

## Évolution

# La radiation des échinodermes au Paléozoïque inférieur, l'exemple des blastozoaires

Elise Nardin<sup>a,b,\*</sup>, Bertrand Lefebvre<sup>c</sup>, Bruno David<sup>a</sup>, Rich Mooi<sup>d</sup>

<sup>a</sup> UMR CNRS 5561 biogéosciences, université de Bourgogne, 6, boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

<sup>b</sup> UMR CNRS 6118 géosciences-Rennes, UFR structure et propriétés de la matière, université de Rennes-1, bâtiment 15, porte 315, campus de Beaulieu, 35042 Rennes cedex, France

<sup>c</sup> UMR CNRS 5125 PEPS, université de Lyon-1, campus de la Doua, 69220 Villeurbanne cedex, France

<sup>d</sup> Department of Invertebrate Zoology and Geology, California Academy of Sciences, San Francisco, CA 94103-3009, États-Unis

Reçu le 3 septembre 2008 ; accepté après révision le 16 septembre 2008

Disponible sur Internet le 4 janvier 2009

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

## Résumé

Le sous-phylum Blastozoa est un des groupes d'échinodermes les plus diversifiés (dix classes) au début du Paléozoïque. Après révision critique de leur squelette, leurs morphologies en apparence très variées sont en fait homogènes. Leur diversité montre deux pics (Drumien, Sandbien) liés par un événement de fortes apparitions génériques au Cambrien supérieur-Ordovicien inférieur. Les blastozoaires montrent un fort endémisme au Cambrien et un important provincialisme à l'Ordovicien inférieur et moyen. Ils deviennent cosmopolites à l'Ordovicien supérieur, par plusieurs événements migratoires. Ils sont restreints à la Laurentia et à Baltica au Silurien inférieur. **Pour citer cet article : E. Nardin et al., C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

## Abstract

**Early Paleozoic diversification of echinoderms: The example of blastozoans.** The subphylum Blastozoa is the most abundant and among the most diversified of echinoderm groups during the Early Paleozoic. Reappraisal of their highly diverse anatomies suggests that their superficially incomparable morphologies are actually relatively homogeneous among the major blastozoan clades. Their generic diversity shows two peaks (Drumian, Sandbian), linked by a single origination event during the Cambrian-Lower Ordovician interval. During the lower Middle Ordovician, blastozoans were distributed in distinct provinces, but became progressively more cosmopolitan during the Upper Ordovician. After the Late Ordovician crisis event, blastozoans were restricted to the Laurentian and the Baltic margins. **To cite this article: E. Nardin et al., C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

*Mots clés* : Echinodermata ; Blastozoa ; Paléozoïque ; Évolution ; Phylogénèse ; EAT

*Keywords*: Echinodermata; Blastozoa; Paleozoic; Evolution; Phylogeny; EAT

## Abridged English version

Much of our detailed knowledge of echinoderms is based primarily on the examination of a few recent groups (e.g., sea urchins, starfishes). However, echino-

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [elnardin@gmail.com](mailto:elnardin@gmail.com) (E. Nardin).

derms were extremely diverse during the Early Paleozoic (approximately 20 major clades have been named from this period). The extraordinary disparity of early echinoderms makes it difficult to identify unambiguous sets of somatic homologies and to build robust, phylum-level phylogenies. The affinities of several groups remain contentious. Cinctans, ctenocystoids, and solutes have been considered blastozoans [7], homalozoans [28], and even as primitive deuterostomes [11]. This situation stems from difficulties in recognition of skeletal homologies among all echinoderms. The subphylum Blastozoa is one of the most complex groups within echinoderms, with at least 10 nominal classes containing 360 genera. The goal of this paper is to examine blastozoan morphological disparity and diversity patterns in the context of their diversification during the Early Paleozoic.

The Extraxial-Axial Theory (EAT) identifies two main parts within the body wall of all echinoderms [6]. The axial region is associated with the water vascular system, mouth, and ambulacral rays (Fig. 1C–D). The extraxial region forms the rest of the body wall and incorporates several kinds of orifices (anus, gonopores, hydropores, respiratory structures).

The blastozoan skeleton is subdivided into three parts:

- brachioles are essentially homogeneous among the different groups and relatively stable in shape through time (Fig. 2). Blastozoan clades show a high disparity in the number of brachioles (Figs. 2 and 3). These food-gathering appendages are part of the axial part. Certain eocrinoids and paracrinoids have developed pseudo-uniserial brachioles (Fig. 2B). Three genera possess spiralled brachioles (Fig. 2E) [18]. The plates covering the food grooves (cover plates) are usually biserial, triangular plates except in cinctans in which they are irregularly arranged [32]. In pleurocystid rhombiferans, parblastoids, and blastoids, there are three or four series of plates [28];
- the blastozoan body wall is generally composed of adjacent and tessellate plates made of perforate extraxial elements that can show different organisations (Figs. 2A, 3A–C, and E–F). This region contains the periproct, hydropores, gonopores, and the respiratory structures. An exception is the primitive blastozoans, in which the body wall is separated into two distinct parts. The oral part is composed of tessellate plates of perforate extraxial origin whereas the aboral part is

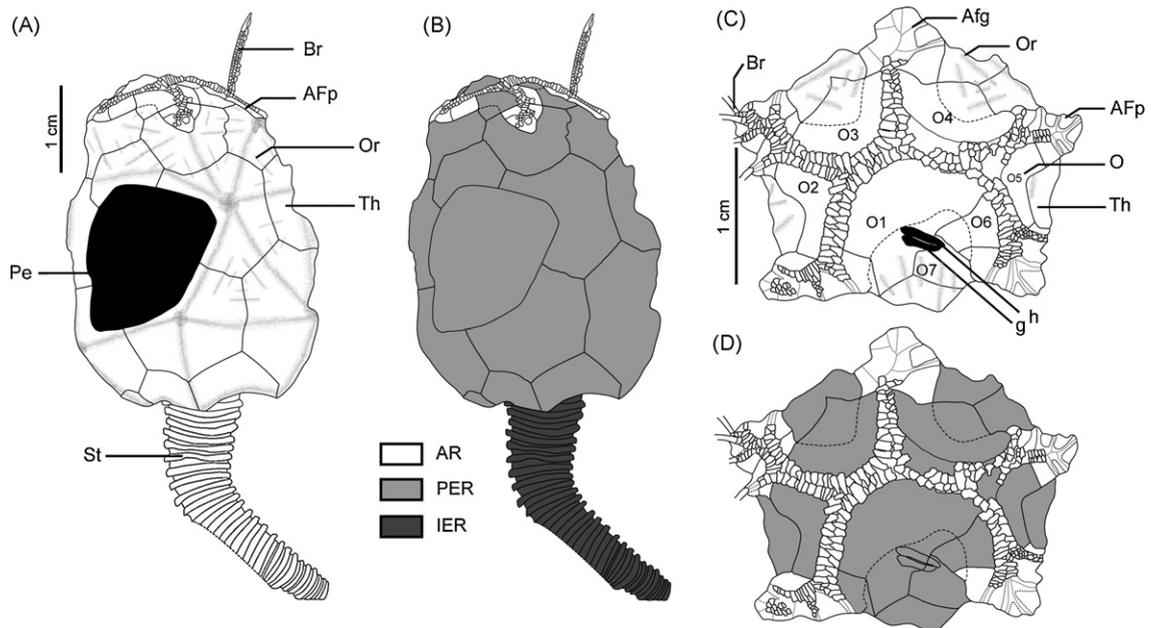


Fig. 1. Dessins à la chambre claire et interprétation selon l'EAT de la morphologie globale (A–B) et de la surface orale (C–D) d'un spécimen adulte de *Macrocystella bohémica*, rhombifère glyptocystitidé, Ordovicien inférieur, Maroc (ML20-268933). Afg : sillon nourricier; Afp : plaque de plancher ambulacraire; Br : brachiole; g : gonopore; h : hydropore; O : plaque orale; Or : ornementation; Pe : périprocte; St : tige; Th : thèque; AR : région axiale; PER : région extraxiale perforée; IER : région extraxiale imperforée.

Fig. 1. Camera lucida and interpretative drawings of the side (A–B) and oral surface (C–D) of an adult specimen of *Macrocystella bohémica*, glyptocystitid rhombiferan, Lower Ordovician, Anti-Atlas, Morocco (ML20-268933). Afg: food groove; Afp: ambulacral flooring plate; Br: brachiole; g: gonopore; h: hydropore; O: oral plate; Or: ornamentation; Pe: periproct; St: stem; Th: theca; AR: axial region; PER: perforate extraxial region; IER: imperforate extraxial region.

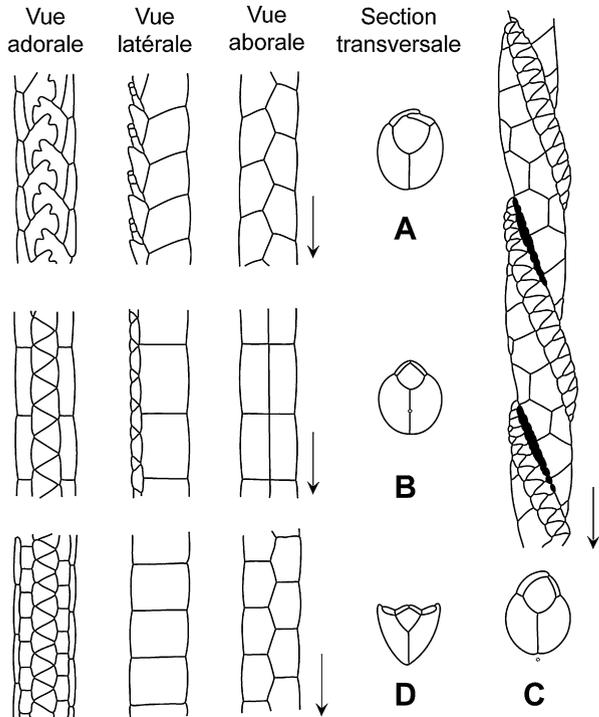


Fig. 2. Morphologie des brachiotes chez les blastozoaires [28]. A : brachiote bisérié et droit de *Kinzercystis durhami*, éocrinioïde lépidocystidé, Cambrien inférieur, États-Unis ; B : brachiote pseudo-unisérié de *Rhipidocystis* sp., éocrinioïde rhipidocystidé, Ordovicien moyen, Russie ; C : brachiote torsadé de *Gogia spiralis*, éocrinioïde gogiïdé, Cambrien moyen, États-Unis ; D : brachiote avec double série de plaques de couverture de *Costatoblastus*, blastoïde, Carbonifère inférieur, États-Unis.

Fig. 2. Brachiolar morphologies in blastozoans [28]. A: Straight and biserial brachiote of *Kinzercystis durhami*, lepidocystid eocrinoid, Lower Cambrian, USA; B: Pseudo-uniserial brachiote of *Rhipidocystis* sp., rhipidocystid eocrinoid, Middle Ordovician, Russia; C: Spirally twisted brachiote of *Gogia spiralis*, gogiïd eocrinoid, Middle Cambrian, USA; D: Double cover plate series on a brachiote of *Costatoblastus*, blastoid, Lower Carboniferous, USA.

composed of several imbricate plates of imperforate extraxial skeleton. This structure, the calyx, is recognizable in most of the primitive echinoderms, such as camptostromatoids, basal crinoids, and edrioasteroids [10,16,31];

- the blastozoan skeleton also includes a stem, generally composed of imbricate or tessellate plates made from imperforate extraxial skeleton [contrarily to 4] (Fig. 2A–B). A few blastozoan groups have a multimeric stem or a stele (Fig. 3A and C–D) whereas most of the derived ones possess a holomeric structure (Figs. 2A, 3B).

The Blastozoa and Crinoidea represent the most abundant and diversified echinoderm groups during the Early

Paleozoic. Cambrian diversity of blastozoans is one third that of the Ordovician (Fig. 4). There is only one diversity peak during the Middle Cambrian (Drumian) when blastozoans are represented by cinctans, ctenocystoids, eocrinoids, and solutes. The generic diversity increases during the Lower-Middle Ordovician to reach a peak during the Upper Sandbian (Fig. 4). At that time, blastozoans are mainly composed of diploporans, eocrinoids, rhombiferans, and solutes. Ensuing diversity decreases in correspondence with the mass extinction of the Late Ordovician. Four major groups survive into the Lower-Middle Silurian: blastoids, diploporans, rhombiferans, and solutes. Fluctuations in rates of origination and extinction suggest that the rise in Ordovician diversity might be due to the major origination event initiated during the Late Cambrian (Fig. 4). The paleogeographic distribution of the blastozoan genera (range size and regional diversity) could have affected global fluctuations in diversity. The Cambrian blastozoan genera have reduced ranges, and are localized on the Laurentian and peri-Gondwanan margins. During the Lower Ordovician, the diversity increases in high (northwestern Gondwana) and intermediate (Baltica) latitude regions whereas it stays at a low level in the low latitude regions (eastern Gondwana, Laurentia) (Fig. 5). Genera have wide geographic ranges perhaps due to the progressive immersion of continental platforms and continental drift [1,5,23]. The distribution of the Middle Ordovician genera indicates high provinciality. As a clade, blastozoan genera become cosmopolitan during the Upper Ordovician, with faunal migrations among all geographic regions. Diversity begins to decrease in Baltica and Laurentia, probably due to an intense volcanism and the Taconic orogeny [24]. After the Late Ordovician crisis, the generic diversity and the geographic ranges remain reduced (Fig. 5). Recovery is restricted to the Laurentian margins, probably because of the equatorial position of the paleocontinent [1,2,23].

## 1. Introduction

Les échinodermes nous sont surtout familiers via les oursins ou les étoiles de mer. Néanmoins, cet embranchement est riche de 25 classes, dont une vingtaine sont exclusivement paléozoïques. Ces échinodermes éteints du Paléozoïque témoignent d'une diversité de formes, d'architectures, de plans d'organisation exceptionnelle, diversité qui se retrouve dans la complexité des classifications proposées pour en rendre compte. Bien que depuis 40 ans, nos connaissances sur la biologie et la phylogénèse des échinodermes aient considérablement progressé [8–10,12,17,26–28,31], les relations de

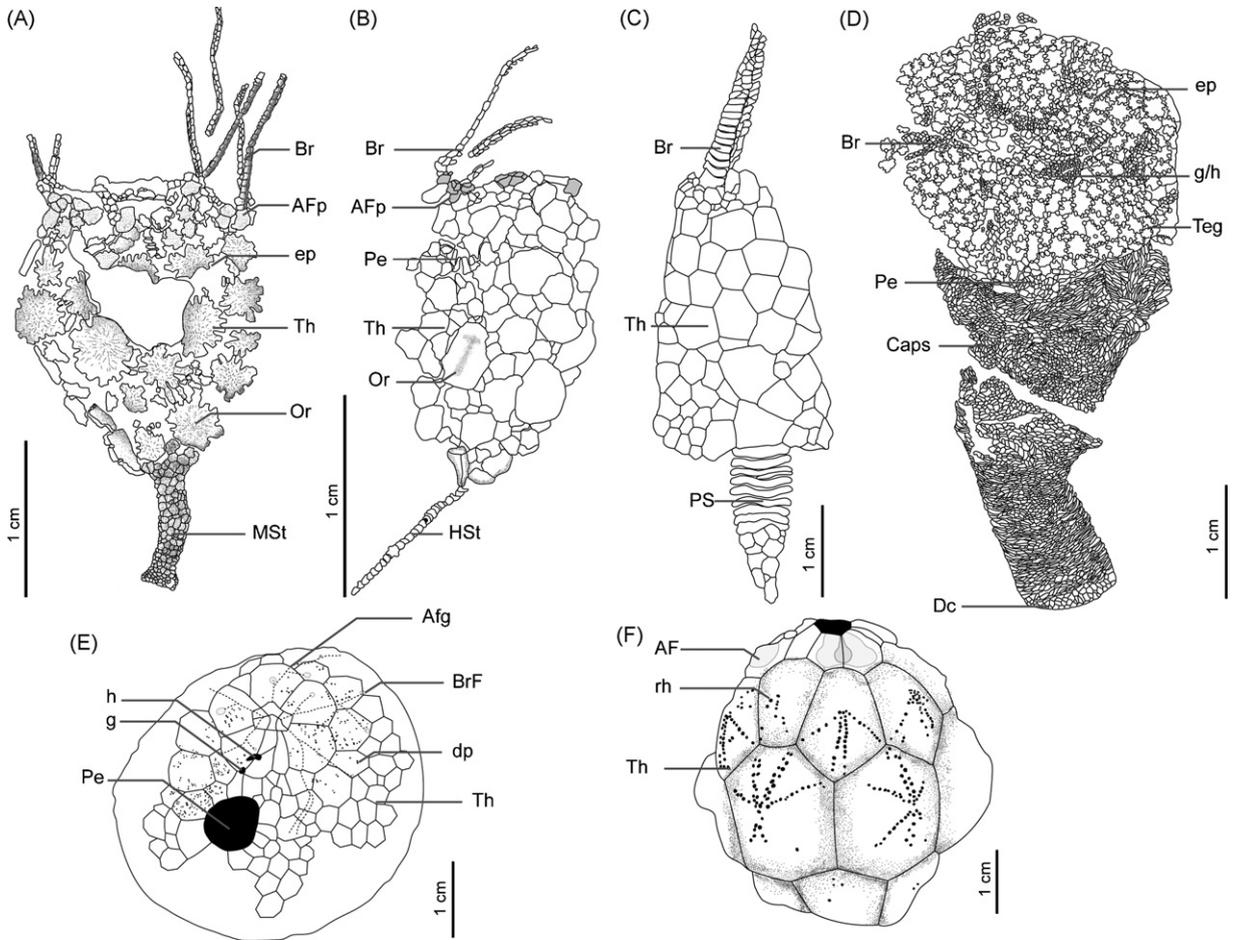


Fig. 3. Dessins à la chambre claire illustrant la disparité au sein des blastozoaires. A : *Gogia granulosa*, éocrinioïde gogiïd, Cambrien moyen, États-Unis (UU 1010p) ; B : *Balantiocystis* sp., éocrinioïde ascocystitid, Ordovicien inférieur, Maroc (MHNN.P.045561) ; C : *Dendrocystites sedgwicki*, solute, Ordovicien supérieur, République tchèque (NHMW 1894/0010/0035) ; D : *Kinzercystis durhami*, éocrinioïde lépidocystid, Cambrien inférieur, États-Unis (MCZ 581) ; E : *Glyptosphaerites* sp., diploporite sphaeronitid, Ordovicien moyen, Russie (IGR 16801) ; F : *Corylocrinus europaeus*, rhombifère hémicosmitid, Ordovicien supérieur, France (CE1). Les abréviations sont sur la Fig. 2, excepté : Caps : capsule aborale ; Dc : disque calycinal ; dp : diploporé ; ep : épispire ; HSt : tige holomérique ; MSt : tige mutlimérique ; PS : stèle ; rh : rhombe ; Teg : tegmen.

Fig. 3. Camera lucida drawings illustrating disparity within blastozoans. A : *Gogia granulosa*, gogiïd eocrinoid, Middle Cambrian, USA (UU1010p) ; B : *Balantiocystis* sp., ascocystitid eocrinoid, Lower Ordovician, Morocco (MHNN.P.045561) ; C : *Dendrocystites sedgwicki*, solute, Upper Ordovician, Bohemia (NHMW 1894/0010/0035) ; D : *Kinzercystis durhami*, lepidocystid eocrinoid, Lower Cambrian, USA (MCZ581) ; E : *Glyptosphaerites* sp., sphaeronitid diploporan, Middle Ordovician, Russia (IGR 16801) ; F : *Corylocrinus europaeus*, hemicosmitid rhombiferan, Upper Ordovician, France (CE1). Abbreviations as for Fig. 2 except: Caps: aboral cup; Dc: calycinal disc; dp: diploporé; ep: epispire; HSt: holomeric stem; MSt: multimeric stem; PS: stèle; rh: rhomb; Teg: tegmen.

parenté entre les clades majeurs restent encore méconnues et controversées [12]. L'interprétation de leurs anatomies, distinctes de celles des classes actuelles, est particulièrement délicate et les divergences de point de vue traduisent la perplexité des paléontologues devant des animaux souvent bizarres. Par exemple, les stylophores (Cornuta, Mitrata), sont considérés comme des échinodermes primitifs aberrants, proches des hémichordés [3,27], des échinodermes dérivés, apparentés aux crinoïdes [6,7,30] ou des chordés primitifs [11]. La validité de groupes tels que les blastozoaires ou les homa-

lozoaires reste controversée, comme l'appartenance de certaines classes (cinctas, cténocystoïdes, solutes) aux blastozoaires, aux homalozoaires [29,30] ou aux deutérostomes primitifs [11]. Ce véritable imbroglio, lié à l'absence d'un schéma d'homologies applicable à tous les échinodermes, est à l'origine d'une profusion de termes descriptifs propres à chaque classe, obscurcissant encore l'identification d'homologies entre celles-ci [3,8,14,17,28,29].

Dans ce contexte, le sous-phylum des blastozoaires montre sans doute les plus grandes complexités et

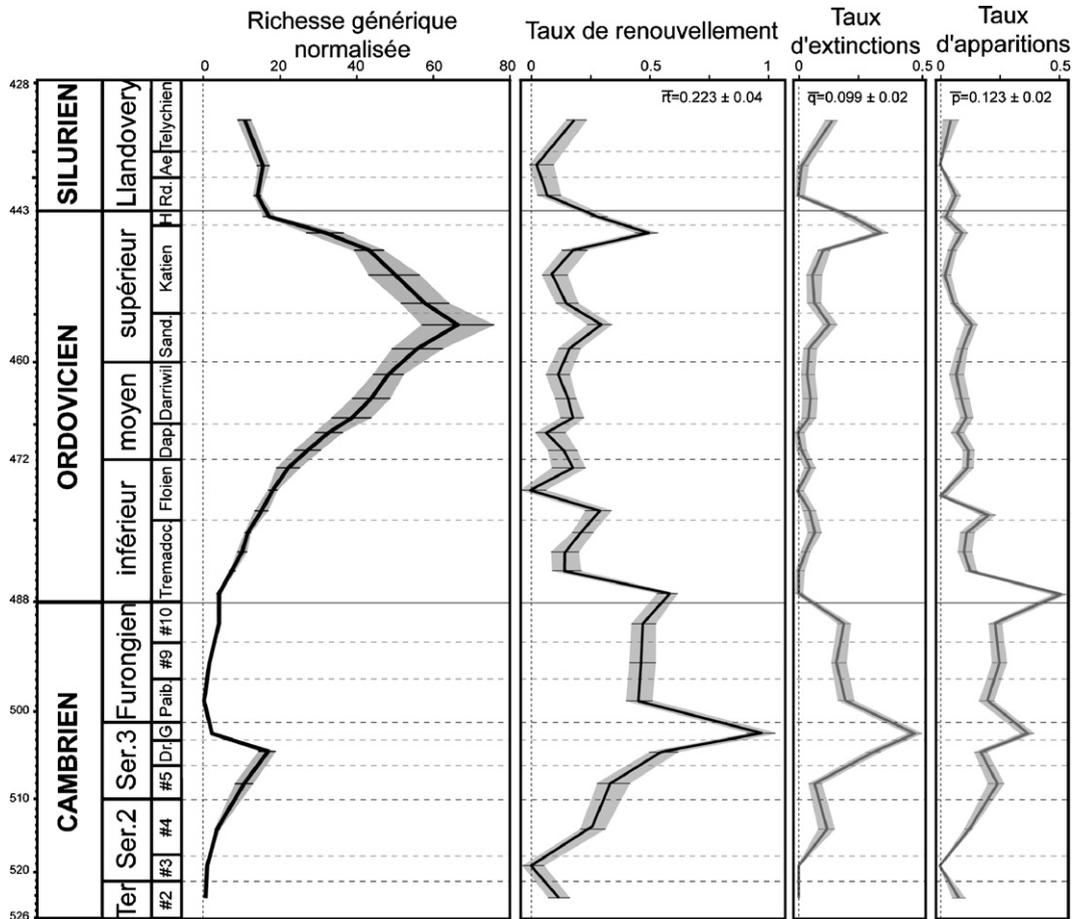


Fig. 4. Courbes de la richesse générique normalisée, du taux de renouvellement générique, des taux d'apparition et d'extinction chez les blastozoaires pendant le Paléozoïque inférieur. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95 %, calculées à partir d'une procédure de *bootstrap* à 1000 répliquions. Ae : Aéronien ; Dap : Dapingien ; Darriwil : Darriwillien ; G : Guzhangien ; H : Hirnantien ; Rd : Rhuddanien ; Sand : Sandbien ; Ter : Terreneuvien ; Tremadoc : Trémadocien.

Fig. 4. Fluctuations in normalized generic diversity, turnover, extinction, and origination rates through the Early Paleozoic. Error bars represent the 95% confidence interval. Ae: Aeronian; Dap: Dapingian; Darriwil: Darriwillian; G: Guzhangian; Sand: Sandbien; H: Hirnantian; Rd: Rhuddanian; Ter: Terreneuvian; Tremadoc: Tremadocian.

diversité de plans anatomiques pourtant réunis par le partage d'une caractéristique majeure, des appendices nourriciers spécifiques nommés « brachioles ». En effet, ce sous-phylum contient à ce jour environ 360 genres répartis en dix classes (Blastoidea, Cincta, Coronoidea, Ctenocystoidea, Diploporita, Eocrinoidea, Parablastoidea, Paracrinoidea, Rhombifera, Soluta) [17]. Nous nous proposons ici d'explorer quelques-uns des aspects du début de leur radiation du Cambrien au Silurien (entre -540 et 416 Ma). Nous centrerons nos propos sur les modalités d'expression de trois caractères fondamentaux des blastozoaires qui témoignent des grands événements évolutifs ayant jalonné leur histoire : les brachioles, le corps s.s. (calice, thèque ...) et les appendices de fixation (tiges, stèles ...). Mais avant d'entrer dans le détail de

ces caractères et de leur diversification, il est nécessaire de donner un cadre unique et homogène dans lequel les homologies anatomiques pourront être rigoureusement étayées.

## 2. Morphologie des blastozoaires

### 2.1. Le cadre de l'EAT

L'émergence du modèle extraxial-axial (Extraxial-Axial Theory [EAT]) propose un schéma d'homologies unique des tests d'échinodermes, à partir d'arguments embryologiques et génétiques [6,7,15]. Ce modèle permet ainsi de fonder les comparaisons anatomiques sur des arguments tirés de l'origine des structures et non

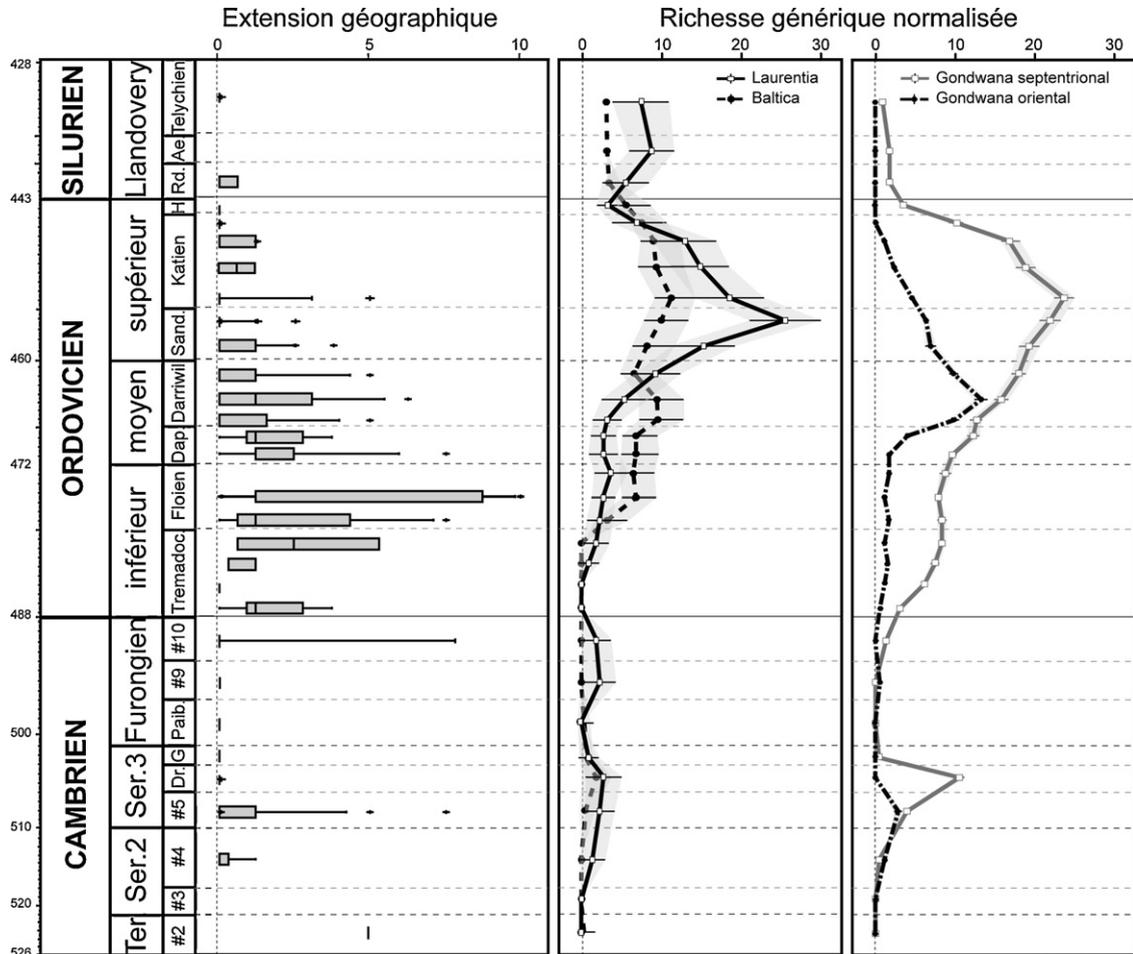


Fig. 5. Évolution de l'extension géographique des genres et courbes de la diversité générique normalisée pour les faunes de chaque unité géographique distinguée (Baltica, Gondwana oriental et septentrional, Laurentia). Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95 %, calculées à partir d'une procédure de *bootstrap* à 1000 répliques. Les abréviations sont sur la Fig. 4.

Fig. 5. Changes in geographic range for each period of generic origination and fluctuations in generic diversity for each geographic region (Baltica, Eastern and Northern Gondwana, Laurentia). Error bars represent the 95% confidence interval. Abbreviations as for Fig. 4.

plus de leur simple position sujette à des convergences trompeuses (pour plus de détail, voir le chapitre consacré aux oursins dans ce même volume).

La réinterprétation des morphologies à l'aide du modèle extraxial-axial (EAT) [6–8,16,18] a entraîné une réévaluation critique des caractères utilisés précédemment et la définition de plusieurs nouveaux caractères. Le modèle EAT a permis de mettre en évidence que le squelette de tous les échinodermes pouvait être subdivisé en deux régions principales d'origines distinctes. La région axiale, associée au système aquifère et au rudiment, influence directement la symétrie du squelette [22]. La région extraxiale a pour origine la partie dérivée de la larve. Elle est subdivisée en deux sous-parties (Fig. 1) : la région extraxiale perforée qui contient les orifices du test et la région extraxiale imperforée. La disparité

morphologique de tous les échinodermes est fortement liée aux variations de proportions des différents squelettes, autant qu'à la topologie de leurs systèmes de plaques [17]. Selon l'EAT, la région axiale à organisation bisériée, est limitée au système ambulacraire et à ses extensions (plaques de plancher des sillons nourriciers, plaques de couverture et brachioles) (Fig. 1 B et D). La région extraxiale perforée forme la paroi de la thèque des cystoïdes, qui englobe les orifices primaires (Fig. 1B). La région extraxiale imperforée constitue la partie aborale de l'organisme (*Camptostroma*, édriostéroïdes), et peut s'étirer secondairement en une structure pédonculaire (blastozoaires, crinoïdes) (Fig. 1B). Le modèle EAT offre une clé de lecture de la nature des plaques et de compréhension de la morphologie des échinodermes paléozoïques.

## 2.2. Les brachioles

Les brachioles présentent une morphologie relativement stable dans le temps et homogène entre les différentes classes de blastozoaires (Fig. 2). La possession de brachioles est d'ailleurs la caractéristique principale du clade des blastozoaires [28]. Ces appendices nourriciers sont fondamentalement bisériés et droits, et clairement distincts des viscères (Fig. 2A–D). Leurs deux séries de plaques alternantes sont sous-jacentes au sillon convoyeur des particules alimentaires, qui est protégé par des plaques de couverture. Selon l'EAT, tout ce système appartient à la région axiale.

Il existe quelques exceptions à l'organisation stable des brachioles. Seuls quelques genres d'éocrinoïdes et de paracrinoïdes ont développé des brachioles dit pseudo-unisériés (Fig. 2B). Ces appendices sont formés par deux séries de plaques non alternes. À ajouter à cette exception, deux genres d'éocrinoïdes et un de rhombifères qui possèdent des brachioles torsadés (Fig. 2E). Cette adaptation favoriserait la remise en suspension des particules alimentaires posées sur le fond par la possibilité de créer de petits tourbillons. Elle permettrait également d'augmenter la surface de collecte de ces particules [18]. Une autre source de variation morphologique repose sur l'agencement des plaques de couverture des sillons nourriciers. Celles-ci sont généralement organisées en deux séries de plaques triangulaires, plus ou moins imbriquées et implantées de part et d'autre du sillon (Fig. 2A–B). Les dissemblances portent sur le nombre de séries et la régularité de l'agencement de ces plaques. Par exemple, les plaques de couverture du sillon nourricier sont inorganisées chez les cinctas [32]. Elles sont régulièrement organisées, mais en trois à quatre séries chez les rhombifères pleurocystitidés, les parablastoïdes et les blastoïdes (Fig. 2D) [28]. Les différentes classes montrent une forte variabilité dans le nombre total de brachioles : un seul brachiole chez les solutes (Fig. 3C), deux chez les cinctas et les rhombifères pleurocystitidés, et plusieurs dizaines chez les autres rhombifères, les éocrinoïdes, les blastoïdes ou encore les paracrinoïdes (Fig. 3A–B).

Enfin, les appendices nourriciers reposent généralement sur des structures spécifiques (ambulacres) dont les plaques sont également bisériées et interprétées comme appartenant à la région axiale du squelette. Ces ambulacres peuvent être intégrés au sein de la paroi squelettique chez les groupes les plus primitifs (e.g., éocrinoïdes), ou en être exclus chez les groupes les plus dérivés (e.g., paracrinoïdes, rhombifères). Chez certaines formes, les brachioles peuvent s'insérer directement sur la paroi du corps (e.g., diploporites, rhombifères pleurocystitidés, solutes).

## 2.3. Les tests

Le test des blastozoaires ou thèque, contient les viscères (systèmes de digestion et de reproduction), le réseau de canaux du système aquifère et les structures respiratoires. Les parois sont généralement composées de plaques adjacentes et jointives (2A, 3A–C, et E–F). Ces parois englobent les orifices primaires (péristome et périprocte, hydropore) et les ouvertures du système respiratoire (2C et 3E–F). Le périprocte est présent sur la surface orale chez les genres primitifs et sur les parois latérales chez les genres dérivés [20]. Puisque ces parois squelettiques comprennent des ouvertures, elles sont interprétées comme appartenant à la région extraxiale perforée (Fig. 2B).

Une exception majeure à ce schéma fondamental de la thèque existe chez les groupes les plus primitifs (e.g. éocrinoïdes lépidocystidés, cinctas et cténocystoïdes). En effet, leur test est composé de deux parties distinctes. L'une est formée de plaques jointives qui portent les ouvertures. L'autre est formée de plaques jointives ou imbriquées, exemptes d'ouvertures. La première est interprétée comme extraxiale perforée, la seconde comme extraxiale imperforée. Ainsi, ces groupes possèdent un test, appelé calice, plus hétéromorphe que celui des autres groupes de blastozoaires (Fig. 3D). Cette organisation du test est également observée chez les échinodermes les plus primitifs, tels que les camptostromatoïdes, les crinoïdes basaux et édrioastéroïdes [10,31].

D'autres variations existent dans le détail de l'organisation de la thèque. Les plaques sont inorganisées chez les groupes plus primitifs (e.g. diploporites, éocrinoïdes) (Fig. 3A–C, E), alors qu'elles sont organisées en colonnes ou en cercles (2A et 3F) chez les groupes dérivés (e.g. blastoïdes, coronoïdes, rhombifères). De plus, certains genres d'éocrinoïdes possèdent une thèque aplatie, dont les plaques sont modifiées pour former un cadre marginal et une aire centrale [17]. Une autre source de variation est liée à la diversité des structures respiratoires, qui permet de définir les différentes classes de blastozoaires (Fig. 3A, E–F).

## 2.4. Les tiges

La grande majorité des blastozoaires possèdent un appendice spécifique dont la fonction est la locomotion ou l'attachement au substrat [28]. La tige est constituée de plaques imbriquées ou adjacentes qui n'englobent pas d'ouvertures. Elles sont donc considérées comme appartenant à la région extraxiale imperforée (Fig. 2A–B). Dans l'ensemble, la structuration de cet appendice est relativement homogène et typique du clade des

blastozoaires, contrairement à ce qu'ont montré de récentes études [4]. Les seules variations concernent la régularité de l'agencement des plaques. En effet, les formes les plus primitives possèdent une tige dite multi-mérique. Elle est généralement cylindrique à conique, et constituée par des plaques polygonales irrégulièrement agencées (e.g. éocrinoïdes gogiïdes) (Fig. 3A et D). Les formes les plus dérivées présentent une tige, dite holomérique, formée de plaques annulaires, superposées en colonne (e.g. éocrinoïdes, paracrinoïdes, rhombifères) (2A et 3B). La classe des solutes montre un type de tige particulier, appelé stèle, qui comprend une partie flexible, constituée d'anneaux multiplaques imbriqués et une région rigide, formée d'éléments irréguliers et étroitement soudés (Fig. 3C). Enfin, au sein de la classe des diploporites, plusieurs genres semblent réduire leur tige à l'état adulte, probablement pour mieux survivre sur les substrats meubles auxquels ils sont inféodés.

### 3. Modalités de la radiation dans son cadre paléogéographique

#### 3.1. Diversité taxonomique

Les blastozoaires constituent, avec la classe Crinoidea, les échinodermes les plus abondants et les plus diversifiés pendant le Paléozoïque inférieur.

La diversité des blastozoaires au Cambrien représente un tiers des genres présents à l'Ordovicien (Fig. 4). La diversité des blastozoaires montre un pic au Cambrien moyen (Drumien), suivi d'un plateau bas pendant le Cambrien supérieur (Furongien) (Fig. 4). À cette époque, les blastozoaires sont représentés par les cinctas, les cténocystoïdes, les éocrinoïdes, les rhombifères et les solutes. Cette faible diversité serait due à des conditions particulièrement inhospitalières dans de nombreux océans (forte anoxie des eaux à cette époque) [5] et à des biais liés à la préservation (faible nombre d'affleurements disponibles), et à l'effort d'étude (peu de chercheurs se sont consacrés à cette époque). Pendant l'Ordovicien inférieur et moyen, la diversité croît exponentiellement pour atteindre un pic pendant le Sandbien supérieur (Fig. 4). À cette époque, toutes les classes des blastozoaires sont apparues, même si quatre dominent largement (diploporites, éocrinoïdes, rhombifères et solutes). La chute de diversité est rapide pendant le Katien inférieur et s'accélère encore au cours du Katien supérieur puis de l'Hirnantien. Cette chute dramatique de la diversité est liée à la crise biologique majeure (extinction de masse) fini-ordovicienne. À la suite de cet événement, la diversité reste faible pendant tout le Silurien inférieur et moyen. Seules quatre

classes survivent (blastoïdes, diploporites, rhombifères et solutes).

#### 3.2. Évolution

La diversification des blastozoaires peut être modélisée par le calcul des taux de renouvellement générique à partir des taux d'apparition et de disparition des genres. Au sein des blastozoaires, le taux d'apparition moyen est supérieur au taux d'extinction moyen pour toutes les périodes de temps (Fig. 4). Cela pourrait suggérer que les apparitions génériques pilotent principalement la diversification de ce sous-phylum et ainsi, expliquer la tendance à l'augmentation de la diversité observée pendant tout le Paléozoïque inférieur. Les taux d'apparition et d'extinction varient fortement dans le temps et présentent une dynamique similaire. Le taux d'extinction est élevé pendant le Cambrien, puis il devient faible pendant tout l'Ordovicien, excepté au Katien supérieur et l'Hirnantien. Ce dernier pic du taux d'extinction observé coïncide avec la dégradation climatique à l'origine de l'extinction de masse fini-ordovicienne. Le taux d'apparition, quant à lui, est élevé du Cambrien à l'Ordovicien inférieur et faible pendant le reste de la période (Fig. 4). Il semble que cet événement majeur d'apparition, débuté pendant le Cambrien supérieur, soit à l'origine de la diversification ordovicienne des blastozoaires.

L'évolution des blastozoaires au cours du Paléozoïque inférieur peut être résumée en deux pulsations (Cambrien inférieur à moyen, puis Ordovicien inférieur à moyen), caractérisées toutes deux par un fort taux d'apparition générique. La transition entre ces deux pulsations (Cambrien supérieur) est assurée par un relais faunique caractérisé par les éocrinoïdes, les solutes et les rhombifères, tous apparus au cours du Cambrien et particulièrement diversifiés pendant l'Ordovicien [25].

#### 3.3. Facteurs de la diversification

Différents facteurs peuvent être envisagés pour expliquer la diversification des blastozoaires. Cependant, il semble que la répartition paléogéographique soit un facteur particulièrement important. L'extension géographique d'un taxon peut être quantifiée comme le nombre d'unités géographiques qu'il a colonisées pendant son existence. Dans le cadre de cette étude, les principales unités distinguées correspondent à l'Amérique du Nord (Laurentia), à l'Europe et à l'Afrique du Nord (Gondwana septentrional), à la Scandinavie et à la Russie occidentale (Baltica) et à l'Asie orientale (Gondwana oriental).

Les régions les plus connues présentent un signal de diversité homogène pendant le Paléozoïque inférieur (e.g., Baltica, Gondwana, Laurentia). Les ressemblances observées entre les faunes permettent d'avoir un aperçu global des relations entre les différentes unités paléogéographiques.

Au Cambrien, les genres de blastozoaires possèdent une extension géographique faible (Fig. 5). Ils sont principalement répartis sur le pourtour péri-gondwanien et sur les marges du palécontinent Laurentia. Seuls les genres apparus au Cambrien supérieur, possèdent une extension géographique plus élevée. Ils sont localisés préférentiellement sur les marges laurentiennes et baltes (Fig. 5).

Dès la base de l'Ordovicien, le nombre de genres augmente essentiellement dans les régions des hautes (régions gondwaniennes septentrionales) et moyennes latitudes (Baltica), alors que la diversité demeure faible en Laurentia et sur les marges gondwaniennes orientales (Fig. 5). Les genres apparus à cette époque montrent une vaste extension géographique. La colonisation graduelle des unités géographiques serait probablement liée aux mouvements relatifs des continents et au début de la transgression ordovicienne qui a probablement permis de libérer des niches écologiques en inondant des plates-formes continentales [1,5,23].

Durant l'Ordovicien moyen, l'augmentation de la diversité et la localisation des faunes essentiellement dans les régions asiatiques et baltes (Gondwana oriental et Baltica) semblent s'expliquer par la migration préférentielle des blastozoaires des régions subpolaires aux régions situées aux latitudes intermédiaires. Les particularités fauniques de chacune des régions (américaine, asiatique, britannique et subpolaire), suggèrent que les blastozoaires sont répartis en provinces séparées, selon un contrôle latitudinal [19,21,26]. L'extension géographique reste importante pour les genres apparus pendant l'Ordovicien moyen et supérieur. Cependant, l'enregistrement de leur première apparition dans le registre fossile semble sub-synchrone dans plusieurs unités géographiques. Deux explications sont possibles. La première concerne la proximité géographique de plusieurs unités reliées par des mers épicontinentales qui pourraient faciliter la migration très rapide des faunes. La seconde est liée à la nature incomplète du registre fossile, dans plusieurs régions, à l'Ordovicien inférieur et moyen. Aussi, il est parfois difficile de connaître exactement la composition faunique de certaines unités géographiques pour ces périodes (e.g. Amérique du Sud).

À l'Ordovicien supérieur, les blastozoaires sont présents sur toutes les unités géographiques, avec une légère

décroissance de leur diversité sur les marges gondwaniennes orientales (Fig. 5). Cette homogénéité suggère que les blastozoaires deviennent plus cosmopolites à cette période. De plus, selon les compositions fauniques, il semble qu'il se produise une migration de faunes depuis les régions tempérées chaudes, vers les régions subpolaires [5,13]. La diminution de diversité à l'Ordovicien supérieur est amorcée sur les marges baltes et laurentiennes, alors que la diversité reste forte sur les marges gondwaniennes septentrionales (Fig. 5). Cela est peut-être lié à l'orogénèse Taconique et à la forte activité volcanique qui affectent alors les marges laurentiennes, et auraient pu contribuer à déstabiliser les environnements (augmentation de la turbidité de l'eau, évolution d'un environnement carbonaté vers un environnement plus clastique) [24]. Durant la glaciation hirnantienne, la diversité est particulièrement faible. Au Silurien inférieur, la récupération post-crise semble limitée aux palécontinents Baltica et Laurentia. Par la suite (Silurien moyen), le retour à des conditions environnementales comparables à celles du Sandbien serait lié à l'augmentation de la température, de l'humidité et de la tranche d'eau (transgression majeure) et à la disparition des conditions anoxiques qui perduraient localement depuis l'Hirnantien [1,2,23]. Le maintien d'une faible diversité dans les régions péri-gondwaniennes pourrait être lié à la présence probable de calottes glaciaires de faible envergure au Sud du Gondwana [2].

## Remerciements

Cet article est une contribution de l'équipe *Forme, Évolution et Diversité* de l'UMR 5561 Biogéosciences (BD), de l'UMR 6118 Geosciences (EN) et de l'UMR 5525 PEPS (BL) pour l'année 2009.

## Références

- [1] T.J. Algeo, K.B. Soslavinsky, The Paleozoic world; continental flooding, hypsometry, and sea level, *Amer. J. Science* 295 (1995) 787–822.
- [2] P.J. Brenchley, End Ordovician glaciation, in: B.D. Webby, F. Paris, M.L. Droser, I.G. Percival (Eds.), *The Great Ordovician biodiversification event*, Columbia University Press, New York, 2004, pp. 81–83.
- [3] S. Clausen, A.B. Smith, Palaeoanatomy and biological affinities of a Cambrian deuterostome (Stylophora), *Nature* 438 (2005) 351–354.
- [4] S. Clausen, A.B. Smith, Stem structure and evolution in the earliest pelmatozoan echinoderms, *J. Pal.* 82 (2008) 737–748.
- [5] L.R.M. Cocks, T.H. Torsvik, Earth geography from 500 to 400 million years ago: a faunal and palaeomagnetic review, *J. Geol. Soc.* 159 (2002) 631–644.

- [6] B. David, R. Mooi, Embryology supports a new theory of skeletal homologies for the phylum Echinodermata, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 319 (1996) 577–584.
- [7] B. David, R. Mooi, Comprendre les échinodermes : la contribution du modèle extraxial-axial, Bull. Soc. Geol. France 170 (1999) 91–101.
- [8] B. David, B. Lefebvre, R. Mooi, R.L. Parsley, Are homalozoans echinoderms ? An answer from the extraxial-axial theory, Paleobiology 26 (2000) 529–555.
- [9] W.-P. Friedrich, Systematik und Funktionsmorphologie mittelkambrischer Cincta (Carpoidea, Echinodermata), Beringeria 7 (1993) 3–190.
- [10] T.E. Guensburg, J. Sprinkle, Earliest crinoids: New evidence for the origin of the dominant Paleozoic echinoderms, GSA Bull. 29 (2001) 131–134.
- [11] R.P.S. Jefferies, The solute *Dendrocystites scotius* from the Upper Ordovician of Scotland and the ancestry of chordate and echinoderms, Palaeontology 33 (1990) 631–679.
- [12] B. Lefebvre, Functional morphology of stylophoran echinoderms, Palaeontology 46 (2003) 511–555.
- [13] B. Lefebvre, Changes in Late Ordovician (pre-Hirnantian) echinoderm assemblages: palaeoenvironmental and palaeobiogeographic implications, Acta Pal. Sinica 46 (2007) 241–248.
- [14] R. Mooi, Not all written in stone: interdisciplinary syntheses in echinoderm paleontology, Can. J. Zool. 79 (2001) 1209–1231.
- [15] R. Mooi, B. David, Skeletal homologies of echinoderms, Pal. Soc. Papers 3 (1997) 305–335.
- [16] R. Mooi, B. David, Evolution within a bizarre phylum: Homologies of the first echinoderms, Amer. Zool. 38 (1998) 965–974.
- [17] E. Nardin, La diversification des blastozoaires (Echinodermata) au Paléozoïque inférieur : aspects phylogénétiques, paléocologiques et paléobiogéographiques, Thèse (inédit), Université de Bourgogne, UMR Biogéosciences, Dijon, 2007, 503 p.
- [18] R.L. Parsley, Y. Zhao, P. Jin, Systematics, ontogeny, and functional morphology of gogiid eocrinoids in the Kaili Biota (Middle Cambrian, Echinodermata), Acta Micropal. Sinica 22 (2005) 141–142 (supplément).
- [19] C.R.C. Paul, Palaeogeography of primitive echinoderms in the Ordovician, in: M.G. Bassett (Ed.), The Ordovician System: Proceedings of a Paleontological Association Symposium, The University of Wales Press and National Museum of Wales, Cardiff, Birmingham, 1976, pp. 553–574.
- [20] C.R.C. Paul, The phylogeny of the cystoids, in: C.R.C. Paul, A.B. Smith (Eds.), Echinoderm phylogeny and evolutionary biology, Clarendon Press, Oxford, 1988, pp. 199–213.
- [21] C.R.C. Paul, A.B. Smith, The early radiation and phylogeny of echinoderms, Biol. Rev. 59 (1984) 443–481.
- [22] K.J. Peterson, The A/P axis in echinoderm ontogeny and evolution: Evidence from fossils and molecules, Evol. Dev. 2 (2000) 93–101.
- [23] A. Prokoph, J. Veizer, Trends, cycles and nonstationarities in isotope signals of Phanerozoic seawater, Chem. Geol. 161 (1999) 225–240.
- [24] J. Rodgers, The Taconic orogeny, GSA Bull. 82 (1971) 1141–1177.
- [25] J.J. Sepkoski, A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II Early Phanerozoic families and multiple equilibria, Paleobiology 5 (1979) 222–251.
- [26] A.B. Smith, Patterns of diversification and extinction in Early Palaeozoic echinoderms, Palaeontology 31 (1988) 799–828.
- [27] A.B. Smith, The pre-radial history of echinoderms, Geol. J. 40 (2005) 255–280.
- [28] J. Sprinkle, Morphology and evolution of blastozoan echinoderms, MCZ Special Pub. (1973) 284.
- [29] C.D. Sumrall, The role of fossils in the phylogenetic reconstruction of Echinodermata, Pal. Soc. Papers 3 (1997) 267–288.
- [30] C.D. Sumrall, C.A. Brochu, J.W. Merck, Global lability, regional resolution, and majority-rule consensus bias, Paleobiology 27 (2001) 254–261.
- [31] G. Ubahgs, General characters of Echinodermata, in: R.C. Moore (Ed.), Treatise on invertebrate paleontology, part S, GSA, New York (NY), Univ. of Kansas Press, Lawrence, Kansas, 1967, pp. 3–85.
- [32] S. Zamora, A.B. Smith, A new Middle Cambrian stem-group echinoderm from Spain: Palaeobiological implications of a highly asymmetric cinctan, Acta Pal. Pol. 53 (2008) 207–220.