

BIVALVI

Phylum: Mollusca – Classe Bivalvia
Range stratigrafico: CAMBRIANO medio -ATTUALE
Modo di vita: organismi **marini** e **d'acqua dolce**
bentonici
Guscio: calcite, aragonite e sostanza organica
Importanza: paleoecologica, biostratigrafica



Fig 1. Un bivalve attuale

PARTI MOLLI

I bivalvi sono molluschi bentonici dotati di un esoscheletro costituito da due valve calcaree disposte simmetricamente rispetto ad un piano passante tra le valve stesse. All'interno delle valve sono ospitate le parti molli (Fig.2), che in questo caso sono rappresentate solamente dal mantello, piede e massa viscerale. Mancano infatti del tutto la testa, la radula e molti degli organi di senso anteriori.

- **Mantello.** Costituito da due lobi, uno per ciascuna valva, uniti tra loro nella parte dorsale. In corrispondenza del margine i lobi formano tre pieghe che svolgono funzioni differenti: quella esterna secerne il guscio, quella mediana ospita gli organi di senso (occhi e/o tentacoli), quella interna è muscolare, si fissa alla conchiglia lungo la cosiddetta **linea palleale** (che presenta un andamento parallelo ai margini delle valve) e ha il compito di regolare il flusso dell'acqua all'interno della cavità del mantello.

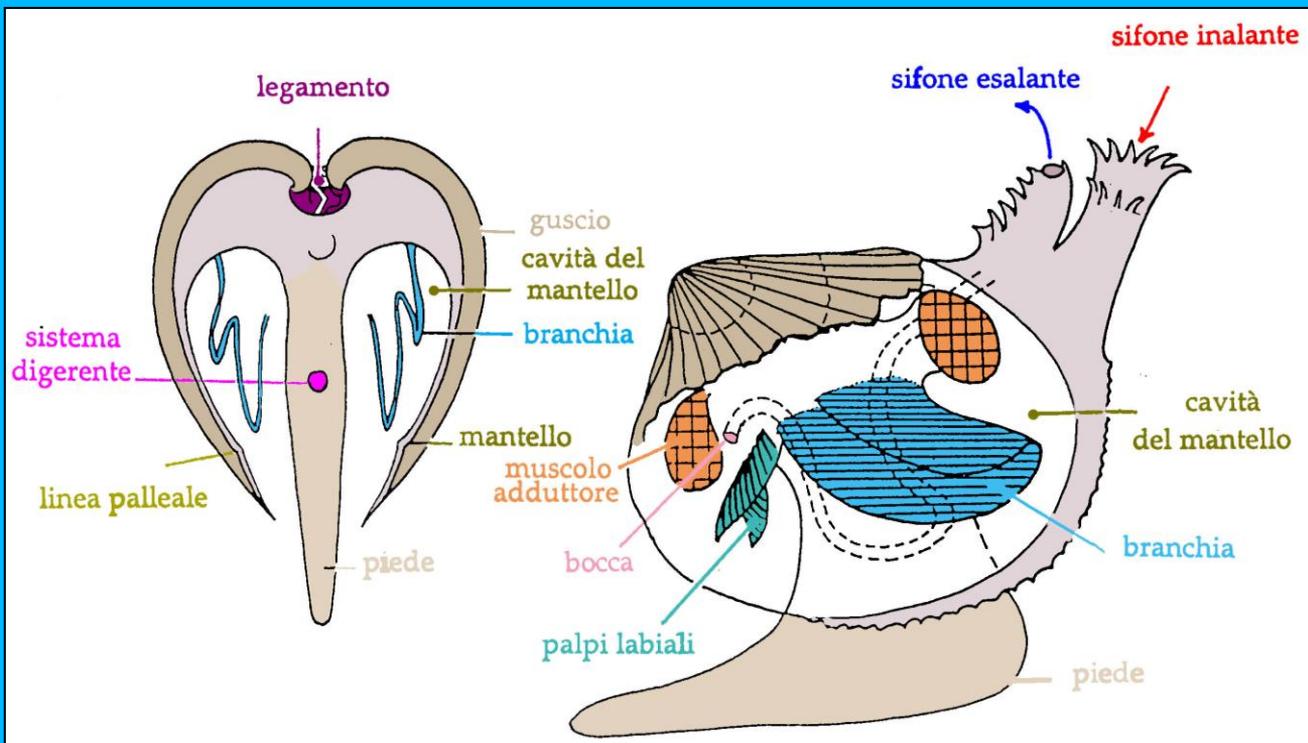


Fig.2. Alcune delle principali parti molli dei bivalvi.

- **Sifoni.** Nella parte posteriore i margini del mantello possono fondersi e formare due prolungamenti tubiformi detti **sifoni** (Fig.3). Si tratta di strutture indipendenti l'una dall'altra o parzialmente fuse, a volte rivestite da una sottile guaina calcarea. Un sifone (inalante) serve per l'entrata dell'acqua ricca in nutrimento e ossigeno, mentre l'altro (esalante) è utilizzato per l'espulsione dei rifiuti. Quando i sifoni sono retratti all'interno della conchiglia si forma un'insenatura lungo la linea palleale chiamata **seno palleale**. Si distinguono pertanto bivalvi senopalleati (provvisi di seno palleale) e integropalleali (quelli che ne sono privi) (Fig.7). In linea generale è possibile dire che più è grande la profondità di infossamento dell'animale, maggiore è la lunghezza dei sifoni e più largo e profondo si mostra nella valva il seno palleale (Fig.3). Certe forme fossatrici profonde, dotate di sifoni molto grandi, non hanno la possibilità di ritrarli completamente nella conchiglia, per questo motivo la chiusura delle valve non è completa (es. generi *Panopea* e *Mya*).

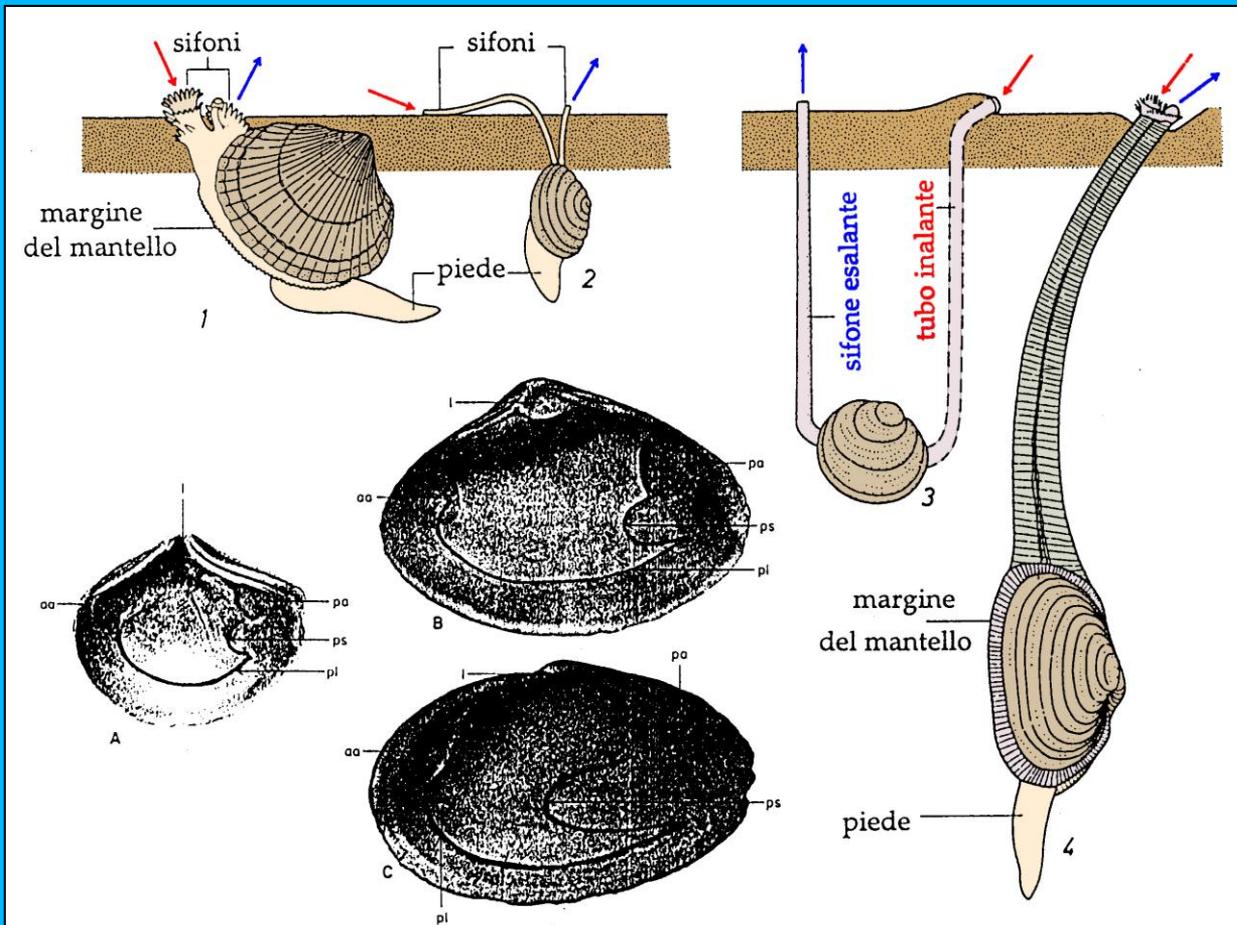


Fig.3. Sifoni inalante ed esalante (1,2,3,4) e seno palleale (A,B,C) in bivalvi fissatori di diverse profondità.

- **Piede.** Il **piede** svolge compiti diversi, potendo avere funzioni di scavo, ancoraggio o più raramente di locomozione. Esso può contrarsi ed espandersi, permettendo in questo modo il movimento sia in senso verticale all'interno del sedimento, sia orizzontalmente al di sopra di esso. Risulta più sviluppato nei bivalvi fossatori, che lo utilizzano per scavarsi un riparo all'interno del sedimento. Una ghiandola situata nel piede produce in alcuni bivalvi una sostanza che si solidifica a contatto con l'acqua sotto forma di un'insieme di filamenti (bisso) che servono all'organismo per ancorarsi ad un qualsiasi tipo di substrato.

- **Muscoli.** I bivalvi sono dotati di tre tipi di **muscoli**: adduttori, palleali e pedali; tutti sono in grado di lasciare impronte sulla parte interna del guscio, così da poter essere studiati dai paleontologi. I muscoli adduttori tendono a chiudere le valve per contrazione, opponendosi all'azione antagonista del legamento. A seconda del numero e della forma delle impronte lasciate dagli adduttori è possibile distinguere i bivalvi in monomiari (impronta singola) o dimiari (doppia) e questi ultimi

in eteromiari (impronte con dimensioni diverse) e isomiari (dimensioni uguali). I muscoli palleali, situati in corrispondenza della linea palleale, servono per retrarre il mantello all'interno delle valve. I muscoli pedali agiscono invece sul piede e sono situati in posizione dorsale. Il **legamento** è una struttura composta da conchiolina elastica e fibrosa che unisce le due valve in posizione dorsale; agisce come una sorta di “molla” opponendosi ai muscoli adduttori.

- **Branchie.** Sono poste lateralmente e simmetricamente al piede entro la cavità del mantello. Dal momento che la maggior parte dei bivalvi è sospensivora le branchie svolgono la duplice funzione di respirazione e alimentazione. Nei bivalvi che si cibano di sedimento le branchie svolgono invece la sola funzione respiratoria.

CONCHIGLIA

La conchiglia dei bivalvi è costituita da due valve, una destra ed una sinistra, simmetriche rispetto ad un piano passante tra le valve stesse, chiamato **commissura** (Fig.4). A differenza dei brachiopodi, i bivalvi sono equivalvi ed inequilaterali (vedi Fig.2 dispense Brachiopodi). Esistono però delle eccezioni (es. *Pecten*, *Ostrea*, ecc.) in cui una valva risulta più sviluppata dell'altra fino ad arrivare all'estremo con le rudiste (vedi pag.9).

Nella parte dorsale della conchiglia sono riconoscibili due protuberanze, chiamate **umboni** (Fig.4), che corrispondono alla prima parte del guscio che si è formata. Gli umboni sono generalmente rivolti anteriormente (bivalvi prosoigiri), più raramente verso la parte posteriore (bivalvi opistogiri) oppure l'uno verso l'altro (bivalvi ortogiri).

Per orientare un bivalve (Fig.4), immaginiamo di prenderlo in mano con gli umboni rivolti verso l'alto e di disporlo con la commissura verticale e gli umboni diretti verso la parte opposta rispetto all'osservatore (parte anteriore): in questo modo si riconosce subito la valva sinistra e quella destra. In genere sono utili i seguenti criteri: 1) nella maggioranza dei bivalvi gli umboni sono rivolti anteriormente; 2) il seno palleale è sempre posteriore; 3) se uno dei muscoli adduttori è ridotto o assente si tratta quasi sempre dell'anteriore; 4) se esterno il legamento è generalmente posteriore.

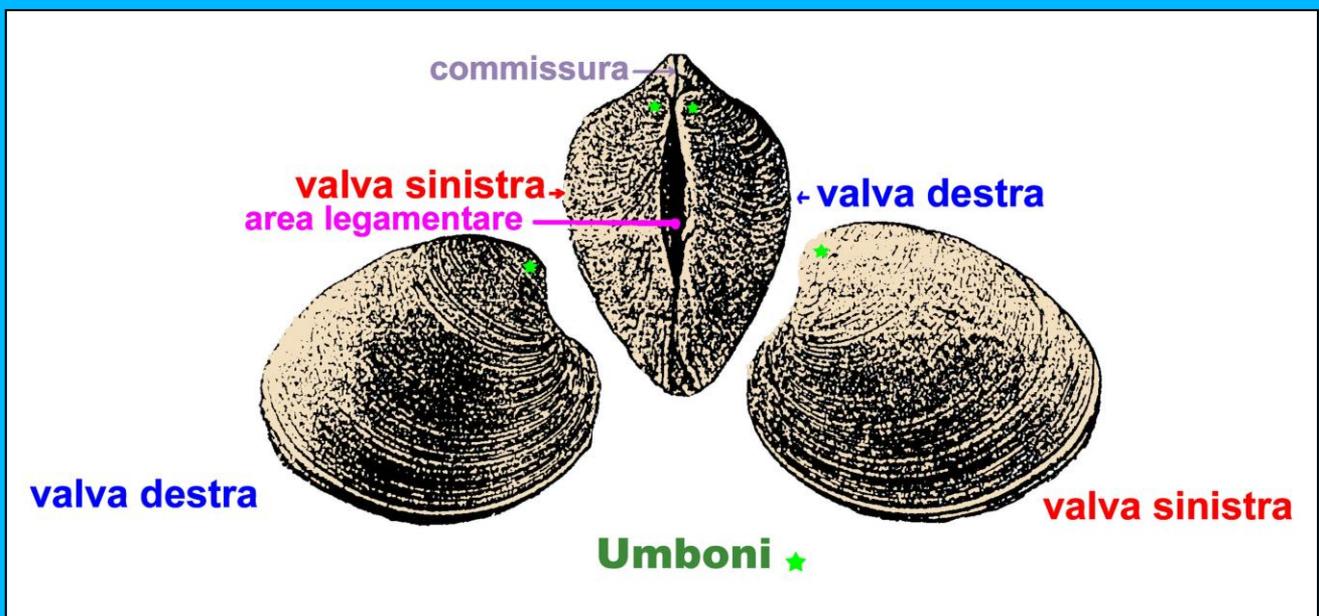


Fig.4. Vedute laterali e dorsali delle valve di *Mercenaria mercenaria*.

Importanti informazioni si possono leggere all'interno delle valve. Queste si aprono facendo perno su di un'area piatta, posta in posizione dorsale (**area cardinale**) su cui è posta la **cerniera**, una struttura costituita da **denti** alternati a **fossette**, a cui corrispondono rispettivamente fossette e denti sull'altra valva (Fig.5). La cerniera, oltre a regolare la chiusura delle valve permettendo un perfetto incastro, ne impedisce lo slittamento in senso laterale, consentendo al mollusco di infossarsi senza perdere l'allineamento fra le due parti della conchiglia.

Si distinguono denti cardinali, posti immediatamente al di sotto dell'umbone, e denti laterali, marginali e con andamento parallelo al margine dorsale della valva (Fig.5). Una zona priva di denti separa questi ultimi dai cardinali, impedendo una qualsiasi sovrapposizione fra i due tipi di denti.

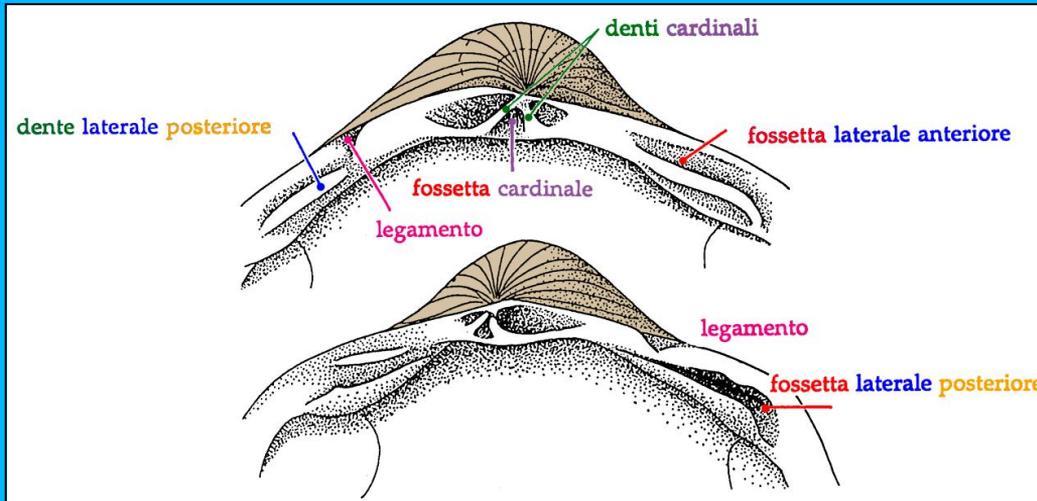


Fig.5. La cerniera nella valva sinistra (sopra) e destra (sotto) di *Cerastoderma edule*.

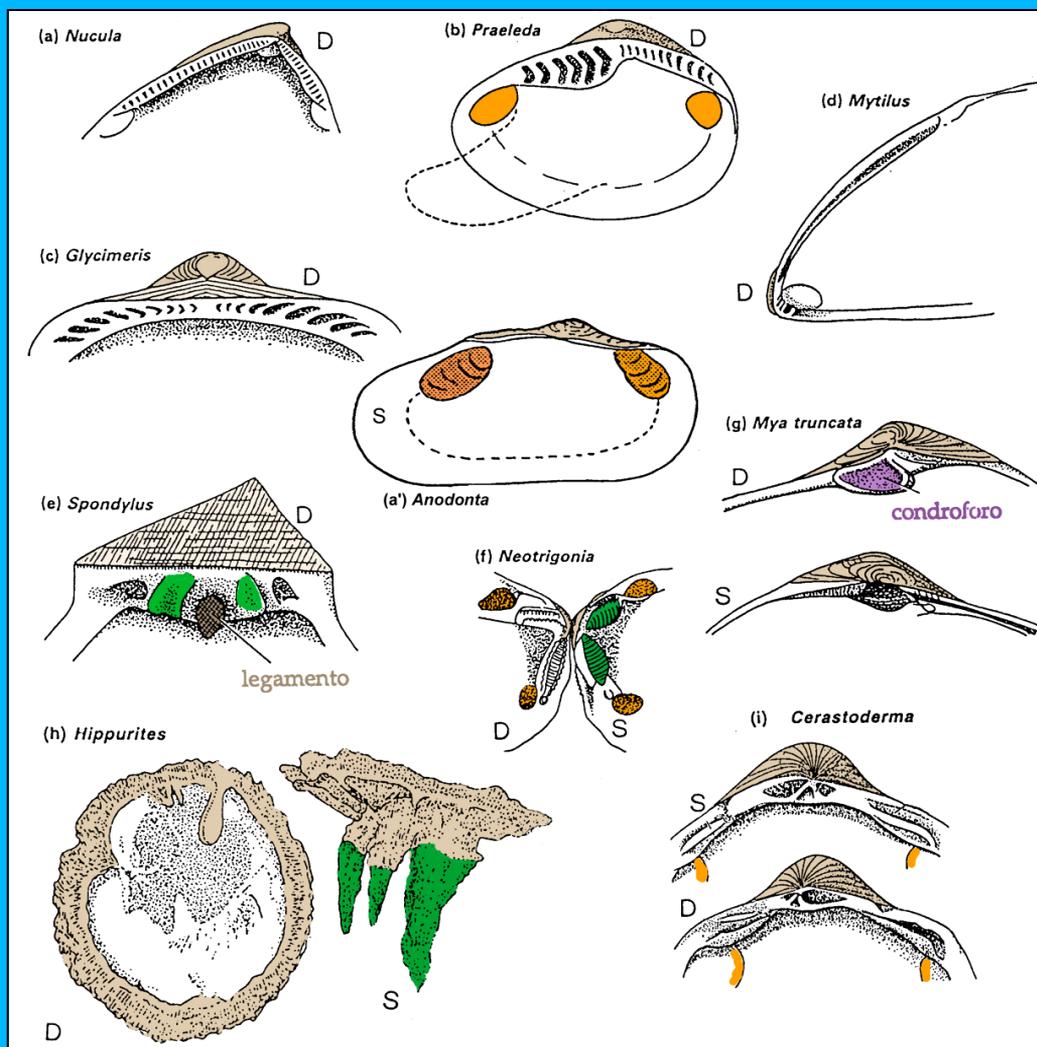


Fig.6. Principali cerniere riconoscibili nei bivalvi. a,b,c: cerniera **tassodonte**; d: cerniera **disodonte**; e: cerniera **isodonte**; f: cerniera **schizodonte**; g: cerniera **desmodonte**; h: cerniera **pachiodonte**; i: cerniera **eterodonte**. D: valva destra; S: valva sinistra.

Numero e disposizione di denti e fossette assumono un significato tassonomico. In particolare vengono distinti i seguenti tipi di cerniere (Fig.6):

- **Tassodonte**: numerosi piccoli denti di diversa grandezza, subparalleli (*Arca*, *Glycimeris*) o disposti radialmente (*Nucula*) lungo quasi tutta la lunghezza del margine dorsale della valva.
- **Disodonte**: denti ridotti o completamente regrediti. Il più delle volte si tratta di tacche e ripiegature appena percettibili ad andamento normale al margine. Si trova negli Ostracea e Mitilacea (es. *Perna*, *Pinna*, *Pecten*, *Ostrea*, *Mytilus*, ecc.).
- **Isodonte**: due denti molto grandi disposti sui due lati di una depressione centrale che ospita il legamento su di una valva e corrispondenti a fossette sull'altra (es. *Spondylus*).
- **Schizodonte**: denti molto grandi con numerosi solchi subparalleli all'asse del dente (denti crenulati). Un esempio è rappresentato dal gen. *Trigonia*, dotato di tre denti sulla valva sinistra e due sulla destra. Si tratta di una cerniera molto rara.
- **Criptodonte**: denti nascosti o assenti oppure costituiti da semplici pieghe del bordo della conchiglia nella zona cardinale. Cerniera rara, caratteristica di alcuni generi paleozoici (es. *Cardiola*).
- **Eterodonte**: due o tre denti cardinali posti sotto l'umbone ed alcuni denti laterali sui due fianchi della valva. Presente nella maggior parte dei bivalvi terziari ed attuali (es. *Cerastoderma*).
- **Pachiodonte**: denti molto grandi e massicci in relazione allo stile di vita adottato. Questa cerniera è infatti tipica delle rudiste, bivalvi che cementavano una valva al substrato utilizzando l'altra come una sorta di "opercolo". In genere è presente un dente e due fossette nella valva che aderisce al fondale, due denti e una fossetta in quella opercolare.
- **Desmodonte**: denti ridotti o assenti; vengono però utilizzate formazioni accessorie lungo il margine della cerniera, in prossimità di un processo che sporge a forma di cucchiaino (condroforo) e che sorregge il legamento (es. *Mya*). Presente nei bivalvi infaunali sospensivori.

Come precedentemente accennato, all'interno delle valve si possono anche riconoscere le **impronte** di inserimento dei **muscoli adduttori**, la **linea palleale** che può collegare le due impronte e che corre parallela al bordo della conchiglia, eventualmente incisa dal **seno palleale** (Fig. 7).

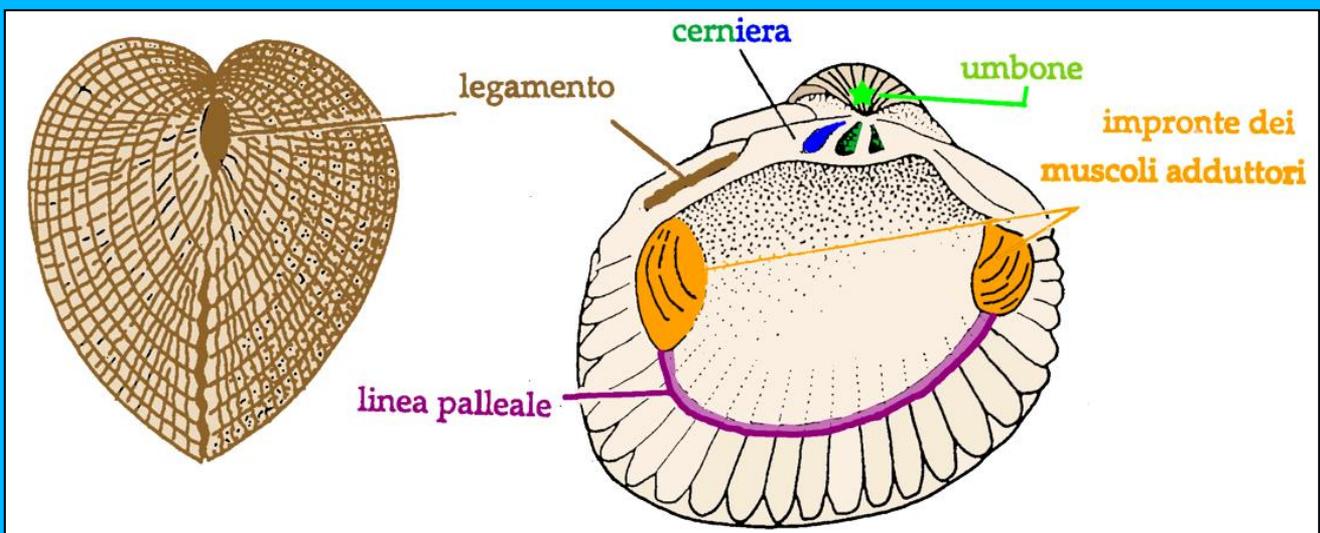


Fig.7. Veduta posteriore ed anteriore della valva sinistra di *Cerastoderma edule* (integropalleato).

L'**ornamentazione esterna** del guscio è caratterizzata da strie, coste, solchi, rughe che si sviluppano sia in modo concentrico che radiale rispetto agli umboni. Le strie di accrescimento sono facilmente riconoscibili sulla superficie esterna della valva e corrispondono a periodi di stasi durante l'accrescimento, marcando le precedenti posizioni dei margini della valva.

MODO DI VITA

I bivalvi sono molluschi molto diffusi sui fondali marini attuali e comuni nei fiumi e nei laghi. La maggior parte vive sopra o all'interno del sedimento procurandosi il nutrimento tramite filtrazione (filtratori); una minoranza invece si ciba della sostanza organica contenuta nel sedimento o dei depositi accumulati al di sopra di esso (depositivori e detritivori). Alcuni bivalvi sono anche in grado di nuotare, per brevi distanze, contraendo assieme le valve.

La molteplicità di morfologie tipica dei bivalvi ha permesso loro di adattarsi ad una grande varietà di nicchie ecologiche marine e di acqua dolce, con forme bentoniche specializzate. Esistono infatti bivalvi infaunali poco profondi e profondi, bivalvi epifaunali bissati, bivalvi epifaunali cementati al substrato, bivalvi appoggiati liberamente sul fondo, bivalvi nuotatori, bivalvi che vivono in cavità. Oltre a questi gruppi principali sono presenti forme che vivono attaccate a tartarughe o altri animali e piante galleggianti; alcuni che sono commensali con echinodermi, crostacei, spugne, ecc.

Le forme infaunali poco profonde (es. *Lucina*, *Donax*, *Venus*) hanno di solito guscio equivalve, con impronte dei muscoli adduttori simili e seno palleale spesso presente. La gran parte dei fossatori presenta comunque guscio liscio e idrodinamico, anche se non molto allungato.

Le forme fossatrici profonde presentano invece un guscio allungato (es. *Solen*, *Ensis*), tubolare, con denti ridotti al lato anteriore della valva oppure morfologie più arrotondate con lunghi sifoni in grado di raggiungere la superficie del sedimento (es. *Panopea*).

Le forme bissate hanno piede sottile circondato da sottili filamenti di bisso. Tra queste comunissimo è il *Mytilus*, posizionato in modo da avere la commessura verticale.

Tra i bivalvi in grado di cementarsi al substrato molto comuni sono le ostriche (ordine Pteroida), abbondanti in sedimenti attuali ed antichi. Questi bivalvi si fissano con la valva sinistra, mentre quella destra, che deve chiudere completamente la commessura, ne replica ogni irregolarità.

Forme libere sul fondo potevano sviluppare speciali appendici spinose ad angolo retto dal guscio (es. *Spondylus*) che agivano come "racchette da neve" per non sprofondare nel sedimento soffice.

Alcuni bivalvi sono in grado di nuotare per brevi distanze. Tipico esempio è rappresentato dai pettinidi (Trias – Attuale) il cui guscio presenta due caratteristiche espansioni triangolari (orecchiette), più o meno equidimensionali, nella parte dorsale della valva.

Alcuni bivalvi sono infine in grado di scavarsi una tana in substrati duri, quali rocce, coralli o legni. Questo è possibile attraverso l'abrasione meccanica esercitata dal movimento delle valve, oppure aiutandosi con secrezioni chimiche acide.

IMPORTANZA PALEONTOLOGICA

I bivalvi sono fossili fondamentali in paleontologia in quanto, come si è visto, le caratteristiche della conchiglia risultano essere strettamente legate alle caratteristiche dell'ambiente di vita. Questo permette di ricostruire in modo preciso i principali parametri ambientali, quali ad esempio il tipo di substrato, la temperatura, salinità, ossigenazione, profondità e velocità della corrente.

Oltre all'importanza paleoecologica, alcune specie possono venir utilizzate in biostratigrafia. Tra le forme più importanti ricordiamo *Posidonia becheri* (specie guida del Carbonifero inf.), *Megalodon gümbeli* (Trias sup.), *Claraia clarai* e *Daonella lommeli* sono fossili guida del Trias dolomitico, *Arca diluvii* (Pliocene), *Arctica islandica* (Pleistocene), ecc.

CLASSIFICAZIONE

La classificazione di un gruppo così vasto e diversificato rappresenta in molti casi un problema non semplice. Anche qui, come per i gasteropodi, si è optato per un criterio classificativo misto, che utilizza in parte dati desunti dagli studi sulle parti molli delle forme attuali e in parte informazioni raccolte dall'analisi delle parti dure (forma e struttura del guscio, tipo di cerniera, presenza o assenza del seno palleale, ecc.). In particolare vengono distinte sei sottoclassi.

Classe **Bivalvia** (Ordoviciano - Attuale)

- Sottoclasse **Palaeotaxodonta** (Ordoviciano - Attuale)
 - Ordine **Nuculoida**
- Sottoclasse **Cryptodonta** (Ordoviciano - Attuale)
 - Ordine **Solemyoida**
 - Ordine **Praecardioida**
- Sottoclasse **Palaeoheterodonta** (Ordoviciano - Attuale)
 - Ordine **Modiomorphoida**
 - Ordine **Unionoidia**
 - Ordine **Trigonoida**
- Sottoclasse **Heterodonta** (Ordoviciano - Attuale)
 - Ordine **Veneroida**
 - Ordine **Myoida**
 - Ordine **Hippuritoida**
- Sottoclasse **Pteriomorphia** (Ordoviciano - Attuale)
 - Ordine **Arcoidea**
 - Ordine **Mytiloida**
 - Ordine **Pterioidea**
- Sottoclasse **Anomalodesmata** (Ordoviciano - Attuale)
 - Ordine **Pholadomyoida**

- **Paleotaxodonta** (Ordoviciano - Attuale)

Comprende i più antichi e primitivi bivalvi, forse già a partire dal Cambriano. Sono tutti organismi marini infaunali, ampiamente diversificati e adattati soprattutto agli ambienti più profondi. Caratteri comuni sono l'assenza di bisso allo stadio adulto, il guscio equivalve, la cerniera tassodonte e la composizione aragonitica. Es. *Nucula*, *Ctenodonta* (Tav.1).

- **Cryptodonta** (Ordoviciano - Attuale)

Bivalvi per lo più paleozoici, con un solo rappresentante attuale (*Solemya*). Hanno cerniera criptodonte o disodonte, composizione aragonitica e modo di vita infaunale. Tra i generi più importanti ricordiamo *Cardiola* ed *Eopteria* (Tav.1).

- **Palaeoheterodonta** (Ordoviciano - Attuale)

Bivalvi per lo più paleozoici, con guscio aragonitico. Cerniera eterodonte primitiva negli ordini Modiomorphoida e Unionidia, schizodonte nell'ordine Trigonoida. A quest'ultimo appartengono bivalvi che ebbero grande diffusione durante il Mesozoico, dotati di grandi gusci, ora rappresentati unicamente dal genere *Neotrigonia* (Tav.3).

- **Heterodonta** (Ordoviciano - Attuale)

Bivalvi eterodonti a cui appartengono la maggior parte dei generi attuali. Presentano spesso struttura lamellare incrociata e composizione aragonitica; si sono adattati a diverse strategie di vita, soprattutto con forme sifonate. La cerniera può degenerare nel tipo desmodonte. Si distinguono tre ordini principali: Veneroida (bivalvi eterodonti; es. *Venus*, *Lucina*, *Cerastoderma*, *Tellina*, *Macra*), Myoida (bivalvi fossatori a guscio sottile; forme perforanti inequivalvi con cerniera degenerata e sifoni ben sviluppati; es. *Mya*, *Corbula*, *Pholas*, *Teredo*); Hippuritoida (grandi bivalvi estinti, cementati al substrato, dotati di cerniera pachiodonte; es. *Diceras*, *Hippurites*, *Radiolites* – Fig.8, 9) (Tav.3, 4).

- **Pteriomorphia** (Ordoviciano - Attuale)

Gruppo eterogeneo di bivalvi, normalmente bissati, dotati di diversa muscolatura e dentizione. Il guscio può essere sia calcitico che aragonitico. L'ordina Arcoida presenta forme isomiarie con cerniera taxodonte (es. *Arca*, *Glicymeris*). L'ordine Mytiloida racchiude bivalvi bissati anisomiari, gusci prismatici/madreperlacci e cerniera disodonte (es. *Mytilus*, *Pinna*, *Lithopaga*). All'ordine Pterioida appartengono poi bivalvi bissati o cementati anisomiari o monomiari (es. *Pecten*, *Inoceramus*, *Lima*, *Ostrea*, *Exogira*) (Tav.1, 2).

- **Anomalodesmata** (Ordoviciano - Attuale)

Bivalvi fossatori o perforanti con guscio aragonitico e dentizione desmodonte (es. *Pholadomya*, *Edmondia*, *Pleuromya*) (Tav.4).

LE RUDISTE

Il gruppo delle **Rudiste** (sottoclasse Heterodonta, **Giurassico sup. - Cretaceo sup.**) comprende alcune fra le forme più bizzarre mai comparse fra i molluschi. Sono stati ritrovati gusci lunghi anche 2 m, con un diametro di oltre 1 m. Hanno popolato le zone poco profonde dei mari tropicali della Tetide.

Le Rudiste hanno sviluppato un'estrema variazione della forma delle valve, fino a perdere completamente l'aspetto equivalve ed essere difficilmente riconoscibili come bivalvi. Una valva infatti, quella fissa (generalmente la destra), si è modificata fino ad assumere un aspetto a cono. La sinistra invece è libera e simile ad un opercolo posto nella parte superiore dell'altra valva; muovendosi verso l'alto e il basso determina l'apertura e chiusura della conchiglia. La valva destra presenta pareti molto spesse, cavità centrale ridotta ed un singolo dente massiccio che si articola con una coppia di denti posta sulla parte inferiore della valva opposta (cerniera pachiodonte) (Fig.8, 9). In certi generi, quali *Toucasia* e *Requienia* era la valva sinistra, più o meno spiralata, a fissarsi al substrato.

La presenza comunque della cerniera, delle impronte dei muscoli adduttori e dell'area di inserzione del legamento hanno permesso di riconoscere l'appartenenza delle rudiste alla classe dei bivalvi.

L'adattamento ad una vita gregaria in mari caldi, dove le rudiste hanno creato scogliere assieme a coralli ad altri organismi, è responsabile della particolare morfologia adottata. Le rudiste assumono quindi un significato paleoecologico in qualità di forme indicatrici di clima caldo; alcune forme però hanno anche un valore biostratigrafico, anche se non utilizzabile per correlazioni su ampia scala data la loro spiccata regionalità.

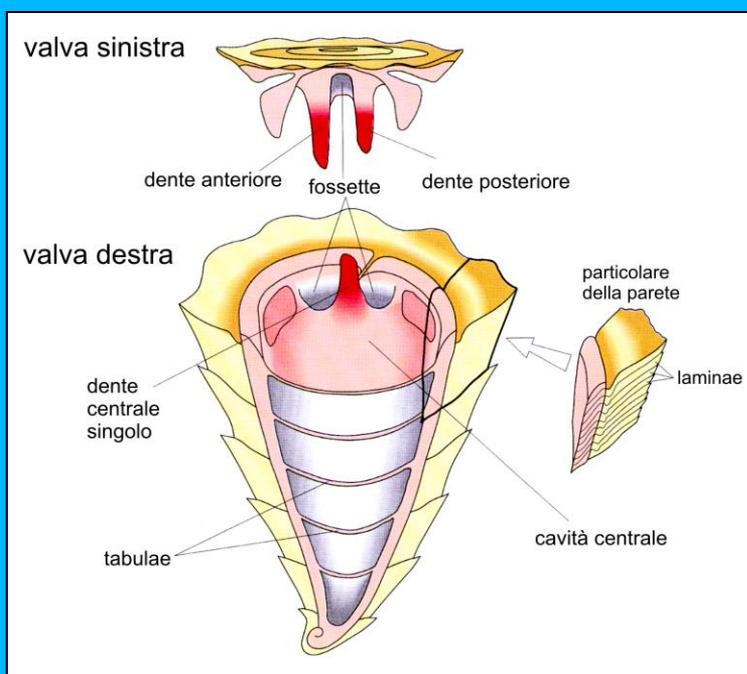


Fig.8. Caratteri morfologici di una rudista.

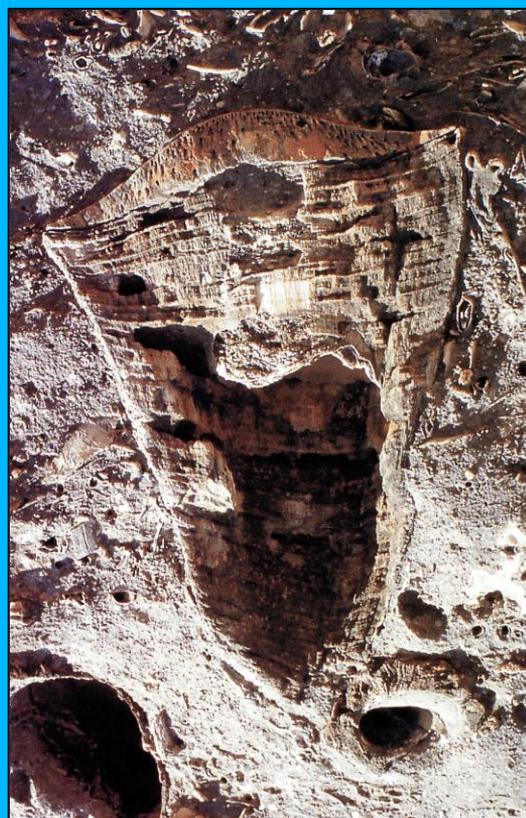
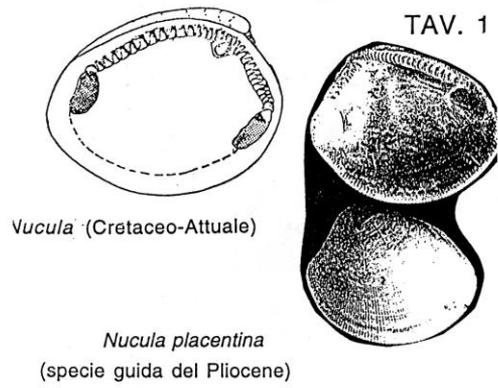
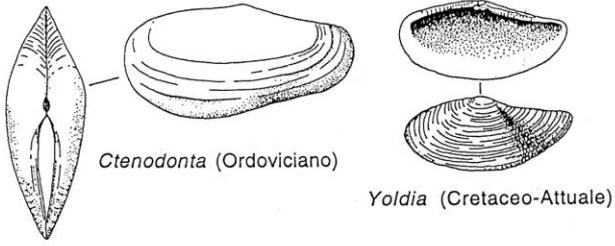


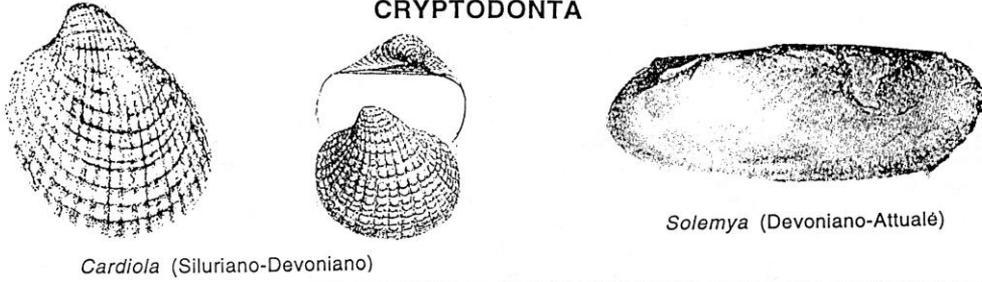
Fig.9. *Joufia reticulata* (fam. Radiolitidae), Cretaceo Superiore, Poggiardo (LE).

PALAEOTAXODONTA

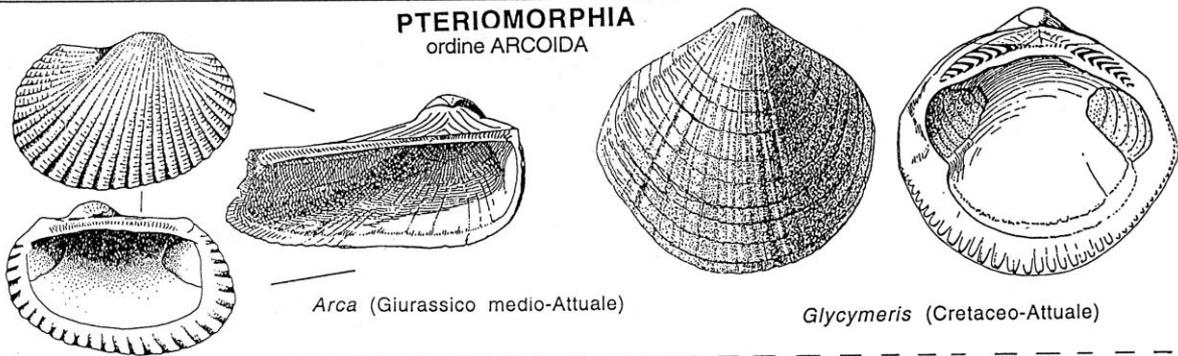
TAV. 1



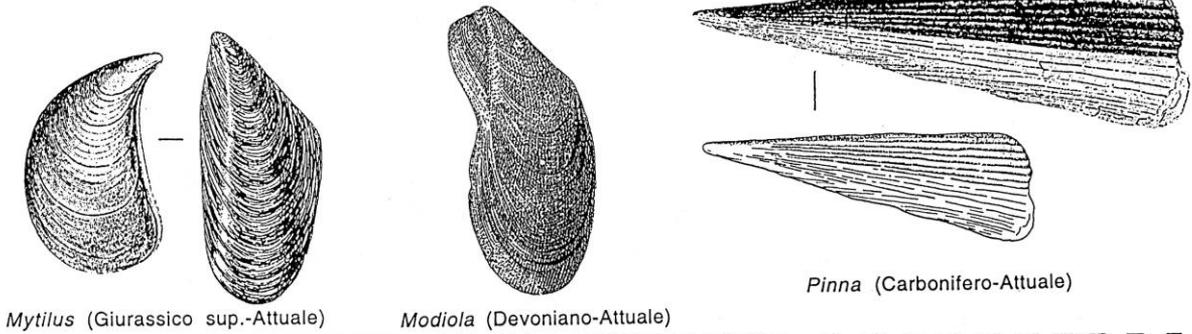
CRYPTODONTA



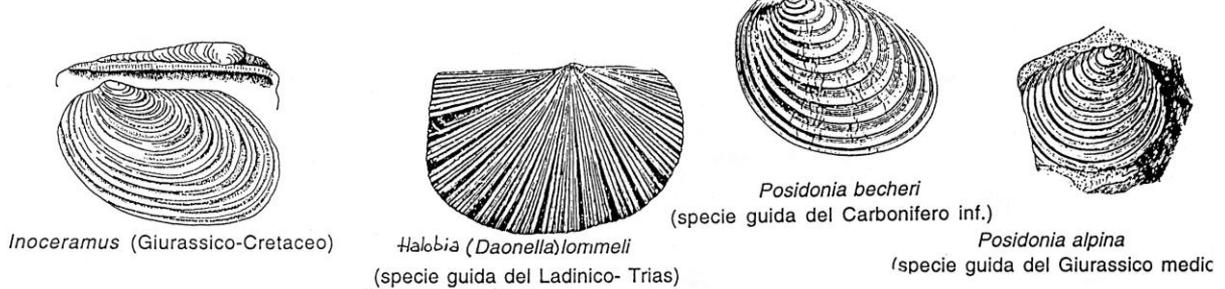
PTERIOMORPHIA
ordine ARCOIDA

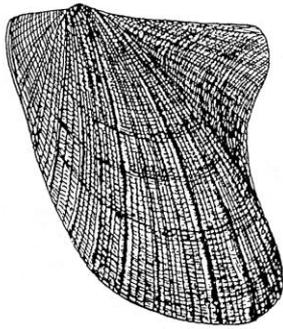


ordine MYTILOIDA

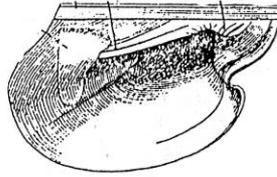


ordine PTERIOIDA

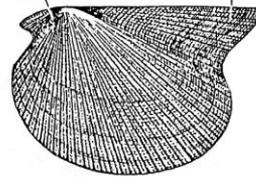




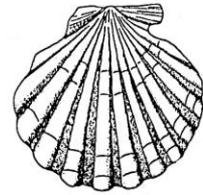
Avicula (Trias-Attuale)



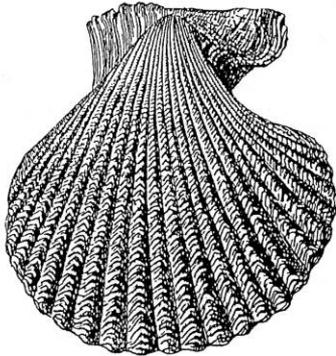
Pterinea (Ordoviciano sup.-Devoniano inf.)



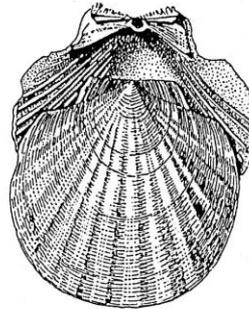
Lyropecten (Devoniano)



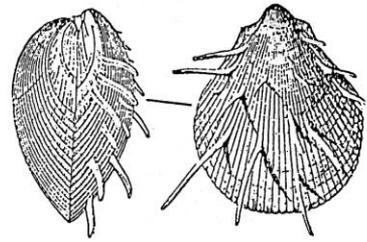
Avicula contorta
(specie guida del
Retico- Trias)



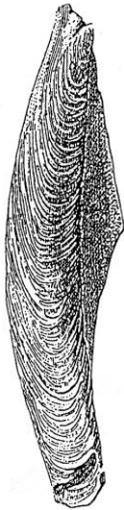
Chlamys (Trias-Attuale)



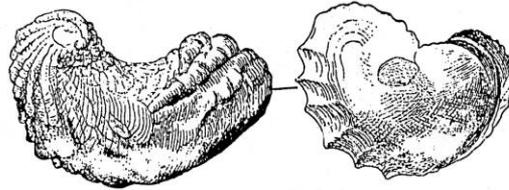
Amusium (Miocene-Attuale)



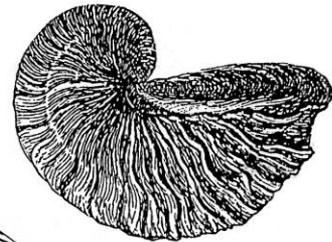
Spondylus (Giurassico-Attuale)



Gervilleia (Trias-Cretaceo)



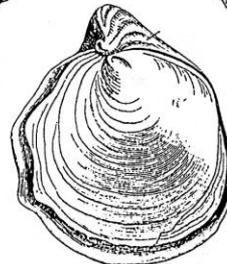
Exogyra (Cretaceo)



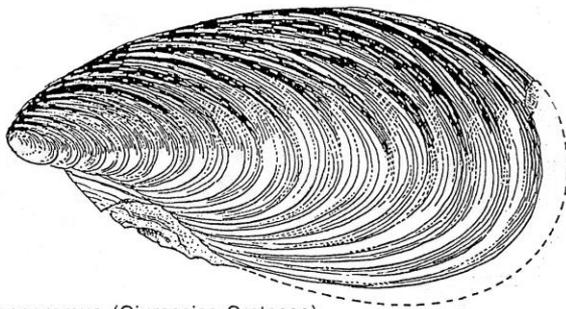
Gryphea
(Trias sup.-Giurassico)



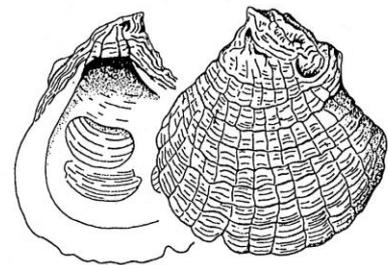
Lopha (Trias-Attuale)



Exogyra columba
(specie guida del Cretaceo medio)



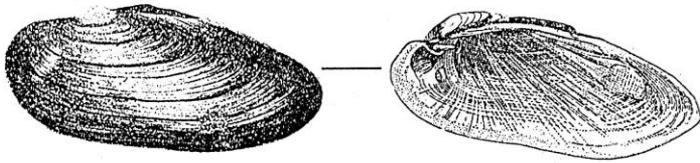
Inoceramus (Giurassico-Cretaceo)



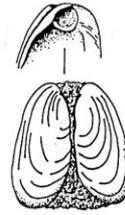
Ostrea (Cretaceo-Attuale)

PALAEOHETERODONTA

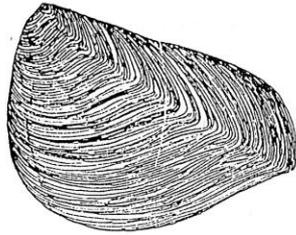
TAV. 3



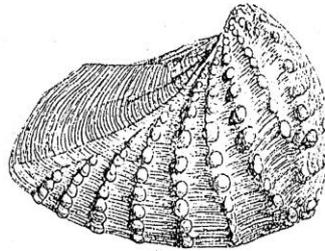
Unio (Trias-Attuale)



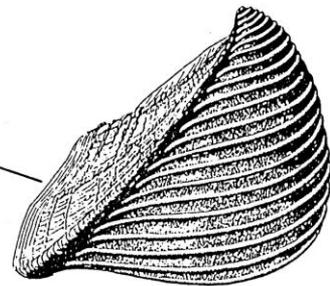
Modiolopsis (Ordoviciano)



Myophoria kefersteini
(specie guida del Carnico- Trias)



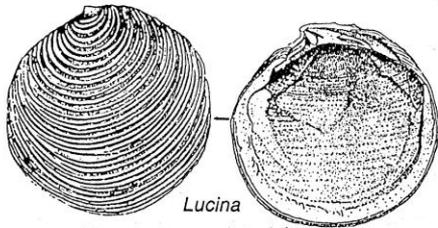
Trigonias navis
(specie guida del Giurassico inf.)



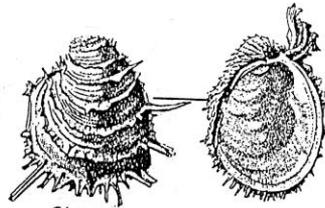
Trigonias (Trias medio-Cretaceo)

HETERODONTA

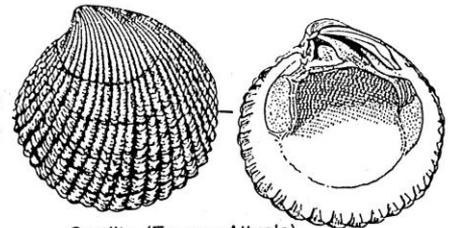
ordine VENEROIDA



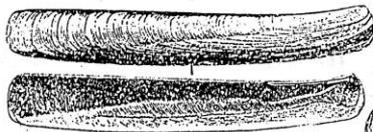
Lucina
(Cretaceo sup.-Attuale)



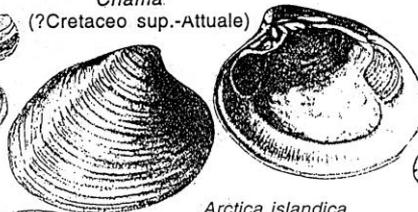
Chama
(?Cretaceo sup.-Attuale)



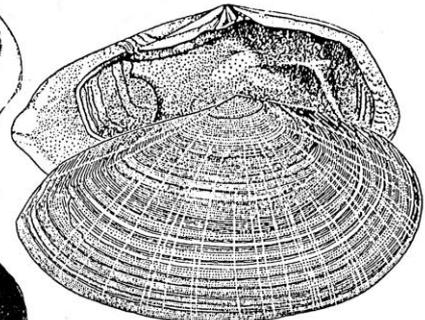
Cardita (Eocene-Attuale)



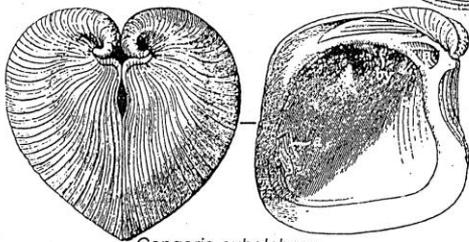
Ensis (Eocene-Attuale)



Arctica islandica
(specie guida del Pleistocene)



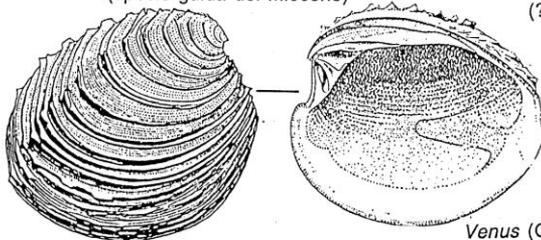
Tellina (?Cretaceo-Attuale)



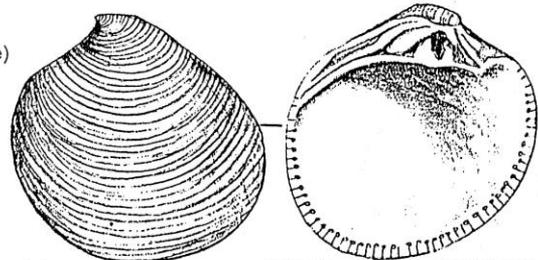
Congeria subglobosa
(specie guida del Miocene)



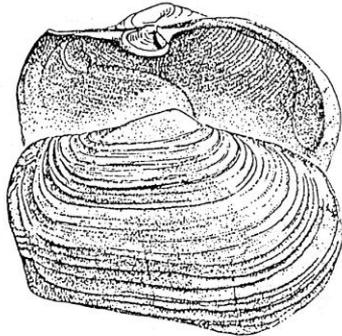
Panopea
(?Trias-Attuale)



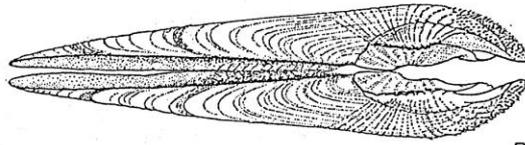
Venus (Oligocene-Attuale)



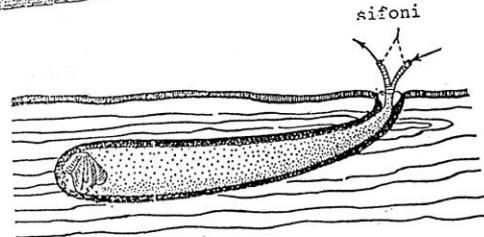
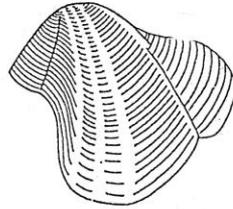
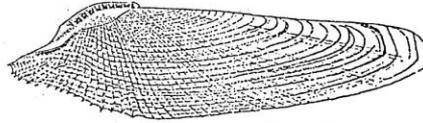
Astarte (Giurassico-Attuale)



Mya truncata
(specie guida del Pleistocene)

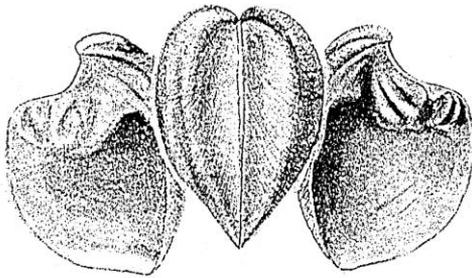


Pholas (Miocene-Attuale)

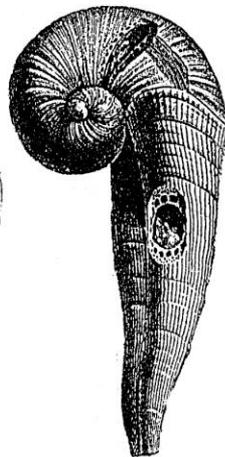


Teredo (Eocene-Attuale)
(a destra in posizione di vita in un tronco)

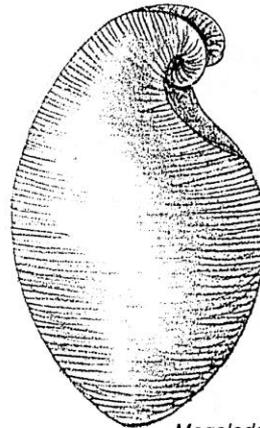
ordine HIPPURITOIDA



Megalodon gumbeli
(specie guida del Norico- Trias)

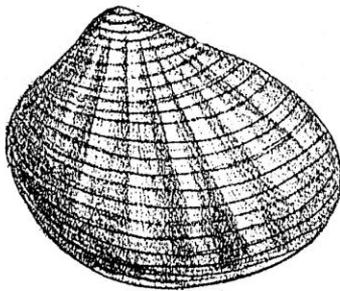


Caprinula (Cretaceo)

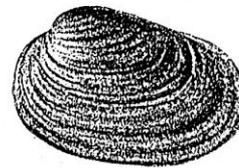
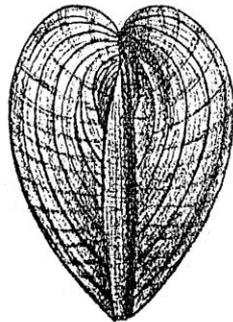


Megalodon (Devoniano-Trias)

ANOMALODESMATA



Pholadomya (Triassico sup.-Attuale)



Edmondia (Devoniano sup.-Permiano)