

## Évolution

# Évolution et radiations adaptatives chez les échinides

Bruno David <sup>a,\*</sup>, Rich Mooi <sup>b</sup>, Didier Néraudeau <sup>c</sup>, Thomas Saucedo <sup>a</sup>, Loïc Villier <sup>d</sup>

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

<sup>b</sup> California Academy of Sciences, San Francisco, California, États-Unis

<sup>c</sup> UMR CNRS 6118 Géosciences, université de Rennes-I, avenue du Général-Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

<sup>d</sup> Laboratoire de géologie des systèmes et réservoirs carbonatés, université de Provence, case 67, place Victor-Hugo, 13331 Marseille cedex 03, France

Reçu le 27 août 2008 ; accepté après révision le 2 septembre 2008

Disponible sur Internet le 18 novembre 2008

Rédigé à l'invitation du comité éditorial

---

## Résumé

Les échinides (oursins) sont apparus au Paléozoïque inférieur et, après une première phase de diversification au Paléozoïque, ont été les acteurs d'une radiation évolutive très intense au cours du Mésozoïque et du Cénozoïque. Sur la base d'une reconsidération des homologies de la paroi du corps des échinodermes, sont présentés quelques aspects majeurs de l'évolution des oursins : l'origine de l'irrégularité et de la symétrie bilatérale ; un modèle de radiation, celle des spatangues ; la diversification des modes de reproduction. Ces exemples permettent de prendre la mesure des capacités d'innovation dont ont fait preuve les oursins au cours de leur radiation postpaléozoïque. **Pour citer cet article :** B. David et al., C. R. Palevol 8 (2009).

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

## Abstract

**Evolution and adaptive radiations in echinoids.** Echinoids (sea urchins) originated in the Early Paleozoic and, after a first period of diversification during that era, participated in an intense evolutionary radiation during the Mesozoic and Cenozoic. In the context of a reconsideration of homologies for echinoderm body regions, we present several major aspects of echinoid evolution: the origins of irregularity and bilateral symmetry; a model of radiation exemplified by the spatangoids; the diversification of modes of echinoid reproduction. These examples allow us to understand the extent of and capacity for innovation demonstrated by sea urchins during their post-Paleozoic radiation. **To cite this article:** B. David et al., C. R. Palevol 8 (2009).

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

*Mots clés :* Échinides ; Évolution ; Radiation

*Keywords:* Echinoids; Evolution; Radiation

---

## Abridged English version

### Introduction

There are five presently recognized classes of living echinoderms. These five clades are the only survivors

---

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [bruno.david@u-bourgogne.fr](mailto:bruno.david@u-bourgogne.fr) (B. David).

of an extraordinarily diverse assemblage of Paleozoic forms. During the Paleozoic era, echinoderms radiated to result in forms with morphologies very unfamiliar to us today [12,42,49], but it was also during that time that the major extant groups also evolved – groups that we recognize today as the Crinoidea (sea lilies), Asteroidea (starfish), Ophiuroidea (brittlestars), Holothuroidea (sea cucumbers), and Echinoidea (sea urchins, heart urchins, and sand dollars). The echinoderms form an excellent laboratory in which to illuminate several important principles of evolution, notably concerning the origins of evolutionary novelty.

Among the echinoderms, echinoids are the best understood in terms of paleontology, morphology, development, and even molecular analysis [15,19,38]. Recent work on the echinoids has helped elucidate the origins of the entire sea urchin clade, and provides important information concerning major events within the evolution of the echinoids themselves. In this article, we introduce echinoids as a study group, noting why overarching theories of homologies among echinoderms such as the extraxial–axial theory (EAT) are particularly important to understanding the origins of the urchins as a whole. This will set the stage for an exploration of the origins of irregular urchins in time and space, using a synthesis of embryology [8,9,22], paleontology, and phylogeny – three major principles upon which Darwin [5] and his successors founded their own studies.

### *The EAT*

#### *The question of homologies*

Previous workers such as Lamarck, Haeckel, and Louis Agassiz were perplexed concerning the origins of the echinoderms, largely because of their bizarre, five-part radial symmetry. Advancements in embryology and molecular analysis has firmly placed the Echinodermata within the deuterostomes, yet placement of this bizarre, radially symmetric phylum among purely bilateral forms continues to be a source of confusion [44].

The old system of determining homologies among the echinoderms was founded on positional information, but little else. A better method of comparing disparate morphologies was needed, this time based on ontogeny [13], embryology [8,9,22], as well as overall morphology.

#### *Principles and arguments of the EAT*

The EAT model was established [45] to describe two major types of body wall present in all echinoderms: axial and extraxial [10,43]. Axial elements are introduced to the body wall according to the ocular plate rule (OPR), with new elements appearing near the terminal

tube foot at the end of the radial water vessel (at the ocular plate, in sea urchins). The axial region is made up largely of five radial regions (growth zones) with the oldest elements near the mouth, and the youngest near the tip of the ray. The mouth, tube foot pores, and water vascular system [17] are associated with the axial region.

Extraxial elements occur outside of the radial regions. Elements such as plates are isotropically arranged, filling spaces in the body wall without regard to specific growth zones governed by rules such as the OPR. The anus, gonopores, and hydropores are apertures found only in the extraxial region.

The rudiment, formed by modification of the hydrocoel on the left side of an echinoderm larva, is derived from axial elements. The extraxial region corresponds to the somatocoels, and the boundary between the two regions suggested by the EAT are fully expressed in embryology [46]. Likewise, molecular information is explained by the EAT. The gene *distal-less* is expressed only on the left side of the larva, precisely delineating the rudiment [33]. *Orthodenticle* is expressed along the axial rays, and its expression is correlated to the aforementioned gradient in ages of the elements formed according to the OPR. Most importantly, the regions of expression of *HpHox11/13* coincide with the axial growth zones [47] (Fig. 1).

#### *The EAT in echinoids*

Application of the EAT forces a dramatic reappraisal of our understanding of the urchins. All the coronal plates, including interambulacrals, are formed by the OPR and are axial (Fig. 2), leading to the recognition of five growth zones as shown by the expression of *HpHox11/13*. Within the apical system, the genital plates and the periproctal plates are the only remaining parts of the extraxial region.

#### *Origin of irregularity*

##### *What is an irregular urchin?*

The irregular echinoids diversified from Lower Jurassic (Sinemurian) representatives that had, in turn, survived the Permo-Triassic crisis [16,23,24,25,34,37,39,48,58,61,64,65,70,73,76,77]. The evolutionary dominance of this group is signified by the fact that the Irregularia constitutes 60% of all known species [29,30] throughout the world's oceans and at all depths [6,69]. Regular echinoids are radially symmetric (Fig. 2A). However, the irregular echinoids are distinguished by a bilateral symmetry superimposed on the radial symmetry expressed by other echinoderms (Fig. 2B) [2]. Unlike in

“regular” echinoids, the periproct of irregulars is moved out of the apical system, causing great reorganization of the latter. This is accompanied by miniaturization and increase in number of spines, atrophy and sometimes loss of the Aristotle’s lantern, and specialization of respiratory structures.

#### *Contributions and limits of paleontological data*

Previous reconstructions of the evolutionary history of irregular urchins tried to identify “intermediate” steps between “regular” echinoid ancestors and the Irregularia. These approaches were not always successful in accounting for the patterns observed. Newer interpretations of paleontological data [23,27,28,74,76], in conjunction with phylogenetics [70,71,76,77], allows placement of the changes shown by various irregular echinoids in stratigraphic and ecological contexts [1,31,40,67,70,71,80,81].

#### *Contributions of phylogenetic analyses and evolutionary scenarios*

Recent work has resulted in a phylogenetic analysis that elucidates relationships among taxa present during the Jurassic [75], at the time of the origins of the irregular urchins (Fig. 3). The Irregularia are monophyletic, as evidenced by the posterior displacement of the oldest known irregular, “*Plesiechinus*” *hawkinsi*. However, “true” exocyclism in which the periproct actually ruptures the apical system and moves posteriorly has evolved several times within the Irregularia, indicating that irregularity and exocyclism are not synonyms [26], and that exocyclism is not a synapomorphy for the entire Irregularia. However, the Irregularia can be characterized by spine and skeletal characters.

Many changes in biology, ecology, physiology, and morphology accompanied the evolution of irregularity, leading to specialization in a variety of ecological regimes, influenced by differences in substrate particle size distributions, feeding behavior, and burrowing (Fig. 4).

#### *Embryological origins of exocyclism*

Among all echinoids, displacement of the periproct has occurred eight times. In only one instance has exocyclism ensued, within the Irregularia [68]. In every case, the periproct moves towards the suture between growth zones I and V (i.e. along interambulacrum 5), a situation that cannot be by chance. Instead, this movement is dictated by the development of the genital plates, which in all echinoids form in a circlet that, ontogenetically, closes in the interambulacrum 5 axis, leaving a preferred direction of “escape” by the periproct.

### *The spatangoids: model for adaptive radiations*

#### *History of biodiversity in the Cretaceous*

Since the Lower Jurassic, spatangoids have evolved to become the most diverse echinoid clade, containing 25% of the extant echinoid species [29,30], suggesting the notion of an adaptive radiation (Fig. 5). Spatangoids radiated quickly from the Tethys in the Lower Cretaceous [35] to the margins of all continents by the Upper Cretaceous [50,52]. This radiation is characterized by morphological innovations [18,77,83,84].

#### *Adaptations of ambulacra for gas exchange*

In contrast to the situation in their sister group, the holasteroids, spatangoids evolved special tube feet (as shown also by pore morphology) for gas exchange (Fig. 6) [72]. Petaloids evolved convergently in several clades of Irregularia. In some taxa, 15% of the test surface is devoted to gas exchange through modification of tube feet and expansion of petaloids [56,82]. These are adaptations to the lower oxygen tensions [32,55] encountered by these burrowing echinoids in fine sediments and shallow warm waters.

#### *Adaptations of spines for the infaunal mode of life*

With the acquisition of a burrowing mode of life, spatangoids evolved specialized spines (Fig. 7). These spines are subdivided into many different forms depending on their location on the test, and their function. The spines become more dense to protect tube feet, spines on the oral surface have spatulate tips for locomotion, and fasciole spines are modified to secrete mucus and generate powerful ciliary currents for cleansing and respiration [51,54,78,85,86].

#### *Diversification of developmental and reproductive modes*

##### *Reduction and disappearance of larval stages*

Although the most widespread mode of reproduction in echinoids is to produce free-living larvae that feed in the plankton, some echinoids produce large eggs that are retained by the female. In these cases, the larval stage is greatly reduced. Brood pouches in some forms lead to recognition of “marsupiate echinoids” [3,4,7,41,57,62].

##### *Brooding urchins*

Brooding echinoids have direct development in which young are retained among the spines of the female, or within specialized pouches or marsupia [14]. The latter are more or less pronounced depressions in the test either around the peristome, or around the apical

system (Fig. 8). In the most extreme case, the young are actually retained in sacs topologically within the test of the female (Fig. 9) [11]. Many, not all, of the brooding taxa are found in the Antarctic. Apart from the remarkable adaptations for internalized brooding among the holasteroids (*Antrechinus*), virtually all Antarctic cidaroids are brooders, as are the Irregularia in the family Schizasteridae. The reasons for this are not entirely clear, with several conflicting explanations in existence [20,21,36,53,57,58,59,60,63,66,75].

## 1. Introduction

Les oursins font partie des cinq classes actuelles d'échinodermes. Ces cinq classes sont les seuls survivantes de l'extraordinaire diversité (25 classes) des échinodermes paléozoïques qui, apparus il y a 600 millions d'années (Édiacarien), se sont rapidement diversifiés entre le Cambrien et le Silurien (de –540 à –430 millions d'années), avec des groupes aux morphologies variées et parfois étranges [49]. C'est également durant cette période que se sont différenciées les cinq classes actuelles : Crinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea, Holothuroidea et Echinoidea.

Les échinodermes forment ainsi un excellent laboratoire pour élucider le fondamental *mystery of mysteries* défini par Darwin [5], à savoir comment de nouvelles formes apparaissent sur Terre. Leur histoire a en effet suivi une grande phase de diversification, associée à une forte divergence morphologique des lignées et à l'émergence d'innovations morphologiques nombreuses et contrastées.

Dans ce contexte, les échinides sont peut-être les échinodermes les plus faciles à étudier. Ils possèdent non seulement un excellent registre fossile, mais sont aussi extrêmement diversifiés (plusieurs milliers d'espèces), avec des dérives morphologiques tantôt très graduelles, tantôt plus soudaines. Ils sont certainement les échinodermes les mieux compris en termes de paléontologie, de morphologie et de développement, comme de phylogénie.

Loin de se limiter aux morphologies hémisphériques à symétrie radiale des oursins comestibles, hérissés de longs piquants acérés (dits oursins « réguliers »), ils ont évolué vers des morphologies oblongues, plates ou coniques à symétrie bilatérale et courtes soies (dits oursins irréguliers) qui nous sont peu familières, mais sont riches d'enseignement pour la compréhension des processus de l'évolution.

Cet article fait le point, non exhaustif, sur certains traits majeurs de l'évolution des oursins ayant fait l'objet de découvertes au cours des dix dernières années. Il

s'agit d'une combinaison d'approches embryologiques, paléontologiques et phylogéniques – trois principes majeurs sur lesquels Darwin et ses successeurs ont fondé leurs propres études. Seront ainsi passées en revue : les homologues squelettiques chez les oursins et leur intégration dans un modèle d'agencement architectural fondé sur l'embryologie (le modèle extraxial–axial theory [EAT]) ; l'origine de la symétrie bilatérale et de l'irrégularité ; un modèle de radiation adaptative, celui des spatangues, avec renouvellement des stratégies de nutrition et de locomotion ; la différenciation des modes de reproduction pour maintenir le succès reproductif dans quelques environnements extrêmes.

## 2. Le modèle EAT

### 2.1. La question des homologues

Longtemps, les échinodermes ont été considérés comme des animaux étranges. Jean-Baptiste Lamarck et Louis Agassiz les rangeaient parmi les radiaires, donc les rapprochaient des coraux, méduses, hydres... Plus curieusement, Ernst Haeckel a suggéré qu'ils avaient dû dériver de vers, par fusion de cinq vers rayonnants autour d'une bouche centrale. Ce n'est qu'avec les progrès de l'embryologie que leur parenté avec les chordés a pu être établie (clade des deutérostomes), avant d'être confirmée par les données de la génétique moléculaire. Toutefois, l'étrangeté d'une symétrie rayonnante dominante dans un clade, en position haute dans la phylogénie des bilatéraux, continue d'entretenir la perplexité [44].

Leur symétrie radiale d'ordre 5 distingue les échinodermes de tous les autres animaux et s'il a toujours été facile de savoir qu'une espèce est un échinoderme, il s'est avéré beaucoup plus ardu d'avoir une vision claire des parentés au sein de l'embranchement. Cette situation vient de l'absence d'un système d'homologies fiable permettant de construire des hypothèses de parenté robustes. En effet, le système d'homologies (permettant les comparaisons anatomiques entre les différentes classes, familles ou espèces d'échinodermes), retenu pendant plus de 100 ans, a été fondé sur des arguments de position : telle structure ou tel organe occupent une position orale, apicale, ambulacraire... [17]. Ces arguments de position ont été utilisés pour comprendre l'anatomie, interpréter les similitudes morphologiques et traduire l'ensemble en un schéma phylogénétique et une classification en apparence cohérente. Ce modèle simple a prévalu jusqu'à la fin du xx<sup>e</sup> siècle, lorsqu'un nouveau système d'homologies, cette fois fondé sur des arguments ontogénétiques (édification des structures), est venu tout bouleverser.

## 2.2. Principes et arguments de l'EAT

Appliquée au squelette des échinodermes, la recherche d'homologies doit s'appuyer sur des critères d'organisation architecturale des pièces squelettiques (relation topologique entre les éléments) et donc prendre en compte leurs modalités de mise en place dans la paroi du corps. Le modèle EAT s'appuie sur ce principe [45]. Il est fondé sur trois corpus d'arguments indépendants (anatomiques, embryologiques et génétiques) qui convergent vers une même solution. Le modèle EAT distingue deux sous-ensembles majeurs dans la paroi du corps d'un échinoderme : le squelette axial et le squelette extraxial [10,43].

### 2.2.1. Axial

Les éléments axiaux se mettent en place en des endroits précis, classiquement cinq, localisés à proximité immédiate des terminaisons des canaux radiaires (canaux ambulacraires des oursins), qui sont éventuellement associées à des plaques particulières, les plaques terminales (ocellaires chez les oursins). De ce fait, le squelette axial apparaît étroitement lié au système aquifère (hydrocoele). De surcroît, les éléments axiaux obéissent à une règle stricte, (OPR) : ils se mettent en place alternativement de chaque côté du canal radiaire, en phase avec la formation des pieds ambulacraires. L'OPR aboutit à une disposition bisériée des plaques en deux colonnes alternantes (quelquefois plus, comme on le verra pour les oursins). Les nouvelles plaques s'ajoutent à l'extrémité du squelette axial et repoussent les plus anciennes en direction de la bouche. Le squelette axial compte en général cinq zones radiales, dites zones de croissance, chacune étant initiée par un podion primaire (terminaison du canal radiaire). Ensemble, les cinq zones convergent vers la bouche qui peut être considérée comme appartenant au domaine axial. Ce mécanisme et cette disposition peuvent être observés chez de nombreux échinodermes, y compris des formes paléozoïques comme les édiostéroïdes.

### 2.2.2. Extraxial

Les éléments squelettiques extraxiaux peuvent se former n'importe où dans la paroi du corps, en dehors des zones de croissance axiales. Ils n'obéissent à aucun principe ontogénétique de mise en place et sont disposés sans organisation particulière. Néanmoins, ils peuvent parfois être arrangés en colonnes ordonnées, notamment lorsqu'ils accompagnent le développement de l'axial (exemple des bras de certaines étoiles de mer).

L'anus, les gonopores et les hydropores s'ouvrent dans l'extraxial.

Les critères morphologiques utilisés pour asseoir la distinction axial–extraxial trouvent leur fondement dans l'embryologie. Au début du développement d'un oursin, une structure complexe, impliquant l'épithélium larvaire, l'hydrocoele et une partie du somatocoele gauche, se développe sur le côté de la larve. Cette structure est le rudiment. Au moment de la métamorphose, le rudiment se déploie vers l'extérieur et prend de plus en plus d'importance, d'autant que la partie strictement larvaire se résorbe presque entièrement [22]. Le jeune oursin postmétamorphique est ainsi constitué d'une partie héritée du corps larvaire s.s. et d'une partie néoformée issue du rudiment. Si l'on s'intéresse au devenir des plaques squelettiques qui commencent à se minéraliser dès la fin de la vie larvaire, on constate que celles qui se mettent en place dans la partie héritée de la larve appartiennent au domaine extraxial et celles qui se minéralisent dans la partie néoformée sont exclusivement axiales. La distinction axial–extraxial coïncide très exactement avec la limite qui sépare le rudiment de la partie strictement larvaire [8,9]. Axial et extraxial ont donc des origines embryologiques bien distinctes. Ils sont de surcroît associés à des coelomes différents : les somatocoeles droit et gauche pour l'extraxial et l'hydrocoele pour l'axial (lors de la formation du rudiment, l'hydrocoele produit cinq lobulations primordiales qui deviennent les canaux radiaires intimement liés aux éléments axiaux).

Tout récemment, la caractérisation dans le temps (du développement) et dans l'espace (de l'organisme) des territoires d'expression de gènes régulateurs du développement est venue apporter des arguments nouveaux au modèle EAT [46]. Ainsi, à l'approche de la métamorphose, le gène *distal-less* s'exprime sur le côté gauche des larves et son territoire correspond très exactement au rudiment, c'est-à-dire à l'axial [33]. Le gène *orthodenticle* s'exprime le long de l'axial selon un gradient d'intensité corrélé avec l'âge des plaques : il décroît vers les plaques les plus anciennes. Son patron d'expression a ainsi pu être rapproché de l'OPR [46]. Autre argument majeur, les territoires d'expression de *HpHox5* et *HpHox11/13* coïncident avec la délimitation des zones de croissance axiales [47] (Fig. 1).

Le modèle EAT repose donc sur un faisceau d'arguments indépendants, touchant différents niveaux d'intégration. Il a révélé sa pertinence et sa puissance explicative en étant appliqué à divers types d'échinodermes, y compris les formes les plus étranges du Paléozoïque [12,42], comme à des morphologies téra-tologiques [2]. Qu'en est-il chez les échinides ?

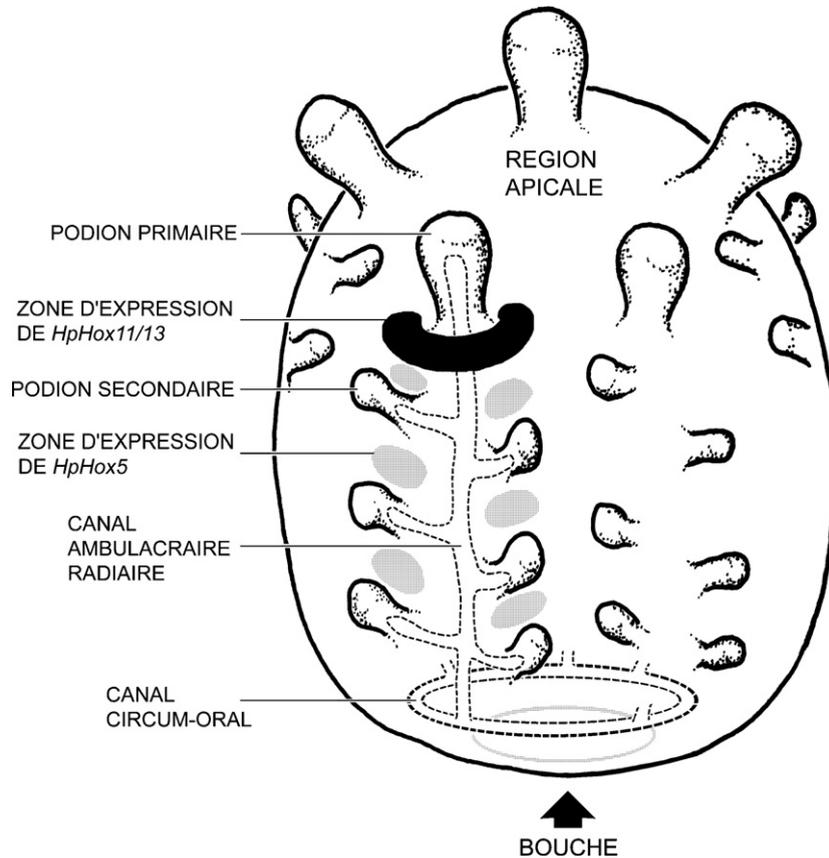


Fig. 1. Très jeune oursin juste après la fin de la métamorphose (l'évagination du rudiment est achevée). L'expression de certains gènes *Hox* coïncide avec les zones de croissance et l'OPR telles que définies par l'EAT. *HpHox11/13* s'exprime à proximité des podions primaires, là où les nouveaux éléments squelettiques axiaux se minéralisent. *HpHox5* s'exprime entre les podions secondaires (pieds ambulacraires). Seul un canal ambulacraire radiaire est représenté en lignes pointillées ; les territoires d'expression des gènes sont représentés dans une seule zone de croissance.

Fig. 1. *Hox* gene expression patterns in echinoids perfectly delineate the growth zones of the Ocular Plate Rule as employed by the EAT, illustrated in this schematic view of an echinoid imago after eversion of the vestibule. The water vascular system is indicated by dashed lines, but only one complete radial water vessel is depicted. Expression patterns are shown only for a single ray. *HpHox11/13* is expressed in the region near the primary podium at which new axial elements are introduced to the echinoid ray. *HpHox5* is expressed between the secondary podia.

### 2.3. L'EAT chez les échinides

L'application de l'EAT aux oursins a conduit à une révision drastique de notre compréhension de cette classe. Le point le plus important touche à la délimitation des zones de croissance axiales et donc à la caractérisation des territoires axiaux et extraxiaux.

Le squelette (ou test) d'un oursin « régulier » comporte trois parties principales :

- le péristome, membrane couverte de petites plaques entourant la bouche, situé sur la face orale ;
- à l'opposé, l'appareil apical au sein duquel on trouve le périprocte (membrane couverte de petites plaques entourant l'anus) et deux ensembles de cinq plaques chacun, les plaques génitales et les plaques ocellaires ;

- la couronne qui constitue l'essentiel du test et qui compte 20 colonnes méridiennes de plaques associées par paires en cinq ambulacres et cinq interambulacres.

Cette description, que l'on retrouve dans tous les manuels ou ouvrages consacrés aux échinides depuis des décennies, s'avère aujourd'hui en partie erronée.

En effet, toutes les plaques de la couronne, ambulacraires comme interambulacraires, se forment au contact des cinq ocellaires. Chaque ocellaire qui matérialise l'extrémité distale d'un canal ambulacraire radiaire (dérivé d'une lobulation primordiale de l'hydrocoele) est ainsi à la tête d'une zone de croissance qui comporte deux colonnes ambulacraires centrales, flanquées de chaque côté par une colonne interambulacraire (Fig. 2). La couronne d'un oursin doit être regardée comme la juxtaposition de cinq zones de croissance axiales,

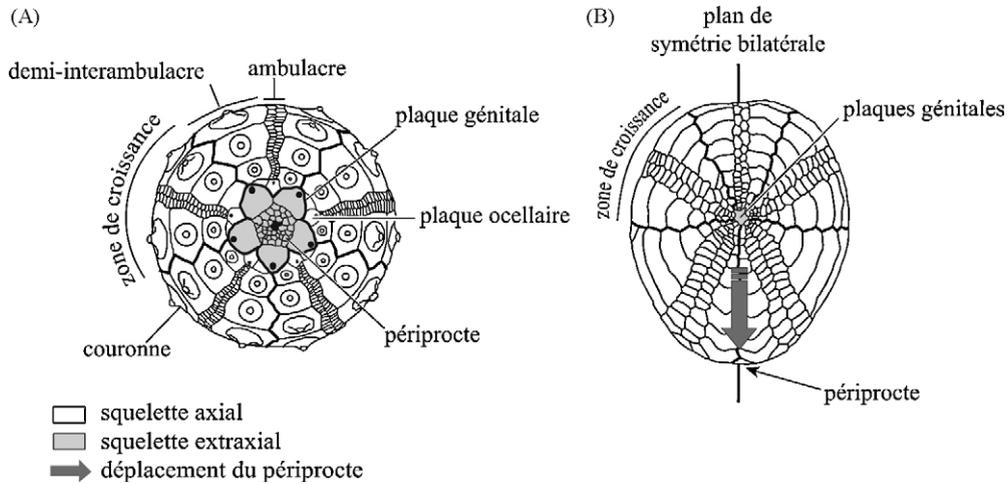


Fig. 2. Selon l'EAT, le test des oursins est presque entièrement constitué de squelette axial organisé en cinq zones de croissance [45]. Chez les oursins réguliers (A), le périprocte fait partie du système apical, structure composite formée d'éléments axiaux (plaques ocellaires) et extraxiaux (plaques génitales et périprocte). Chez les oursins irréguliers (B), le déplacement du périprocte s'accompagne d'une rupture de la partie extraxiale en deux unités distinctes : les plaques génitales, qui restent en position apicale, et le périprocte, qui se déplace vers la partie postérieure du test.

Fig. 2. According to the EAT, the test of sea urchins is constructed almost entirely of axial skeleton arranged in five growth zones [45]. In regular urchins (A), the periproct is part of the apical system, a composite structure formed of axial (ocular plates) and extraxial elements (genital and periproctal plates). In irregular urchins (B), the displacement of the periproct is accompanied by a break in the extraxial portion into two units: genital plates, which remain in the apical system, and the periproct, which is moved towards the posterior of the test.

traduction du mécanisme ontogénétique de formation du test. Le module de base constitutif d'un oursin est donc formé de quatre colonnes de plaques, comme attesté par l'expression du gène *HpHox11/13* chez *Holopneustes* [47]. Dans ce schéma, les interambulacres apparaissent comme des éléments hybrides dont chaque moitié appartient à une zone de croissance différente. Ils ne sont donc pas homologues des zones interradiales (d'origine extraxiale) des autres échinodermes. Pour chaque zone de croissance, l'OPR s'applique pleinement aux colonnes ambulacraires centrales et indirectement aux colonnes interambulacraires adjacentes dont les plaques ne sont pas desservies par des pieds ambulacraires (sauf chez certains irréguliers qui confirment ainsi la nature axiale des interambulacres).

Les petites plaques du péristome témoignent d'une histoire complexe [13]. Chez les groupes les plus primitifs (e.g. les échinothuroïdes), elles correspondent à la terminaison flexible des ambulacres et respectent l'OPR. Chez les clades plus dérivés (e.g. irréguliers), ce sont pour l'essentiel des écailles déconnectées du reste du test. Au sommet du test, l'appareil apical, en plus des cinq ocellaires axiales, abrite les seuls éléments extraxiaux du squelette que sont les plaques génitales et les petites plaques du périprocte. Au cours de l'évolution des échinides, la part de l'extraxial se réduit encore, à tel point que chez les oursins irréguliers, certaines plaques génitales disparaissent et, qu'à l'extrême, des

pores génitaux finissent par s'ouvrir dans des plaques axiales (ocellaires), situation absolument unique chez les échinodermes [69].

En résumé, la composante axiale apparaît très largement dominante chez les échinides, seules les plaques génitales et le périprocte étant d'origine extraxiale. Ce déséquilibre est la traduction de l'importance grandissante prise par le rudiment au cours du développement de l'oursin. À ce titre, les échinides se démarquent de toutes les autres classes d'échinodermes. Ce sont des organismes très dérivés et en fait très atypiques au sein du phylum des échinodermes.

### 3. L'origine de l'irrégularité

#### 3.1. Qu'est-ce qu'un oursin irrégulier ?

La crise biologique du Permo-Trias a très fortement touché la classe des Echinoidea, puisqu'une ou deux lignées seulement auraient survécu [15,19,29,30,75]. Leur descendance postpaléozoïque va alors être la source de nombreuses radiations et diversifications morphologiques rapides, en rupture totale avec les formes paléozoïques restées comparativement peu diversifiées [29,30,75]. C'est dans ce contexte de forte diversification qu'apparaissent, au Jurassique inférieur (Sinémurien), les premiers représentants d'un groupe très dérivé : les oursins irréguliers [27,29,30,75]. Ce

groupe va connaître un grand succès évolutif puisqu'il compte, depuis son apparition, environ 60 % des espèces d'oursins actuelles et fossiles connues [29,30], espèces qui ont colonisé tous les océans, sous toutes les latitudes et à toutes les profondeurs [6,69].

Les oursins irréguliers se distinguent des oursins dits « réguliers » par de profondes modifications anatomiques internes et externes, qui concernent à la fois les organes, mais aussi l'organisation générale du test. En premier lieu, le test des irréguliers se caractérise par l'existence d'une symétrie bilatérale qui se superpose à la symétrie pentaradiée caractéristique des échinodermes; un plan de symétrie bilatérale (ou plan de Lovén) passant par le péristome et par le périprocte peut alors être défini, ainsi que des côtés antérieur, postérieur, droit et gauche (Fig. 2B). Chez les oursins réguliers, le périprocte est situé au sommet du test, au sein d'une structure composite constituée de plaques génitales (squelette extraxial) et ocellaires (squelette axial): le système apical (Fig. 2A). Au contraire, chez les irréguliers un peu dérivés, le périprocte n'est plus situé dans le système apical, mais s'ouvre directement au milieu de la couronne (squelette axial), en position postérieure (par définition); on parle alors d'exocyclisme (Fig. 2B). Ce phénomène s'accompagne d'une réorganisation du système apical et de sa partie extraxiale en deux unités distinctes: les plaques génitales, d'une part, et le périprocte, d'autre part [70]. Enfin, les organes externes (piquants et pieds ambulacraires) des irréguliers présentent de nombreuses spécialisations morphologiques dès leur origine au Jurassique inférieur. Celles-ci sont liées aux fonctions biologiques:

- de locomotion (miniaturisation et augmentation du nombre des piquants);
- de nutrition (spécialisation de certains pieds ambulacraires et de piquants, atrophie, puis perte de la lanterne d'Aristote);
- de respiration (spécialisation des pieds ambulacraires aboraux) [15,29,30,71,75].

### 3.2. Apports et limites des données paléontologiques

Le déplacement du périprocte en dehors du système apical s'est réalisé progressivement au cours de l'évolution des premiers irréguliers, de sorte que la plupart d'entre eux présentent des stades « intermédiaires » entre leurs ancêtres réguliers et les irréguliers plus dérivés [26,38]. Les modalités de déplacement du périprocte, de déstructuration, puis de réorganisation du système

apical sont directement accessibles par l'étude des premiers représentants irréguliers du Jurassique.

L'examen des données paléontologiques permet donc de comprendre les importants changements morphologiques qui ont accompagné l'apparition de l'irrégularité, de caractériser les modalités évolutives de ces changements en les replaçant dans leur contexte stratigraphique. Cela permet également de déterminer si ces modalités sont homologues chez tous les irréguliers, autrement dit si l'irrégularité est susceptible d'être apparue à plusieurs reprises au cours de l'évolution des oursins. En effet, rien ne permet d'écarter d'importants phénomènes de convergence déjà mis en évidence dans de nombreuses études sur les oursins irréguliers [1,67,70,80] et seul l'établissement d'un cadre phylétique (relations de parenté) précis entre oursins réguliers et irréguliers, mais aussi entre irréguliers eux-mêmes, peut permettre de palier à ce problème.

### 3.3. Apport des analyses phylogénétiques et scénarios évolutifs

La question de l'origine des oursins irréguliers a donné lieu à une importante littérature [16,23–25,34,37,39,48,58,61,64,65,70,73,76,79]. L'hypothèse du monophylétisme (origine unique) du groupe, issu d'un même ancêtre régulier, s'est finalement imposée (Fig. 3), confortée à la fois par les données paléontologiques [23,27,28,74,76] et les résultats des méthodes d'analyse phylogénétique « modernes » utilisant principalement l'approche cladistique [70,73,76,79]. Ces analyses sont basées sur l'étude des caractères morphologiques fossilisés des premiers oursins irréguliers du Jurassique, les taxons étant traités le plus souvent à l'échelle du genre.

L'origine unique (monophylétisme) des oursins irréguliers à partir d'un ancêtre régulier (proche des Eodiadematidae), ainsi que les relations phylétiques entre les principaux groupes d'irréguliers jurassiques, concordent dans les différentes études (Fig. 3). Le cadre phylétique général étant fixé et les informations stratigraphiques connues par ailleurs, un scénario peut être proposé, afin de retracer les principaux événements évolutifs survenus au sein du groupe. Ainsi, on peut démontrer que le déplacement du périprocte est présent dès l'origine chez le plus ancien irrégulier connu, *Plesiochinus hawkinsi*, mais que la séparation complète entre périprocte et système apical (exocyclisme) s'est réalisée plusieurs fois indépendamment, suivant des modalités et des rythmes différents selon les groupes (entre le Jurassique inférieur pour les Eognathostomata et le Jurassique supérieur pour certains Microstomata). Exocyclisme et

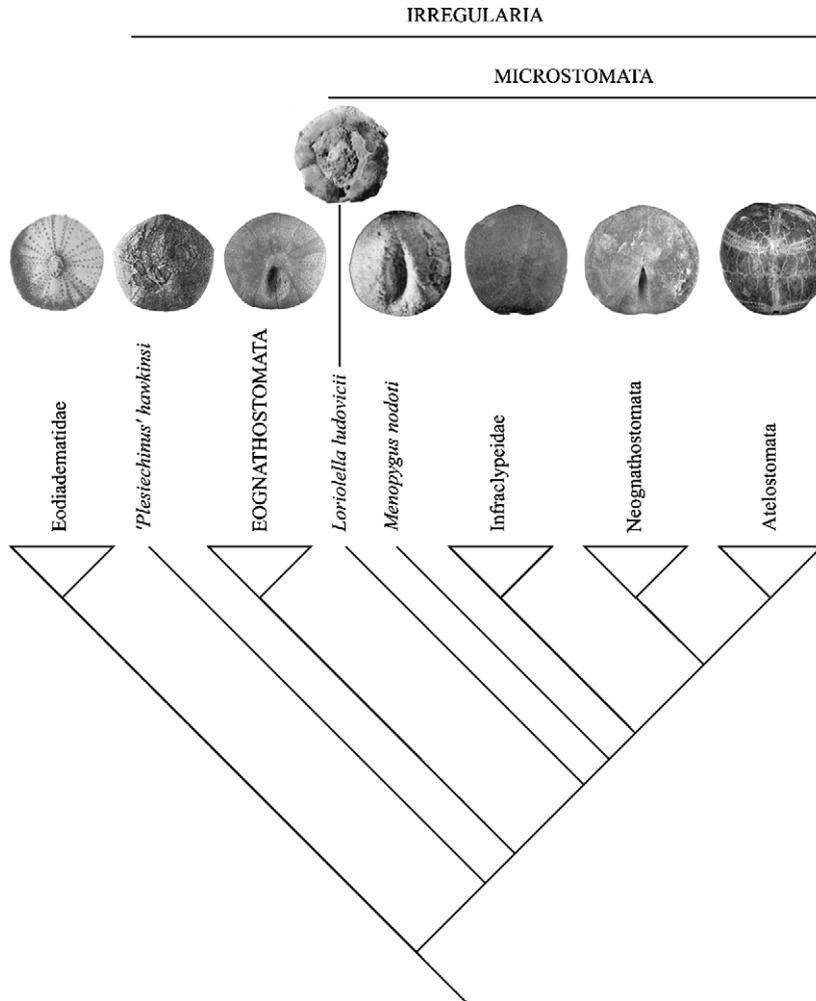


Fig. 3. Arbre synthétique des relations de parenté entre les principaux groupes d'irréguliers jurassiques, montrant l'enracinement de tous les oursins irréguliers au sein des réguliers Eodiadematidae [70]. D'après cet arbre, le plus ancien irrégulier connu, « *Plesiechinus* » *hawkinsi*, est le groupe frère de tous les autres irréguliers.

Fig. 3. Phylogenetic tree of principal groups of Jurassic irregular echinoids showing common ancestry with the “regular” urchins in the Eodiadematidae [70]. According to this tree, the oldest known irregular, “*Plesiechinus*” *hawkinsi*, is the sister group of all other irregular echinoids.

irrégularité ne sont donc pas synonymes [26] et ils le sont d'autant moins que certains groupes d'échinides réguliers amorcent une évolution vers l'exocyclisme. L'exocyclisme ne peut donc pas être considéré comme une apomorphie des irréguliers et ne permet pas de définir le groupe des irréguliers par opposition aux réguliers endocycliques. L'irrégularité doit être définie sur d'autres caractères morphologiques, non convergents. C'est le cas des piquants dont la forte densité et la miniaturisation sont présentes dès l'origine. L'apparition de l'irrégularité est donc un événement unique, accompagné par des changements morphologiques importants qui concernent les organes (piquants, pores ambulacraires, périprocte) et le squelette (symétrie bilatérale, appareil apical), ce dernier évoluant ensuite de façon conver-

gente (exocyclisme, bilatéralisation) dans les différentes lignées d'irréguliers [70].

Tous les changements morphologiques qui accompagnent l'émergence des oursins irréguliers sont associés à la spécialisation des fonctions biologiques de locomotion, de nutrition et de respiration ; ils illustrent le caractère adaptatif de la radiation des oursins irréguliers, à savoir la colonisation de nouveaux habitats qui s'accompagne d'une rapide diversification du groupe dès le Jurassique inférieur [29,30,74,75]. Ce caractère adaptatif est souvent accompagné de nombreuses convergences [80,83]. Chez les premiers irréguliers, exocyclisme et bilatéralisation du test mis à part, la plupart des caractères dits « adaptatifs » sont plutôt porteurs d'un bon signal phylétique (porteurs

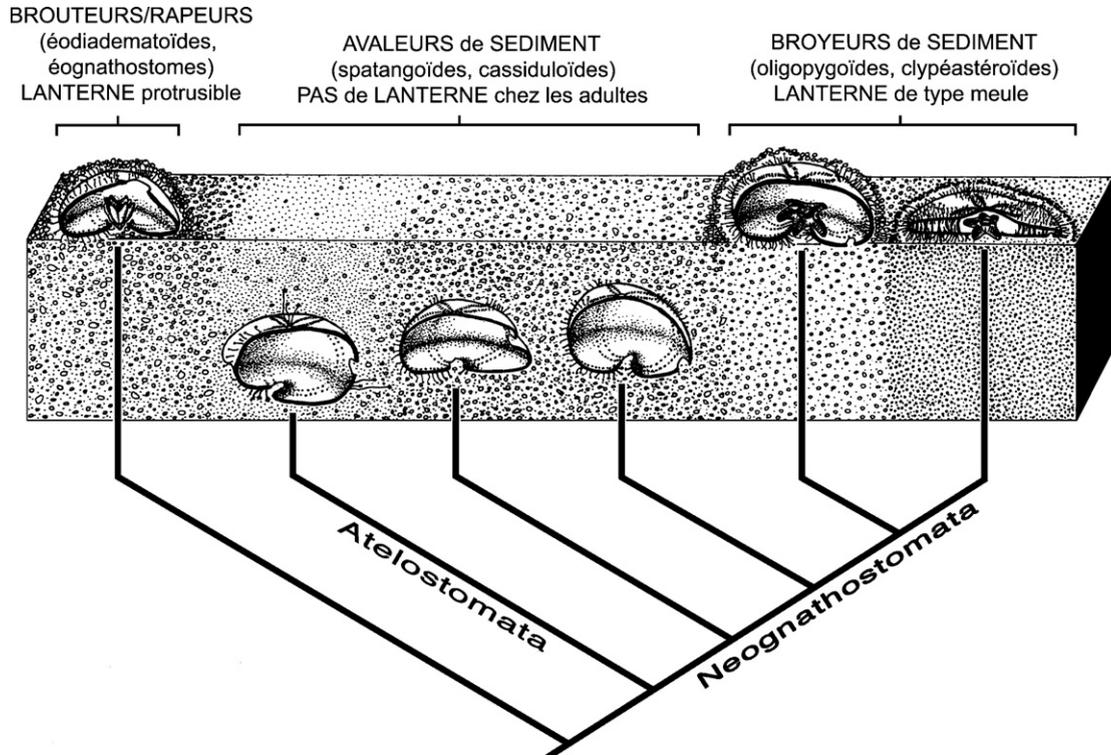


Fig. 4. Évolution de la lanterne et des préférences vis-à-vis des substrats chez les irréguliers [40]. Les éodiadématoïdes vivaient probablement partiellement enfouis ou couverts de sédiments plus ou moins grossiers. Les atélostomes (spatangoïdes et cassiduloïdes) sont profondément enfouis dans des sédiments fins (vase ou sable). Les gnathostomes (oligopygoïdes et clypéastéroïdes) vivent à la surface du sédiment en se recouvrant légèrement de sable ou de fins graviers.

Fig. 4. Evolution of the lantern and substrate preferences in the Irregularia. [40]. The eodiadematids were likely partially buried or covered in fine gravel or coarse sand. Spatangoids and cassiduloids are deeply burrowed into mud or fine to coarse sands. Gnathostomates such as oligopygoids and clypeasteroids are surface-dwellers, and are typically lightly covered in fine sands.

d'apomorphies qui permettent de définir les principaux groupes d'irréguliers). Cela s'explique par la rapide spécialisation de chaque groupe dans des niches écologiques contrastées [31,40,71,81].

La caractéristique commune à tous les irréguliers consiste en la miniaturisation et l'augmentation du nombre des piquants et des pieds ambulacraires, qui est interprétée comme l'adaptation à un mode de vie enfoui plus ou moins profondément, dans des sédiments de nature variée, sableuse à boueuse (Fig. 4). L'installation des oursins irréguliers dans les environnements à sédiments fins et meubles s'accompagne d'importants changements dans les stratégies de nutrition, qui s'illustrent très tôt (Jurassique inférieur) par la perte de la lanterne d'Aristote protrusible, et la réduction en taille de la bouche. Chez les irréguliers fouisseurs ou juste laboureurs, le principal mode de nutrition consiste en un mécanisme de prélèvement des particules nutritives contenues dans le sédiment par l'intermédiaire des pieds ambulacraires [81]. Ceux-ci, présents en grand nombre, sont utilisés pour saisir les

particules nutritives, puis les véhiculer jusqu'à la bouche pour ingestion. Chez les espèces qui fouissent profondément, telles que les spatanges (atélostomes) et les cassiduloïdes (éognathostomes), les particules sont avalées directement sans mastication. Dans ce cas, la lanterne d'Aristote est absente. Au contraire, la lanterne d'Aristote est présente chez les formes vivant à la surface du sédiment, chez les oligopygoïdes et les clypéastéroïdes (Fig. 4), ces derniers ayant redéveloppé une lanterne après une longue période d'absence « phylétique » chez leurs ancêtres cassiduloïdes [40]. En effet, ils utilisent leur lanterne pour écraser les particules sableuses et prélever les particules alimentaires à l'aide de leurs nombreux pieds ambulacraires, dont le développement très important permet une grande efficacité.

#### 3.4. Origine embryologique de l'exocyclisme

L'inventaire systématique de tous les échinides fossiles et actuels montre que le phénomène de déplacement

du périprocte n'est pas limité aux seuls irréguliers et se manifeste au moins huit fois indépendamment (dans huit lignées distinctes), au cours de l'évolution du groupe. Un seul de ces événements aboutit à l'exocyclisme (chez les irréguliers), les sept autres en restant à un stade où le périprocte est excentré au sein d'un appareil apical légèrement étiré (chez divers groupes de réguliers) [68]. Au cours de ces huit événements, le périprocte amorce toujours sa migration dans la même direction, celle qui sépare les zones de croissance I et V, dans l'axe de l'interambulacre 5. Pourtant, physiquement, 20 directions de migration sont possibles dans les lignes de suture séparant les 20 colonnes de plaques. Même si l'on considère que le périprocte (extraxial) doit préférentiellement migrer entre les zones de croissance axiales plutôt qu'au sein de ces zones, il reste cinq directions théoriques. Le fait que la même direction soit systématiquement retenue dans les huit événements identifiés ne peut relever du simple hasard (la probabilité est de  $1/390\,625$ ). L'explication est embryologique et liée au développement du système génital. Au début du développement, le stolon génital émet deux bourgeons qui se développent en divergeant, puis qui se rejoignent pour constituer l'anneau génital à partir duquel se formeront les gonades. L'anneau génital se forme toujours de la même manière et se ferme toujours dans l'axe de l'interambulacre 5. Il existe donc une « porte de sortie » privilégiée hors du cercle des génitales. C'est vers cette porte que se dirige le périprocte à huit reprises, comme autant de tentatives vers l'exocyclisme, mais seuls les irréguliers réussissent à la franchir, car le déplacement du périprocte y est suffisamment précoce pour permettre la sortie du tube digestif avant la fermeture de l'anneau génital.

#### 4. L'ordre des spatangues : modèle de radiations adaptatives

Dans sa théorie de la sélection naturelle, Darwin [5] suggère que tout caractère favorable sera sélectionné et transmis à la descendance. Si la pression de sélection perdure, le caractère diffusera à l'ensemble des individus de la population. Dans ce modèle, le processus évolutif influe sur les individus, mais aura éventuellement des conséquences à l'échelle macroévolutive (populations, espèces ou clades plus vastes). Si les archives paléontologiques ne permettent pas d'évaluer le succès reproducteur des individus fossiles, la sélection de clade et leur succès évolutif sur le long terme peuvent être reconnus. Lorsque la fixation d'un caractère fonctionnel dans un clade coïncide avec un épisode d'expansion et/ou de diversification, on parle souvent de radiation

adaptative, qui n'est qu'une expression macroévolutive du processus de sélection naturelle.

Les spatangues sont l'ordre d'oursins le plus diversifié depuis le Crétacé inférieur et représentent environ 25 % des espèces actuelles [29,30]. Leur succès évolutif remarquable résulte d'une longue radiation évolutive, où la diversification a été favorisée par l'adaptation à un mode de vie fouisseur dans des sédiments fins. Les spatangues sont, par exemple, les seuls oursins à pouvoir vivre dans des terriers creusés sous plusieurs centimètres de sédiments, dans des fonds boueux. Ils ont également eu un succès évolutif dans la colonisation des milieux profonds [77]. L'accès à de nouveaux environnements ou à de nouveaux modes de vie n'a été possible que par apparition de nombreux caractères adaptatifs, qui ne sont le plus souvent que des modifications de structures préexistantes (piquants, ambulacres). L'association de la grande diversité et du succès adaptatif des spatangues en font une parfaite illustration de la notion de radiation adaptative.

##### 4.1. L'histoire de la biodiversité au Crétacé

Les plus anciens spatangues ont été reconnus dans le Berriasien du Maroc [35]. Leur diversité suit une croissance relativement monotone jusqu'à l'Actuel (Fig. 5), mais cette tendance graduelle cache l'expression de plusieurs mécanismes évolutifs.

L'ensemble des espèces du début du Crétacé (Berriasien à Hauterivien) se cantonne aux marges occidentales de la Téthys. Elles vont progressivement coloniser le domaine intertropical au Crétacé inférieur, puis tous les continents au cours du Crétacé supérieur [50,52]. Durant cette période d'expansion, l'accroissement du nombre d'espèces dépend de l'apparition de formes endémiques à chaque nouveau territoire et à chaque nouvel environnement colonisé [84].

Au Crétacé, l'apparition de nouveaux caractères ou de nouvelles combinaisons de caractères favorise la diversification des spatangues [18,83]. Durant cette période, les innovations morphologiques s'accompagnent d'une augmentation du nombre de genres. Les caractères nouveaux sont souvent liés au mode de vie fouisseur (organisation des ambulacres, différenciation de la fonction des pieds ambulacraires, disposition et fonction des piquants, fascioles, creusement des pétales et du sillon antérieur, etc.). Dès le Crétacé supérieur, le taux d'apparitions s'amortit puis décroît (Fig. 5), si bien que l'augmentation du nombre de genres au Cénozoïque dépend d'un renouvellement faunique plus lent (moins d'extinctions) et d'une structuration des communautés de spatangues où les espèces nouvelles exploitent des

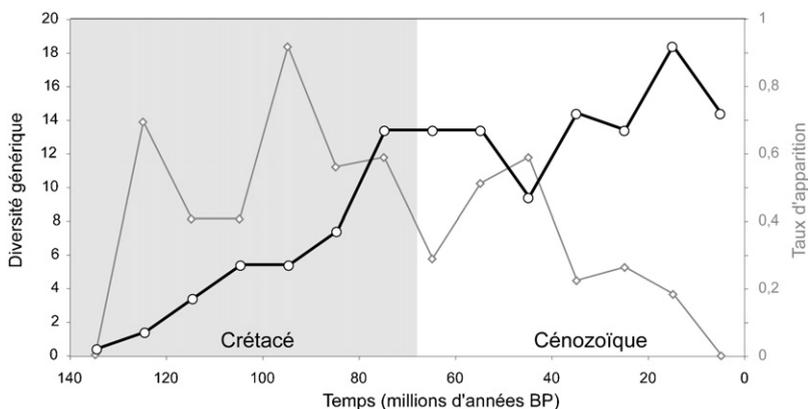


Fig. 5. Évolution de la diversité des spatangues depuis leur apparition au Crétacé inférieur. Les données sont extraites de la « Paleobiology Database » (<http://paleodb.org>). La diversité est mesurée comme le nombre de genres supposés présents et le taux d'apparition correspond à la proportion de genres nouveaux qui apparaissent dans chaque intervalle de temps.

Fig. 5. Evolutionary diversity of spatangoids during their appearance in the Lower Cretaceous. Data are from the “Paleobiology Database” (<http://paleodb.org>). Diversity is measured by the number of genera present and the rate of appearance corresponds to the proportion of new genera appearing during each time interval.

niches plus restreintes [32,55]. Une conséquence est qu'il cohabite en général davantage d'espèces sur les plates-formes continentales au Tertiaire qu'au Crétacé.

#### 4.2. L'adaptation des ambulacres aux échanges gazeux

Chez plusieurs groupes d'oursins irréguliers, l'évolution a sélectionné une différenciation et une spécialisation des ambulacres qui vont assurer des fonctions aussi variées que les échanges gazeux, la nutrition, l'entretien du terrier ou le chimiotactisme. La morphologie des pieds ambulacraires et des pores qui y sont associés dans le squelette seront évidemment modifiées par ces spécialisations. Sur la face aborale, les structures appelées pétales correspondent aux parties des ambulacres spécialisées pour les échanges gazeux. Les pieds ambulacraires y prennent la forme d'un sac aplati avec une paroi plus fine, des cloisonnements internes, une réduction des tissus nerveux et musculaires (Fig. 6A et B). Les pétales évoluent indépendamment chez les Spatangoida, Holasteroida, Cassiduloida, Clypeasteroida, ce qui inclut de la convergence et du parallélisme.

Chez les holastéroïdes (groupe frère des spatangues) (Fig. 6C), les ambulacres ne présentent souvent que des paires de pores arrondis, similaires à ceux des oursins réguliers. Il n'y a pas de pétales clairement différenciés. Dès le début de leur histoire, les spatangues développent des pieds ambulacraires spécialisés pour les échanges gazeux. Suivant les clades, la forme des pores et leur distribution à la surface du squelette vont varier, mais

les tendances évolutives enregistrent généralement une augmentation des surfaces d'échange.

Au sein du genre *Heteraster* (Fig. 6D), seule la branche postérieure des ambulacres pairs est spécialisée pour les échanges gazeux, avec des pieds ambulacraires très serrés, chacun associé à un pore interne arrondi et un pore externe allongé. L'accommodation des échanges gazeux s'effectue par intégration de pieds à fonction respiratoire dans l'ambulacre impair [82].

Le genre *Douvillaster* se caractérise par un ambulacre impair modifié en pétale, ce qui accroît d'autant la surface d'échanges gazeux [56]. Les pétales sont symétriques et particulièrement étendus, jusqu'à représenter plus de 15 % de la surface du squelette.

De grands pétales symétriques évoluent également chez *Mecaster* au Crétacé moyen [50] (Fig. 6E). Quatre des ambulacres se différencient en pétales, concaves. Le nombre et la taille des pores ambulacraires augmentent pour représenter également jusqu'à plus de 15 % de la surface du squelette.

Une adaptation accrue pour les échanges gazeux favorise la colonisation de milieux pauvres en oxygène disponible : les eaux sous-saturées (hypoxiques) que l'on trouve dans les sédiments fins et les eaux chaudes où la solubilité de l'oxygène est limitée (e.g. 4,41 ml de O<sub>2</sub> par litre à saturation à 30 °C, environ deux fois moins qu'à 1 °C). Ces adaptations permettent l'accès à un mode de vie enfoui dans des sédiments relativement confinés (sables fins, vases) ou les eaux littorales chaudes de la zone intertropicale. Les exemples fossiles montrent clairement que les adaptations des ambulacres favorisent l'implantation des spatangues dans des eaux peu

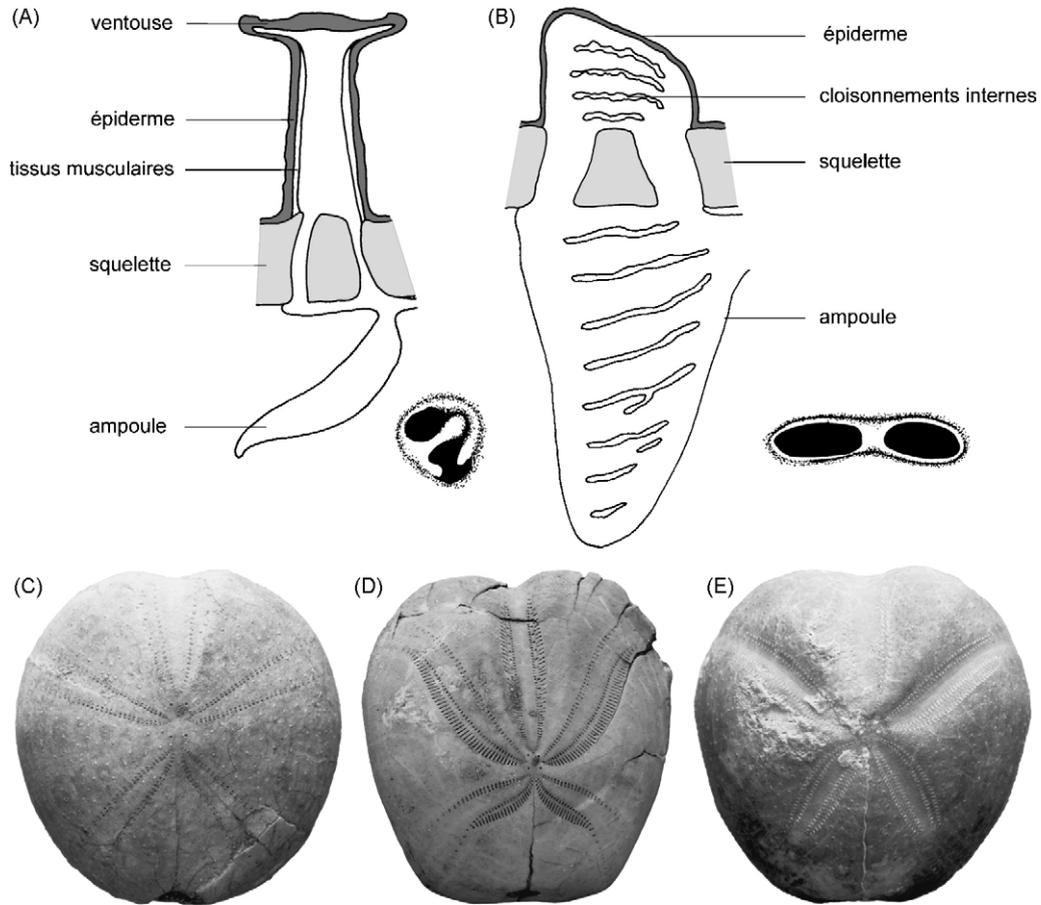


Fig. 6. Adaptations des ambulacres aux échanges gazeux chez les spatangues. A. Coupe transversale d'un pied ambulacraire non spécialisé et morphologie de la paire de pores associée, chez *Spatangus purpureus* [72]. B. Coupe transversale d'un pied ambulacraire spécialisé pour les échanges gazeux et morphologie de la paire de pores associée, chez *Hemiaster expergitus* [72]. C–E. Comparaison des adaptations des ambulacres pour les échanges gazeux chez trois oursins irréguliers. C. *Holaster intermedius*, fait partie du groupe frère des spatangues et ne développe pas de pétales différenciés, les paires de pores restent non spécialisées. D. *Heteraster oblongus*, un spatangue du Crétacé inférieur chez qui une partie de chaque ambulacre est différenciée pour les échanges gazeux. E. *Mecaster cubicus*, un spatangue du Crétacé supérieur qui développe de larges pétales, concaves, où chaque pied ambulacraire est spécialisé pour les échanges gazeux.

Fig. 6. Adaptations of the ambulacra for gas exchange in spatangoids. A. Transverse section of an unmodified tube foot and morphology of the associate pore pair from *Spatangus purpureus* [72]. B. Transverse section of a tube foot specialized for gas exchange and morphology of the associate pore pair from *Hemiaster expergitus* [72]. C–E. Comparison of adaptations in ambulacra for gas exchange in three irregular urchins. C. *Holaster intermedius*, part of the sister group to spatangoids, does not have differentiated petaloids and the pore pairs are of the plesiomorphic, unspecialized type. D. *Heteraster oblongus*, a lower Cretaceous spatangoid in which a part of each ambulacrum is specialized for gas exchange. E. *Mecaster cubicus*, an upper Cretaceous spatangoid that develops large, slightly sunken petaloids in which each tube foot is specialized for gas exchange.

profondes dont seuls les fonds sableux étaient occupés par d'autres oursins à grands pétales (les cassiduloïdes).

#### 4.3. L'adaptation des piquants au mode de vie fouisseur

Avec l'acquisition d'un mode de vie fouisseur, les piquants des spatangues assurent les fonctions locomotrices et le maintien du sédiment, alors qu'ils servent plutôt à la protection chez les oursins réguliers. Les

piquants des spatangues primitifs sont de deux types : des piquants primaires, aciculaires, articulés sur de petits tubercules perforés et crénelés (Fig. 7D) et des soies secondaires portées par de fins granules. Pour comparaison, les fouisseurs, comme l'espèce actuelle *Brissus latecarinatus* (Fig. 7A et B), possèdent des piquants de morphologies variées, différenciés en relation avec leurs fonctions et leur position sur le test. Les adaptations communes à la majorité des spatangues comprennent :

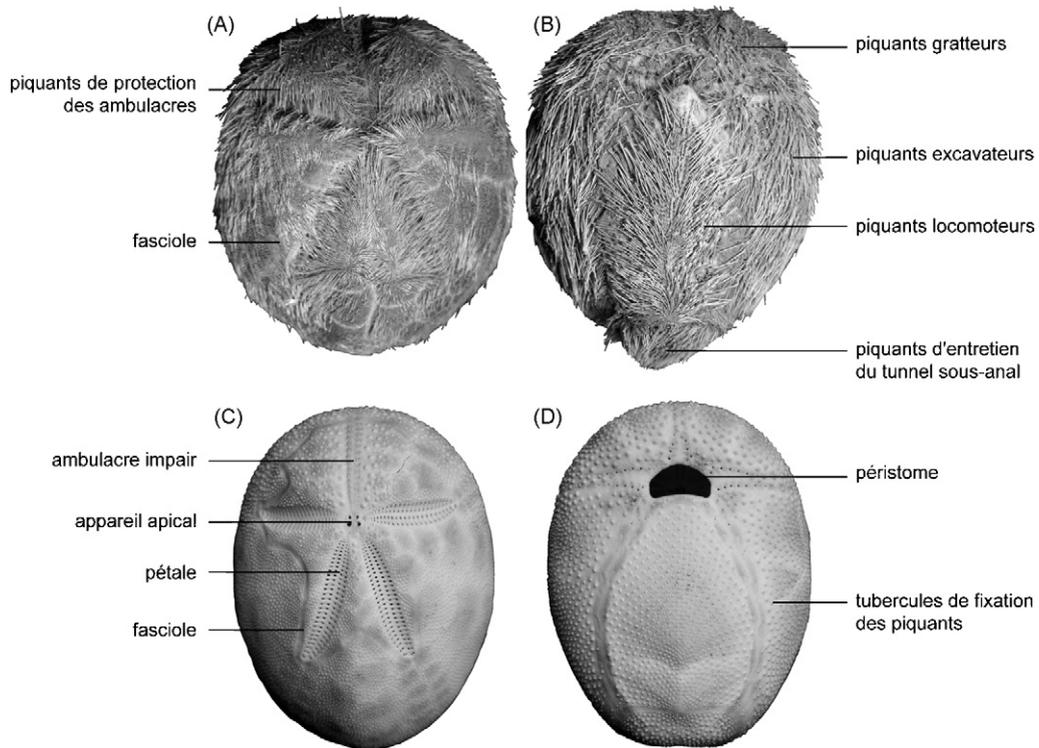


Fig. 7. Différenciation de la forme et de la fonction des piquants chez les spatangues. A, B. Squelette de *Brissus latecarinatus* encore recouvert de ses piquants. A. Face aborale. B. Face orale. C, D. Test dénudé de *Brissus unicolor* montrant les tubercules sur lesquels s'insèrent les différents types de piquants. C. Face aborale. D. Face orale.

Fig. 7. Differentiation of the form and function of spines in spatangoids. A, B. Skeleton of *Brissus latecarinatus* still covered with spines. A. Aboral surface. B. Oral surface. C, D. Denuded test of *Brissus unicolor* showing tubercles upon which the spines are mounted. C. Aboral surface. D. Oral surface.

- une densification des piquants primaires le long de l'ambulacre impair, pour la protection des pieds ambulacraires (Fig. 7A) ; ce caractère est une apomorphie des spatangues ;
- une différenciation des piquants de la face adorale (Fig. 7B), qui deviennent courbes et se terminent en spatule pour une meilleure traction sur le sédiment ;
- la différenciation de soies secondaires en clavules, très fins piquants organisés en bandes très denses sur le test : les fascioles (Fig. 7C) ; ces fascioles sont un caractère adaptatif majeur pour la colonisation des environnements boueux.

En général, la densité de piquants varie fortement en fonction de la granulométrie du sédiment. Plus les sédiments sont fins, plus la densité des piquants a tendance à augmenter [72] et mieux les fascioles seront exprimés [51,86]. La densité accrue de piquants protège la surface du test, et les clavules assureront une consolidation des parois du terrier à l'aide d'un dépôt de mucus. Ces structures sont apparues plusieurs fois dans l'évolution

des oursins irréguliers et des spatangues, en particulier [54,78,85].

## 5. La diversification des modes de reproduction et de développement

### 5.1. La réduction et la disparition du stade larvaire

Le mode de reproduction des invertébrés, et tout particulièrement les formes marines, s'accompagne classiquement de la production des gamètes mâles et femelles dans le milieu aquatique, environnement où se déroulent ensuite aussi bien la fécondation que le développement larvaire et l'ontogenèse postlarvaire. À de rares exceptions près, cette séquence a été adoptée par tous les échinodermes et notamment les échinides. Toutefois, parmi les divers clades ont émergé des modes de reproduction originaux, au cours desquels les femelles produisent de gros œufs riches en réserves nutritives et moins nombreux. Ces œufs sont peu ou pas dispersés dans le milieu aquatique, la fécondation pouvant même se faire *in situ* sur le test de la femelle. Ces

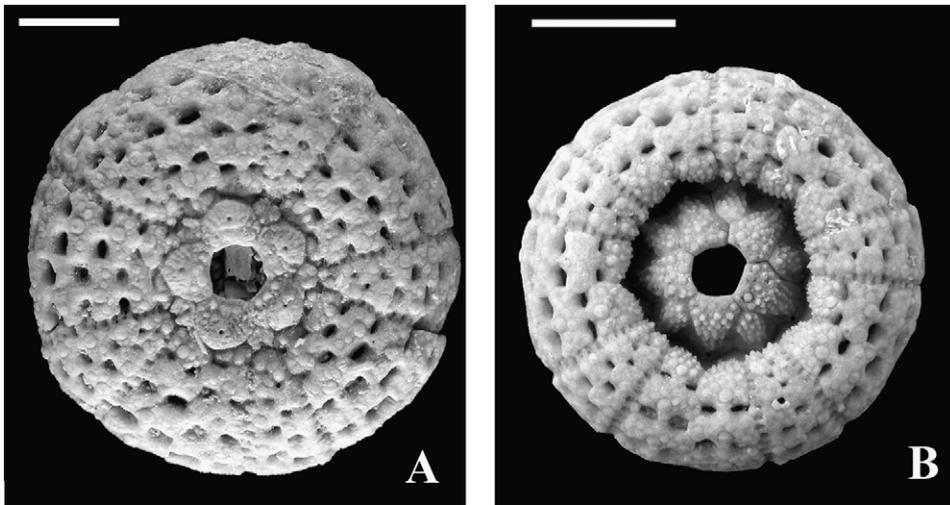


Fig. 8. Mâle (A) et femelle (B) de l'oursin « marsupial » *Temnotrema bigoti* du Pliocène de Vendée (d'après [14]). La femelle se distingue nettement du mâle par la dépression incubatrice qui cerne l'appareil apical (au centre). Barre d'échelle : 5 mm.

Fig. 8. Male (A) and female (B) of a “marsupial” urchin, *Temnotrema bigoti* from the Pliocene of Vendée (after [14]). The female is distinguished from the male by a brood pouch surrounding the apical system (center). Scale bar: 5 mm.

modes de reproduction sont associés à une réduction, voire une disparition du stade larvaire : la larve reste près du fond et se nourrit des réserves de l'œuf, ou le développement est direct sans aucun stade larvaire. Ce dernier cas peut s'accompagner d'un comportement de soin parental assez inattendu chez des oursins. Les femelles se distinguent alors des mâles (dimorphisme sexuel) en développant des poches incubatrices. Ce mode de reproduction a souvent été qualifié de marsupialisme et les espèces concernées « d'échinodermes marsupiaux ». Le marsupialisme n'est pas spécifique d'un type d'échinoderme particulier et on en connaît des exemples aussi bien chez les échinides que chez les astérides, les ophiurides ou les holothurides [57].

### 5.2. Les oursins incubants

Les oursins marsupiaux sont des oursins dépourvus de stade larvaire pélagique, qui ont un développement direct. Les femelles pratiquent l'incubation des œufs fécondés et des jeunes, soit directement entre leurs piquants (comme chez certains cidaridés), soit dans une structure spécifiquement dévolue à cette fonction, le marsupium. Le test des femelles est alors plus ou moins modifié. Il montre des marsupiums qui vont de simples renforcements du péristome à des dépressions prononcées, radiales ou circulaires, en face aborale (Fig. 8), voire à des structures quasi internes (Fig. 9). Les deux premiers types de marsupiums ont évolué via de simples allométries de croissance : la membrane péristomienne ou les plaques ambulacraires croissent davantage et se

creusent. Il s'agit des oursins « marsupiaux » les plus courants. Le dernier type, connu chez seulement deux espèces d'oursins irréguliers antarctiques, qualifiés parfois d'oursins « accoucheurs » correspond au développement d'une structure extraxiale originale : une vaste invagination se met en place à l'intérieur du cercle des plaques génitales, sous l'appareil apical (Fig. 9). Ce marsupium communique avec l'eau libre par un orifice étroit fermé par des plaques articulées s'ouvrant, le moment venu, comme des portes pour permettre la « naissance » des juvéniles [7,41]. L'incubation reste topologiquement externe, mais elle est totalement protégée à l'intérieur du test. Lorsque les poches incubatrices ne sont fermées que par des piquants, les jeunes sont en contact avec le milieu ambiant et ils peuvent se nourrir des particules piégées dans les poches. Dans le cas où les poches sont internes, pour nourrir les juvéniles, la mère doit créer un courant à l'aide de ses piquants, y compris ceux qui tapissent l'intérieur des poches. Il a été observé que les jeunes passaient plusieurs mois (neuf mois chez *Abatus cordatus*) à l'abri sur le test de leur mère. Par ailleurs, plus les poches sont en position interne, plus l'investissement parental est important, moins les jeunes sont nombreux et plus ils atteignent une grande taille avant leur « naissance ».

Les cas de marsupialisme se rencontrent tant chez les oursins réguliers que chez les irréguliers et dans des ordres bien différents [62]. Il s'agit vraisemblablement d'une stratégie de reproduction particulière, peut-être en liaison avec la quantité de nourriture disponible [3,4]. Cette stratégie est bien développée chez les formes antarctiques actuelles, qui minimisent à la

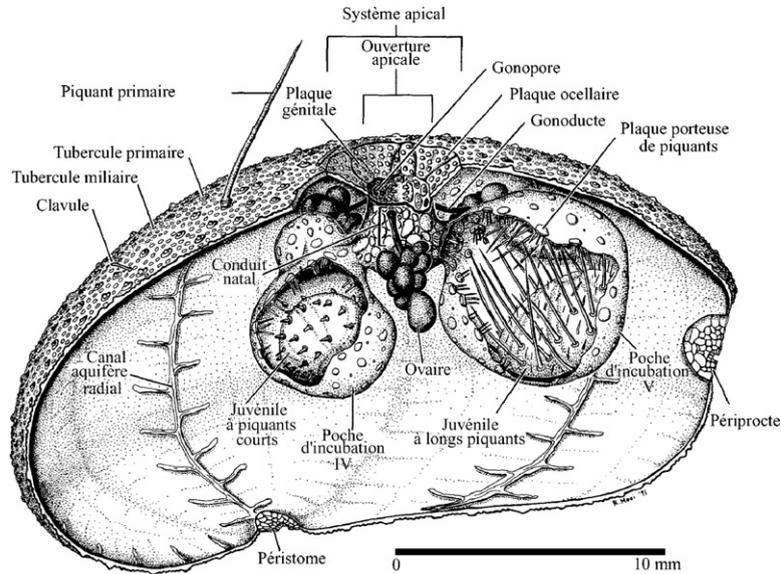


Fig. 9. Coupe longitudinale de l'oursin « accoucheur » actuel *Antrechinus mortenseni*, de l'Antarctique [41]. La coupe fait apparaître, à l'intérieur du test d'une femelle, deux poches incubatrices contenant chacune un juvénile à un stade de développement différent. Sont également visibles différents organes (gonoductes, ovaires, canaux aquifères...) et le conduit par lequel seront expulsés les juvéniles, au moment de leur libération dans le milieu extérieur via l'ouverture apicale.

Fig. 9. Longitudinal section of a female of an extant Antarctic brooder, *Antrechinus mortenseni* [41]. This interior view of the test shows two brood pouches, each of which contains a juvenile at a different stage of development. Also shown are different internal organs (gonoducts, ovaries, water vessels, etc.) and the birth canal through which the young move as they are released to the external environment through enlargement of the apical aperture.

fois le nombre d'œufs et leur dispersion tout en allouant beaucoup d'énergie à la reproduction dans les niches écologiques extrêmes des régions sud-polaires. Dans le fossile, elle est connue depuis la fin du Crétacé, notamment en Antarctique, et était très développée à la fin du Miocène et au Pliocène tant en région australe qu'en région nord-atlantique et boréale, notamment en Europe du Nord [14].

Dans les mers actuelles, la plupart des espèces d'oursins marsupiaux sont inféodées aux eaux antarctiques [36,57]. Elles appartiennent essentiellement aux Schizasteridae (formes exclusivement incubantes) ou aux Cidaridae (avec également des formes non incubantes) [63] et plus occasionnellement aux Urechinidae [11]. Quelques autres espèces ne sont pas spécifiquement antarctiques, mais sont, soit localisées dans des zones tempérées de l'hémisphère austral (Australie, Afrique du Sud), soit de manière exceptionnelle dans des eaux très profondes, bathyales, hors du domaine austral (cas d'un Neolampadidae de Mer de Chine et d'un Temnopleuridae de l'Atlantique nord).

Compte tenu du caractère quasi endémique des échinides marsupiaux actuels aux régions australes, le développement du marsupialisme chez les échinides fossiles a généralement été interprété comme marqueur

d'eau froide et, par extension, de refroidissement climatique [20,53,66,75]. Prenant en compte le fait que quelques espèces ne sont pas spécifiquement antarctiques, McNamara [36] a amendé cette interprétation en suggérant que le marsupialisme était simplement une réponse à l'instabilité de l'environnement. Toutefois, cette nouvelle interprétation intégrait des échinides dits marsupiaux, mais dépourvus de poches marsupiales, les jeunes étant simplement portés par les femelles. Sachant que, bien souvent, les échinides incubants munis de marsupiums profondément inscrits dans le test des femelles sont exposés à des eaux froides, de profondeur variable, le marsupialisme incubant chez les échinides est peut-être le marqueur d'un signal océanographique où la température de l'eau joue un rôle important. Soit le milieu de vie de ces échinides est en permanence baigné par des eaux froides, soit le milieu de vie est instable, soumis à des fluctuations thermiques dues à des refroidissements récurrents liés aux courants [21]. La permanence des eaux froides est un phénomène qui affecte plus vraisemblablement les eaux profondes, notamment en Antarctique, l'instabilité du milieu étant un phénomène plus à même d'intervenir en zone peu profonde, quel que soit le contexte géographique. Selon Poulin et al. [62], le grand nombre d'invertébrés incubants

présents en Antarctique peut être interprété comme le résultat d'un processus de spéciation intervenu durant les périodes les plus froides, notamment pendant les phases où la banquise était permanente. Dans le contexte antarctique finicénozoïque, il est cependant difficile de faire la part de l'influence des variations thermiques et de l'influence des instabilités banquises/débâcles sur la stratégie de reproduction des échinides, tant la température y était globalement froide, même en période de réchauffement. D'autres interprétations font moins appel à l'idée d'un refuge glaciaire et privilégient le rôle du courant circumantarctique. Ce grand courant, séparant les eaux antarctiques du reste de l'océan mondial, a conduit à l'isolement des faunes antarctiques, favorisant ainsi leur diversification *in situ*, via des processus d'évolution vicariante [58–60]. Toutefois, cette hypothèse, si elle s'avère pertinente pour l'Antarctique, ne permet pas d'expliquer pourquoi à la même époque, sur les côtes nord-ouest de l'Europe, le marsupialisme est devenu le mode de reproduction prédominant chez de nombreuses lignées d'échinides réguliers [11,47].

## 6. Conclusions

L'évolution des échinides est une combinaison de restructurations architecturales du squelette et de modifications d'organes, parmi lesquelles le développement d'une symétrie bilatérale, accompagnée de la migration de l'anus et de la différenciation des ambulacres, et la diversification des modes de nutrition, de locomotion et de reproduction sont les plus spectaculaires. Moins développées dans cet article, mais tout aussi fondamentales, d'étonnantes adaptations morphologiques sont associées à l'enfouissement dans la vase, la vie sous les vagues déferlantes ou l'implantation en milieu abyssal. Les oursins modernes sont bien différents de leurs ancêtres du Paléozoïque ou du Mésozoïque. Ils permettent d'illustrer de nombreux aspects de l'évolution, que ce soit à grande échelle (radiations évolutives), ou au niveau de mécanismes plus intimes (convergences adaptatives, relations développement–évolution...). Les oursins fournissent ainsi une large palette d'exemples d'évolution que n'aurait pas désavouée Darwin !

## Références

- [1] C.G. Barras, Phylogeny of the Jurassic to Early Cretaceous 'disasteroid' echinoids (Echinoidea: Echinodermata), and the origins of spatangoids and holasteroids, *J. Syst. Palaeontol.* 5 (2007) 133–161.
- [2] T. Ceranka, Symmetry disorders of the test of the Miocene echinoid *Echinocyamus* from Poland, *Acta Palaeontol. Pol.* 5 (2007) 503–518.
- [3] A. Clarke, Temperature and embryonic development in polar marine invertebrates, *Int. J. Invert. Reprod.* 5 (1982) 71–82.
- [4] A. Clarke, in: K.R. Kerry, G. Hempel (Eds.), *Temperature and evolution: Southern Ocean cooling and the Antarctic marine fauna. Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation*, Springer Verlag, Berlin, 1990, pp. 9–22.
- [5] C. Darwin, *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, John Murray, London, 1859.
- [6] B. David, Origins of the deep-sea holasteroid fauna, in: C.R.C. Paul, A.B. Smith (Eds.), *Echinoderm Phylogeny and Evolutionary Biology*, Clarendon Press, Oxford, UK, 1988, pp. 331–346.
- [7] B. David, R. Mooi, An echinoid that "gives birth": morphology and systematics of a new Antarctic species, *Urechinus mortenseni* (Echinodermata, Holasteroidea), *Zoomorphology* 110 (1990) 75–89.
- [8] 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.
- [9] 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, Netherlands*, 1998, pp. 21–28.
- [10] B. David, R. Mooi, Comprendre les échinodermes : la contribution du modèle extraxial-axial, *Bull. Soc. Geol. France* 170 (1999) 91–101.
- [11] B. David, T. Choné, A. Festeau, R. Mooi, C. De Ridder, Biodiversity of Antarctic echinoids: a comprehensive and interactive database, *Sci. Marina* 69 (2005) 201–203.
- [12] B. David, B. Lefebvre, R. Mooi, R. Parsley, Are homalozoans echinoderms? An answer from the extraxial-axial theory, *Paleobiology* 26 (2000) 529–555.
- [13] B. David, R. Mooi, M. Telford, The ontogenetic basis of Lovén's rule clarifies homologies of the echinoid peristome, in: R.H. Emson, A.B. Smith, A.C. Campbell (Eds.), *Echinoderm Research 1995*, Balkema, Rotterdam, Netherlands, 1995, pp. 155–164.
- [14] J.C. Dudicourt, D. Néraudeau, P. Nicollet, L. Ceulemans, F. Boutin, Une faune remarquable d'échinides marsupiaux dans le Pliocène de Vendée (Ouest de la France), *Bull. Soc. Geol. France* 176 (2005) 545–557.
- [15] J.W. Durham, Phylogeny and evolution, in: R.C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata 3, Echinozoa, Echinoidea*, Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder and Lawrence, USA, 1966, 266–269.
- [16] J.W. Durham, R.V. Melville, A classification of echinoids, *J. Paleontol.* 31 (1957) 242–272.
- [17] J.W. Durham, C.D. Wagner, Glossary of morphological terms applied to echinoids, in: R.C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata 3, Echinozoa, Echinoidea*, Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder and Lawrence, USA, 1966, pp. 251–257.
- [18] G.J. Eble, Contrasting evolutionary flexibility in sister groups: disparity and diversity in Mesozoic atelostomate echinoids, *Paleobiology* 26 (1) (2000) 56–79.
- [19] H.B. Fell, Cidaroids, Diademataceae, in: R.C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata 3, Echinozoa, Echinoidea*, Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder and Lawrence, USA, 1966, 312–338.
- [20] A.G. Fischer, Essay review of descriptive palaeoclimatology, *Am. J. Sci.* 261 (1963) 282–293.

- [21] R.J. Foster, Eocene echinoids and the Drake Passage, *Nature* 249 (5459) (1974) 751.
- [22] P. Gosselin, M. Jangoux, From competent larva to exotrophic juvenile: a morphofunctional study of the perimetamorphic period of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea), *Zoomorphology* 118 (1998) 31–43.
- [23] H.L. Hawkins, Morphological studies on the Echinoidea Holoctypoida and their allies. XII. Pseudopygaster, a new type of the Echinoidea Exocyclica from the Middle Lias of Persia, *Geol. Mag.* 69 (1922) 213–222.
- [24] H. Hess, Ueber einige Echiniden aus Dogger und Malm des Schweizer Juras, *Eclog. Geol. Helv.* 64 (1971) 611–633.
- [25] M. Jensen, Morphology and classification of the Euechinoidea Bronn, 1860 – a cladistic analysis, *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i Kjobenhavn* 143 (1981) 7–99.
- [26] W. Jesionek-Szymanska, Remarks on the structure of the apical system of irregular echinoids, *Acta Palaeontol. Pol.* 4 (1959) 339–353.
- [27] W. Jesionek-Szymanska, On a new pygasterid (Echinoidea) from the Jurassic (Middle Lias) of Nevada, U.S.A., *Acta Palaeontol. Pol.* 15 (1970) 411–423.
- [28] W. Jesionek-Szymanska, On a new galeropygid genus (Echinoidea) from the Jurassic (Upper Lias) of Morocco, *Acta Palaeontol. Pol.* 23 (1978) 187–195.
- [29] P.M. Kier, Evolutionary trends and their functional significance in the post-Paleozoic echinoids, *J. Paleontol. Suppl.* 48 (1974) 1–96.
- [30] P.M. Kier, *Nortonechinus* and the ancestry of the cidarid echinoids, *J. Paleontol.* 42 (1968) 1163–1170.
- [31] P.M. Kier, Rapid evolution in echinoids, *Palaeontology* 25 (1982) 1–9.
- [32] A. Kroh, J.H. Nebelsick, Echinoid assemblages as a tool for palaeoenvironmental reconstruction - an example from the Early Miocene of Egypt, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 201 (2003) 157–177.
- [33] C.J. Lowe, L. Issel-Tarver, G.A. Wray, Gene expression and larval evolution: changing roles of distal-less and orthodenticle in echinoderm larvae, *Evol. Dev.* 4 (2002) 111–123.
- [34] K. Märkel, On the teeth of the recent cassiduloid *Echinolampas depressa* Gray, and some Liassic fossil teeth nearly identical in structure (Echinodermata, Echinoidea), *Zoomorphology* 89 (1978) 125–144.
- [35] M. Masrour, Succession des peuplements d'échinides du Crétacé inférieur dans le Haut Atlas atlantique (Maroc) ; révision systématique et intérêt stratigraphique, *Geobios* 37 (2004) 595–617.
- [36] K.J. McNamara, Diversity of Cenozoic marsupiate echinoids as an environmental indicator, *Lethaia* 27 (1994) 257–268.
- [37] R.V. Melville, Dentition and relationships of the echinoid genus *Pygaster* J.L.R. Agassiz, 1836, *Palaeontology* 4 (1961) 243–246.
- [38] L.W. Mintz, The Origins, Phylogeny, Descendants of the Echinoid Family Disasteridae A. Gras, 1848, Unpublished Ph.D. thesis, University of Berkeley, 1966, 314 p.
- [39] L.W. Mintz, Echinoids of the Mesozoic families Collyritidae d'Orbigny, 1853 and Disasteridae Gras, 1848, *J. Paleontol.* 42 (1968) 1272–1288.
- [40] R. Mooi, Paedomorphosis, Aristotle's lantern, and the origin of the sand dollars (Echinodermata: *Clypeasteroidea*), *Paleobiology* 16 (1990) 25–48.
- [41] R. Mooi, B. David, Ontogeny and origin of the brooding system in Antarctic urchinid sea urchins (Echinoidea: Holasteroidea), *Zoomorphology* 113 (1993) 69–78.
- [42] R. Mooi, B. David, Evolution within a bizarre phylum: homologies of the first echinoderms, *Am. Zool.* 38 (1998) 965–974.
- [43] R. Mooi, B. David, What a new model of skeletal homologies tells us about asteroid evolution, *Am. Zool.* 40 (2000) 326–339.
- [44] R. Mooi, B. David, Radial symmetry, the anterior/posterior axis, and echinoderm Hox genes, *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39 (2008) 43–62.
- [45] 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, Netherlands, 1994, pp. 87–95.
- [46] R. Mooi, B. David, G. Wray, Arrays in rays: terminal addition in echinoderms and its correlation with gene expression, *Evol. Dev.* 7 (2005) 542–555.
- [47] V.B. Morris, M. Byrne, Involvement of two Hox genes and Otx in echinoderm body-plan morphogenesis in the sea urchin *Holopneustes purpurascens*, *J. Exp. Zool. B (Mol. Dev. Evol.)* 304 (2005) 456–467.
- [48] T. Mortensen, A monograph of the Echinoidea. I.4 Holoctypoida and Cassiduloida, Reitzel, Copenhagen, Denmark 1948, 363 p.
- [49] E. Nardin, B. Lefebvre, B. David, R. Mooi, La radiation des échinodermes au Paléozoïque inférieur, l'exemple des blastozoaires, *C. R. Palevol.* 7, in press.
- [50] D. Néraudeau, Hemiasterid echinoids (Echinodermata: Spatangoida) from the Cretaceous Tethys to the present-day Mediterranean, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 110 (1994) 319–344.
- [51] D. Néraudeau, P. Moreau, Paléocologie et paléobiogéographie des faunes d'échinides du Cénozoïque nord-aquitain (Charente-Maritime), *Geobios* 22 (1989) 293–324.
- [52] D. Néraudeau, B. Mathey, Biogeography and diversity of South Atlantic Cretaceous echinoids: implications for circulation patterns, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 156 (2000) 71–88.
- [53] D. Néraudeau, S. Barbe, D. Mercier, J. Roman, Signatures paléoclimatiques des échinides du Néogène final atlantique à faciès redonien, *Ann. Paleontol.* 89 (2003) 153–170.
- [54] D. Néraudeau, B. David, C. Madon, Tuberculation in spatangoid fascioles: delineating plausible homologies, *Lethaia* 31 (1998) 323–334.
- [55] D. Néraudeau, E. Goubert, D. Lacour, J.M. Rouchy, Changing biodiversity of Mediterranean irregular echinoids from the Messinian to the present-day, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 175 (2001) 43–60.
- [56] C. Neumann, The mode of life and paleobiogeography of the genus *Douvillaster* Lambert (Echinoidea: Spatangoida) as first recorded in the Lower Cretaceous (Albian of Spain), *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen* 18 (1996) 257–265.
- [57] D. Pawson, Antarctic echinoderms: history, distribution, ecology, 1968–1993, in: B. David, A. Guille, J.P. Féral, M. Roux (Eds.), *Echinoderms through Time*, Balkema, Rotterdam, Netherlands, 1994, pp. 99–110.
- [58] J.S. Pearse, I. Bosch, Brooding in the Antarctic: Östergren had it nearly right, in: B. David, A. Guille, J.P. Féral, M. Roux (Eds.), *Echinoderms Through Time*, Balkema, Rotterdam, Netherlands, 1994, pp. 111–120.
- [59] J.S. Pearse, S.J. Lockhart, Reproduction in cold water: paradigm changes in the 20th century and a role for cidaroid sea urchins, *Deep-Sea Res. Pt. II* 51 (2004) 1533–1549.
- [60] J.S. Pearse, R. Mooi, S.J. Lockhart, A. Brandt, Brooding and species diversity in the Southern Ocean: selection for brooders or

- speciation within brooding clades?, in: I. Krupnik, M.A. Lang, and S.E. Miller, (Eds.), *Smithsonian at the Poles: Contributions to International Polar Year Science. Proceedings of Smithsonian at the Poles Symposium*, Smithsonian Institution Scholarly Press, 2009, in press.
- [61] G.M. Philip, R.J. Foster, Marsupiate Tertiary echinoids from south-eastern Australia and their zoogeographic significance, *Paleontology* 14 (1971) 666–695.
- [62] E. Poulin, A.T. Palma, J.P. Féral, Evolutionary versus ecological success in Antarctic benthic invertebrates, *Trends Ecol. Evol.* 17 (2002) 218–222.
- [63] G.M. Philip, Classification of echinoids, *J. Paleontol.* 39 (1965) 45–62.
- [64] E.P.F. Rose, Holoctypoid echinoids and their classification, in: J.M. Lawrence (Ed.), *International Echinoderms Conference*, Tampa Bay, Balkema, Rotterdam, Netherlands, 1982, pp. 145–152.
- [65] E.P.F. Rose, J.B.S. Olver, Jurassic echinoids of the family Menopygidae: implications for the evolutionary interpretation and classification of early Irregularia, in: R.D. Burke, P.V. Mladenov, P. Lambert, R.L. Parsley (Eds.), *Echinoderm Biology*, Balkema, Rotterdam, Netherlands, 1988, pp. 149–158.
- [66] F.W.E. Rowe, L.L. Vail, The distribution of Tasmanian echinoderms in relation to southern Australian biogeographic provinces, in: J.M. Lawrence (Ed.), *Echinoderms: Proceedings of the International Conference*, Tampa Bay, Balkema, Rotterdam, Netherlands, 1982, pp. 219–225.
- [67] T. Saucède, D. Néraudeau, An ‘Elvis’ echinoid, *Nucleopygus (Jolyclypus) jolyi*, from the Cenomanian of France: phylogenetic analysis, sexual dimorphism and neotype designation, *Cret. Res.* 27 (2006) 542–554.
- [68] T. Saucède, R. Mooi, B. David, Combining embryology and paleontology: origins of the anterior-posterior axis in echinoids, *C. R. Palevol.* 2 (2003) 399–412.
- [69] T. Saucède, R. Mooi, B. David, Evolution to the extreme: origins of the highly modified apical system in pourtalesiid echinoids, *Zool. J. Linn. Soc. Lond.* 140 (2004) 137–155.
- [70] T. Saucède, R. Mooi, B. David, Phylogeny and origin of Jurassic irregular echinoids (Echinodermata: Echinoidea), *Geol. Mag.* 144 (2007) 1–28.
- [71] A.B. Smith, A comparative study of the life style of two Jurassic irregular echinoids, *Lethaia* 11 (1978) 57–66.
- [72] A.B. Smith, The structure, function and evolution of tube feet and ambulacral pores in irregular echinoids, *Palaeontology* 23 (1980) 39–84.
- [73] A.B. Smith, Implications of lantern morphology for the phylogeny of post-Paleozoic echinoids, *Palaeontology* 24 (1981) 779–801.
- [74] A.B. Smith, Tooth structure of the pygasteroid sea urchin *Plesiechinus*, *Palaeontology* 25 (1982) 891–896.
- [75] A.B. Smith, *Echinoid Paleobiology*, Special Topics in Palaeontol, Allen & Unwin, London, 1984, 190 p.
- [76] A.B. Smith, L. Anzalone, *Loriolella*, a key taxon for understanding the early evolution of irregular echinoids, *Palaeontology* 43 (2000) 303–324.
- [77] A.B. Smith, B. Stockley, The geological history of deep-sea colonization by echinoids: roles of surface productivity and deep-water ventilation, *Proceed. Roy. Soc. Lond. B* 272 (2005) 865–869.
- [78] A.B. Smith, B. Stockley, Fasciole pathways in spatangoid echinoids: a new source of phylogenetically informative characters, *Zool. J. Linn. Soc. Lond.* 144 (2005) 15–35.
- [79] A.N. Solovjev, A.V. Markov, The early stages of evolution of irregular echinoids, in: S. Barskov, T.B. Leonova, A.G. Ponomarenko (Eds.), *Ecosystem changes and evolution of the biosphere*, Russian Academy of Sciences, Moscow, 2004, pp. 77–86 (in Russian).
- [80] S.J. Suter, Cladistic analysis of cassiduloid echinoids: trying to see the phylogeny for the trees, *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 53 (1994) 31–72.
- [81] M. Telford, R. Mooi, Podial particle picking in *Cassidulus caribaeorum* (Echinodermata: Cassiduloida) and the phylogeny of sea urchin feeding mechanisms, *Biol. Bull.* 191 (1996) 209–223.
- [82] L. Villier, G.J. Eble, Disparity estimates, scale, and taxonomic level: comparisons between genus- and species-level analyses in spatangoid echinoids, *Paleobiology* 30 (2004) 552–665.
- [83] L. Villier, B. David, D. Néraudeau, Ontogenetic and morphological evolution of the ambulacral pores in *Heteraster* (early spatangoids), in: M. Barker (Ed.), *Echinoderms 2000*, Balkema, Rotterdam, Netherlands, 2001, pp. 563–567.
- [84] L. Villier, N. Navarro, Biodiversity dynamics and their driving factors during the Cretaceous diversification of Spatangoida (Echinoidea, Echinodermata), *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 214 (2004) 265–282.
- [85] L. Villier, D. Néraudeau, B. Clavel, C. Neumann, B. David, Phylogeny and Early Cretaceous spatangoids (Echinodermata: Echinoidea) and taxonomic implications, *Palaeontology* 47 (2004) 265–292.
- [86] D. Zaghbib-Turki, Les échinides indicateurs des paléoenvironnements: un exemple dans le Cénomanien de Tunisie, *Ann. Paleontol.* 75 (1989) 63–81.