flexible et constituée d'anneaux emboîtés ; (2) une portion médiane, très courte, caractérisée par une pièce massive (le stylocône), en forme d'entonnoir, qui assure la transition entre les régions proximale (large) et distale (étroite) ; (3) une partie distale, généralement longue et étroite, caractérisée par une file d'éléments unisériés (les ossicules) dans le prolongement du stylocône (Fig. 1). Les éléments monosériés de l'appendice (stylocône, ossicules) possèdent une face externe, qui peut être lisse ou ornementée (épines), et une face interne sur laquelle viennent s'articuler deux rangées de plaques (gauches et droites), probablement alternantes [17,61]. Lorsqu'elles sont préservées en position ouverte, les plaques bisériées exposent une rainure médiane longitudinale qui parcourt la face interne du stylocône et des ossicules (Fig. 1) [8,17,41,50,71,74].

L'appendice articulé des stylophores est au cœur d'une controverse particulièrement active depuis près de 40 ans, car de son interprétation dépend la position phylétique de ces fossiles : échinodermes primitifs ou ancêtres des vertébrés. Historiquement, l'appendice articulé a tout d'abord été considéré comme une structure de type « tige », comme il en existe chez de nombreux échinodermes paléozoïques (blastoïdes, crinoïdes, éocrinoides) [3,4,6,7,29,70]. Cette interprétation, un temps délaissée au cours des années 1960-1970, connaît depuis peu un regain d'intérêt [37,39,40,55,60]. Cette première identification de l'appendice des stylophores est étayée notamment par la différenciation de sa partie proximale très flexible. Cette morphologie « en soufflet » se retrouve dans la région proximale de la tige d'autres échinodermes, tels que le rhombifère *Macrocystella* [52] ou le solute *Den-*

drocystoides [34]. D'après cette première interprétation, les stylophores sont bien des échinodermes (car ils en possèdent des caractères indiscutables : stéréome, tige), mais ils représentent parmi ceux-ci des formes primitives et aberrantes, qui n'auraient pas encore acquis la symétrie cinq, caractéristique des groupes plus dérivés [37,53,55,60,66].

Le squelette calcitique des stylophores n'est généralement pas conservé lors de la fossilisation et seule subsiste son empreinte dans la roche. Ce type de préservation (« en négatif ») ne facilite pas leur interprétation, déjà délicate. A la charnière des années 1950-1960, de nouvelles techniques de préparation (notamment les moulages en latex) révolutionnent l'étude des stylophores, en permettant pour la première fois d'observer ces fossiles « en positif ». Ces nouvelles méthodes permettent à Ubaghs de décrire avec une précision jusqu'alors inégalée l'anatomie de l'appendice des stylophores [71,72]. Il observe des plaques bisériées en position ouverte chez de nombreux cornutes et met en évidence le sillon médian longitudinal sur la face interne du stylocône et des ossicules [71–74]. Ces observations le conduisent à proposer une nouvelle interprétation de l'appendice articulé des stylophores. En effet, la présence d'une rainure médiane longitudinale portée sur la face interne d'éléments monosériés, et protégée par deux séries de plaques mobiles sont deux caractéristiques qui se retrouvent chez les bras de nombreux échinodermes actuels et fossiles (crinoïdes, ophiures) [48,50,72,74]. Ubaghs en déduit que l'appendice articulé ne peut pas représenter une tige (structure parfaitement close pourvue d'une lumière centrale), mais correspond à un bras nourricier unique [71–74]. D'après l'interprétation d'Ubaghs, les stylophores sont des échinodermes indiscutables (stéréome, bras nourricier), mais forcément primitifs et aberrants, en raison de l'absence de symétrie pentaradiée [50,69,73]. Dans ce scénario, les similitudes observées entre l'appendice des stylophores et les bras d'autres échinodermes (crinoïdes, ophiures) ne peuvent représenter que des convergences. Ce raisonnement s'explique par la position basale supposée des stylophores au sein des échinodermes, et par la présence d'anneaux emboîtés à la base de leur appendice articulé (ce type d'organisation est propre aux stylophores).

S'inspirant des travaux de l'anatomiste suédois Gislén [22], Jefferies va proposer une interprétation radi-

calement différente des stylophores et de leur appendice articulé [30–33]. D’après Jefferies, le squelette calcitique à microstructure stéréomique ne représente pas une autapomorphie des échinodermes, mais de l’ensemble du clade unissant échinodermes et chordés au sein des deutérostomes [30,31,33,36]. Ce squelette aurait été conservé chez les échinodermes, mais perdu chez les chordés. De la même manière, des branchies étant présentes chez les hémichordés et les chordés, Jefferies en déduit que l’ancêtre commun des hémichordés, des échinodermes et des chordés devait en posséder et, que par conséquent, les branchies ont été perdues chez les échinodermes [33,36]. Ces considérations générales vont conduire Jefferies à interpréter les stylophores comme le « chaînon manquant » entre échinodermes et chordés. Dès 1967, il propose le terme de « calcichordés », pour désigner ces fossiles qui possèdent à la fois un squelette calcitique et, d’après lui, des branchies [18,30,31]. Il considère, en effet, comme des fentes branchiales une rangée d’orifices présente sur la face convexe du test de certains cornutes. Dans ce scénario, l’anatomie interne des stylophores peut être entièrement reconstruite à partir d’une comparaison avec les stades larvaires (« tétards ») de certains chordés actuels (amphioxus et tuniciers, notamment) [30–33]. Le test et l’appendice articulé sont interprétés respectivement comme la tête et la queue de ce chordé primitif [30–33]. Jefferies considère le sillon médian longitudinal de l’appendice comme l’empreinte d’une notochorde, qui aboutirait proximale à un cerveau particulièrement développé [30–33]. Les plaques bisériées de l’appendice sont supposées être associées à des blocs musculaires et soudées aux ossicules. L’observation de ces plaques en position ouverte chez de nombreux spécimens est interprétée comme un artefact de fossilisation [33]. A partir du modèle anatomique qu’il s’est fixé (les chordés, et principalement les tuniciers), Jefferies parvient à reconstituer l’anatomie interne de la tête et de la queue des calcichordés jusque dans ses moindres détails, ce qui lui permet d’affirmer avec une certaine suffisance : « The calcichordate theory, unlike its rivals, explains all the details in a coherent and logical way. It must therefore be largely right » [33]. Il convient, toutefois, de souligner deux points importants : (1) le modèle de Jefferies est entièrement hypothético-déductif, car l’existence de la plupart des organes qu’il reconstitue est purement « vir-

tuelle » (aucune trace sur les moules internes des fossiles) et déduite de son modèle anatomique [8,17,37,41,54,60,73]; (2) son scénario implique que les mitrates dérivent des cornutes et que cette transition soit marquée par une transformation majeure et brutale de leur anatomie interne [30–36]. D’après Jefferies, le passage cornutes-mitrates serait caractérisé notamment par (1) le dédoublement de certains organes (branchies), (2) la perte des parties médiane et distale de la queue des cornutes et (3) leur remplacement par de nouvelles parties médiane et distale, identiques mais à l’envers, chez les mitrates [33,36]. Jefferies justifie ces modifications majeures en émettant l’hypothèse que les mitrates seraient des « monstres promoteurs » issus de parents cornutes. Il décrit, par conséquent, la transition cornutes-mitrates comme étant « a sudden event, happening between one generation and the next, presumably due to a single important mutation » [35].

En conclusion, les trois interprétations proposées pour l’appendice articulé semblent plausibles et difficiles à départager en raison d’une connaissance encore imparfaite de la radiation initiale des échinodermes, et en l’absence d’un schéma d’homologies cohérent et global pour l’ensemble de ce phylum. Les deux premières interprétations (tige et bras) reposent sur la comparaison détaillée de l’appendice des stylophores, avec des extensions de la paroi du corps présentes chez d’autres échinodermes, actuels et fossiles. La troisième hypothèse (queue) se positionne dans un cadre conceptuel beaucoup plus large (l’origine des chordés et des échinodermes), mais elle demeure plus hypothétique, car il n’existe aucun modèle d’organisation comparable dans la nature actuelle (un chordé avec un squelette calcitique). Des trois scénarios envisagés, le troisième est le moins parcimonieux, à la fois en raison des modifications anatomiques majeures qu’il implique (transition cornutes-mitrates, avec création d’une nouvelle queue), mais également vis-à-vis de la stratigraphie. En effet, d’après Jefferies, les premiers mitrates et les différents groupes de chordés dériveraient d’un cornute proche de *Prokopicystis* (Ordovicien moyen) [36], alors que les découvertes paléontologiques récentes réalisées en Chine suggèrent la présence de chordés primitifs (sans squelette calcitique) dès le Cambrien inférieur [63–65], soit environ 75 Ma plus tôt.

2.3. L'interprétation des stylophores : validité des hypothèses

Un parallèle intéressant peut être dressé entre le problème posé par l'interprétation des stylophores et de leur appendice articulé, et une autre énigme paléontologique non moins passionnante mais nettement plus médiatique : la disparition des dinosaures. Dans son essai *Sexe, drogues, catastrophes*, Gould [23] présente trois hypothèses proposées pour la disparition des dinosaures. Le premier scénario exposé par Gould suggère que la disparition des dinosaures est corrélée à une augmentation générale de la température à la fin du Crétacé. Celle-ci aurait entraîné un accroissement de la température corporelle des dinosaures et, en particulier, de celle de leurs testicules. Le dépassement d'une température seuil au-delà de laquelle les testicules ne peuvent plus fonctionner normalement aurait alors eu pour effet de « stériliser » les dinosaures mâles et par conséquent, entraîné la disparition du groupe. La seconde hypothèse présentée par Gould établit un lien entre la multiplication des plantes à fleurs (angiospermes) au cours du Crétacé et la disparition progressive des dinosaures. Le foie de ces derniers n'aurait pas été en mesure de supporter certaines substances toxiques fabriquées par les angiospermes et les dinosaures seraient morts d'« overdoses ». Enfin, Gould évoque une troisième hypothèse, très à la mode depuis de nombreuses années : celle d'un impact météoritique, à l'origine d'un « hiver nucléaire » prolongé, qui aurait été fatal aux dinosaures, mais aussi à d'autres groupes d'organismes (rudistes, ammonites...). Après l'exposé de ces trois scénarios tous plausibles, Gould démontre que deux d'entre eux (les testicules et l'overdose) ne représentent pas des hypothèses scientifiques, mais de vaines spéculations, en raison de leur caractère invérifiable : « le fonctionnement de la science repose sur le caractère vérifiable des hypothèses que l'on propose » [23]. Le scénario de l'impact météoritique représente quant à lui une hypothèse scientifique, car il peut être testé. Si collision il y a eu, elle a dû laisser des traces tangibles (couche d'iridium, cratère...), dont l'analyse permettra de valider ou de réfuter l'hypothèse initiale. La différence entre spéculation stérile et hypothèse scientifique soulignée par Gould est donc fondamentale et elle permet de reconsidérer sous un jour nouveau le problème de l'interprétation des stylophores.

Si l'on applique la réflexion de Gould aux stylophores, on constate que les deux premières interprétations

proposées pour leur appendice articulé (tige et bras) représentent de toute évidence des hypothèses scientifiques, car elles reposent sur l'observation directe des fossiles et leur comparaison avec d'autres échinodermes possédant des structures comparables. Ces deux hypothèses peuvent être testées très simplement. Si les plaques bisériées étaient soudées aux ossicules et formaient avec ceux-ci une structure hermétiquement close, délimitant une lumière centrale, il ne ferait alors aucun doute que l'appendice des stylophores est une tige [40,55,60]. Au contraire, si les plaques étaient mobiles, il serait alors probable que l'appendice corresponde à un bras nourricier [48,71,74]. La troisième interprétation de l'anatomie des stylophores et de leur appendice articulé repose sur une brillante construction intellectuelle, parfaitement auto-cohérente, mais absolument impossible à vérifier, à moins d'admettre a priori la validité du modèle : « parsimony cannot test the calcichordate theory unless these five characters [notochorde, cerveau, pharynx, cordon nerveux dorsal, glande neurale], and hence the calcichordate interpretation of the anatomy, are accepted » [12]. Comme le reconnaît Jefferies, la reconstruction des parties molles qu'il propose est entièrement virtuelle et déduite de la comparaison avec un modèle anatomique (les larves de tuniciers) : « our interpretations are based on soft parts, which cannot be observed directly » [35]. Si toutes les (nombreuses) tentatives de réfutation de la théorie des calcichordés ont échoué, cela ne résulte, ni de la faiblesse des arguments de leurs auteurs, ni de la force (ou de l'exactitude) du modèle de Jefferies. Cet échec s'explique par le caractère invérifiable, auto-verrouillé du scénario de Jefferies, qui ne constitue donc pas une hypothèse scientifique, mais appartient, par conséquent, au domaine de la pure spéculation. L'exemple des calcichordés rappelle celui des testicules de dinosaures, et la conclusion des auteurs de ce scénario pourrait parfaitement s'appliquer au modèle de Jefferies : « Il est difficile de proposer un argument quelconque à l'encontre de cette hypothèse » [23]. L'aspect purement spéculatif, non scientifique de la théorie des calcichordés ne présage en rien de son caractère exact ou erroné, mais résulte uniquement du fait qu'elle ne peut être testée objectivement. Il n'existe, en effet, dans la nature actuelle aucun chordé possédant un squelette calcitique, et il est donc impossible de savoir si les reconstitutions anatomiques proposées par Jefferies sont valables ou non.

2.4. Appendice et EAT

À la fin des années 1990 a été développé un modèle permettant d'identifier, pour la première fois, les homologues de la paroi du corps au sein des différentes classes d'échinodermes. Ce modèle, désigné *Extraxial Axial Theory* (EAT) a été établi à partir d'arguments basés sur l'embryologie et l'anatomie comparée [14–16,46,47]. L'EAT démontre que la paroi du corps de tous les échinodermes est constituée de deux composantes principales, désignées axiale et extraxiale, d'origines embryonnaires différentes [14,15]. La région axiale, héritée du rudiment, est toujours associée à la bouche et au système aquifère. Au cours du développement, les éléments axiaux apparaissent à l'extrémité terminale de zones de croissance généralement radiales à partir de la bouche, selon une règle bien déterminée (l'OPR ou *Ocular Plate Rule*). Il en résulte une disposition très ordonnée des éléments axiaux, typiquement organisés en colonnes de plaques bisériées et alternantes [14–16,47]. La région extraxiale, d'origine larvaire, forme le reste de la paroi du corps. Au cours de la croissance, les nouveaux éléments extraxiaux peuvent se former n'importe où, d'où une disposition isotrope des plaques, au moins chez les formes les plus primitives. La région extraxiale peut être subdivisée en deux sous-régions, désignées extraxiale perforée (associée à divers orifices, dont l'anus) et extraxiale imperforée (simple paroi du corps) [14–16,47]. L'organisation des échinodermes est donc fondamentalement linéaire et résulte de la juxtaposition de trois composantes principales (axiale, extraxiale perforée et extraxiale imperforée) [15–16]. L'EAT démontre que la symétrie radiale d'ordre cinq ne représente pas une autapomorphie des échinodermes, mais qu'il s'agit d'une caractéristique secondaire, liée à la seule région axiale. Par conséquent, la symétrie pentaradiée est évidente lorsque la composante axiale domine (oursins), et réduite ou absente lorsque la composante extraxiale l'emporte (éocrinoïdes) [15,16,46,47]. L'EAT a également permis de mettre en évidence l'existence de trois grands types d'extensions de la paroi du corps chez les échinodermes [17] : (1) les brachioles, constitués exclusivement d'éléments axiaux (cystoïdes, blastoïdes) ; (2) les bras, associant des éléments axiaux et extraxiaux (crinoïdes, étoiles de mer) ; (3) les tiges, résultant d'un pincement de la région extraxiale imperforée (blastoïdes, crinoïdes, éocrinoïdes).

Le modèle EAT fournit un modèle explicatif global et cohérent, permettant de comparer directement entre elles les morphologies des différentes classes d'échinodermes, et d'identifier des homologues de la paroi du corps à l'échelle du phylum. Il représente par conséquent une avancée conceptuelle considérable qui permet de tester les deux hypothèses scientifiques concernant la nature de l'appendice articulé des stylophores [5,17]. L'application de l'EAT démontre que cet appendice représente une structure fonctionnelle, anatomiquement composite, qui associe : (1) une extension de la thèque, comparable au tegmen des crinoïdes (partie proximale) et (2) un bras, homologue de celui des crinoïdes, des étoiles de mer et des ophiures (parties médiane et distale) [17]. L'EAT valide donc l'interprétation proposée par Ubaghs [71], mais il suggère également que les stylophores sont des échinodermes relativement dérivés, apparentés aux crinoïdes (possession d'un bras) [17]. L'absence de symétrie pentaradiée chez les stylophores, tout comme l'aplatissement de leur test, résultent probablement de leur mode de vie épibenthique vagile [17,19].

3. Un spécimen anormal chez le mitrate *Mitrocystites mitra*

3.1. Introduction

De nombreuses études portant sur différents groupes d'échinodermes actuels et fossiles soulignent la grande plasticité phénotypique de ces organismes, et l'influence majeure des conditions environnementales (hydrodynamisme, qualité de l'eau, nourriture...) sur la morphologie du test [2,9,13,20,43,44,57]. Outre les conditions du milieu, divers facteurs biotiques (épi-biontes, parasites, prédateurs, maladies) peuvent entraîner l'apparition et le développement de déformations plus ou moins sévères du squelette chez les échinodermes [21,38,45,62]. D'autres malformations ou morphologies anormales résultent par contre d'altérations du développement ontogénétique : étoiles de mer possédant des bras surnuméraires, anomalies dans le nombre ou la disposition des plaques chez les oursins [38,47]. Peu d'exemples de telles anomalies du développement ont été documentés chez les stylophores [36,58,59]. Le cas le plus connu concerne le mitrate *Peltocystis cornuta*, de l'Ordovicien inférieur de la

Montagne noire, dont plusieurs spécimens témoignent d'une altération ontogénétique mineure bénigne, connue sous le nom de *situs inversus* [58,59,68,72]. Les individus présentant cette anomalie possèdent un test dont toutes les plaques sont rigoureusement identiques à celle d'un spécimen « normal », mais inversées gauche-droite : les plaques formant le bord gauche du test sont à droite et vice-versa (Fig. 2). Il est intéressant de souligner que cette anomalie concerne des éléments extraxiaux chez *Peltocystis* (les plaques du test), alors que la plupart des autres cas connus de *situs inversus* chez les échinodermes intéressent la composante axiale, comme par exemple les ambulacres de l'édrioastéroïde *Krama devonica* [68] ou les plaques du test de l'oursin *Echinus miliaris* [49]. Les deux autres cas de morphologies anormales décrits chez des mitrates concernent des anomalies dans la disposition et la morphologie de plaques de la face convexe (supérieure) du test, résultant soit de l'absence d'une plaque (*Placocystites forbesianus*) [59], soit de l'existence d'un élément surnuméraire (*Ateleocystites huxleyi*) [59,75]. L'examen des types et figurés de stylophores conservés au Muséum National de Prague a permis d'observer une face inférieure anormale chez un spécimen du mitrate *Mitrocystites mitra* de l'Ordovicien moyen de Bohême, qui est décrite ci-dessous. Les échantillons illustrés ou mentionnés dans cet article sont conservés dans les collections suivantes : British Museum (Natural History), Londres (BMNH); Narodni Museum, Prague (NMP) ; Université de Montpellier (UM).

3.2. Anatomie et variabilité intraspécifique chez *Mitrocystites mitra*

Mitrocystites mitra est l'un des mitrates les plus abondants et les plus étudiés de l'Ordovicien moyen de Bohême (formations de Sarka et Dobrotiva) [3,7,29–31,33,51]. La face inférieure de son test est constituée de 18 plaques, dont 13 sont en position marginale et 5 en position centrale (Figs. 3A–C, 4C). La morphologie, la taille relative et les relations mutuelles de ces 18 éléments diffèrent extrêmement peu d'un individu à l'autre; par contre, la forme globale du test montre une certaine variabilité (Fig. 3A–C). Cette variabilité intraspécifique a été remarquée par Barrande [3], qui l'a illustrée au travers d'une abondante série-type comprenant 22 individus (dont 4 appartiennent toutefois à un

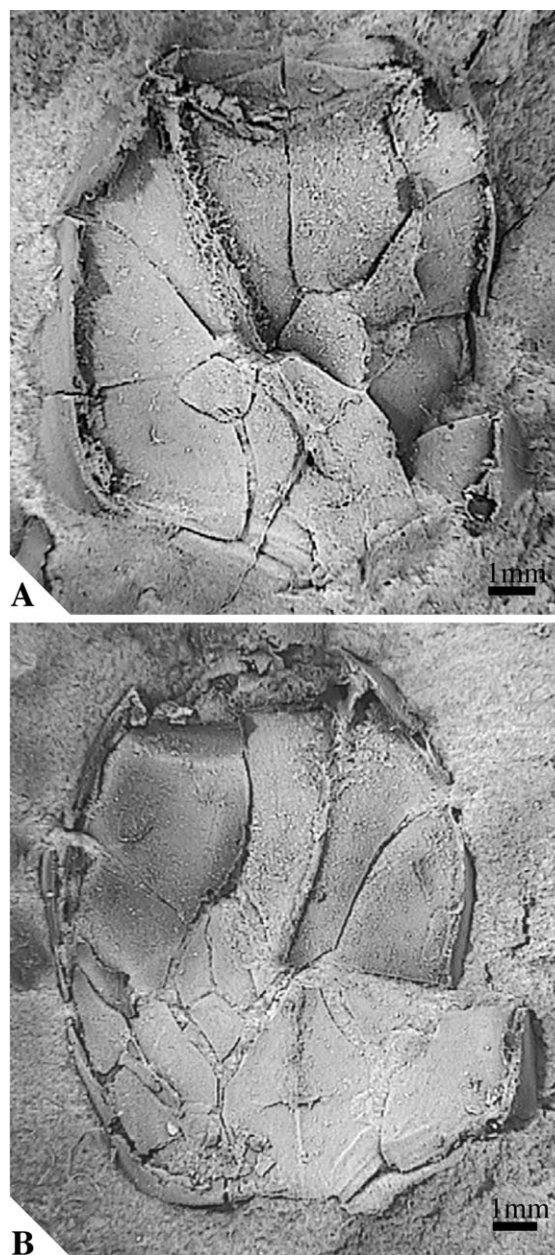


Fig. 2. Face inférieure du test, côté interne, du mitrate *Peltocystis cornuta* (Stylophora), formation de Saint-Chinian (Ordovicien inférieur), Montagne noire (Languedoc). **A**, lectotype UM 455. **B**, spécimen anormal (*situs inversus*), collection Villebrun (université de Montpellier).

Fig. 2. Lower thecal surface, in internal aspect, of the mitrate *Peltocystis cornuta* (Stylophora), Saint-Chinian Formation (Lower Ordovician), Montagne Noire (Languedoc, France). **A**, lectotype UM 455. **B**, abnormal specimen (*situs inversus*), Villebrun collection (University of Montpellier, France).

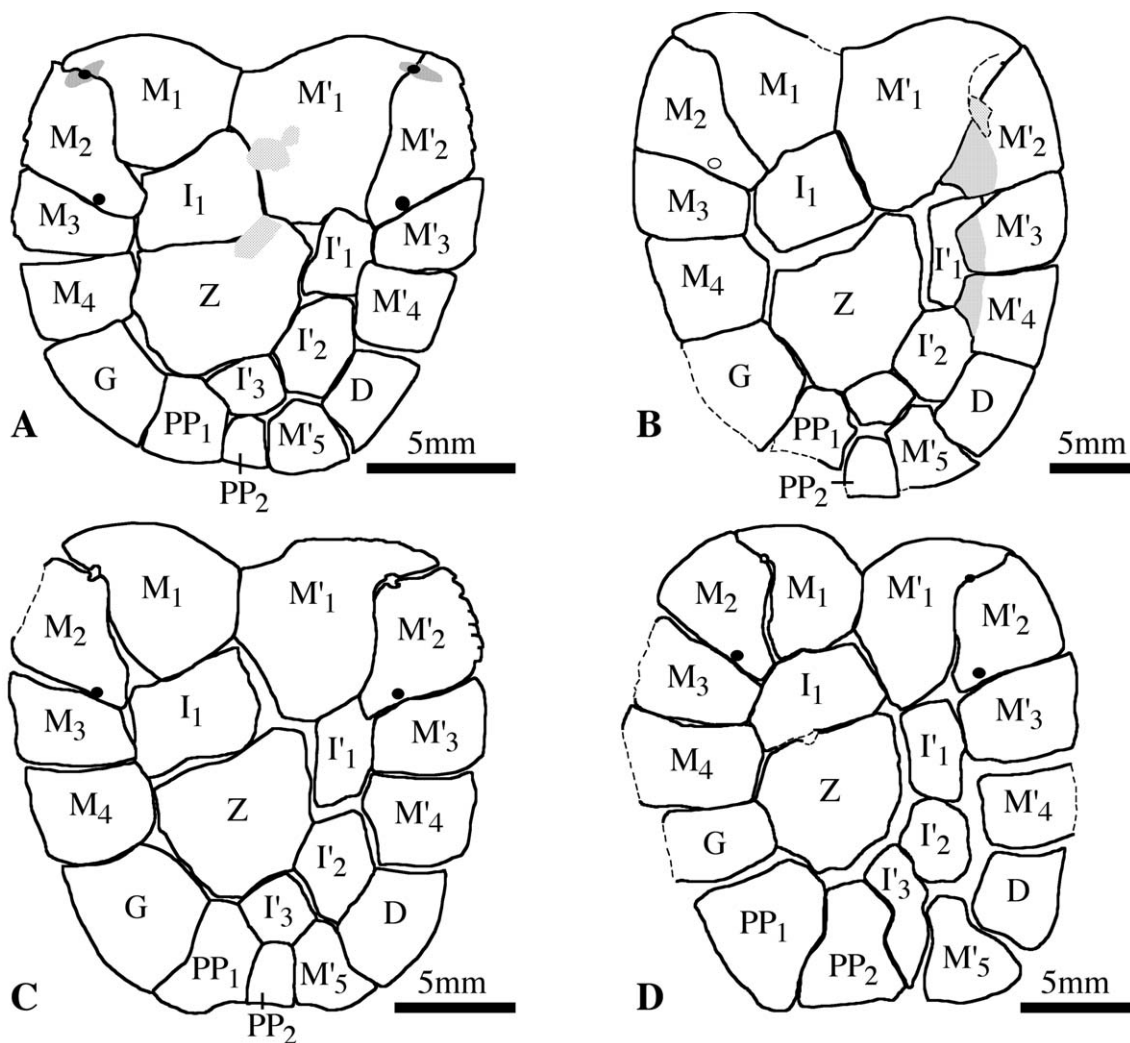


Fig. 3. Face inférieure du test, côté externe, du mitrate *Mitrocystites mitra* (Stylophora), Ordovicien moyen, Bohême. Contours des plaques dessinés à la chambre claire. **A**, syntype NMP L9270, formation de Sarka. **B**, syntype NMP L9297, formation de Dobrotiva. **C**, BMNH E16062, formation de Sarka. **D**, spécimen anormal à 14 marginales, NMP L8981, formation de Dobrotiva.

Fig. 3. Lower thecal surface, in external aspect, of the mitrate *Mitrocystites mitra* (Stylophora), Middle Ordovician, Bohemia. Camera-lucida drawings of plate outlines. **A**, syntype NMP L9270, Sarka Formation. **B**, syntype NMP L9297, Dobrotiva Formation. **C**, BMNH E16062, Sarka Formation. **D**, abnormal specimen with 14 marginals, NMP L8981, Dobrotiva Formation.

genre proche, *Promitrocystites barrandei*). Par la suite, Chauvel [7] a décrit cinq variétés au sein de l'espèce *M. mitra*, qu'il différencie à partir de leur taille et de la morphologie des contours du test. Il distingue ainsi les variétés *dobrotivaensis* (allongée et au bord postérieur arrondi), *hanusi* (subrectangulaire et au bord postérieur légèrement concave), *klouceki* (étroite, avec des flancs subparallèles et rectilignes), *mitra* (globuleuse et aussi longue que large), et *major*

(de grande taille). Les variétés identifiées par Chauvel sont relativement difficiles à distinguer en pratique, en raison d'un grand nombre de formes intermédiaires. Il est important de souligner que, quelle que soit la taille ou la morphologie du contour du test (allongée, globuleuse ou rectangulaire), les proportions relatives et les relations mutuelles entre plaques demeurent pratiquement inchangées. Dans tous les cas, par exemple, la marginale PP_2 est un petit élément subrectangulaire,

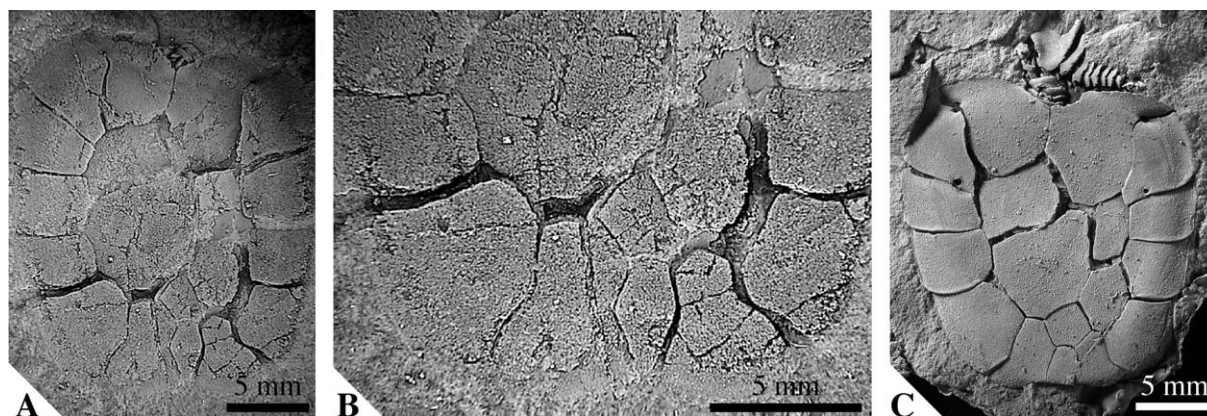


Fig. 4. Face inférieure du test, côté externe, du mitrate *Mitrocystites mitra* (Stylophora), Ordovicien moyen, Bohême. **A–B**, spécimen anormal, NMP L8981, formation de Dobrotiva. **A**, vue générale de la face inférieure. **B**, vue détaillée de la région postérieure. **C**, BMNH E16062, formation de Sarka.

Fig. 4. Lower thecal surface, in external aspect, of the mitrate *Mitrocystites mitra* (Stylophora), Middle Ordovician, Bohemia. **A–B**, abnormal specimen, NMP L8981, Dobrotiva Formation. **A**, general aspect of theca. **B**, posterior region. **C**, BMNH E16062, Sarka Formation.

articulé à PP_1 , I'_3 et M'_5 , et la centrale I'_3 correspond à une petite plaque pentagonale suturée à Z , I'_2 , M'_5 , PP_2 et PP_1 (Figs. 3A–C, 4C).

3.3. Description du spécimen NMP L8981

Le spécimen NMP L8981 a été originellement décrit et figuré par Chauvel [7 (pl. 7, Fig. 4)] comme *Mitrocystites mitra hanusi*. Il correspond à l'empreinte d'une face inférieure de test, conservée dans une concrétion provenant de la localité de Sarka (Prague), formation de Dobrotiva (Ordovicien moyen; Figs. 3D, 4A,B). Le test de NMP L8981 est à peu près aussi long ($L = 23$ mm) que large ($l = 19$ mm), et sa morphologie évoque davantage celle de la « variété *mitra* » que celle de la « variété *hanusi* » : aspect globuleux, aux flancs arrondis et au bord postérieur rectiligne à légèrement concave. La face inférieure de NMP L8981 est constituée de 18 plaques, dont 14 sont en position marginale et 4 en position centrale. Cette disposition diffère de celle des individus « normaux » de *M. mitra*, qui possèdent 13 marginales et 5 centrales. Le nombre anormalement élevé de marginales chez NMP L8981 résulte de l'insertion de la centrale I'_3 dans le cadre marginal du test, entre PP_2 et M'_5 (Figs. 3D, 4A,B). Cette insertion résulte probablement de l'extension anormale de deux plaques du bord postérieur du test : PP_1 et PP_2 . Le fort accroissement de taille de ces deux marginales et l'insertion de I'_3 dans le cadre marginal entraînent un décalage vers l'avant de l'ensemble des

plaques formant les bords latéraux du test. Il est à noter que l'accroissement de taille de PP_1 et PP_2 s'effectue aux dépens d'autres plaques, dont la taille relative est anormalement réduite : les deux marginales les plus antérieures (M_1 et M'_1) et celles immédiatement en avant de PP_1 et PP_2 (respectivement G et D). Par contre, la taille relative des plaques formant les flancs gauche (M'_2 , M'_2 , M'_4) et droit (M_2 , M_3 , M_4), ainsi que celle de la plupart des centrales (I_1 , Z , I'_1 et I'_2) demeurent inchangées. La déformation induite par l'allométrie de croissance des deux éléments postérieurs est donc localisée et s'exprime aux dépens de certaines zones du test. Une autre conséquence du développement anormal de PP_2 est l'extension de cette plaque jusqu'au bord postérieur de Z , ce qui a pour effet d'éjecter I'_3 vers l'arrière, le long de la suture entre PP_2 et M'_5 . Ces mouvements relatifs perturbent les relations mutuelles entre plaques (PP_2 n'est plus en contact avec M'_5 , et I'_3 n'est plus suturée à PP_1) et altèrent profondément la morphologie de I'_3 . L'analogie avec les bulles de savon proposée par Raup [56] pour illustrer les contraintes existant entre les plaques d'un test d'échinoderme trouve ici toute sa valeur (Figs. 3D, 4A,B).

3.4. Discussion

Le spécimen NMP L8981 illustre parfaitement l'interaction complexe entre éléments d'une mosaïque de plaques : la moindre allométrie locale, même mineure,

se traduit aussitôt par une perturbation de la géométrie de l'ensemble. Outre l'intérêt souvent anecdotique que présente toujours une morphologie atypique, NMP L8981 nous renseigne aussi probablement sur les mécanismes évolutifs intervenant au sein des Mitrocystitida primitifs. Ces mitrates sont en effet caractérisés par un accroissement régulier du nombre de plaques en position marginale [42] : initialement 11 chez *Ovocarpus*, puis 12 chez *Aspidocarpus* (insertion de PP₁ entre G et M'₅), et enfin 13 chez *Mitrocystites* (insertion de PP₂ entre PP₁ et M'₅). Deux points méritent d'être soulignés : (1) les marginales PP₁ et PP₂ des Mitrocystitida sont d'anciennes plaques centrales [42]; (2) l'insertion de ces éléments surnuméraires dans le cadre marginal s'est effectuée dans les deux cas le long du bord droit de M'₅ [42]. Il est intéressant de remarquer que la morphologie anormale de NMP L8981 obéit à la même logique : son test à 14 marginales résulte de l'insertion d'une plaque initialement centrale dans le cadre marginal, le long du bord droit de M'₅. Le fait que des centrales aient été injectées dans le cadre marginal, indépendamment, à trois reprises au même endroit (bord droit de M'₅) au cours de l'histoire des Mitrocystitida, suggère l'existence de contraintes moindres dans cette zone du test. Il est intéressant de remarquer que c'est également dans cette même région postérieure du test située entre D et G, et en contact avec l'ouverture anale, qu'apparaissent des plaques surnuméraires chez certains cornutes, comme par exemple *Amygdalotheca griffiei*.

Remerciements

Cet article est une contribution de l'équipe « Macro-évolution et dynamique de la biodiversité » de l'UMR CNRS Biogéosciences. L'auteur tient à remercier O. Fatka, J. Nedomova et R. Prokop pour leur aide précieuse, ainsi que pour l'avoir autorisé à effectuer des moulages des types de *Mitrocystites mitra* conservés au Muséum national de Prague, D.N. Lewis et R.P.S. Jefferies pour l'accès à divers échantillons du Natural History Museum de Londres, D. Marchand pour avoir relu et corrigé une première version du manuscrit, P. Rachebœuf et S. Régnault pour leurs remarques constructives et leurs commentaires, B. David pour son assistance bibliographique, N. PODEVIGNE pour la réalisation du cliché montrant le spécimen BMNH E16062 et S. Moine pour son aide et sa disponibilité.

Références

- [1] P. Alberch, The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution, *Geobios mém. sp.* 12 (1989) 21–57.
- [2] J.-Y. Allain, Déformations du test chez l'oursin *Lytechinus variegatus* (Lamarck) de la baie de Carthagène, *Caldasia* 12 (1978) 363–375.
- [3] J. Barrande, Système silurien du centre de la Bohême, volume 7, classe des échinodermes, ordre des cystidées, Rivnac, Prague, 1887.
- [4] F.H. Bather, Caradocian Cystidea from Girvan, *Trans. R. Soc. Edinb.* 49 (1913) 359–529.
- [5] J. Bergström, W.W. Naumann, J. Viehweg, M. Marti-Mus, Conodonts, calcichordates and the origin of vertebrates, *Mitt. Mus. Nat. Kd. Berl. Geowiss.* 1 (1998) 81–92.
- [6] K.E. Caster, Concerning *Enoploura* of the Upper Ordovician and its relation to other carpoïdes Echinodermata, *Bull. Am. Paleontol.* 34 (1952) 1–47.
- [7] J. Chauvel, Recherches sur les cystoïdes et les carpoïdes armoricains, *Mém. Soc. géol. minér. Bretagne* 5 (1941) 1–286.
- [8] J. Chauvel, Etude critique de quelques échinodermes stylophores du Massif armoricain, *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne* 13 (1981) 67–101.
- [9] R.H. Chesher, Contribution to the biology of *Meoma ventricosa* (Echinoidea: Spatangoida), *Bull. Mar. Sci.* 19 (1969) 72–110.
- [10] S. Conway Morris, The fossil record and the early evolution of the Metazoa, *Nature* 361 (1993) 219–225.
- [11] S. Conway Morris, The Cambrian 'explosion': slow-fuse or megatonnage? *PNAS* 97 (2000) 4426–4429.
- [12] A.P. Cripps, A cladistic analysis of the cornutes (stem chordates), *Zool. J. Linn. Soc.* 102 (1991) 333–366.
- [13] J. Dafni, Abnormal growth patterns in the sea urchin *Tripneustes cf. gratilla* (L.) under pollution (Echinodermata, Echinoidea), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 47 (1980) 259–279.
- [14] B. David, R. Mooi, Embryology supports a new theory of skeletal homologies for the phylum Echinodermata, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA* 319 (1996) 577–584.
- [15] B. David, R. Mooi, Major events in the evolution of echinoderms viewed by the light of embryology, in: R. Mooi, M. Telford (Eds.), *Echinoderms*: San Francisco, Balkema, Rotterdam, 1998, pp. 21–28.
- [16] B. David, R. Mooi, Comprendre les échinodermes: la contribution du modèle extraxial-axial, *Bull. Soc. géol. France* 170 (1999) 91–101.
- [17] B. David, B. Lefebvre, R. Mooi, R. Parsley, Are homalozoans echinoderms? An answer from the extraxial-axial theory, *Paleobiology* 26 (2000) 529–555.
- [18] P. Domínguez, A.G. Jacobson, R.P.S. Jefferies, Paired gill slits in a fossil with a calcite skeleton, *Nature* 417 (2002) 841–844.
- [19] J. Dzik, Evolutionary origin of asymmetry in early metazoan animals, in: G. Palyi, C. Zucchi, L. Caglioti (Eds.), *Advances in biochirality*, Elsevier, Amsterdam, 1999, pp. 153–190.

- [20] P.B. Edwards, T.A. Ebert, Plastic responses to limited food availability and spine damage in the sea-urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson), *J. Exp. Mar. Biol.* 145 (1991) 205–220.
- [21] I. Eeckhaut, N. Améziane-Cominardi, Structural description of three myzostomes parasites of crinoids and of the skeletal deformations they induce on their hosts, in: B. David, A. Guille, J.-P. Féral, M. Roux (Eds.), *Echinoderms through Time*, Balkema, Rotterdam, 1994, pp. 203–209.
- [22] T. Gislen, Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta and Chordonia, *Zool. Bidr. Uppsala* 12 (1930) 199–304.
- [23] S.J. Gould, *Le sourire du flamant rose*, Éditions du Seuil, Paris, 1988.
- [24] S.J. Gould, The disparity of the Burgess Shale arthropod fauna and the limits of cladistic analysis: why we must strive to quantify morphospace, *Paleobiology* 17 (1991) 411–423.
- [25] S.J. Gould, *Quand les poules auront des dents*, Éditions du Seuil, Paris, 1991.
- [26] S.J. Gould, *La vie est belle*, Éditions du Seuil, Paris, 1991.
- [27] S.J. Gould, How to analyse Burgess Shale disparity – a reply to Ridley, *Paleobiology* 19 (1993) 522–523.
- [28] T.E. Guensburg, J. Sprinkle, Ecologic radiation of Cambro-Ordovician echinoderms, in: A.Y. Zhuravlev, R. Riding (Eds.), *The ecology of the Cambrian radiation*, Columbia University Press, New York, 2001, pp. 428–444.
- [29] O. Jaekel, Phylogenie und System der Pelmatozoen, *Paläont. Z.* 3 (1918) 1–128.
- [30] R.P.S. Jefferies, Some fossil chordates with echinoderm affinities, *Symp. zool. Soc. London* 20 (1967) 163–208.
- [31] R.P.S. Jefferies, The subphylum Calcichordata (Jefferies 1967) primitive fossil chordates with echinoderm affinities, *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)* 16 (1968) 1–339.
- [32] R.P.S. Jefferies, In defence of the calcichordates, *Zool. J. Linn. Soc.* 73 (1981) 351–396.
- [33] R.P.S. Jefferies, *The ancestry of the vertebrates*, British Museum (Natural History), Londres, 1986.
- [34] R.P.S. Jefferies, The solute *Dendrocystoides scoticus* from the Upper Ordovician of Scotland and the ancestry of chordates and echinoderms, *Palaeontology* 33 (1990) 631–679.
- [35] R.P.S. Jefferies, D.N. Lewis, The English Silurian fossil *Placocystites forbesianus* and the ancestry of the vertebrates, *Phil. Trans. R. Soc.* 282 (1978) 205–323.
- [36] R.P.S. Jefferies, N.A. Brown, P.E.J. Daley, The early phylogeny of chordates and echinoderms and the origin of chordate left-right asymmetry and bilateral symmetry, *Acta Zool.* 77 (1996) 101–122.
- [37] M. Jollie, What are the ‘Calcichordata’? and the larger question of the origin of chordates, *Zool. J. Linn. Soc.* 75 (1982) 167–188.
- [38] R. Kœhler, Anomalies, irrégularités et déformations du test chez les échinides, *Ann. Inst. Océanogr. Monaco* 1 (1924) 159–480.
- [39] D.R. Kolata, M. Jollie, Anomalocystitid mitrates (Stylophora - Echinodermata) from the Champlainian (Middle Ordovician) Guttenberg Formation of the Upper Mississippi Valley Region, *J. Paleontology* 56 (1982) 631–653.
- [40] D.R. Kolata, T.J. Frest, R.H. Mapes, The youngest carpodid: occurrence, affinities and life mode of a Pennsylvanian (Morrowan) mitrate from Oklahoma, *J. Paleontology* 65 (1991) 844–855.
- [41] B. Lefebvre, Homologies in Stylophora: a test of the ‘calcichordate theory’, *Geobios* 33 (2000) 359–364.
- [42] B. Lefebvre, A new mitrate (Echinodermata, Stylophora) from the Tremadoc of Shropshire (England) and the origin of the Mitrocystitida, *J. Paleontol.* 74 (2000) 890–906.
- [43] D.R. Levitan, Skeletal changes in the test and jaws of the sea-urchin *Diadema antillarum* in response to food limitation, *Mar. Biol.* 11 (1991) 431–435.
- [44] L.J.L. Lumingas, M. Guillou, Plasticité de l’oursin, *Sphaerechinus granularis* (Lamarck), face aux variations de l’environnement, in: B. David, A. Guille, J.-P. Féral, M. Roux (Eds.), *Echinoderms through Time*, Balkema, Rotterdam, 1994, pp. 757–763.
- [45] D.L. Meyer, W.I. Ausich, Biotic interactions among recent and among fossil crinoids, in: M.J.S. Tevesz, P.L. McGall (Eds.), *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*, Plenum Press, New York, 1983, pp. 377–427.
- [46] R. Mooi, B. David, Evolution within a bizarre phylum: homologies of the first echinoderms, *Am. Zool.* 38 (1998) 965–974.
- [47] R. Mooi, B. David, D. Marchand, Echinoderm skeletal homologies: classical morphology meets modern phylogenetics, in: B. David, A. Guille, J.-P. Féral, M. Roux (Eds.), *Echinoderms through time*, Balkema, Rotterdam, 1994, pp. 87–95.
- [48] D. Nichols, The water-vascular system in living and fossil echinoderms, *Palaeontology* 15 (1972) 519–538.
- [49] H. Oshima, Reversal of symmetry in the plutei of *Echinus miliaris*, *Proc. R. Soc. Lond.* 92 (1921) 168–178.
- [50] R.L. Parsley, Review of selected North American mitrate stylophorans (Homalozoa: Echinodermata), *Bull. Am. Paleontol.* 100 (1991) 5–57.
- [51] R.L. Parsley, Mitrocystitid functional morphology, evolution and their relationships with other primitive echinoderm classes, in: B. David, A. Guille, J.-P. Féral, M. Roux (Eds.), *Echinoderms through Time*, Balkema, Rotterdam, 1994, pp. 167–172.
- [52] C.R.C. Paul, *Macrocystella* Callaway, the earliest glyptocystitid cystoid, *Palaeontology* 11 (1968) 580–600.
- [53] C.R.C. Paul, A.B. Smith, The early radiation and phylogeny of echinoderms, *Biol. Rev.* 59 (1984) 443–481.
- [54] K.J. Peterson, A phylogenetic test of the calcichordate scenario, *Lethaia* 28 (1995) 25–38.
- [55] G.M. Philip, Carpoids: echinoderms or chordates? *Biol. Rev.* 54 (1979) 439–471.
- [56] D.M. Raup, Theoretical morphology of echinoid growth, in: D.B. Macurda Jr (Ed.), *Paleobiological aspects of growth and development: a symposium*, *Paleontol. Soc. Mem.* 2 (1968) 1–119.
- [57] M. Roux, N. Améziane, J. David, Compromis adaptatifs et ontogénèse chez les crinoïdes pédonculés, *Geobios* 21 (1997) 319–327.

- [58] S.V. Rozhnov, The left-right asymmetry in echinoderms, in: R. Mooi, M. Telford (Eds.), *Echinoderms*: San Francisco, Balkema, Rotterdam, 1998, pp. 73–78.
- [59] M. Ruta, An abnormal specimen of the Silurian anomalocystitid mitrate *Placocystites forbesianus*, *Palaeontology* 41 (1998) 173–182.
- [60] M. Ruta, Brief review of the stylophoran debate, *Evolu. Dev.* 1 (1999) 123–135.
- [61] M. Ruta, C. Bartels, A redescription of the anomalocystitid mitrate *Rhenocystis latipedunculata* from the Lower Devonian of Germany, *Palaeontology* 41 (1998) 771–806.
- [62] R. de Saint-Seine, Lésions et régénération chez le *Micraster*, *Bull. Soc. géol. France* 7–9 (1950) 309–315.
- [63] D.G. Shu, H.L. Luo, S. Conway Morris, X.L. Zhang, S.X. Hu, L. Chen, J. Han, M. Zhu, Y. Li, L.Z. Chen, Lower Cambrian vertebrates from south China, *Nature* 402 (1999) 42–46.
- [64] D.G. Shu, L. Chen, J. Han, X.L. Zhang, An Early Cambrian tunicate from China, *Nature* 411 (2001) 472–473.
- [65] D.G. Shu, S. Conway Morris, J. Han, L. Chen, X.L. Zhang, Z.F. Zhang, H.Q. Liu, Y. Li, J.N. Liu, Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte (Lower Cambrian, China), *Nature* 414 (2001) 419–424.
- [66] A.B. Smith, Classification of the Echinodermata, *Palaeontology* 27 (1984) 431–459.
- [67] A.B. Smith, Patterns of diversification and extinction in Early Palaeozoic echinoderms, *Palaeontology* 31 (1988) 799–828.
- [68] A.B. Smith, M.A. Arbizu, Inverse larval development in a Devonian edrioasteroid from Spain and the phylogeny of Age-lacrinitidae, *Lethaia* 20 (1987) 49–62.
- [69] J. Sprinkle, Radiation of Echinodermata, in: J.H. Lipps, P.W. Signor (Eds.), *Origin and early evolution of the Metazoa*, Plenum Press, New York, 1992, pp. 375–398.
- [70] M. Thoral, Contribution à l'étude paléontologique de l'Ordovicien inférieur de la Montagne noire et révision sommaire de la faune cambrienne de la Montagne noire, imprimerie de la Charité, Montpellier, France, 1935.
- [71] G. Ubaghs, Sur la nature de l'organe appelé tige ou pédoncule chez les « carpoïdes » Cornuta et Mitrata, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D* 253 (1961) 2738–2740.
- [72] G. Ubaghs, Les échinodermes carpoïdes de l'Ordovicien inférieur de la Montagne noire (France), *Cahiers de paléontologie*, Éditions du CNRS, Paris, 1969.
- [73] G. Ubaghs, Early Paleozoic echinoderms, *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 3 (1975) 79–98.
- [74] G. Ubaghs, Réflexions sur la nature et la fonction de l'appendice articulé des « carpoïdes » Stylophora (Echinodermata), *Ann. Paléontol. (Invert.)* 67 (1981) 33–48.
- [75] T.O. Wright, S.M. Garwood, K.L. Derstler, The age of the Martinsburg Formation at Swatara Gap, Pennsylvania, *Penn. Acad. Sci.* 51 (1977) 85–87.