



Les stylophores, fossiles énigmatiques du Paléozoïque : échinodermes, crustacés ou vertébrés ?

Bertrand LEFEBVRE & Serge RÉGNAULT

L'interprétation de groupes d'organismes aujourd'hui disparus est souvent délicate. L'exemple des stylophores, fossiles peu connus présents dans le Paléozoïque armoricain, illustre doublement ces difficultés. L'appartenance des stylophores aux échinodermes ou aux vertébrés a été vivement controversée, tandis que certains restes isolés de ces mêmes fossiles ont été longtemps interprétés comme des débris appartenant à divers groupes de crustacés. Le point après 150 ans d'interprétations.

Les échinodermes sont des organismes marins relativement communs sur nos côtes. Ils sont représentés dans la nature actuelle par cinq grands groupes (ou classes) : les oursins (échinides), les étoiles de mer (astérides), les ophiures, les concombres de mer (holothuries) et les lys de mer (crinoïdes). Les échinodermes, comme leur nom l'indique (du grec "*echinos*" et "*derma*" : « qui a la peau couverte de piquants »), vivent à l'intérieur de leur squelette qui est fréquemment recouvert de piquants (comme, par exemple, chez les oursins). Ce squelette est généralement constitué de nombreuses plaques minéralisées, calcitiques, et d'une fraction organique (collagène). Chez les holothuries, qui sont les seuls échinodermes « mous », c'est la fraction organique qui domine, alors que chez les quatre autres groupes, c'est la fraction minéralisée. Les cinq classes actuelles présentent une symétrie radiale d'ordre cinq (par exemple, les cinq bras d'une étoile de mer), unique au sein du règne animal. Enfin, les échinodermes

sont les seuls animaux dont le liquide interne ne soit ni du sang, ni de la lymphe, mais de l'eau de mer. Celle-ci circule dans le « système ambulacraire », ensemble de poches et de canaux internes communiquant avec l'extérieur par un orifice simple (hydropore) ou multiple (madréporite).

La diversité actuelle des échinodermes (environ 6000 espèces réparties en cinq classes) ne reflète que très pâlement l'extraordinaire diversité de ce phylum au cours du Paléozoïque (plus d'une vingtaine de classes). Parmi la quinzaine de classes n'ayant pas survécu au-delà de la crise biologique majeure de la fin du Permien (disparition d'environ 95% des espèces marines, il y a 225 millions d'années), celle des stylophores représente probablement l'un des groupes d'échinodermes les plus singuliers et les plus controversés. Ces organismes ont peuplé les fonds marins pendant plus de 250 millions d'années (du Cambrien moyen à la fin du Carbonifère).

Mitrocystella, une vedette armoricaine

Les stylophores sont des fossiles peu communs, dont l'aspect inhabituel et la petite taille (de 5 mm à 5 cm environ) font qu'ils passent fréquemment inaperçus aux yeux du non-spécialiste sur le terrain. Leurs fossiles ont été découverts sur tous les continents, à l'exception pour l'instant de l'Antarctique. Une certaine d'espèces a été décrite, dont une douzaine en provenance de différentes unités géologiques du Massif armoricain (Lefebvre, 2000 ; Hunter *et al.*, 2007). Des restes de stylophores ont été signalés dans le Finistère (Crozon, l'Hôpital-Camfrout), le Morbihan (Gourin), la Loire-Atlantique (Ligné), l'Ille-et-Vilaine (Guichen, Guignen, Bain-de-Bretagne, Poligné, Langon), le Maine-et-Loire (Saint-Clément-de-la-Place), la Mayenne (Andouillé), la Sarthe (Saint-Denis-d'Orques), la Manche (Saint-Sauveur-le-Vicomte) et l'Orne (Domfront). Depuis 150 ans, le Massif armoricain représente avec la Montagne Noire (Languedoc), la Grande-Bretagne, l'Espagne et la Bohême l'un des hauts-lieux pour l'étude des stylophores. Historiquement, c'est en effet dans les environs de Guichen (Ille-et-Vilaine) que furent récoltés pour la première fois au monde des restes de ces fossiles. Ces échantillons, découverts par Marie Rouault le 16 avril 1850, allaient dormir dans les tiroirs du Musée de Rennes pendant près de 90 ans, jusqu'à ce que Jean Chauvel en reprenne l'étude à partir de 1937. Le gisement découvert par Marie Rouault a livré depuis des centaines d'échantillons de stylophores et représente l'un des sites les plus célèbres et les plus riches au monde pour l'étude de ce groupe de fossiles.

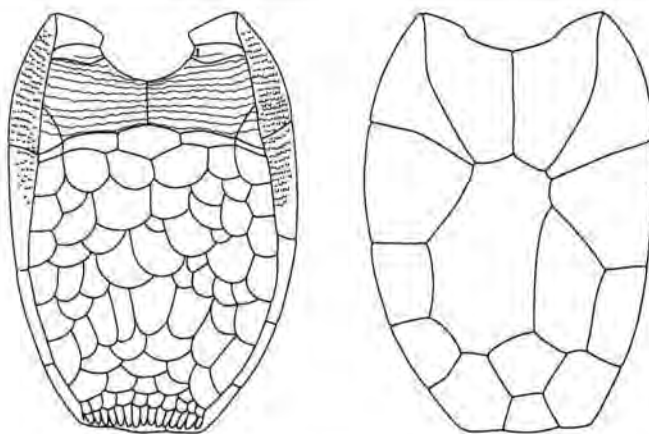
L'espèce vedette du gisement de Guichen est sans conteste *Mitrocystella incipiens*, dont l'anatomie a fait l'objet de nombreux travaux (pour n'en citer que quelques-uns : Chauvel, 1941, 1981 ; Ubaghs, 1981 ; Jefferies, 1986). Cette notoriété internationale du stylophore emblématique du Massif armoricain s'explique en partie par son abondance (plus de 730 échantillons conservés dans les seules collections de l'Institut de Géologie de Rennes), mais surtout par le très bon état de conservation de la plupart des spécimens. La préservation de structures délicates, rarement fossilisées chez les stylophores, a permis de mettre en évidence différents points peu connus de leur anatomie (par exemple, le système reproducteur, initialement interprété en 1941 par Chauvel comme le système nerveux). Depuis sa découverte à Guichen il y a 150

ans, *Mitrocystella* a été récoltée dans d'autres localités de Bretagne (Bain-de-Bretagne, Gourin...), mais aussi en Bohême, en Espagne et au Portugal. L'anatomie de *Mitrocystella* illustre parfaitement celle des stylophores et a d'ailleurs souvent été prise comme exemple afin d'étayer leur interprétation en tant qu'échinodermes (Chauvel, 1941, 1981 ; Ubaghs, 1981), ou en tant que vertébrés primitifs (Jefferies, 1986). Comme tous les stylophores, *Mitrocystella* est constitué de deux parties bien distinctes : (1) un appendice articulé, relativement long et flexible (fréquemment désigné "aulacophore"), qui venait s'insérer dans (2) une boîte rigide, aplatie, et allongée (la « thèque », constituée de nombreuses plaques minéralisées (calcite), qui renfermait l'essentiel des organes internes (systèmes reproducteur, digestif, etc.) du vivant de l'organisme.

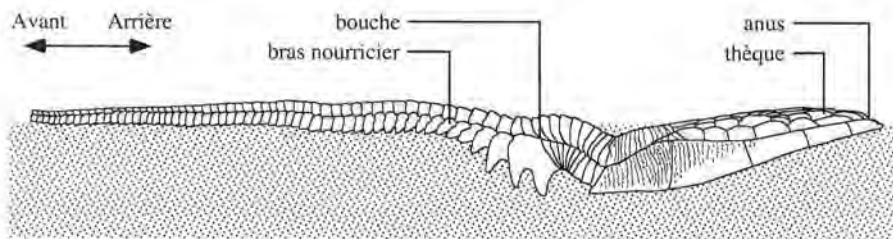
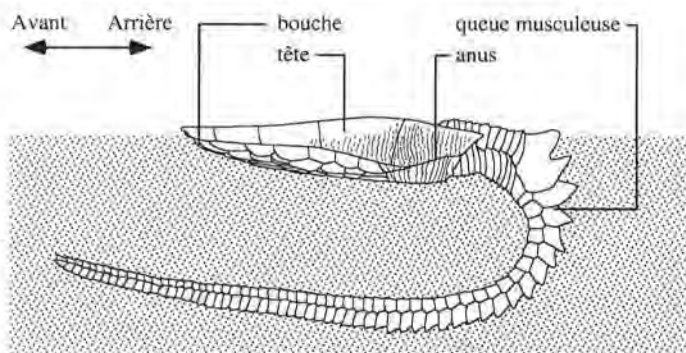
Les stylophores : échinodermes ou vertébrés ?

La morphologie de *Mitrocystella* apparaît donc comme tout à fait déconcertante puisque, si elle témoigne d'affinités évidentes avec les échinodermes (même squelette calcitique), elle s'en démarque toutefois par l'absence de toute trace de symétrie cinq. Jusqu'à la fin des années 1960, la plupart des auteurs ont considéré que *Mitrocystella* représentait un type aujourd'hui disparu d'échinoderme primitif et aberrant, qui serait apparu très tôt au cours de l'histoire de ce groupe, bien avant l'« invention » de la symétrie d'ordre cinq (Chauvel, 1941). Selon cette première interprétation, par comparaison avec les lys de mer actuels, l'appendice articulé de *Mitrocystella* a été tout d'abord interprété comme étant une tige servant à la fixation et/ou à la locomotion de l'organisme, et la thèque, comme équivalente au calice des crinoïdes. Poussant cette logique à l'extrême, certains auteurs ont proposé que les stylophores (et *Mitrocystella*) ne correspondent pas à des échinodermes primitifs, mais représentent le « chaînon manquant » entre échinodermes et chordés (vertébrés).

Depuis plus d'un siècle, il est en effet admis à partir d'arguments embryologiques que les échinodermes représentent nos plus proches cousins au sein du règne animal. Toutefois, dès qu'ils apparaissent dans les archives fossiles à la base du Cambrien (il y a environ 540 millions d'années), échinodermes et vertébrés possèdent déjà toutes les caractéristiques qui leur sont



[1] Morphologie de la thèque du stylophore emblématique du Massif armoricain, *Mitrocystella incipiens*. L'appendice articulé, non représenté ici, venait s'insérer dans une cavité située à l'avant de la thèque.
À gauche : face supérieure, à droite : face inférieure (environ x 2).



[2] Des modes de vie très différents et des orientations opposées ont été proposés pour *Mitrocystella*, selon que ce fossile soit considéré comme un vertébré primitif (en haut), ou comme un échinoderme (en bas).

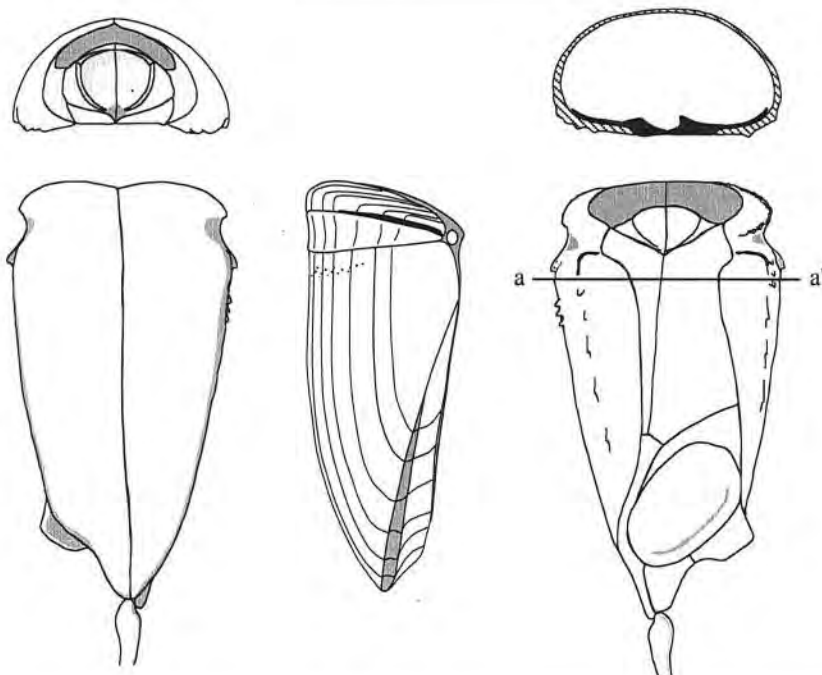
En haut, d'après l'interprétation "vertébré", *Mitrocystella* se servait de son appendice articulé (queue musculieuse) afin de ramper en arrière sur le fond marin ; la thèque était antérieure et les piquants de l'appendice articulé dirigés vers le haut ; l'orifice principal de la thèque est interprété comme étant la bouche (redessiné d'après Jefferies 1986).

En bas, suivant l'interprétation "échinoderme", *Mitrocystella* était relativement immobile et déployait son appendice articulé (bras nourricier) sur le fond marin pour s'alimenter ; la thèque était postérieure et les piquants de l'appendice articulé dirigés vers le bas ; l'orifice principal de la thèque est interprété comme étant l'anus (environ x 2).

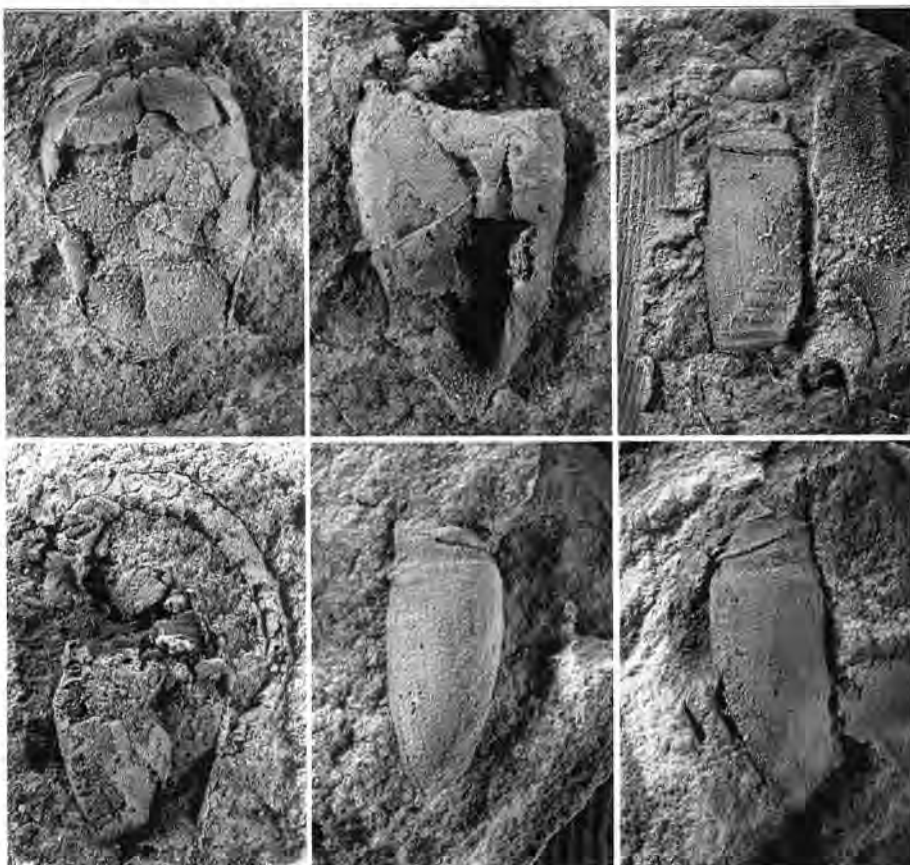


Cliché Patrick Jean et Muséum d'Histoire Naturelle de Nantes

[3] La plupart des stylophores récoltés dans le gisement de Guichen (Ille-et-Vilaine) présentent la particularité d'être remarquablement bien conservés à l'intérieur de nodules silico-alumineux phosphatés. Ce nodule a fourni un magnifique exemplaire de *Mitrocystella incipiens*, conservé au Muséum d'histoire naturelle de Nantes (MHNN.P.025919) ; Ordovicien moyen de Guichen (Ille-et-Vilaine).
À gauche : moule interne de la face inférieure de la thèque et base de l'aulacophore. À droite : moule externe de la face inférieure et base de l'aulacophore.



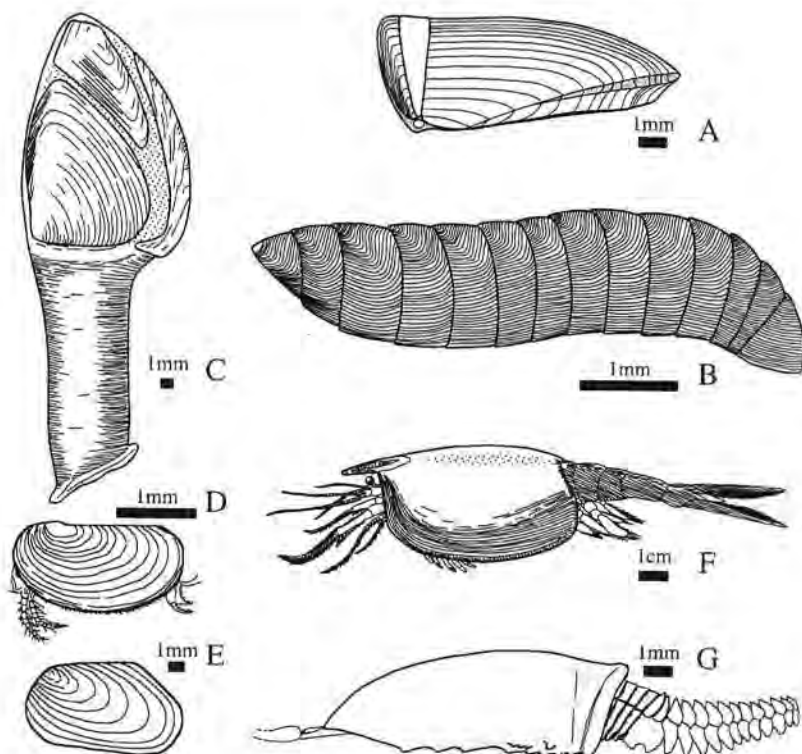
[4] Morphologie de la thèque du kirkocystidé *Balanocystites primus*. Comme chez *Mitrocystella incipiens*, l'appendice articulé, non représenté ici, venait s'insérer dans une cavité située à l'avant de la thèque (zone en grisé, sur la vue en bas à droite).
En haut à gauche : aspect antérieur. En bas, à gauche : face supérieure. Au centre : moule interne de l'adorale droite, en vue latérale. En haut, à droite : coupe transversale selon aa', illustrant le recouvrement des plaques de la face inférieure (en noir) par les adorales. En bas à droite : face inférieure (environ x 7).



[5] Aspect de quelques Anatifopsis et Balanocystites. De haut en bas et de gauche à droite : 1 - Les kirkocystidés sont des échinodermes d'aspect bivalve, en raison de la forte extension de deux plaques (adorales). Ici, moule externe de la face supérieure d'un spécimen d'*Anatifopsis minuta* conservé à l'Institut de Géologie de Rennes (IGR15904). x4. 2 - Les adorales des kirkocystidés s'étendent sur toute la face supérieure et recouvrent en grande partie la face inférieure également. Ici, moule externe de la face inférieure d'un spécimen d'*Anatifopsis minuta* (IGR 15904). x4. 3 - De nombreuses stries de croissance sont généralement bien visibles sur les moules internes d'adorales de kirkocystidés. Ici, adorale droite d'*Anatifopsis minuta* (IGR 16638). x3. 4 - L'appendice articulé des stylophores (l'aulacophore) est le plus fréquemment conservé replié au-dessus de la thèque. Cette position, qui ne correspond pas à la position de vie supposée (aulacophore déployé sur le fond marin), a été interprétée comme le résultat d'une contraction post-mortem. Spécimen d'*Anatifopsis minuta* (IGR 15770). x4. 5 - Une adorale droite isolée du kirkocystidé *Balanocystites primus*, (IGR 15947). x3. 6 - Une adorale gauche isolée du kirkocystidé *Balanocystites primus* (IGR 15950). x3. Tous les spécimens proviennent de l'Ordovicien moyen de Guichen (Ille-et-Vilaine).

propres. À la fin des années 1960, le professeur Richard Jefferies du Muséum d'Histoire naturelle de Londres a émis l'hypothèse que les stylophores, dont la morphologie semble intermédiaire entre celle des échinodermes (même squelette calcitique, mais sans symétrie cinq) et celle des vertébrés (vague allure de têtard ou de poisson « cuirassé »), représentent des « calcichordés », autrement dit, des chordés primitifs possédant un squelette d'échinodermes. Il interprète l'appendice articulé de *Mitrocystella* comme une queue musculeuse

et sa thèque comme l'équivalent d'une tête de têtard (Jefferies, 1986). Toutefois, à la suite d'une étude détaillée de l'appendice articulé des stylophores, le professeur Georges Ubaghs, de l'Université de Liège, allait finalement démontrer que cet organe ne représente ni une tige, ni une queue, mais un bras nourricier équivalent à celui des crinoïdes (Ubaghs, 1981). Cette interprétation, aussitôt adoptée par Chauvel (1981) et par de nombreux autres auteurs, a été confirmée récemment par un nouveau modèle décrivant l'anatomie des échinodermes



[6] Les adorales isolées de kirkocystidés (A) ont été longtemps attribuées à une grande variété de groupes différents, tels que les machairidiens (B : *Lepidocoleus sarlei*, Silurien), les mollusques bivalves (E : *Cypricardina halli*, Dévonien), les échinodermes stylophores (G : *Balanocystites primus*, Ordovicien), et enfin divers groupes de crustacés tels que les cirripèdes (C : *Lepas hillii*, Actuel), les branchiopodes (D : *Leptestheria siliqua*, Actuel) ou les phyllocarides (F : *Nahecaris stuerzi*, Dévonien). Ce n'est qu'à la fin des années 1990 que la véritable nature de ces éléments squelettiques isolés (adorales de stylophores kirkocystidés) a été définitivement établie.

(Lefebvre, 1999 ; David *et al.*, 2000). À la lumière de ce nouveau modèle, il apparaît que les stylophores ne sont ni des échinodermes primitifs, ni les ancêtres des vertébrés, mais des échinodermes relativement « évolués » qui ont perdu secondairement toute trace de symétrie cinq. La perte de la tige et de la symétrie cinq, ainsi que le développement d'une thèque aplatie, représentent probablement des adaptations à l'adoption d'un mode de vie libre sur le fond marin, comparable à celui des poissons plats.

Les kirkocystidés : crustacés ou échinodermes ?

Parmi les stylophores armoricains, les kirkocystidés sont probablement ceux dont

l'interprétation a été la plus délicate et la plus controversée depuis plus d'un siècle [5 et 6]. Les faces supérieure et inférieure de la thèque des stylophores sont typiquement constituées d'un assez grand nombre de plaques calcitiques. Chez les kirkocystidés, au contraire, deux grandes plaques en forme de lames courbes (les « adorales ») s'étendent sur la totalité de la face supérieure. Les adorales recouvrent également en grande partie la face inférieure de la thèque, qui est constituée d'un nombre réduit d'éléments. Il en résulte une morphologie atypique, en forme de demi-coquille de noix, ou de demigland. La morphologie de fossiles d'adorales isolées est très comparable à celle de valves isolées de crustacés cirripèdes tels que les anatifes, que l'on rencontre actuellement sur nos côtes (de Beaulieu, 2000). Cette ressemblance fortuite allait causer plus d'un siècle de confusions (Lefebvre, 1999, 2000). Joachim Barrande, éminent paléon-

tologue français de la seconde moitié du XIX^e siècle, le premier, est confronté à l'interprétation de restes de kirkocystidés. Dans son étude des « faunes du système Silurien du centre de la Bohême », Barrande (1872, 1887) attribue des adoraies isolées de kirkocystidés à des crustacés cirripèdes (qu'il désigne *Anatifopsis*), et les restes non disloqués des mêmes organismes à des échinodermes (qu'il appelle *Balanocystites*). S'inspirant des travaux de Barrande, Tromelin & Lebesconte (1876) puis Kerfome (1901) signalent la présence du « crustacé » *Anatifopsis* dans l'Ordovicien moyen et supérieur du Massif armoricain.

La présence de restes non disloqués de kirkocystidés dans l'Ordovicien moyen de Guichen est signalée en 1937 par Jean Chauvel. Dès la fin de la même année (manuscrit inédit daté du 26 octobre), puis dans sa thèse (1941), il s'interroge sur la nature réelle de restes d'*Anatifopsis* et sur leur attribution possible aux stylophores kirkocystidés récoltés dans les mêmes niveaux. Au terme d'une assez longue discussion, il finit par se ranger à l'interprétation de Barrande (1872), non sans hésitation. Il consacre toutefois un petit chapitre de sa thèse (1941) à l'étude des *Anatifopsis*, qu'il continue de considérer comme des restes de crustacés cirripèdes. À la fin des années 1970, s'inspirant des travaux de Chauvel et connaissant bien le matériel armoricain, Jefferies interprète les valves isolées d'*Anatifopsis* comme des restes de kirkocystidés. Cette décision est loin de faire l'unanimité. Chauvel (1981) dans une importante contribution sur les stylophores armoricains discute longuement la proposition de Jefferies, avant de la rejeter, non sans hésitation : « il n'est pas niable toutefois que certains spécimens, étant donné leur état, sont embarrassants ». L'appartenance aux échinodermes kirkocystidés des restes d'*Anatifopsis* allait finalement être confirmée par différents travaux réalisés au cours des années 1990, après tout de même plus d'un siècle d'une extrême confusion.

Pour en savoir plus

BARRANDE J. 1872 - *Système Silurien du centre de la Bohême*. Supplément au Volume I. Trilobites, crustacés divers et poissons, Prague.

BARRANDE J. 1887 - *Système Silurien du centre de la Bohême*. Volume VII. Classe des Echinodermes, Ordre des Cystidées. Rivnac, Prague. Gerhard, Leipzig.

BEAULIEU F. (de) 2000 - Balanes, anatifes et pouces-pieds, d'étranges crustacés. *Penn ar Bed*, n°176-177, pp. 71-78.

CHAUVEL J. 1937 - Les hétérostélées armoricaines. *C.R. Soc. géol. min. Bretagne*, n°3, pp. 1-3.

CHAUVEL J. 1941 - Recherches sur les cystoïdes et les carpoïdes armoricains. *Mém. Soc. géol. min. Bretagne*, n°5, 286 p.

CHAUVEL J. 1981 - Étude critique de quelques échinodermes stylophores du Massif armoricain. *Bull. Soc. géol. min. Bretagne*, (C) 13, pp. 67-101.

DAVID B., LEFEBVRE B., MOOI R. & PARSELEY R.L. 2000 - Are homalozoans echinoderms? An answer from the extraxial-axial theory. *Paleobiology*, n°26, pp. 529-555.

HUNTER A.W., LEFEBVRE B., RÉGNAULT S., ROUSSEL P. & CLAVERIE R. 2007 - *A mixed ophiuroid-stylophoran assemblage* (Echinodermata) from the Middle Ordovician (Llandellian) of western Brittany, France. In Alvaro J.J., Aretz M., Boulvain F., Munneke A., Vachard D. & Vennin E. (coords.): *Palaeozoic Reefs and Bioaccumulations: Climatic and Evolutionary Controls*. *Geol. Soc. London Spec. Publ.*, n°275, pp.71-86.

JEFFERIES R.P.S. 1986 - *The ancestry of the vertebrates*. British Museum (Natural History) and Cambridge University Press, 376 p.

KERFORNE F. 1901 - *Étude de la région silurienne occidentale de la presqu'île de Crozon (Finistère)*, Rennes, 234 p.

LEFEBVRE B. 1999 - *Stylophores (Cornuta, Mitrata) : situation au sein du phylum des échinodermes et phylogénèse*. Thèse de 3^e cycle non publiée, CST, Université Claude Bernard-Lyon I, 630 p.

LEFEBVRE B. 2000 - Les échinodermes stylophores du Massif armoricain. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest de la France*, n°22, pp. 101-122.

TROMELIN G. (de) & LEBESCONTE P. 1876 - *Essai d'un catalogue raisonné des fossiles siluriens des départements de Maine-et-Loire, de la Loire-inférieure et du Morbihan, avec des observations sur les terrains paléozoïques de l'ouest de la France*. Ass. fr. Av. Sci., C.R., 4^e session, Nantes 1875, pp. 601-661.

UBAGHS G. 1981 - Réflexions sur la nature et la fonction de l'appendice articulé des «carpoïdes» *Stylophora* (Echinodermata). *Ann. Pal. (Invertébrés)*, n°67, pp. 33-48.

Bertrand LEFEBVRE est chargé de recherche au CNRS à l'UMR 5125 PEPS de l'Université Lyon, bâtiment Géode, 2 rue Dubois, 69622 VILLEURBANNE cedex.
bertrand.lefebvre@univ-lyon1.fr

Serge RÉGNAULT est conservateur au Muséum d'Histoire Naturelle de Nantes, 12 rue Voltaire, 44000 NANTES.

serge.regnault@mairie-nantes.fr

Les auteurs dédient ce travail à la mémoire de Jean Chauvel.