

LES ECHINODERMES

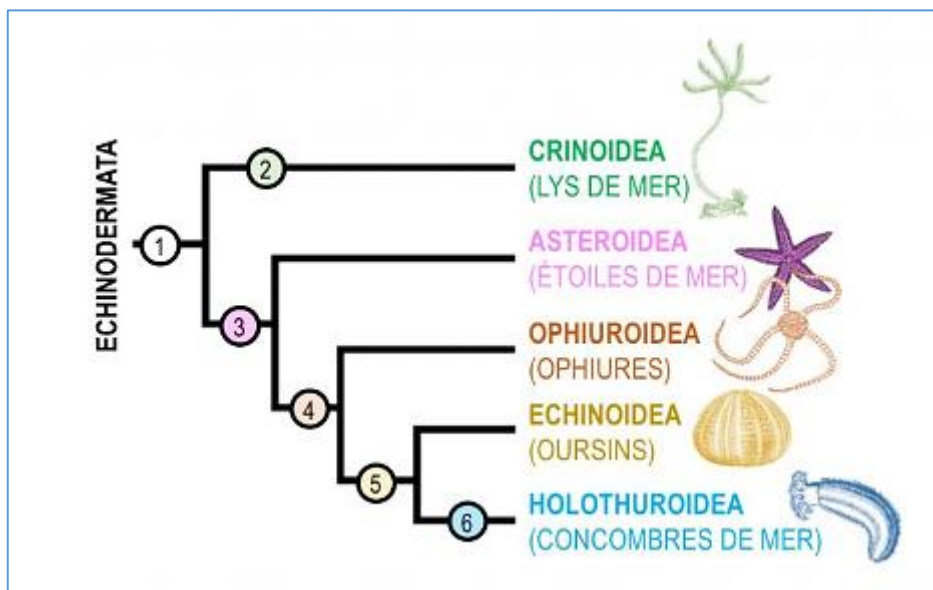
Généralités, diversité et origine des Échinodermes

Les Echinodermes forment un groupe de métazoaires représenté dans la nature actuelle par un grand nombre d'espèces (environ 7000) réparties dans 5 classes distinctes :

- Crinoïdes (comatules et lys de mer),
- Ophiurides (ophiures),
- Astérides (étoiles de mer),
- Echinides (oursins) et
- Holothurides (concombres de mer).

Cette diversité s'accroît encore lorsque l'on considère le registre fossile : 13000 espèces décrites, regroupées dans au moins une quinzaine de classes différentes dont beaucoup concernent des familles qui évoluèrent au Paléozoïque. Néanmoins, depuis le Mésozoïque, toutes les formes fossiles se répartissent dans les 5 classes d'échinodermes actuelles.

La phylogénie des échinodermes n'est toujours pas clairement établie, notamment pour les clades éteints et certaines formes très spécialisées voire étranges du Paléozoïque. Pour ne considérer que les 5 classes actuelles d'échinodermes, deux hypothèses prévalent. Dans la première, deux groupes frères monophylétiques sont à prendre en compte : Asterozoa et Ophiurozoa formant les Asterozoa, d'une part et Holothurozoa et Echinozoa constituant les Echinozoa, d'autre part. La deuxième hypothèse envisage chaque classe d'échinodermes comme autant de groupes monophylétiques. Tous ces groupes se distinguent de celui des Crinoïdes qui semblent conserver des caractères ancestraux: bouche orientée vers le haut, système aquifère et bras dédiés à la fonction de nutrition et à un régime suspensivore. Le mode de vie plus actif des autres clades actuels d'échinodermes est en lien avec l'apparition de caractères dérivés tels que la migration de la bouche vers le bas, au contact du substrat, et un système aquifère dont les fonctions évoluent vers la locomotion.



Les premiers échinodermes inconstestables (genres *Helicoplacus*, *Waucobella* et *Polyplacus* du Nevada) sont datés du début du Cambrien (-530 millions d'années). Le genre plus ancien *Arkarua* de la faune d'Ediacara en Australie (Protérozoïque terminal), présentant une symétrie pentaradiée, a longtemps été considéré comme un échinoderme.

Parmi les principales innovations évolutives caractérisant les échinodermes, on pourra retenir les trois suivantes, observables chez les formes actuelles et fossiles :

- La présence d'un squelette calcaire composé de multiples pièces appelées ossicules, chacun d'entre eux formé d'un assemblage de minuscules cristaux de calcite, tous orientés de la même manière; en lumière polarisée, chaque ossicule acquiert ainsi une biréfringence comparable à celle d'un monocristal. Bien qu'il fasse fonction d'exosquelette, le test des échinodermes, d'origine mésodermique, se situe juste sous l'épiderme et constitue bien un squelette d'origine interne. La microstructure "spongieuse" des ossicules, le stéréome, est aussi typique de l'embranchement.
 - La présence d'un système de vascularisation aquifère (ou système ambulacraire) correspondant à un réseau de circulation d'eau impliqué dans de nombreuses fonctions (locomotion, nutrition, respiration) et révélé par l'occurrence de structures morpho-anatomiques spécialisées.
- Une symétrie pentaradiaire chez l'adulte se surimposant à la symétrie bilatérale.

- Tous les échinodermes actuels et fossiles connus sont des organismes marins, le plus souvent benthiques, vivant fixés ou mobiles, occupant une grande diversité d'habitats sous toutes les latitudes et à toutes les profondeurs. Leur régime alimentaire est également très diversifié selon la classe : filtreurs suspensivores pour les crinoïdes et les holothurides, fouisseurs de sédiment pour les oursins irréguliers et certaines holothuries, charognards pour les ophiures et certaines étoiles de mer, prédateurs pour certains oursins et étoiles de mer ou encore brouteurs d'algues sur les rochers pour les oursins réguliers.
- La majorité des fossiles d'échinodermes sont essentiellement des formes d'âge mésozoïque appartenant à la classe des Crinoïdes ou à celle des Echinides. Les restes des représentants des autres classes (ophiurides, astérides ou holothurides) sont beaucoup plus rares ou moins connus.
- L'accumulation de bioclastes provenant de restes d'échinodermes fossiles (articles de squelette de crinoïdes, radioles et test d'oursins) désignés sous le terme d'entroques, peut constituer des roches sédimentaires carbonatées (entroquite ou calcaire à entroques).

Morphologie des Échinides

Les représentants de la classe des Échinides (= oursins) possèdent la symétrie d'ordre 5 caractéristique, particulièrement nette chez les oursins réguliers mais qui peut s'estomper au profit de la symétrie bilatérale chez les oursins irréguliers. Le plan de symétrie bilatérale est parfois nommé plan spatangien.

Le test des échinides et ses appendices externes mobiles (pédicellaires et radioles) sont minéralisés, de nature calcaire et se prêtent bien à la fossilisation.

En position de vie, la bouche de l'animal se situe au centre de la face inférieure (ou infère) appelée aussi face orale et le péripacte au centre et au sommet (= l'apex) de la face supérieure (ou supère) nommée également face apicale ou encore face aborale.

La face orale peut être légèrement bombée mais toujours plus plane que la face apicale. Elle se subdivise en deux parties distinctes, la couronne et le système péristomial entourant de la bouche.

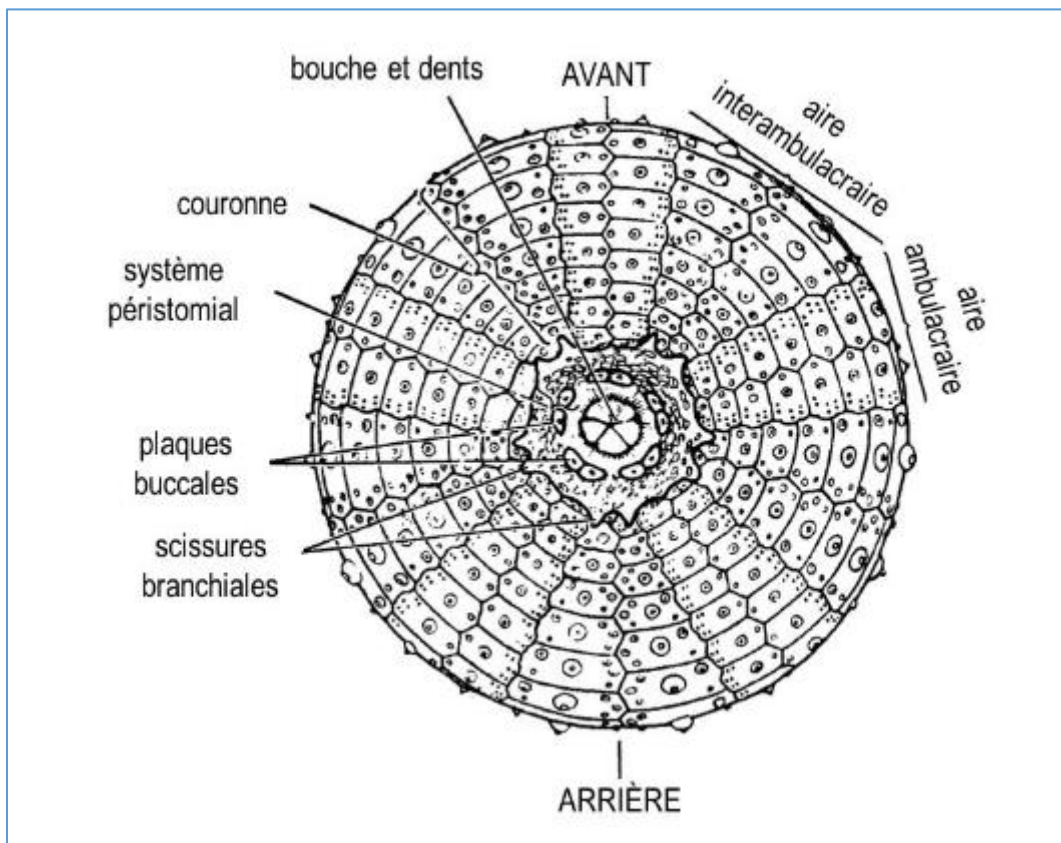
La face apicale est généralement gibbeuse et comporte trois parties : la couronne, le péripacte entourant l'anous et le système apical.

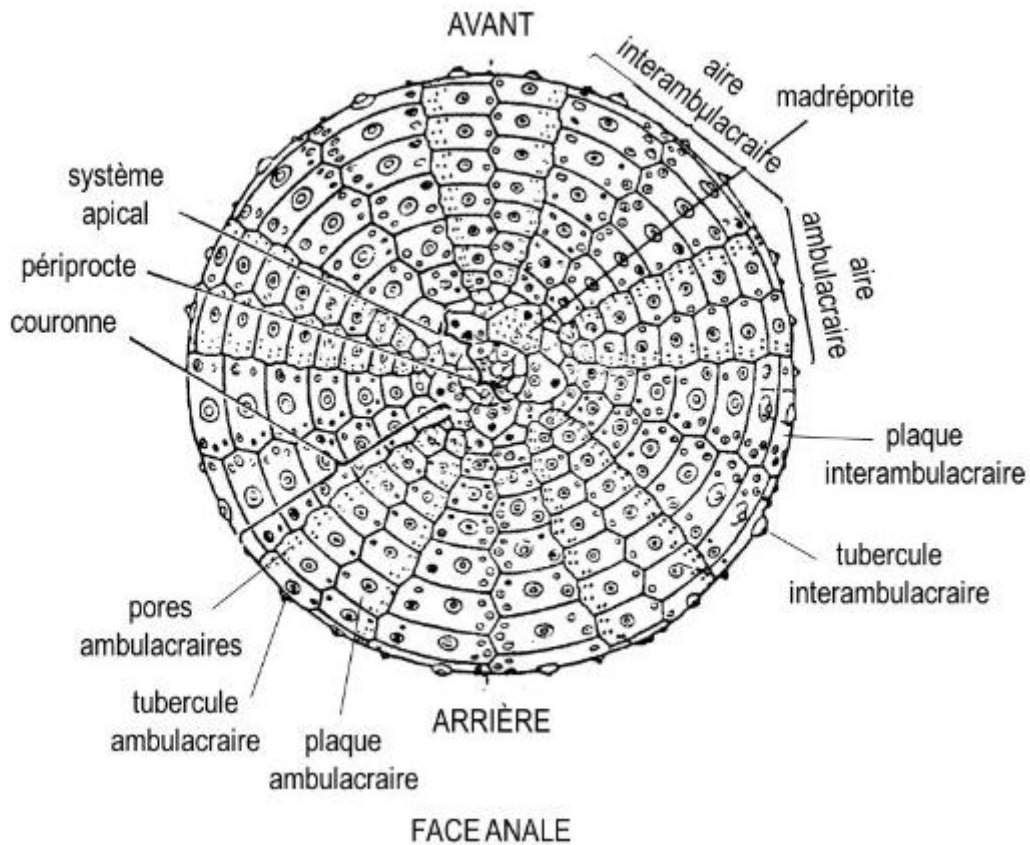
La couronne se poursuit donc sur les deux faces. Elle conserve une organisation commune et comprend typiquement deux catégories de plaques :

- Les plaques interambulacraires sont généralement plus larges que les plaques ambulacraires et se situent en prolongement des plaques génitales du péripacte. Les pièces polygonales interambulacraires se disposent en séries juxtaposées (1, 2 ou plus) formant les

aires interambulacraires. Lorsqu'ils sont présents, on trouve sur les plaques interambulacraires des tubercules mamelonnés formant l'assise et le système d'articulation des radioles. À l'intérieur de la thèque, c'est au niveau des aires interambulacraires que se logent les gonades (ovaires ou testicules) au nombre de cinq.

- Les plaques ambulacraires s'organisent en une ou deux rangées formant les aires ambulacraires. Elles se placent en prolongement des plaques ocellaires du périprocte. Les pièces ambulacraires sont percées de pores par où sortent les pedia (ou pieds ambulacraires), saillies du système aquifère, servant à la locomotion ou à la respiration de l'animal. Chez les oursins irréguliers, les pores fusionnent pour donner des fentes; les surfaces ambulacraires dessinent alors des "pétales" sur la face apicale du test. Des tubercules de petites taille peuvent aussi orner les plaques ambulacraires.





Le péristome au centre de la face orale est une ouverture plus ou moins circulaire, recouvert d'une membrane du vivant de l'animal. Lorsqu'il est présent, les dents d'un appareil masticateur ou lanterne d'Aristote (généralement non fossilisé), sortent par cette ouverture. Des plaques buccales (rarement conservées chez les fossiles) peuvent parfois faire partie du péristome. La morphologie du péristome permet de distinguer ouverture holostome, à contour continu et ouverture glyphostome, lorsque chez certains oursins réguliers, des échancrures, les scissures branchiales (laissant passer les branchies), bordent le péristome. Chez les échinides irréguliers, la bouche peut migrer vers l'avant dans le plan de symétrie bilatérale, à l'emplacement d'une aire ambulacraire (n°1), sans toutefois atteindre la face apicale. Parallèlement, l'appareil masticateur peut régresser voire disparaître chez ces formes.

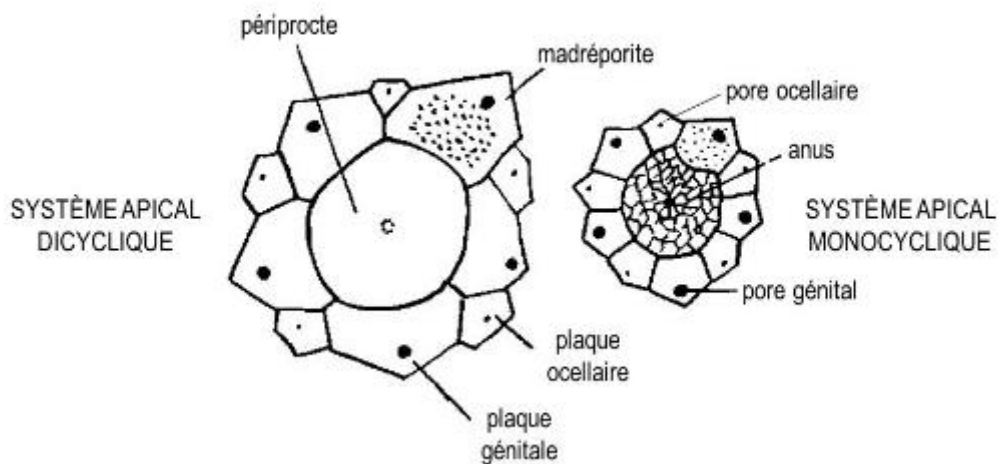
Le périprocte constitue une autre ouverture recouverte d'une membrane et au milieu de laquelle s'ouvre l'anus.

L'appareil apical se positionne toujours au sommet de la face apicale. Il entoure le périprocte chez les oursins réguliers. Il est constitué de deux séries alternantes de 5 plaques apicales chacune :

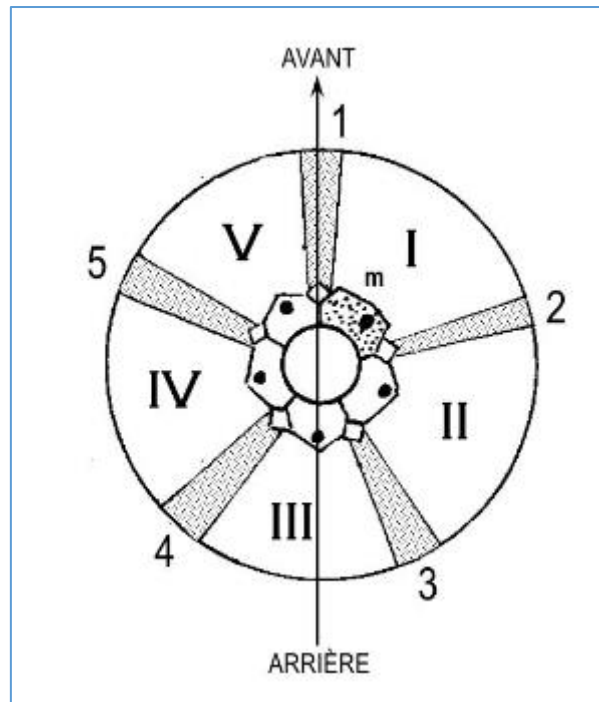
- Les plus grandes plaques sont les plaques génitales (ou basales) percées d'un orifice correspondant au pore génital. Une de ces plaques est de dimension plus importante et comporte

une multitude de pores (reliés au système aquifère): la madréporite ou plaque madréporique. Les plaques génitales se situent en face des aires interambulacraires de la couronne.

- Les plaques ocellaires (ou radiales) plus petites, sont insérées entre les les plaques génitales ; elles portent chacune un pore ocellaire. Les plaques ocellaires sont placées en face des aires ambulacraires de la couronne.



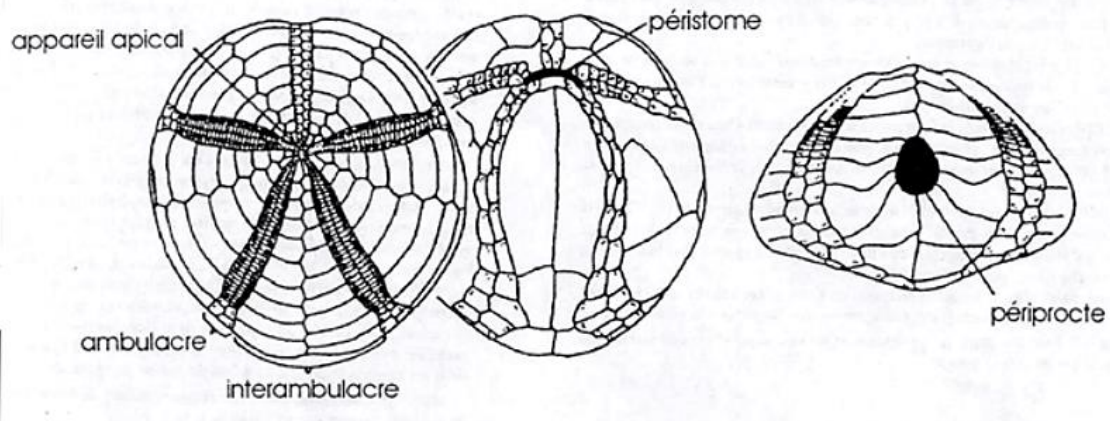
Les plaques du système apical peuvent être numérotées dans le sens des aiguilles d'une montre, en prenant comme référence la madréporite (= n°I) en chiffres romains pour les plaques génitales (n°II à V) et les aires interambulacraires correspondantes. La plaque ocellaire située en avant de la madréporite porte le n°1 avec une numérotation en chiffres arabes (fig.12) comme pour toutes les autres plaques ocellaires (n°2 à 5) et les aires ambulacraires correspondantes (les chiffres arabes sont parfois remplacés par les lettres A > E). Chez les oursins irréguliers, la migration de l'anus et du péricrocte s'accompagne régulièrement de la perte de la plaque génitale n°III, leur nombre passant de 5 (= système apical pentabasal - fig.13A) à 4 (= système apical tétrabasal - fig.13B et C); quelques genres ne conservent qu'une seule plaque génitale, la madréporite (= système apical monobasal).



Chez les oursins réguliers en particulier, selon la position du cycle des plaques ocellaires par rapport au cycle des plaques génitales, le système apical est dit "monocyclique", lorsque plaques ocellaires et génitales sont disposés côte à côte au contact du périprocte, ou "dicyclique" si les plaques ocellaires sont insérées à l'extérieur des plaques génitales, déconnectées du périprocte (fig.11).

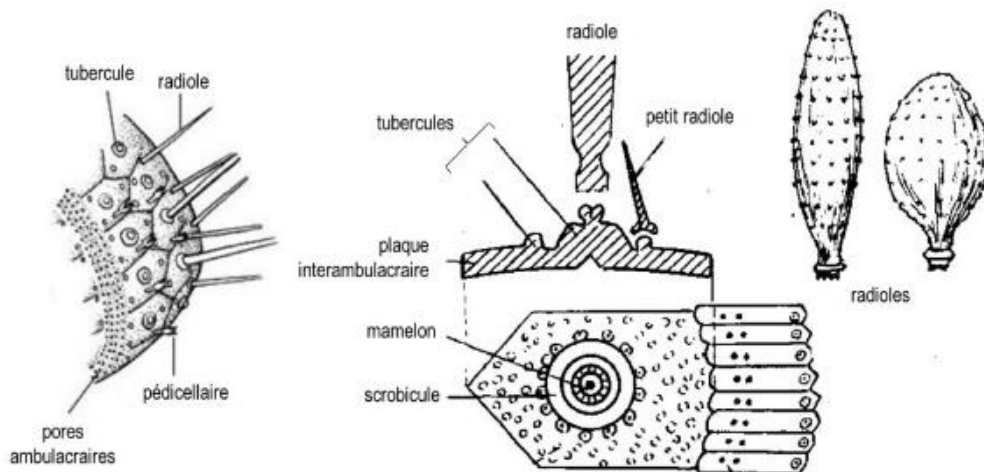
Initialement le périprocte se situe au sommet de l'apex, entouré du système apical. Cette disposition originelle ou ancestrale est dite endocycle et se rencontre notamment chez les oursins réguliers

Chez les oursins irréguliers, l'organisation du système apical est souvent modifiée : l'anus et le périprocte migrent à l'intérieur d'une aire interambulacraire en dehors du système apical, en suivant le plan de symétrie bilatérale, en direction de l'arrière. Cette disposition est dite exocycle. Un sillon anal se creuse alors parfois en surface du test. Anus et périprocte peuvent ainsi se retrouver sur la couronne de la face anale ou de la face orale. Chez certaines formes, le système apical (et les aires ambulacraires) se scinde en deux ensembles : le trivium et le bivium au-delà duquel sont repoussés anus et périprocte.



Les radioles (ou piquants) des échinides sont montés sur des tubercules eux-mêmes constitués d'une base conique et d'un mamelon, le tout formant un système d'articulation de type rotulien, mû par des muscles s'insérant sur une zone lisse circulaire à la base du tubercule (= le scrobicule). Selon les genres, il existe des tubercules et radioles perforés en leur centre ou non. La morphologie et la fonction des radioles est variable selon le mode de vie :

- Les oursins des fonds rocheux (oursins réguliers) ont des radioles massifs plus ou moins trappus destinés à la locomotion (= échasses); chez certaines formes, les piquants deviennent des moyens de défense élaborés incluant des glandes à venin ou des appendices à pinces destinés au nettoyage du test (= pédicellaires).
- Les oursins fouisseurs (oursins irréguliers) possèdent des radioles plus fins, soyeux et plus nombreux, servant, selon leur position, soit à la marche, soit au fouissage ou à l'étalement du terrier. Les tubercules s'effacent laissant place à des bandelettes nommées fascioles.



D'un point de vue écologique, on peut aussi regrouper la morphologie générale des échinides en fonction de leur biotope en trois catégories principales :

- Les oursins vivant sur un substrat ferme sont généralement des formes régulières, d'aspect globuleux.
- Les oursins des milieux récifaux ont un test épaissi, une ornementation marquée et des radioles massifs.
- Les oursins fouisseurs sont le plus souvent irréguliers, aplatis, à aires ambulacraires réduites pétaloïdes, à radioles transformés en soies (ou "poils").

À ce titre, les échinides fossiles se révèlent de bons marqueurs de substrats ou indicateurs bathymétriques dans les reconstitutions paléoécologiques.

L'histoire évolutive montre que les échinides constituent un clade dont la morphologie a sans cesse évolué en réponse à une adaptation au milieu (zones profondes, littorales, récifales...) et au mode de vie (benthique ou endobenthique). Cette "adaptabilité" est vraisemblablement à l'origine de nombreuses convergences morphologiques au sein de lignées distinctes, compliquant par le fait la reconstitution de la phylogénie du groupe. D'un point de vue stratigraphique, les oursins du Paléozoïque sont tous réguliers; les formes irrégulières n'apparaissent qu'à partir du Jurassique.