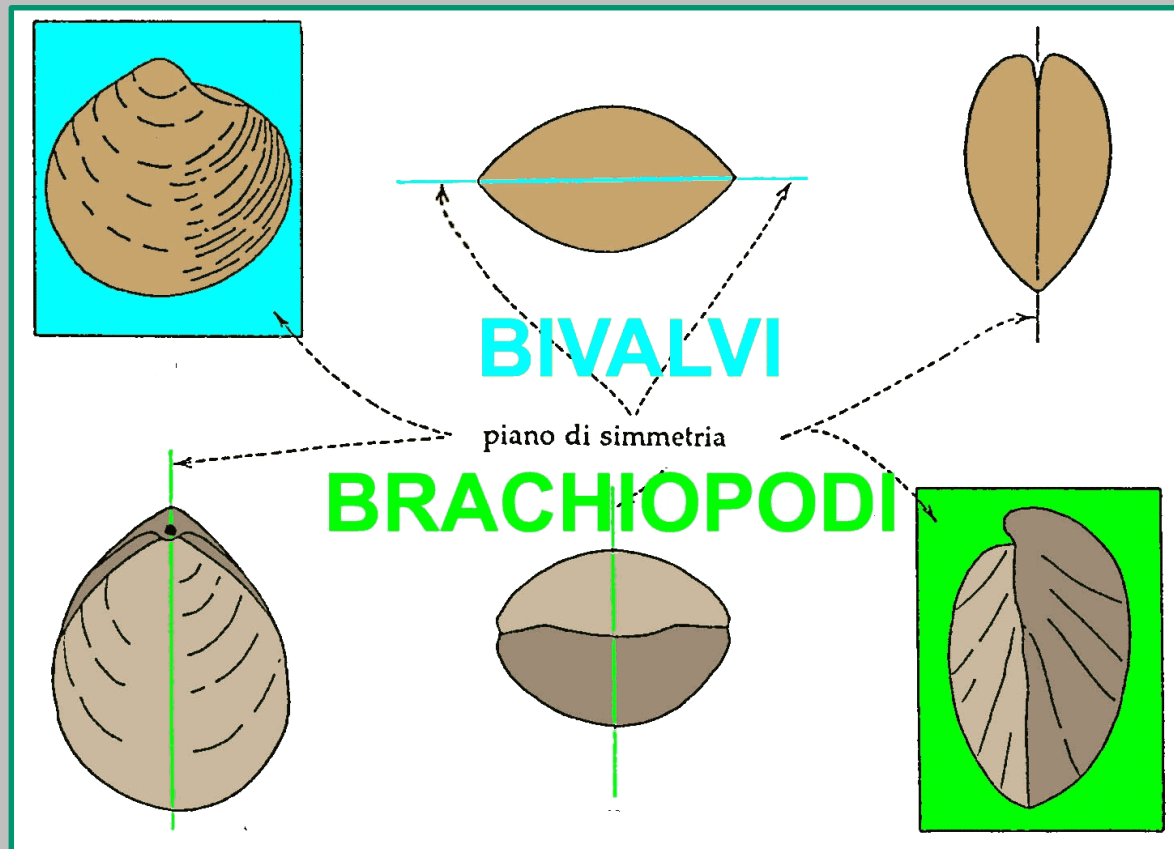


Brachiopodi

Che cosa sono

I **Brachiopodi** sono organismi marini **bentonici** solitari il cui corpo è racchiuso e protetto da una **conchiglia calcitica o chitinofosfatica** costituita da **due valve disuguali**, con organizzazione a **simmetria bilaterale** secondo un piano perpendicolare al piano di separazione delle valve.



Che cosa sono

Sono organismi **sospensivori** che si nutrono grazie ad un organo cigliato, il **lofoforo**, di forma e struttura varia. Il lofoforo occupa gran parte dello spazio interno della conchiglia e può essere sostenuto da un apparato scheletrico.

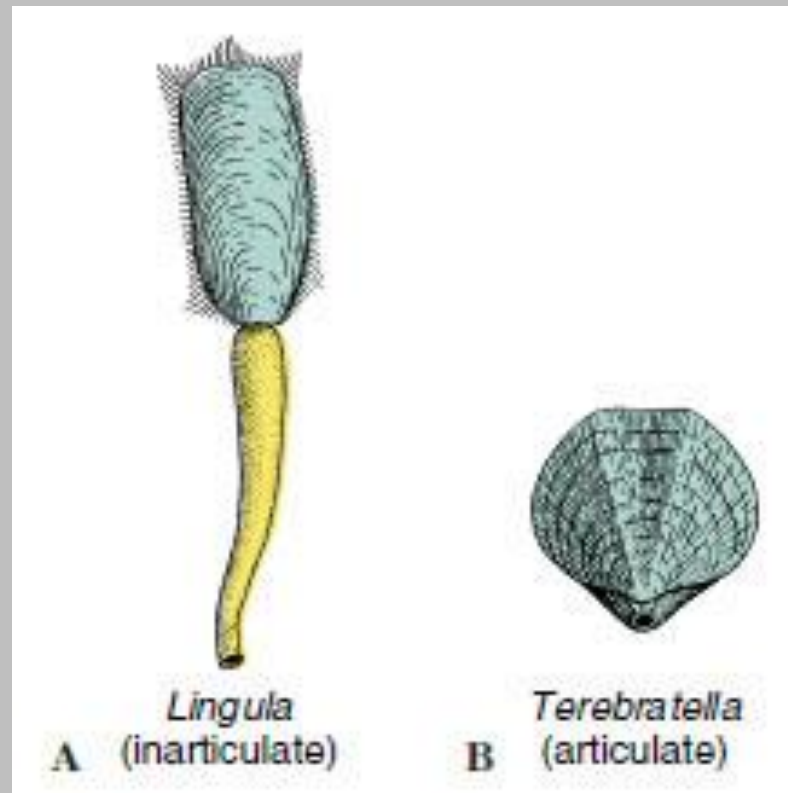
Le **dimensioni** medie della conchiglia variano tra 5 mm e 8 cm ma esistono anche individui adulti più piccoli di 1 mm mentre alcuni esemplari fossili (come certi productidi paleozoici) raggiungono quasi i 40 cm.



Che cosa sono

Esistono due gruppi di brachiopodi:

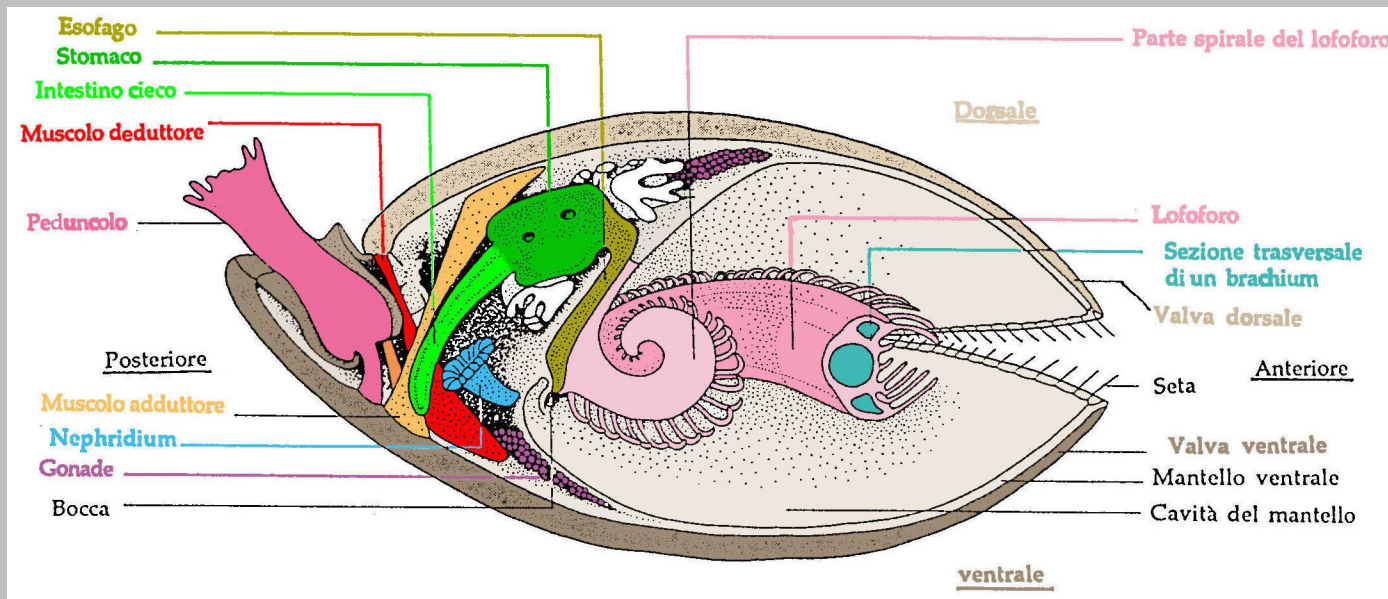
- **Articolati**: le due valve sono collegate tramite una cerniera
- **Inarticolati**: le due valve sono solo appoggiate



PARTI MOLLI

Nella **cavità viscerale** sono localizzati i principali **organi** (tubo digerente, sistemi escretore, nervoso e circolatorio, ghiandole genitali ecc.) e i **muscoli** responsabili dell'apertura e della chiusura delle valve.

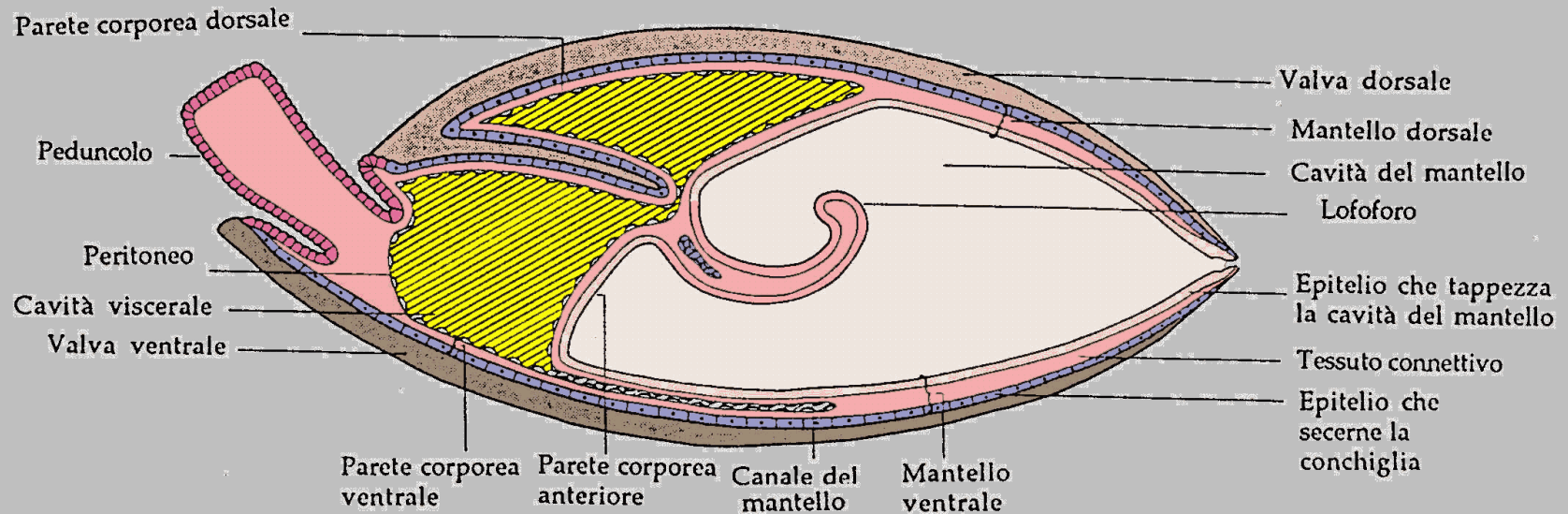
La **cavità del mantello** è quasi totalmente occupata dal **lofoforo**. Quando le valve sono aperte, la cavità del mantello comunica direttamente con l'acqua del mare.



PARTI MOLLI

Tutte le parti molli sono avvolte dal mantello, costituito da due membrane epiteliali aderenti alla superficie interna delle valve.

La cavità viscerale si prolunga nel mantello mediante lunghe e sottili estensioni tubulari (canali del mantello) che possono lasciare all'interno delle valve delle impronte ad andamento ramificato (impronte palleali).



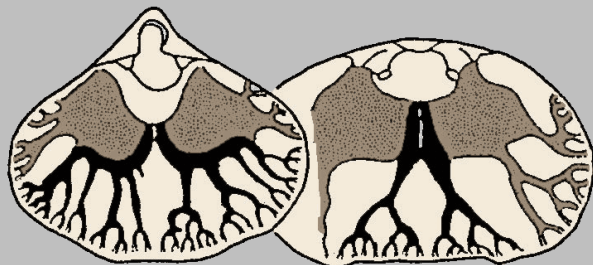
PARTI MOLLI

Tutte le parti molli sono avvolte dal mantello, costituito da due membrane epiteliali aderenti alla superficie interna delle valve.

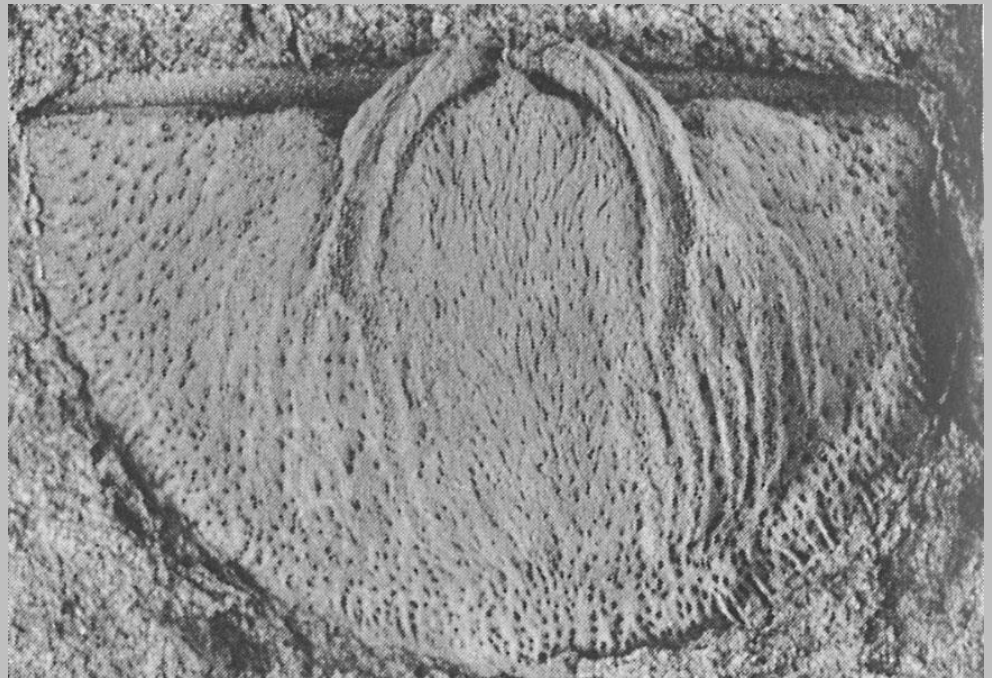
La cavità viscerale si prolunga nel mantello mediante lunghe e sottili estensioni tubulari (canali del mantello) che possono lasciare all'interno delle valve delle impronte ad andamento ramificato (impronte palleali).



Hemithiris



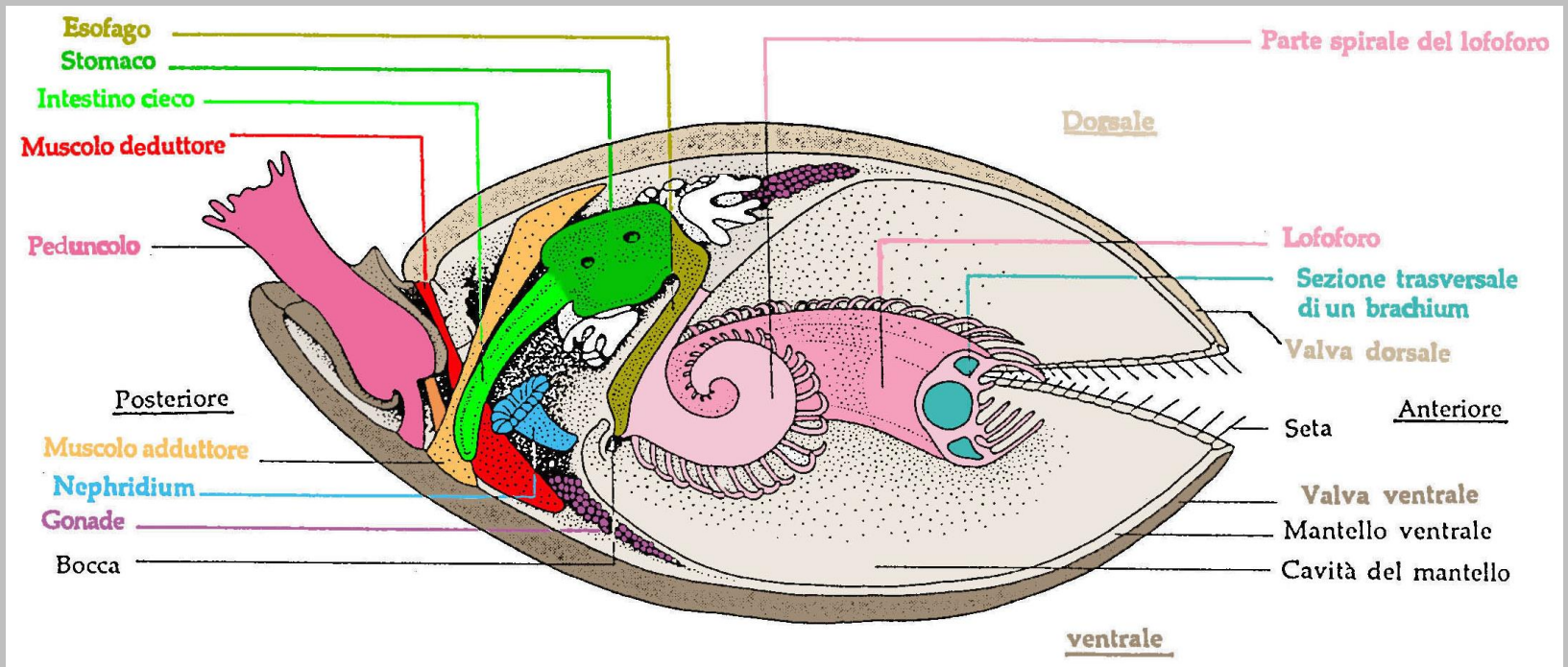
Notosaria



PARTI MOLLI - Lofoforo

Il lofoforo è un organo carnoso, cavo, formato da due braccia simmetriche (**brachia**, da cui il nome del phylum) che portano numerosi filamenti ciliati.

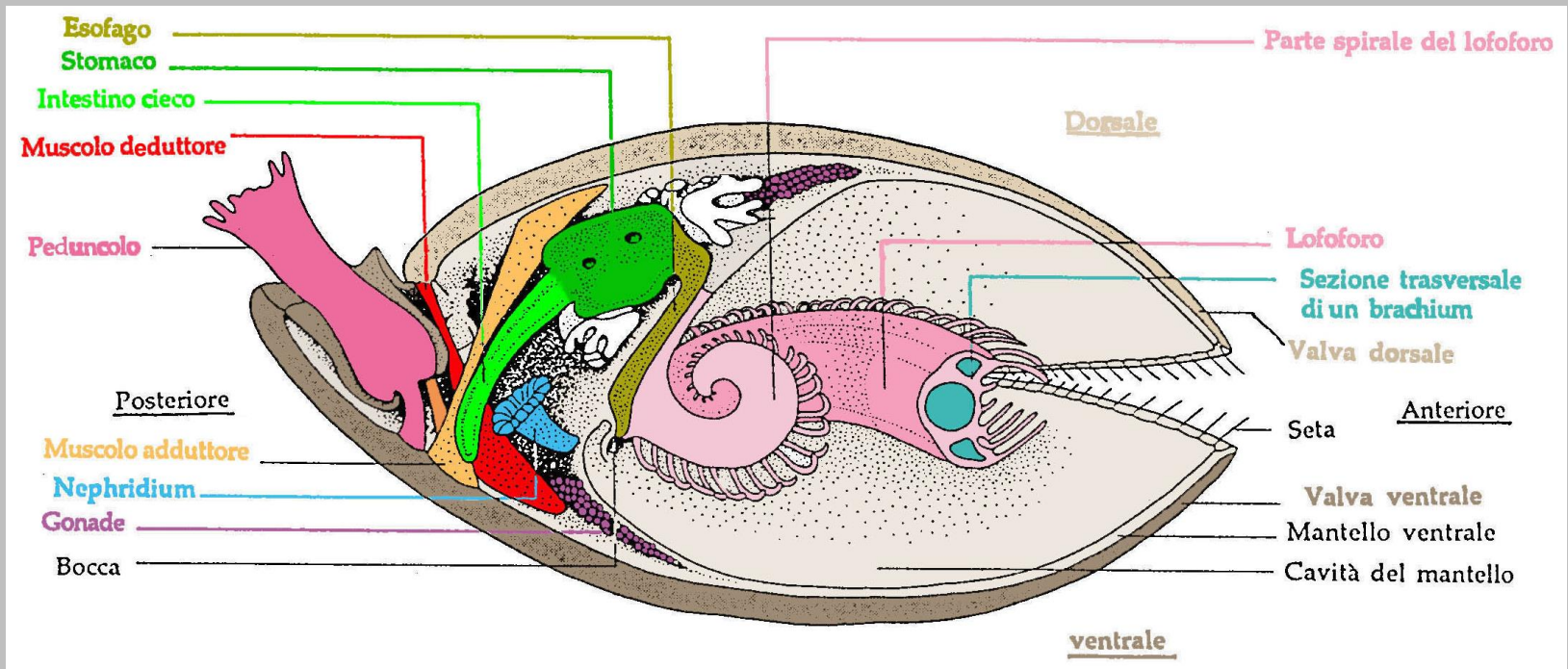
Le brachia possono avere varia forma (curve, a cappio, spiralate).



PARTI MOLLI - Lofoforo

Un solco ciliato si estende lungo ogni brachium con la funzione di **trasportare nutrimento** alla bocca situata alla base del lofoforo in posizione centrale. Il lofoforo ha anche **funzione respiratoria e filtratrice**.

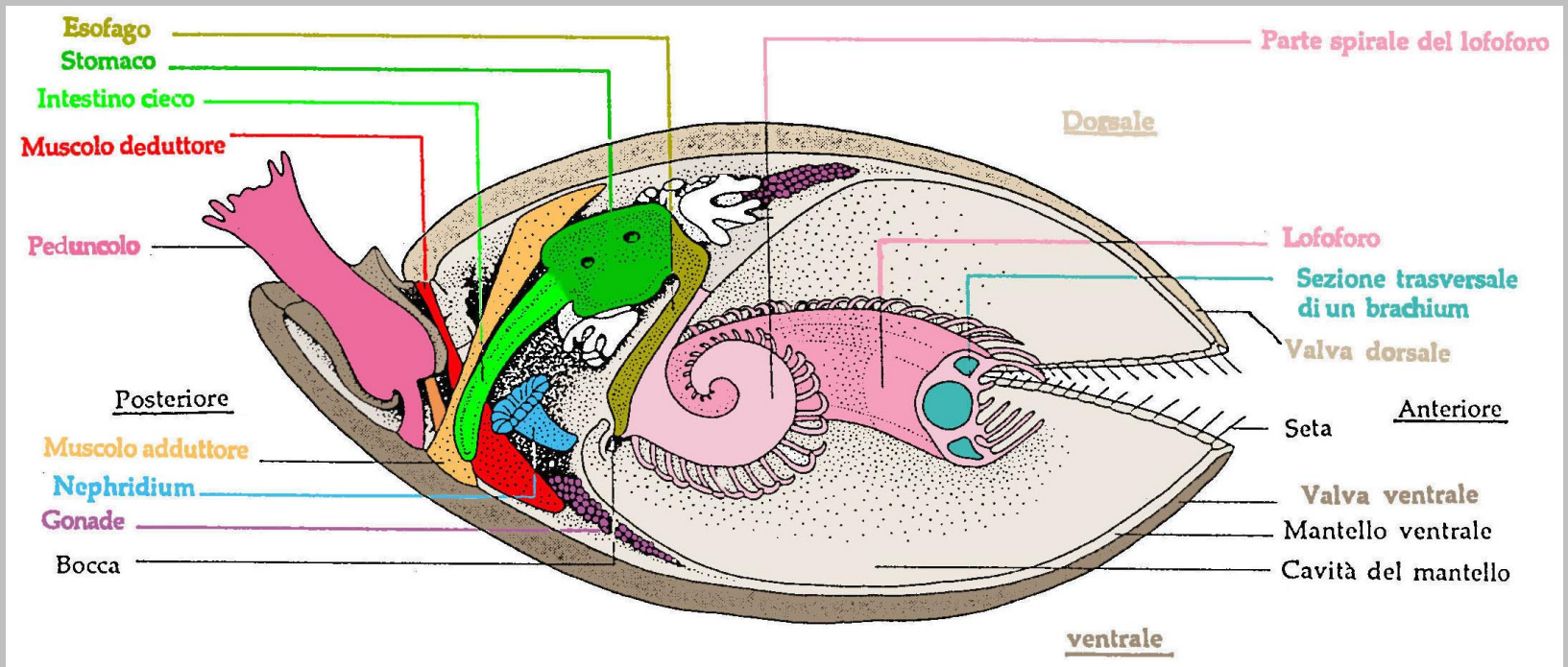
La valva che sostiene il lofoforo e la relativa struttura scheletrica di sostegno (brachidio) quando esiste, viene detta **valva brachiale** (o valva dorsale)



PARTI MOLLI - Peduncolo

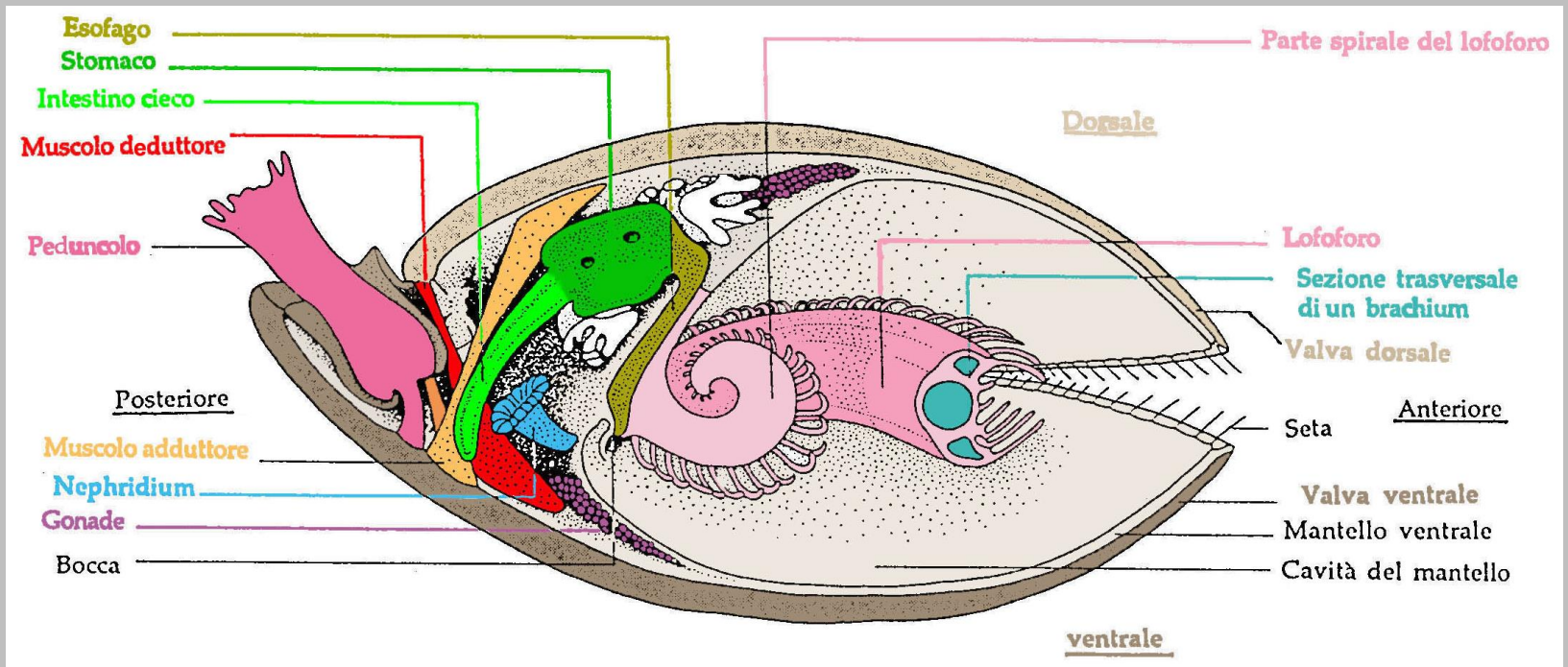
Molti brachiopodi possiedono un organo cilindrico molle chiamato peduncolo che generalmente **fuoriesce dalla conchiglia attraverso un foro nella parte posteriore della valva più grande (detta **valva peduncolare** o valva ventrale).**

Il peduncolo non sempre esce attraverso il foro della valva peduncolare, ma può passare anche tra valva e valva (Lingulidi).



PARTI MOLLI - Peduncolo

La funzione del peducolo è quella di **ancorare** l'animale direttamente a dei substrati solidi anche se in alcuni casi (come nel fossatore *Lingula*) il peduncolo aderisce ai grani di sabbia mediante una secrezione mucosa.

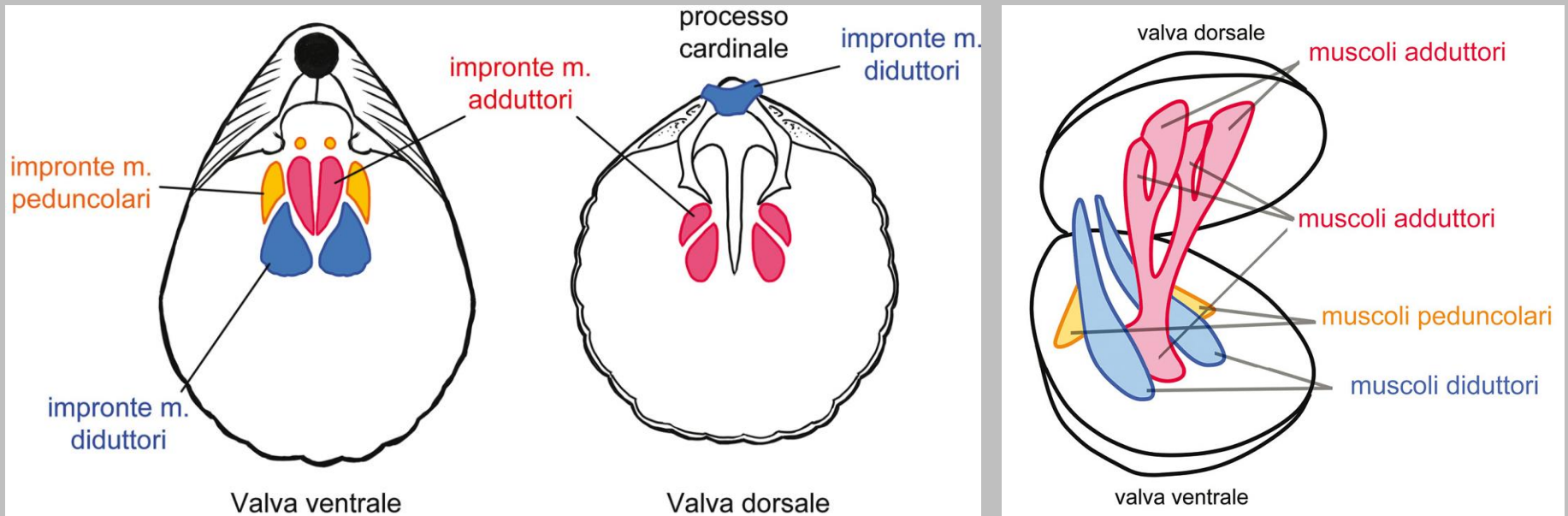


PARTI MOLLI - Muscoli

I muscoli che, contrariamente a quanto avviene nei bivalvi, **servono sia per l'apertura, sia per la chiusura delle valve**, sono fissati alla superficie interna delle valve dove producono **impronte muscolari** depresse o rilevate.

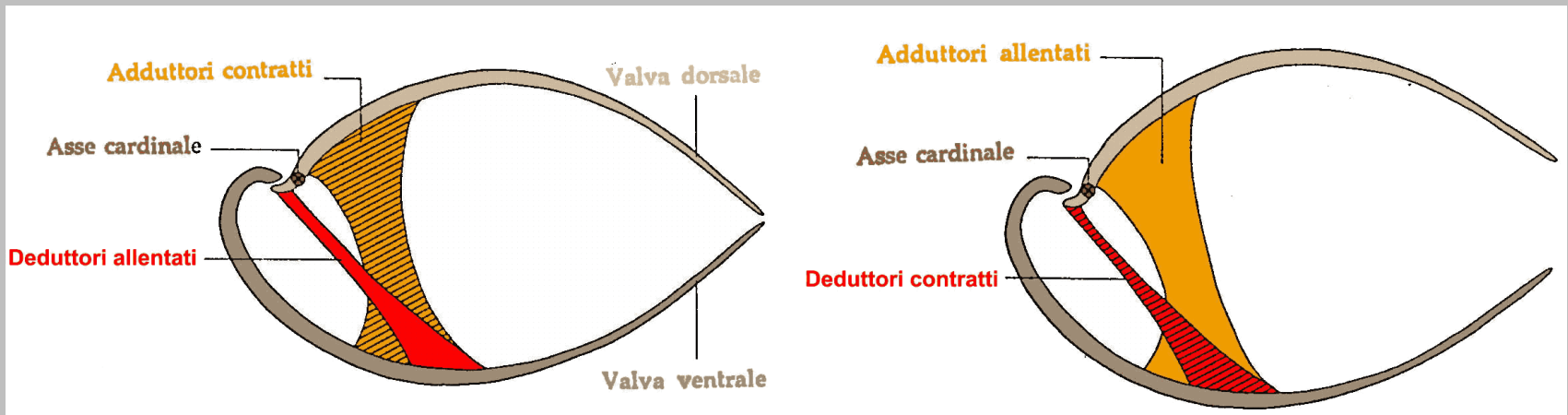
Negli **Articolati** sono abbastanza semplici e relativamente piccoli;

Negli **Inarticolati** e nei **Lingulidi** sono più numerosi e robusti a causa del maggior numero di movimenti che devono fornire alle valve.

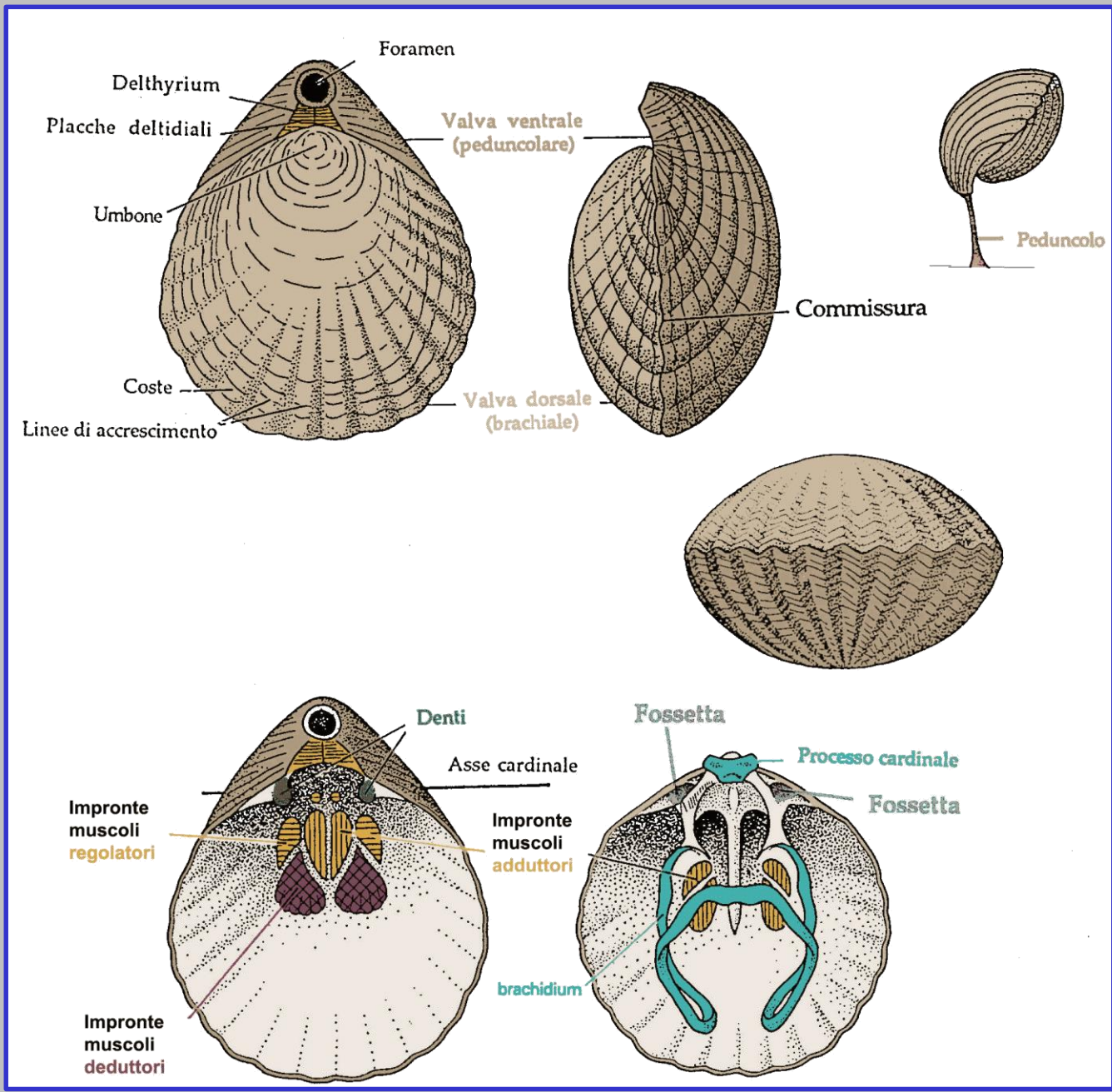


PARTI MOLLI - Muscoli

La **chiusura** è operata dalla contrazione dei **muscoli adduttori** mentre l'apertura avviene in seguito al rilassamento degli adduttori combinata con la contrazione degli **abducenti**.



CONCHIGLIA



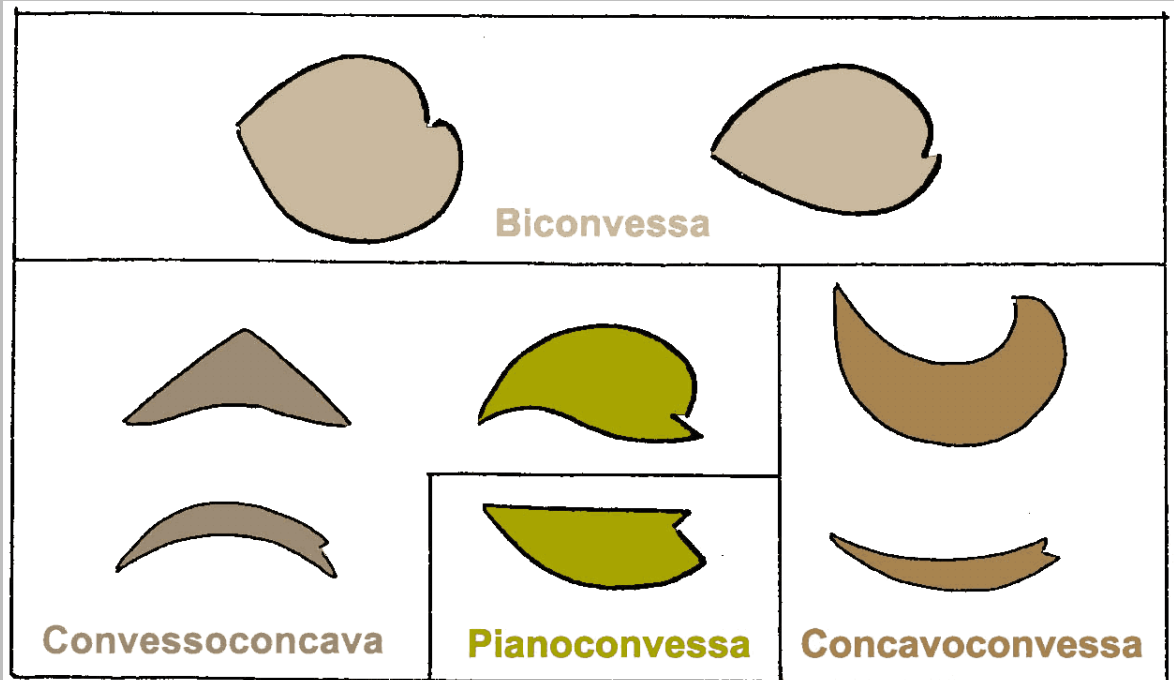
CONCHIGLIA - Caratteristiche esterne

FORMA

Le valve dei brachiopodi si chiudono lungo una linea di giunzione che viene chiamata **commissura**.

Le valve possono essere **entrambe convesse** (forma biconvessa) **oppure una è sempre convessa** mentre l'altra può essere piana o concava.

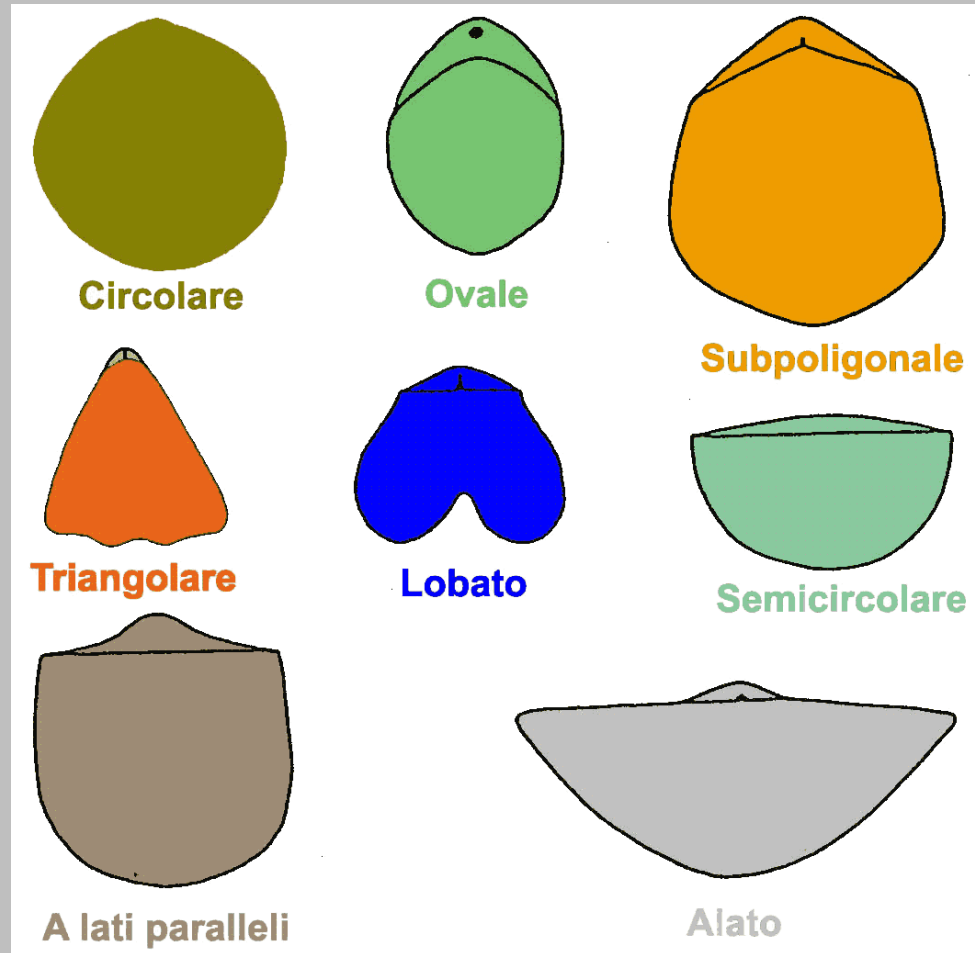
Se è la valva dorsale ad essere piana o concava allora la conchiglia viene detta pianoconvessa o concavoconvessa; se è la valva ventrale ad essere piana o concava allora la conchiglia è convessoconvessa o convessoconcava.



CONCHIGLIA - Caratteristiche esterne

FORMA

Il profilo della conchiglia varia notevolmente tra i vari taxa come si può vedere orientando la conchiglia col piano di commissura perpendicolare al punto di osservazione



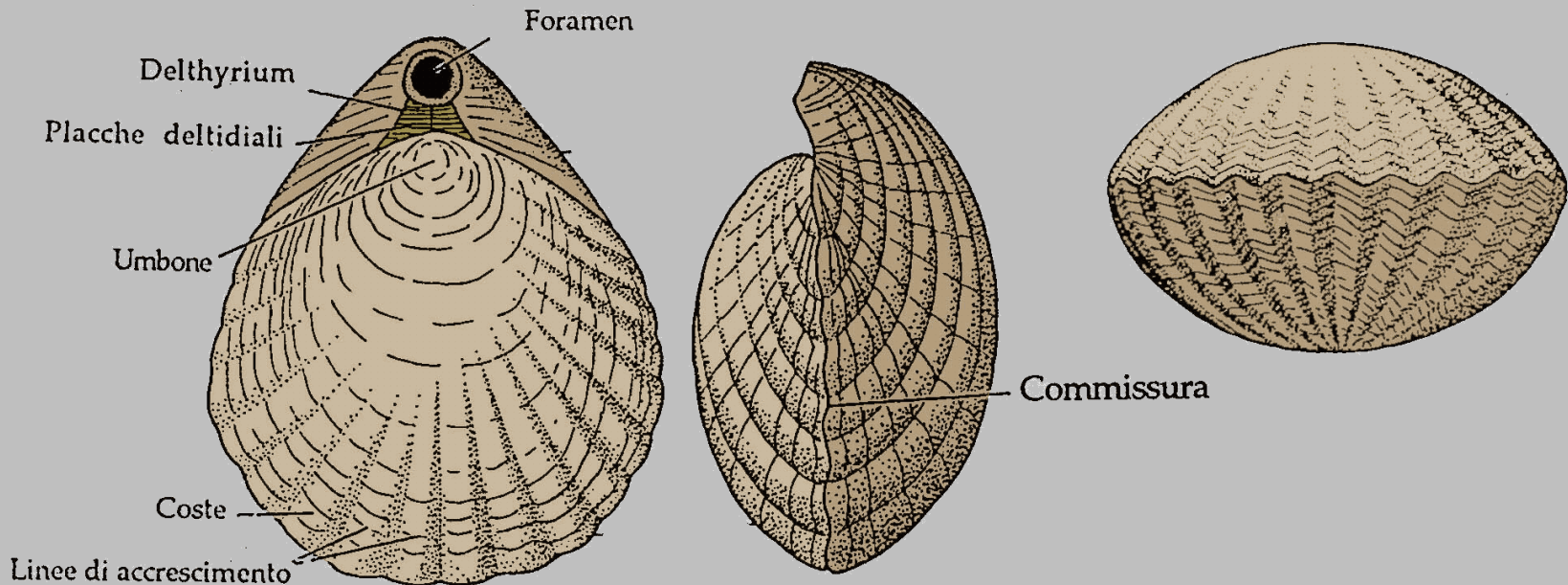
CONCHIGLIA - Caratteristiche esterne

Ornamentazione esterna

Generalmente caratterizzata da piccole **strutture** sulla superficie esterna delle valve ad andamento sia **radiale** sia **subparallelo** al margine.

Sebbene la superficie di molti brachiopodi appaia a prima vista liscia, sono spesso visibili **sottili strie di accrescimento ad andamento concentrico che segnano le varie fasi della crescita.**

A volte le strie possono essere **molto pronunciate** con espansioni squamose o lamellari nel qual caso si parla di **lamelle di accrescimento.**



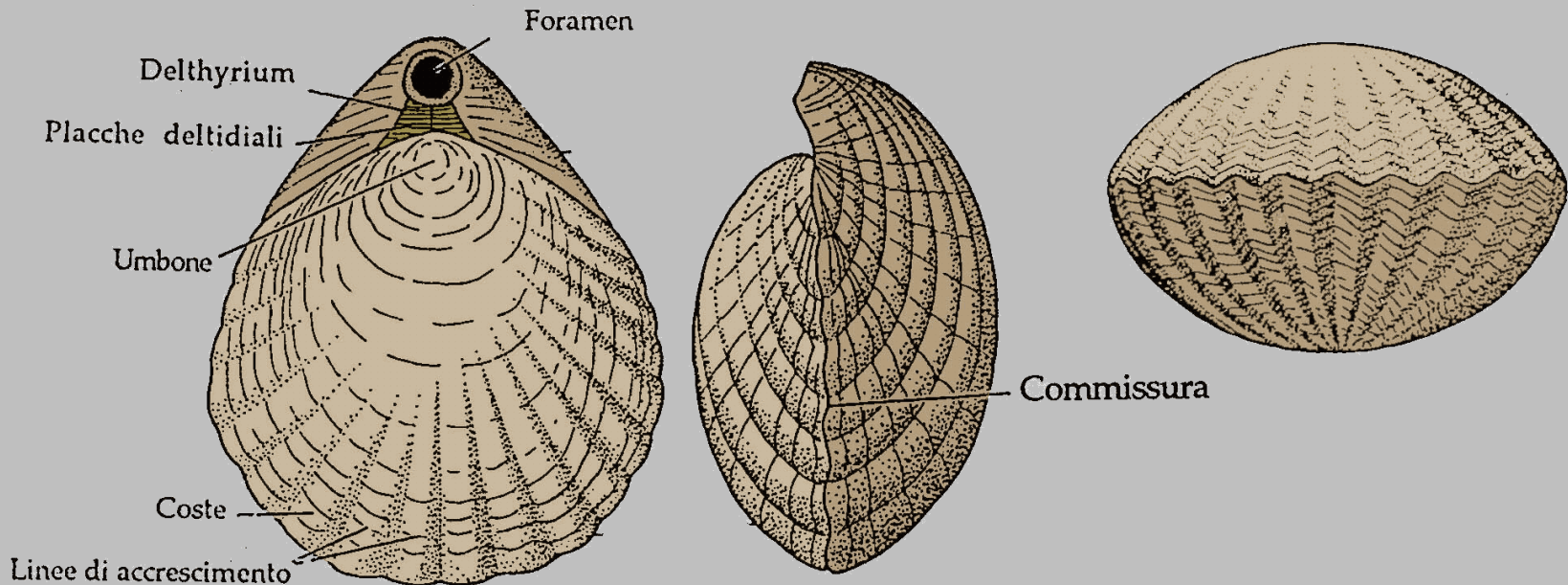
CONCHIGLIA - Caratteristiche esterne

Ornamentazione esterna

Le **strutture radiali** sono costituite da **coste** e da **ondulazioni** che vengono dette solchi (ampie depressioni del guscio) o pieghe (ampie elevazioni del guscio).

In alcune forme possono essere presenti anche **spine** per favorire l'ancoraggio o per impedire lo sprofondamento nei substrati molli.

Quando sono presenti contemporaneamente elementi concentrici e radiali che si intersecano allora si può avere una **superficie cancellata**.

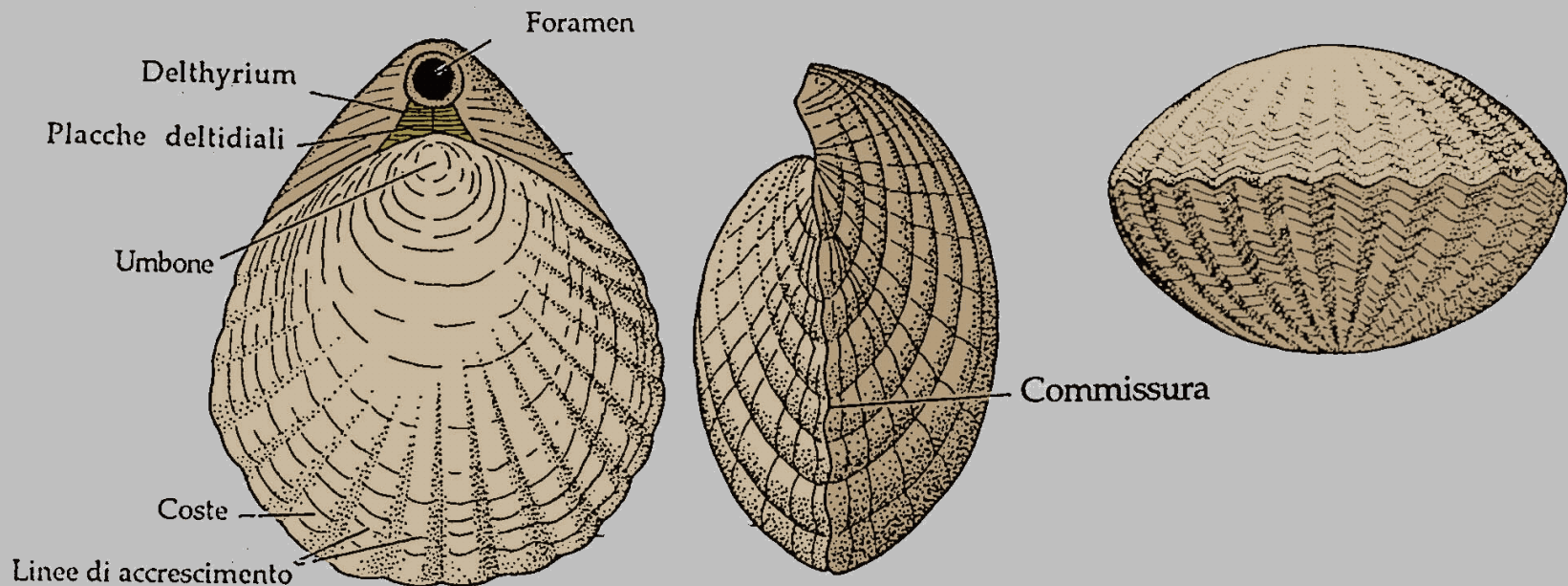


CONCHIGLIA - Caratteristiche esterne

Apertura del peduncolo

In molti brachiopodi è presente una **apertura** (in forma di foro o di fessura tra le valve) attraverso la quale fuoriesce il **peduncolo**.

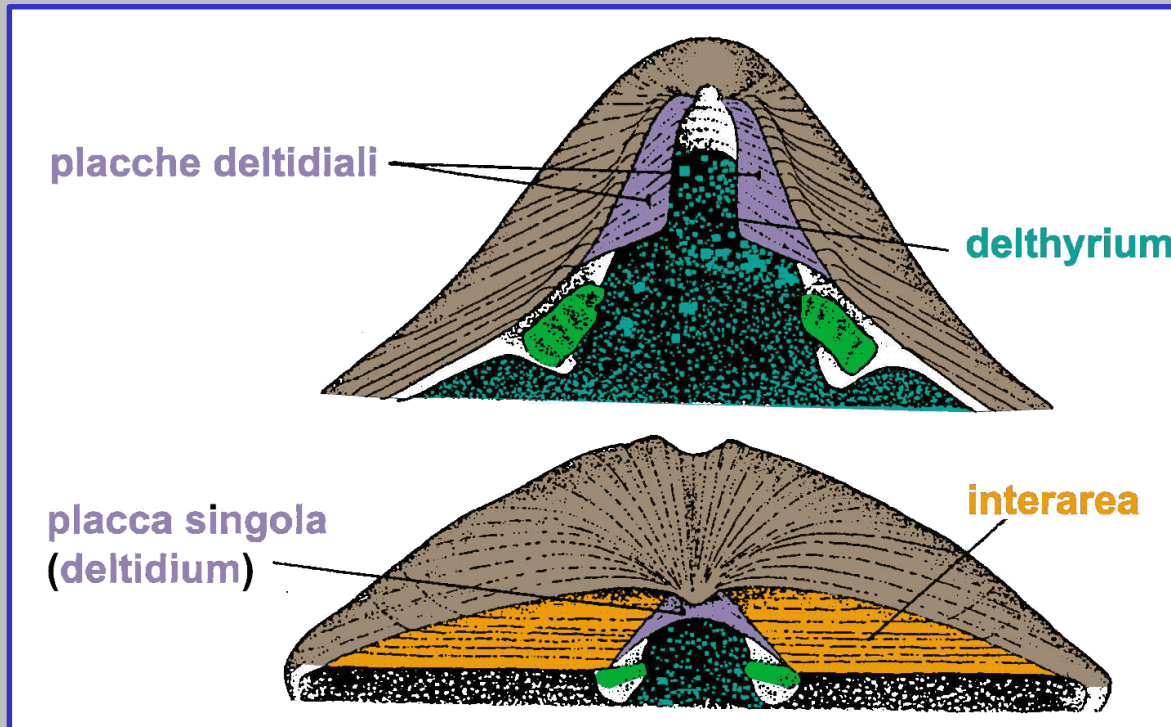
La parte di apertura che è localizzata nella valva ventrale viene detta **deltidium** mentre quella che interessa la valva dorsale viene detta **notothyrium**.



CONCHIGLIA - Caratteristiche esterne

Apertura del peduncolo

Lo spazio dell'apertura in ogni valva può essere integro (nel qual caso ha la forma di una tacca triangolare) oppure chiuso in parte o del tutto da una singola placca (**deltidium**) o da due di placche (**placche deltidiali**) che si sviluppano dai margini laterali del delthyrium fino a saldarsi tra loro; in questo caso può però rimanere una apertura circolare per il peduncolo nella zona apicale della valva ventrale che viene detta **foramen**.

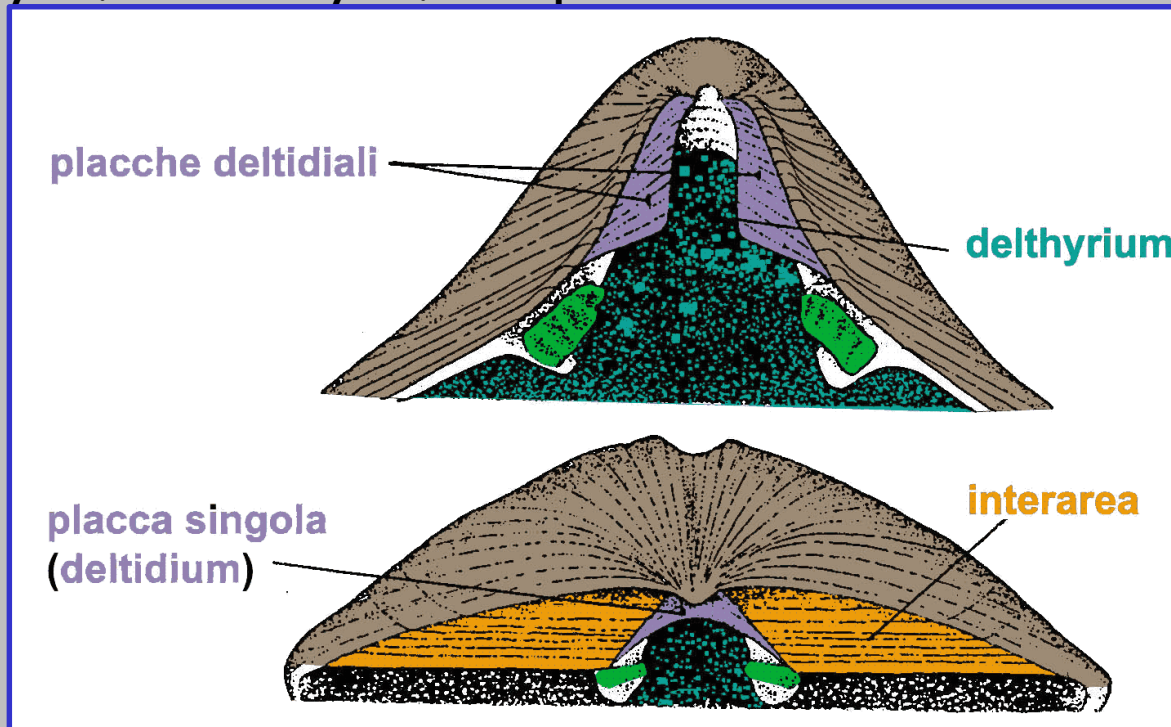


CONCHIGLIA - Caratteristiche esterne

Apertura del peduncolo

Quando l'apertura originale del peduncolo è stata completamente chiusa da placche, vuol dire che il peduncolo si è ridotto fino a scomparire e l'animale viveva libero sul fondo.

Delthyria e notothyria aperti sono comuni nei brachiopodi a guscio calcareo del Paleozoico inferiore mentre nelle forme successive, in genere, manca il notothyrium e il delthyrium è in parte occluso

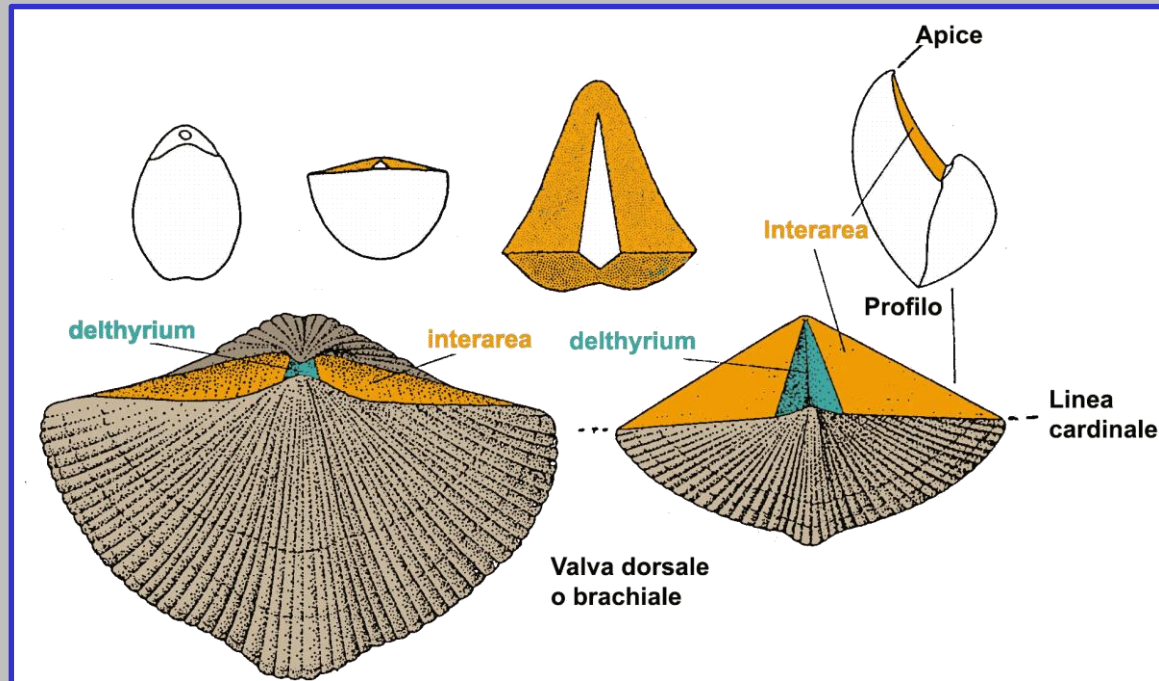


CONCHIGLIA - Caratteristiche esterne

Interarea (o area cardinale)

Si tratta di una **superficie piana o curva situata tra l'apice della valva e la linea cardinale** di una o di entrambe le valve di molti brachiopodi Articolati.

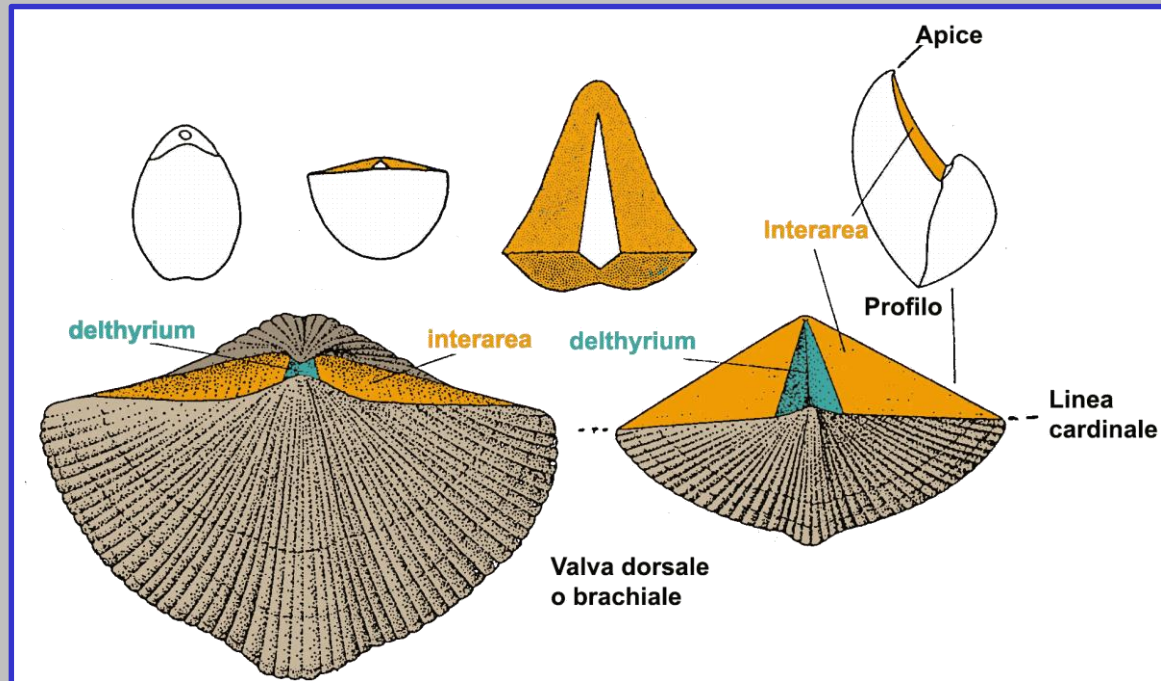
Le interaree (sia dorsale sia ventrale) sono normalmente intersecate dal delthyrium e dal notothyrium e sono prive dell'ornamentazione presente sul resto della valva. La parte di conchiglia attorno agli apici (quando è arcuata e prominente) viene detta **umbone**.



CONCHIGLIA - Caratteristiche esterne

Interarea (o area cardinale)

Le interaree di molti brachiopodi, particolarmente quelli paleozoici, danno origine a un **margin** posteriore rettilineo (**linea cardinale**) che coincide approssimativamente con un asse lungo il quale avviene l'articolazione e che passa attraverso i denti.

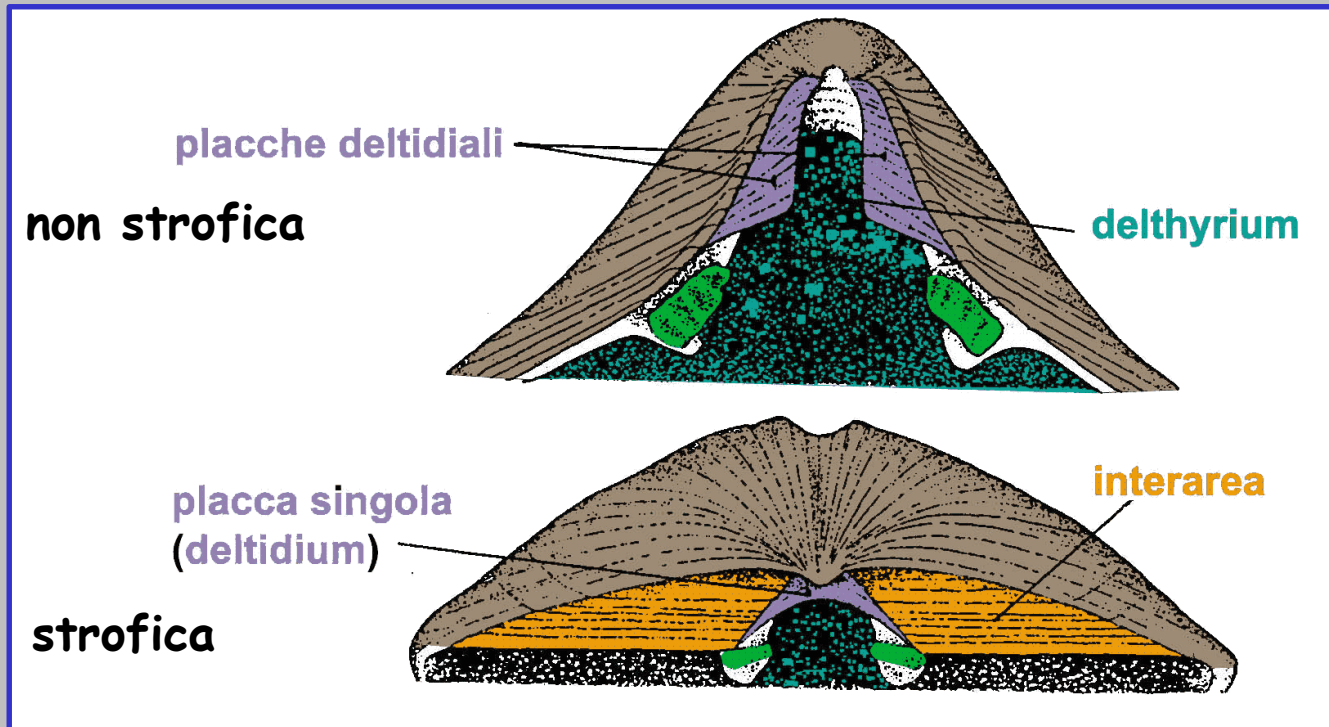


CONCHIGLIA - Caratteristiche esterne

Interarea (o area cardinale)

Le conchiglie provviste di linea cardinale sono dette **strofiche** (es. Ortidi, Spiriferidi).

Le conchiglie con margine posteriore curvo, quindi prive di linea cardinale, (esistono solo due fulcri dati dai denti) sono dette **non strofiche** (o astrofiche) (es. Terebratulidi, Rinchonellidi).

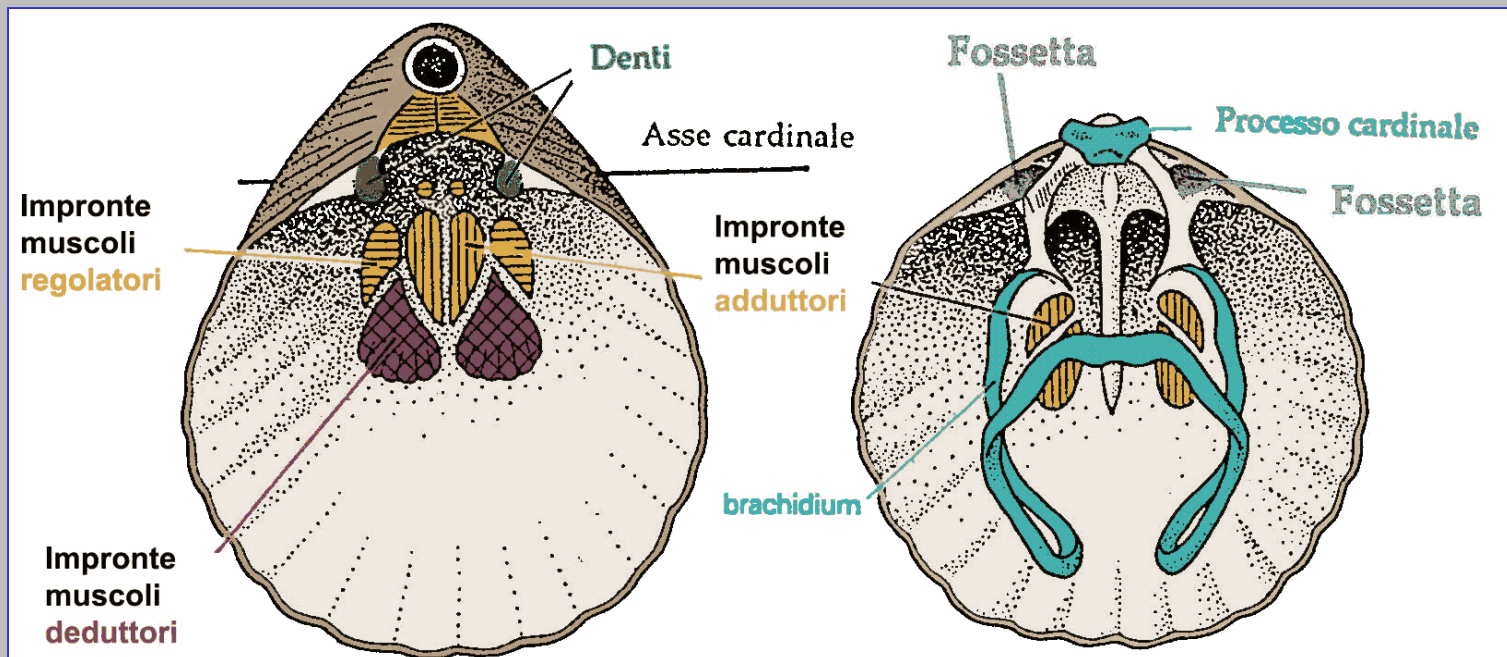


CONCHIGLIA - Caratteristiche interne

Articolazione delle valve

I brachiopodi **Articolati** possiedono un meccanismo per l'articolazione delle valve che nella forma più semplice consiste di **due denti** a forma di spinotti nella valva ventrale che si articolano in **due depressioni** o **fossette** della valva dorsale.

I denti sono localizzati ai lati del delthyrium (o delle placchette che lo chiudono). Le fossette sono in posizione opposta nella valva dorsale.



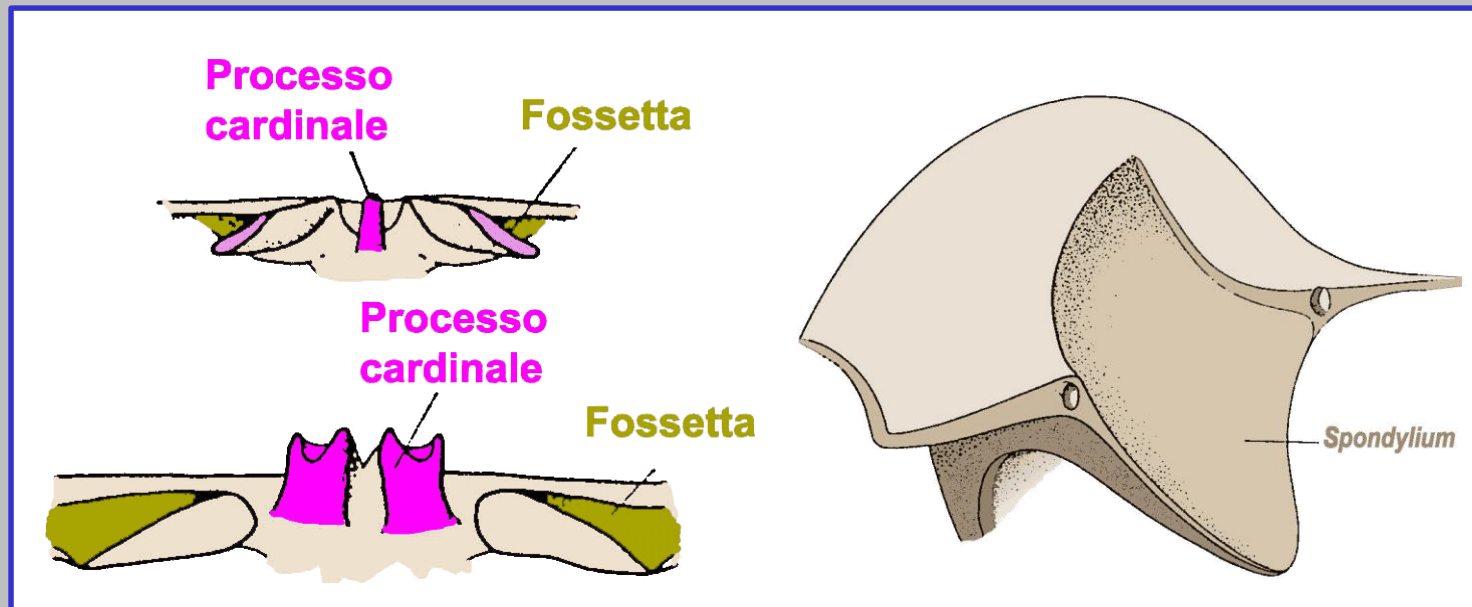
CONCHIGLIA - Caratteristiche interne

Articolazione delle valve

Le fossette cardinali fanno parte di un complesso di strutture della valva dorsale (o brachiale) dette collettivamente cardinalia.

In molte valve dorsali, nella parte mediana dei cardinalia, una struttura più o meno lobata (ma anche a forma di lama) detta processo cardinale che serve per l'inserzione dei muscoli abduttori.

In un piccolo gruppo di brachiopodi (i Pentameridi) i muscoli sono fissati ad una struttura a cucchiaio (spondylium) che si trova nella regione apicale della valva ventrale.

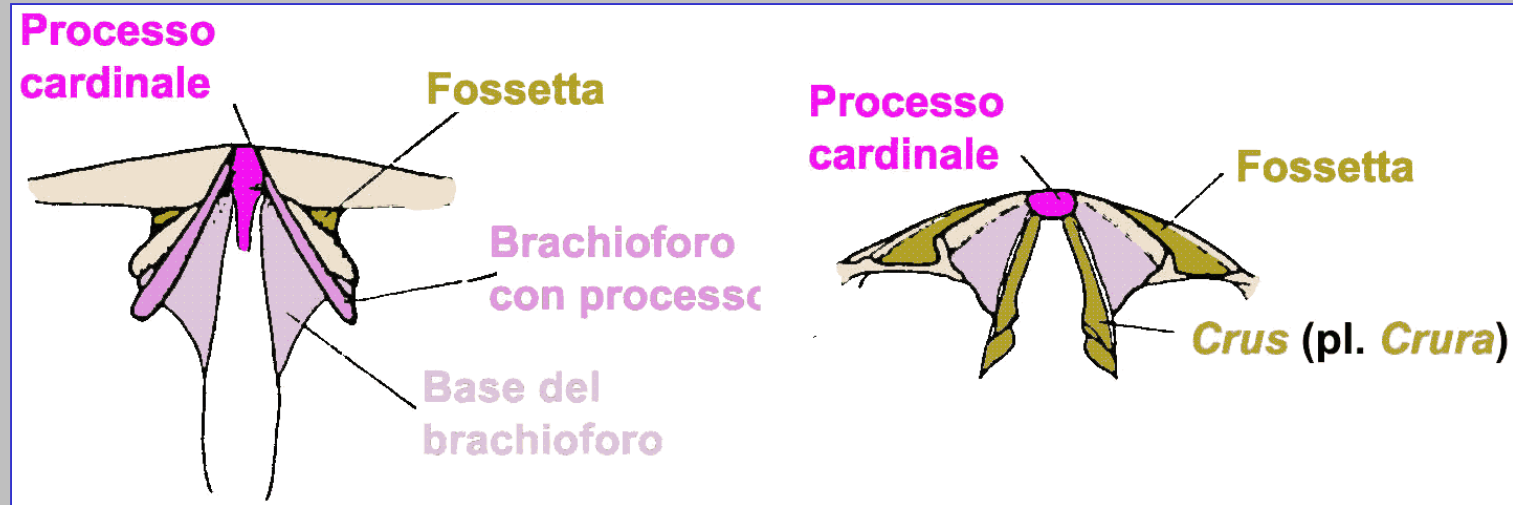


CONCHIGLIA - Caratteristiche interne

Strutture di sostegno del lofoforo

In alcuni Articolati primitivi (es. certi Orthidi), anteriormente rispetto ai cardinalia vi sono **due corti processi calcarei (brachiofori)** che probabilmente non raggiungevano il lofoforo.

Se invece queste apofisi erano più lunghe in modo da fornire un supporto al lofoforo e di forma più a lama, allora sono dette **crura**.



CONCHIGLIA - Caratteristiche interne

Strutture di sostegno del lofoforo

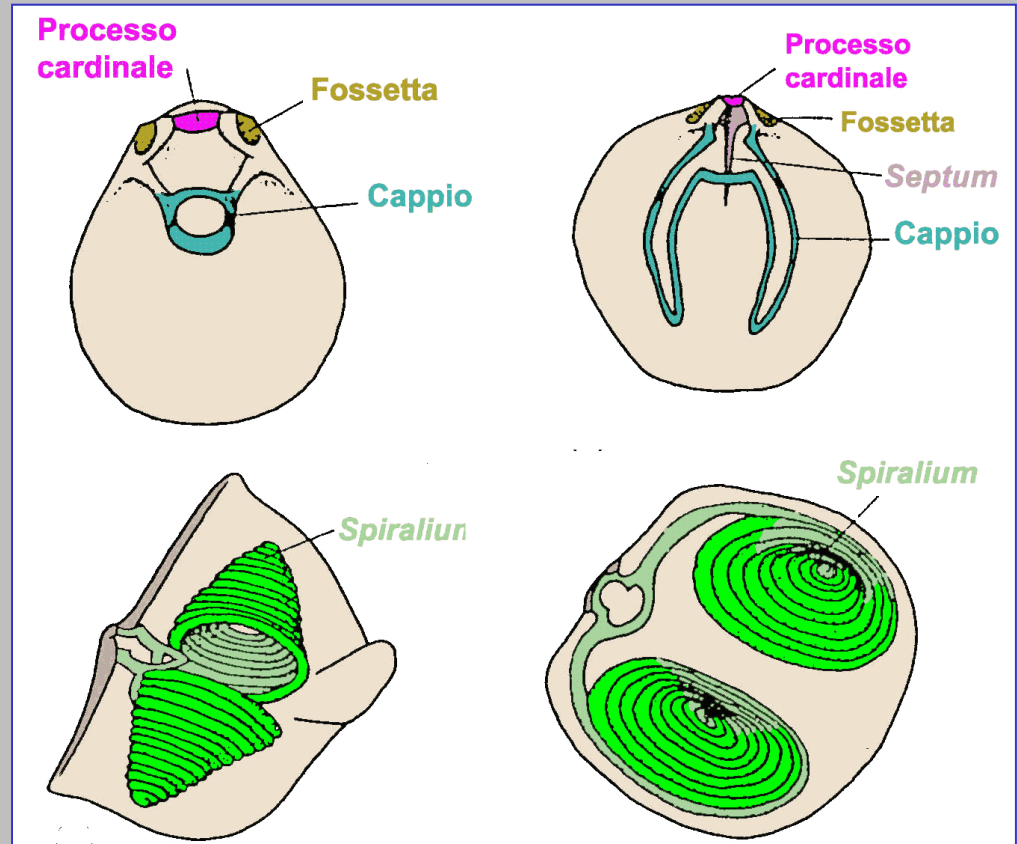
In alcune forme solo la base del lofoforo era sostenuta dalle crura mentre in altre erano presenti delle strutture a nastro più complesse collettivamente indicate come **brachidia** (sing. brachidium).

Esistono due tipi di brachidia:

uno **a nastro semplice**, variamente sviluppato, detto **cappio**

uno **complesso (spiralia)** formato da una coppia di conchi spirali (ognuno dei quali è detto spiraliun) orientati in diversi modi.

In molti spiriferidi è presente una struttura a ponte, detta **jugum**, che collega i primi giri dello spiraliun.

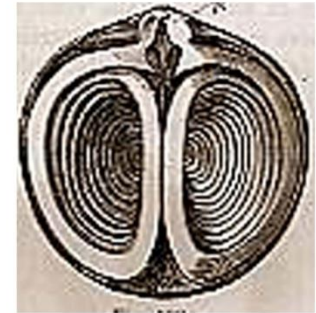


CONCHIGLIA - Caratteristiche interne

La morfologia della conchiglia è influenzata dal tipo di brachidium



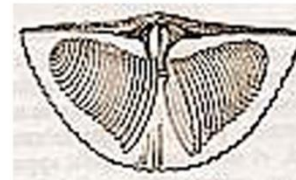
Terebratella



Atrypa



Terebratula



Spirifer



Spirifer



Zeilleria

CONCHIGLIA - Composizione e struttura

La conchiglia è secreta dalle cellule epiteliali del mantello e può essere costituita sia da **calcite** e sia da **apatite**.

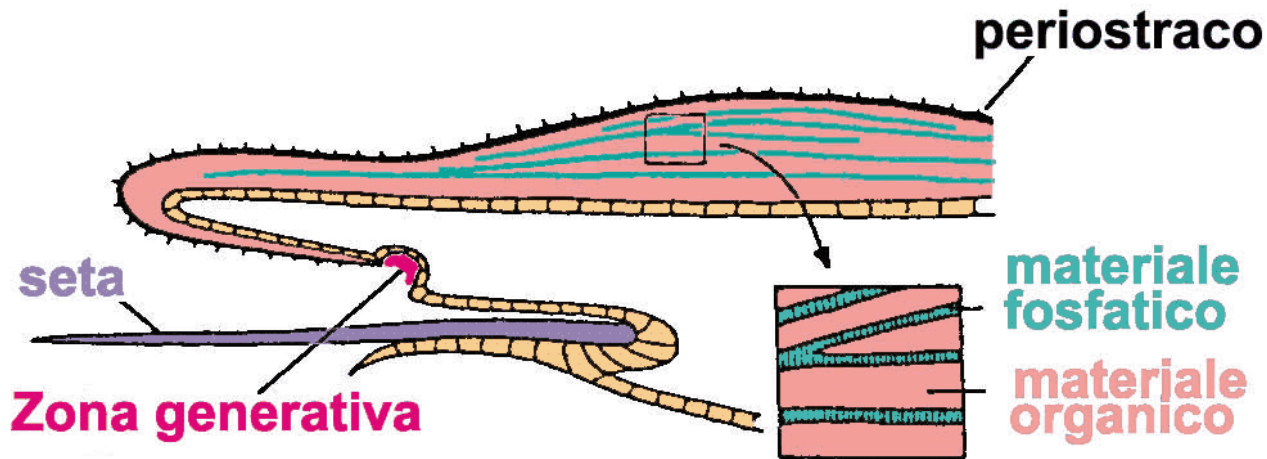
Nelle conchiglie fosfatiche è spesso presente anche della sostanza organica (**chitina**) cosicché, in questo caso, è più appropriato parlare di conchiglie **chitinofosfatiche**.

CONCHIGLIA - **Composizione e struttura**

Guscio chitinosfosfatico

Guscio formato **uno strato esterno di sostanza organica (periostraco)** (non conservato nei fossili) al di sotto del quale esiste **un unico strato primario formato dall'alternanza di lamelle di apatite e di chitina**.

Questo tipo di guscio si trova esclusivamente nei Lingulata.

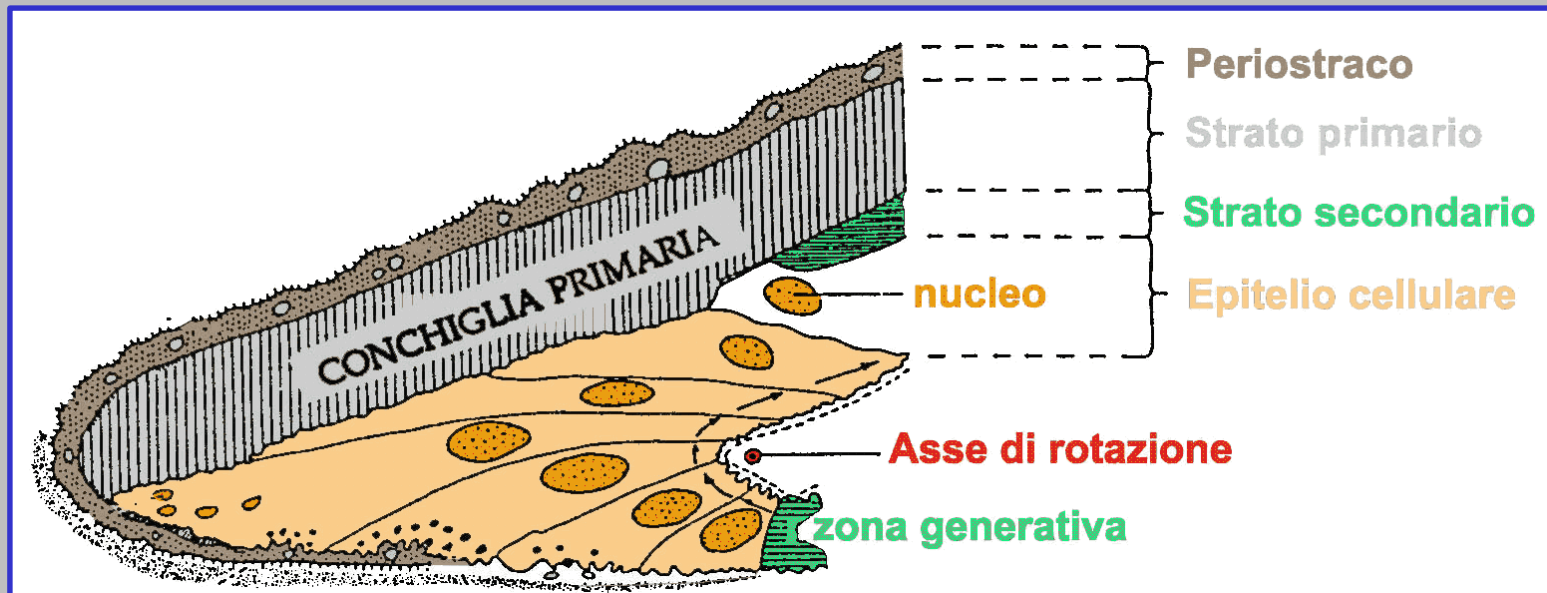


CONCHIGLIA - Composizione e struttura

Guscio calcareo

Guscio generalmente **pluristratificato** presente sia negli Inarticolati che negli Articolati.

Si possono distinguere **tre strati** partendo dall'esterno verso l'interno

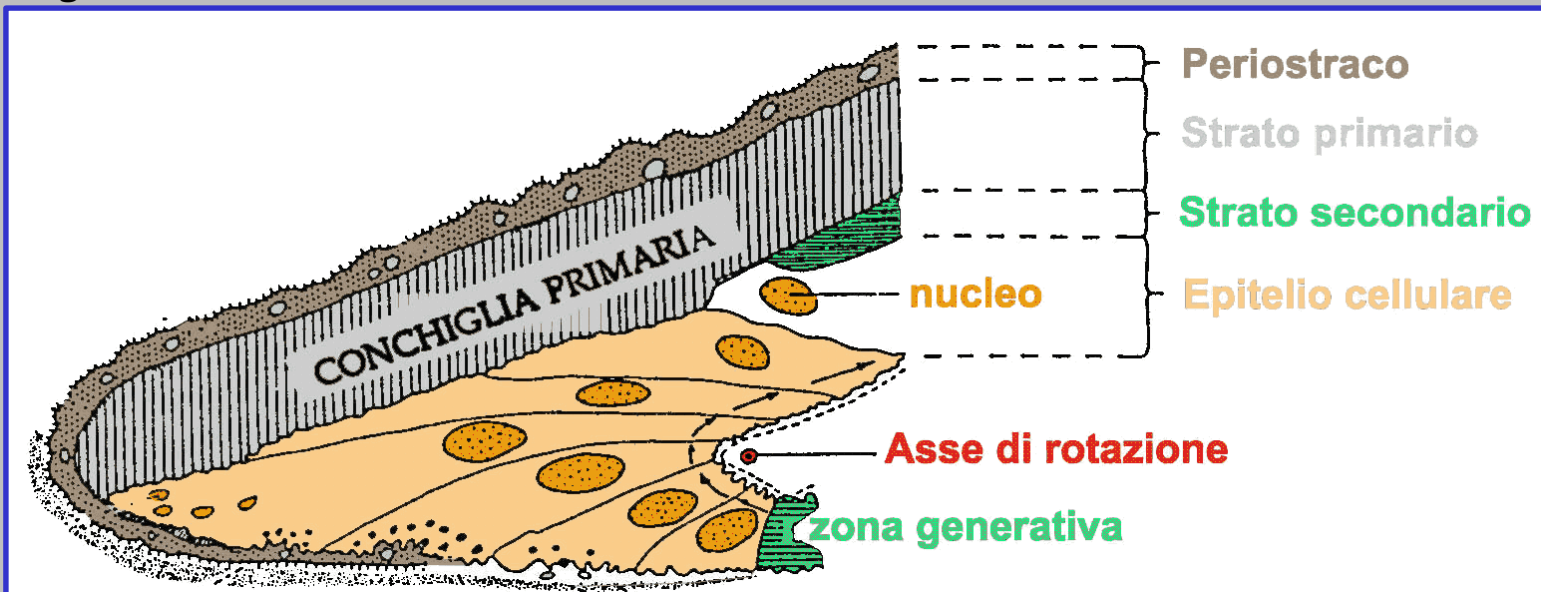


CONCHIGLIA - Composizione e struttura

Guscio calcareo

uno strato **esterno di sostanza organica** detto **periostraco** (non conservato nei fossili);

- uno **strato mediano calcareo** detto **strato primario** formato da **calcite granulare criptocristallina**, di spessore costante;
- uno **strato interno calcareo** detto **strato secondario** formato da **fibre di calcite** disposte obliquamente (secondo un angolo di circa 10°) rispetto alla superficie conchigliare esterna. Questo strato ha spessore variabile (max nella zona umbonale) e manca, ad esempio, nella valva peduncolare degli Inarticolati



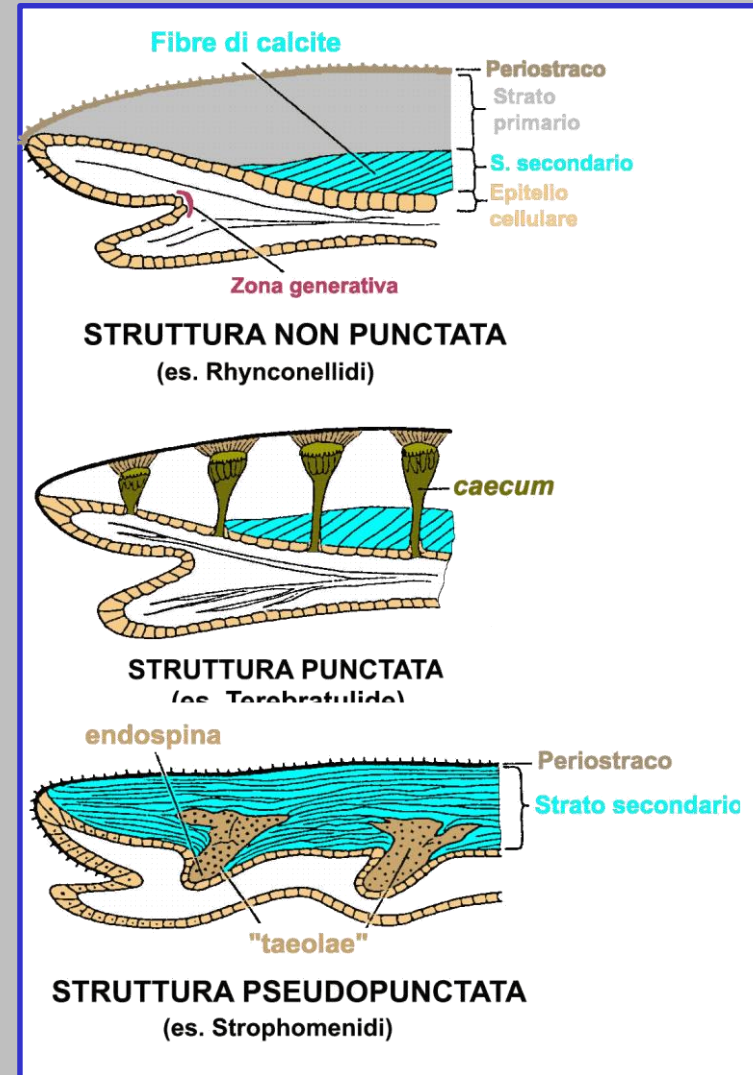
CONCHIGLIA - Composizione e struttura

Guscio calcareo - microstruttura

non-punctate (impunctate): gli strati calcarei della conchiglia sono **compatti** e non presentano canalicoli (es. nei Rinconellidi);

punctate (o endopunctate): gli strati calcarei della conchiglia sono **attraversati da canalicoli** (punctae) disposti regolarmente (es. nei Terebratulidi);

pseudopunctate: struttura tipica un gruppo di brachiopodi (gli Strofomenidi) dove **manca lo strato primario e nello strato secondario vi sono barrette di calcite** simili a spicole che appaiono alla superficie interna delle valve come piccoli tubercoli. Poiché tali barrette, durante l'alterazione vengono disciolte più velocemente rispetto ad altre parti del guscio, si possono produrre dei canalicoli simili a punctae che conferiscono alla conchiglia un aspetto falsamente punctato.



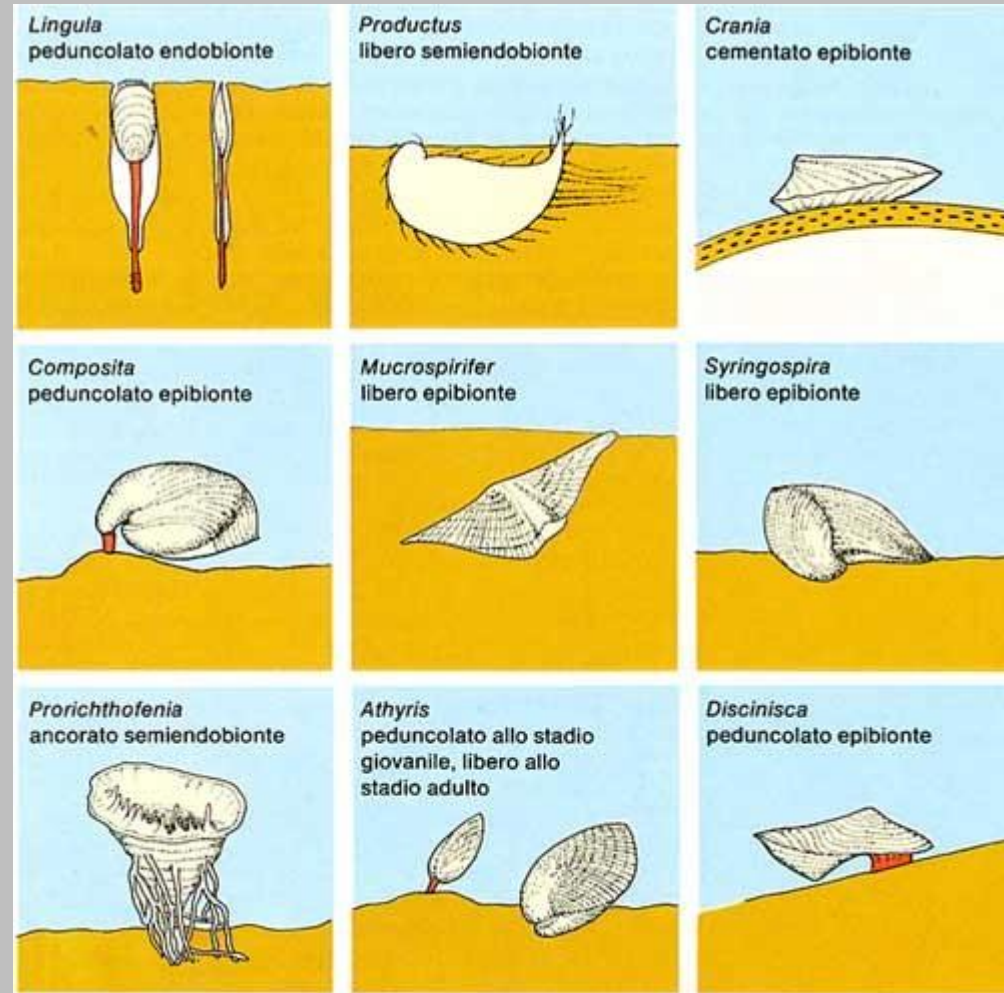
MODO DI VITA

I brachiopodi **attuali** sono organismi **bentonici stenoalini**, epifaunali sessili, con l'eccezione dei lingulidi le cui specie sono infaunali e adattate ad ambienti con ampie escursioni di salinità.

Normalmente sono fissati a substrati duri (rocce, frammenti di conchiglie, ecc.) per mezzo del peduncolo. Alcune forme (ad esempio *Crania*) si cementano al substrato per mezzo di una delle valve e sono prive di peduncolo.

L'ancoraggio è quasi sempre **permanente** dato che questi animali sono mobili solo durante lo stadio larvale.

Alcune specie possono vivere su **substrati molli** senza ancoraggio.

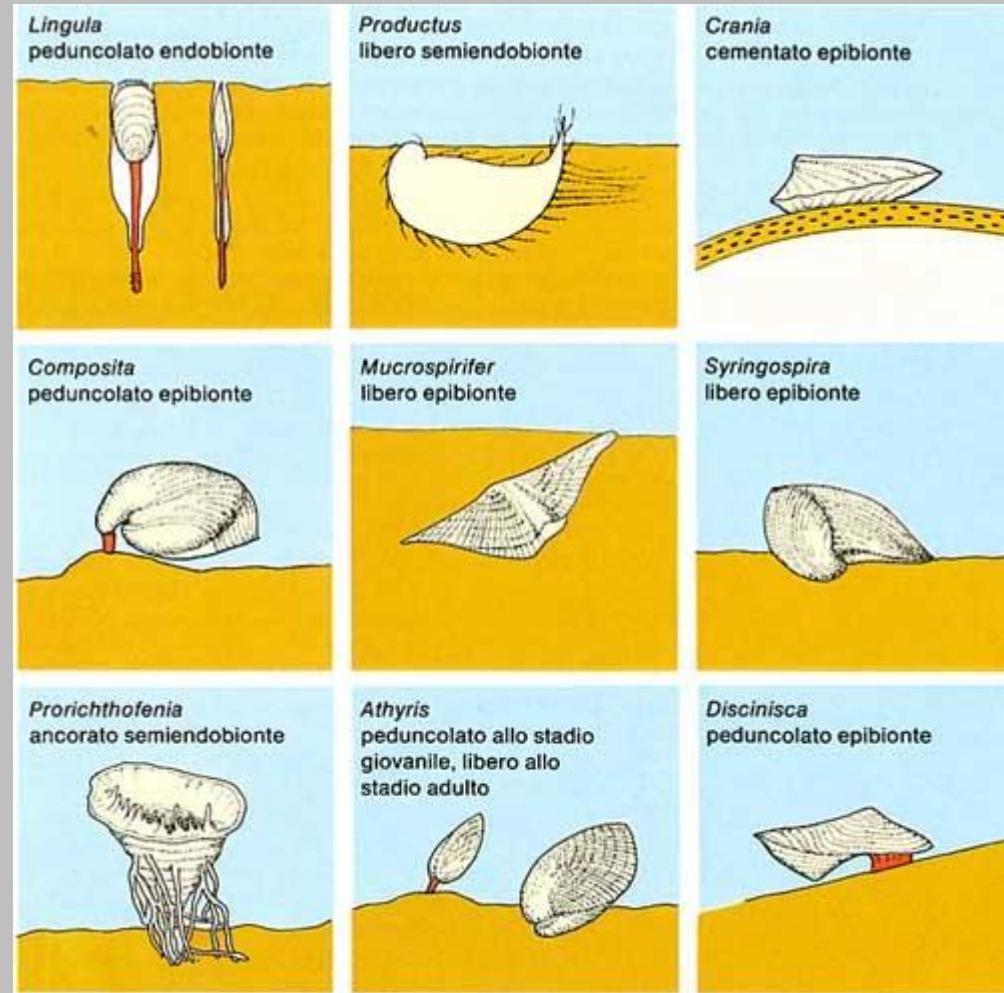


MODO DI VITA

Il gruppo sembra aver sperimentato nel passato una più vasta gamma di modi di vita.

Molti **brachiopodi paleozoici** sono stati capaci di vivere su **substrati soffici** (fanghi calcarei) sviluppando particolari strategie adattative come **spine** (productidi) o **espansioni alari** (alcuni spiriferidi) che impedivano lo sprofondamento della conchiglia nel fango del fondo.

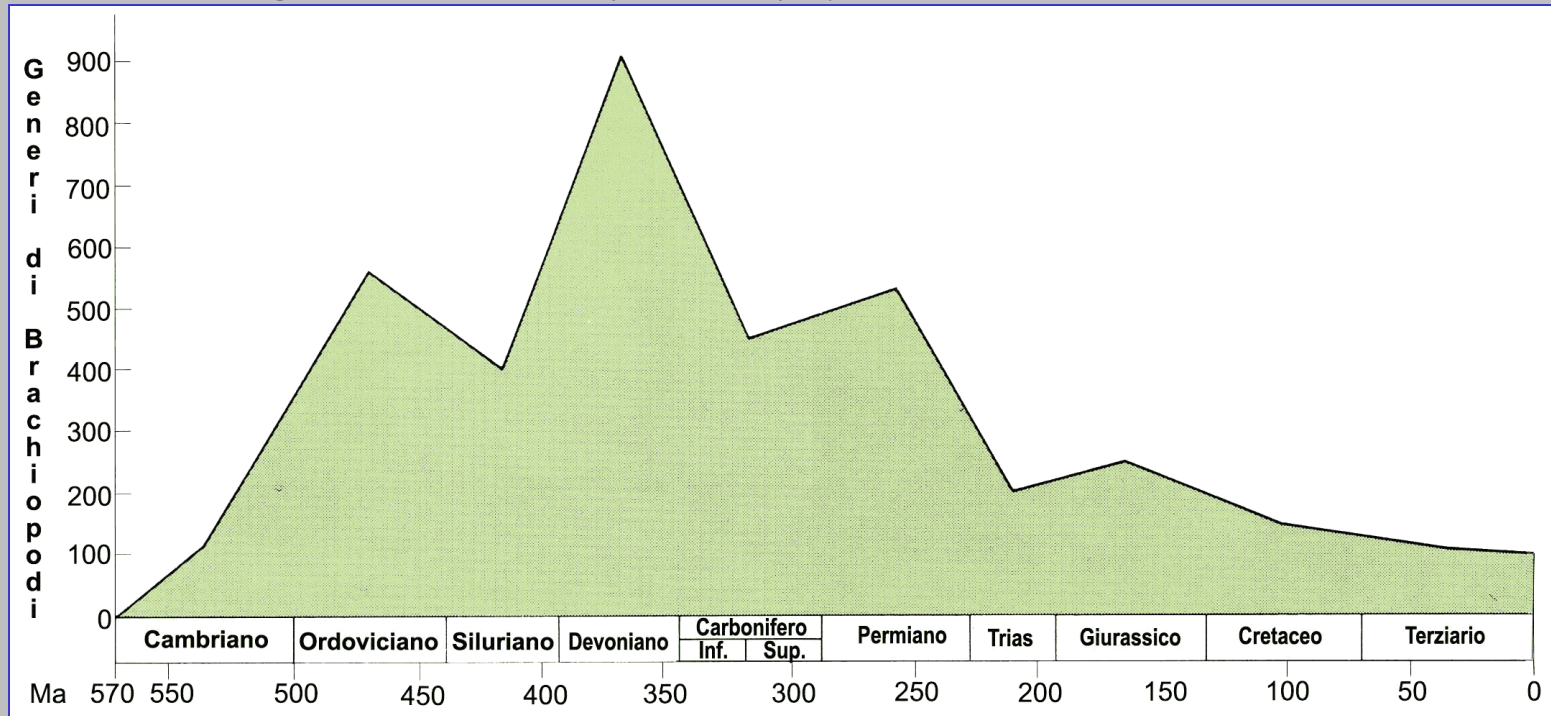
L'adattamento all'ambiente di **scogliera** è stato ottenuto più raramente ma con modificazioni ancora più profonde in quanto la conchiglia diventa coralliforme con una valva nettamente conica e l'altra opercolare.



Distribuzione stratigrafica

I brachiopodi compaiono nel Cambriano e **sono molto abbondanti nella documentazione fossile, in particolare del Paleozoico**, quando furono un phylum molto importante.

Sono ancora abbastanza comuni nei mari **attuali** dove sono noti **quasi 100 generi viventi**, distribuiti a tutte le profondità con **predilezione di acque fredde e profonde**. I 100 generi attuali contrastano nettamente con gli oltre 3.000 generi fossili e quindi il phylum è in netto declino



IMPORTANZA PALEONTOLOGICA

I brachiopodi vengono spesso utilizzati in **paleoecologia** per studi di morfologia funzionale, in particolare per il Paleozoico.

Dal punto di vista **stratigrafico**, molti generi e molte specie hanno una lunga distribuzione stratigrafica e sono quindi di scarso valore nelle correlazioni. In alcuni momenti della loro storia, tuttavia, i brachiopodi sono stati usati nella stratigrafia di sequenze di piattaforma (specialmente nell'Ordoviciano) e alcune forme hanno avuto una evoluzione piuttosto rapida tanto da risultare degli ottimi fossili guida.

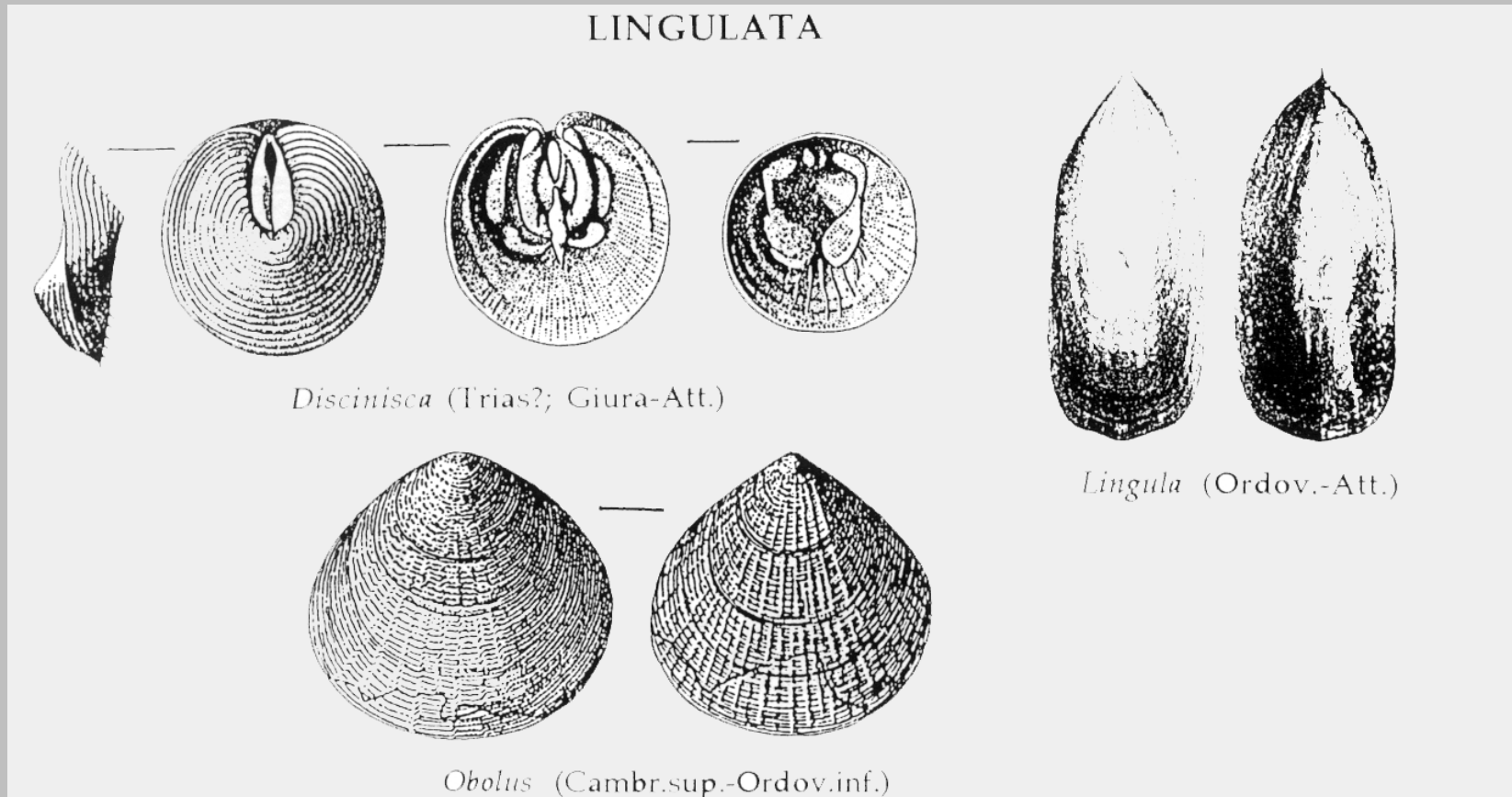
CLASSIFICAZIONE

Phylum **Brachiopoda** (Cambriano-Attuale)

- Classe **Lingulata** (Cambriano-Attuale)
 - Ordine **Lingulida** (Cambriano-Attuale)
 - Ordine **Acrotretida** (Cambriano-Attuale)
 - Ordine **Discinida** (Ordoviciano medio-Attuale)
 - Ordine **Paterinida** (Cambriano-Ordoviciano medio)
- Classe **Inarticulata** (Ordoviciano medio-Attuale)
 - Ordine **Craniida** (Cambriano medio-Attuale)
 - Ordine **Trimerellida** (Ordoviciano medio-Siluriano sup.)
 - Ordine **Obolledida** (Cambriano inf.-Cambriano medio)
- Classe **Articulata** (Cambriano-Attuale)
 - Ordine **Orthida** (Cambriano-Permiano)
 - Ordine **Strophomenida** (Ordoviciano-Giurassico inf.)
 - Ordine **Pentamerida** (Cambriano medio-Devoniano sup.)
 - Ordine **Rhynchonellida** (Ordoviciano medio-Attuale)
 - Ordine **Spiriferida** (Ordoviciano medio-Giurassico)
 - Ordine **Terebratulida** (Devoniano-Attuale)

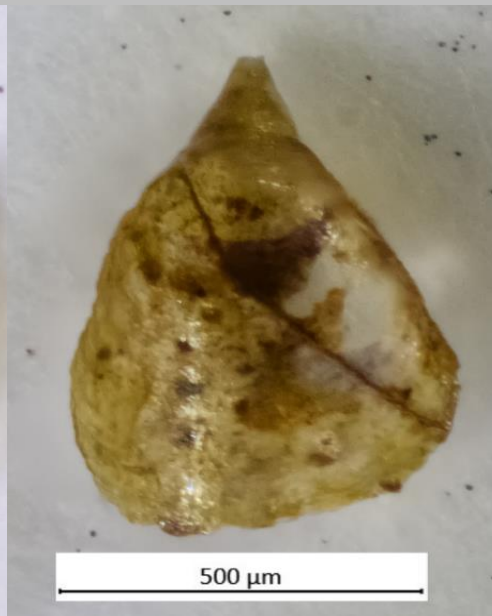
Classe LINGULATA (Cambriano-Attuale)

Brachiopodi con guscio chitinosofosfatico, privi di denti e di fossette.
Le valve sono tenute assieme solo dai muscoli e dalla parete corporea.
Peduncolo formato da una protrusione del mantello ventrale.
Lofoforo senza nessuna struttura mineralizzata di sostegno.



Classe LINGULATA (Cambriano-Attuale)

Brachiopodi con guscio chitinofosfatico, privi di denti e di fossette.
Le valve sono tenute assieme solo dai muscoli e dalla parete corporea.
Peduncolo formato da una protrusione del mantello ventrale.
Lofoforo senza nessuna struttura mineralizzata di sostegno.



Opsiconidion sp.

sn: valva brachiale (BK-24),

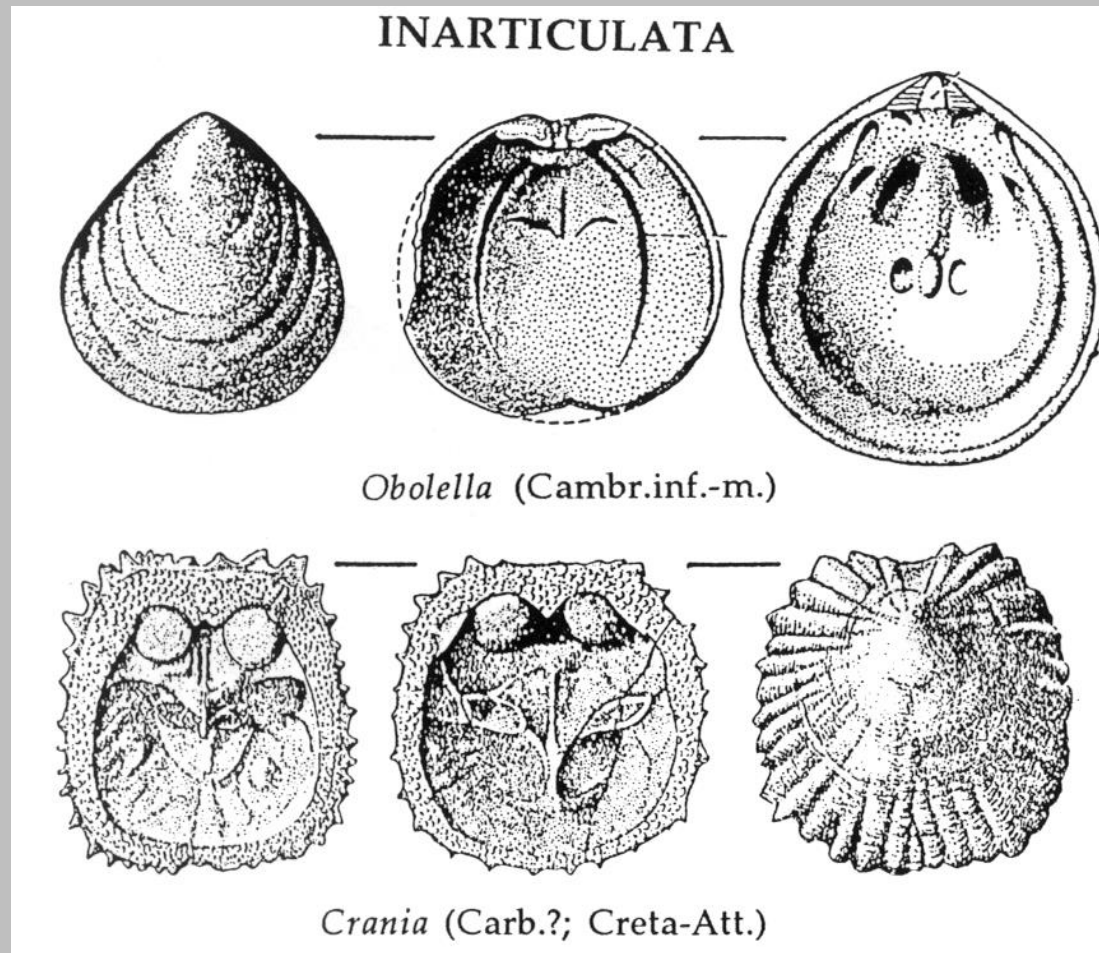
dx: valva peduncolare (BK-22)



Paterula argus

Classe INARTICULATA (Ordoviciano medio-Attuale)

Brachiopodi con guscio calcareo, privi di denti e di fossette.
Peduncolo ridotto o assente.



Classe ARTICULATA

Ordine Orthida (Cambriano-Permiano)

Conchiglia punctata o impunctata, tipicamente strofica con la regione cardinale ampia quasi come la massima ampiezza della valva.

Profilo da semicircolare a subcircolare troncato.

Conchiglia biconvessa in modo ineguale con la valva ventrale più depressa.

Superficie delle valve in genere ornata con coste più o meno fini.

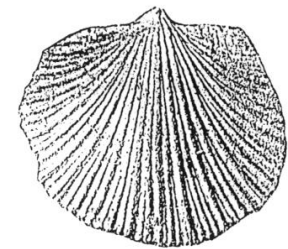
Interaree ben sviluppate su entrambe le valve.

Cardinalia di complessità variabile.

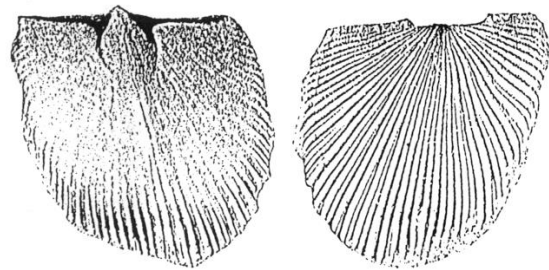
Brachiofori a lama presenti in alcune forme.

ARTICULATA

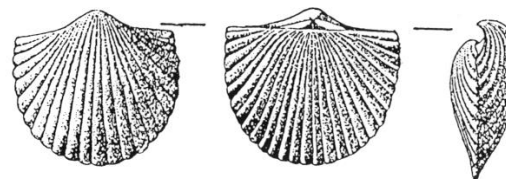
Orthida



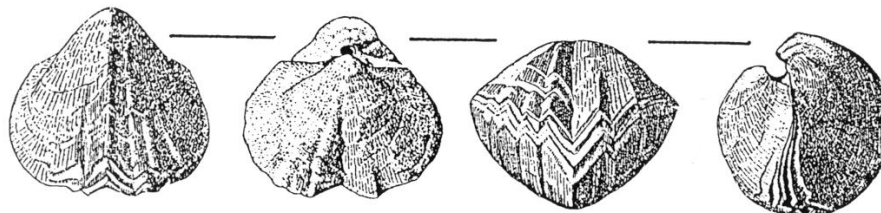
Onniella (Ordov. m-s)



Dolerorthis (Ordov.m.-Sil.sup)



Orthis (Ordov.)



Enteletes (Carb.sup.-Perm.sup.)



Nicolella (Ordov. m-s)

Classe ARTICULATA

Ordine Strophomenida (Ordoviciano-Giurassico inf.)

Conchiglia pseudopunctata, tipicamente strofica con la regione cardinale ampia quasi come la massima ampiezza.

Conchiglia da piano a concavo-convessa

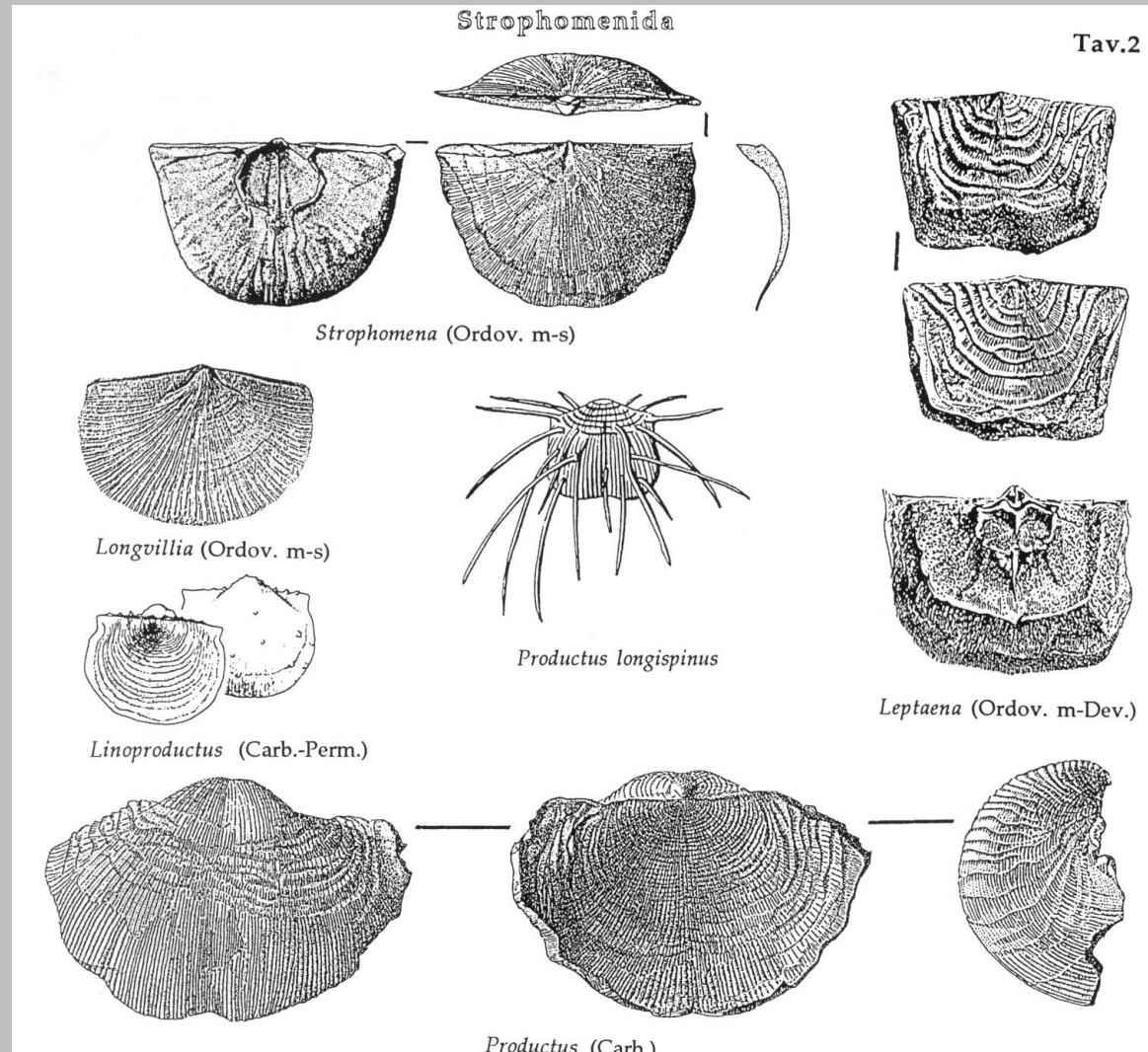
(raramente biconvessa).

Foramen peduncolare in genere chiuso (aperto solo in qualche forma adulta).

Processo cardinale spesso bilobato.

In questo ordine rientrano molti dei brachiopodi di grandi dimensioni.

Le conchiglie sono a volte fissate al substrato con o senza spine tubulari.



Classe ARTICULATA

Ordine Strophomenida (Ordoviciano-Giurassico inf.)

Conchiglia pseudopunctata, tipicamente strofica con la regione cardinale ampia quasi come la massima ampiezza.

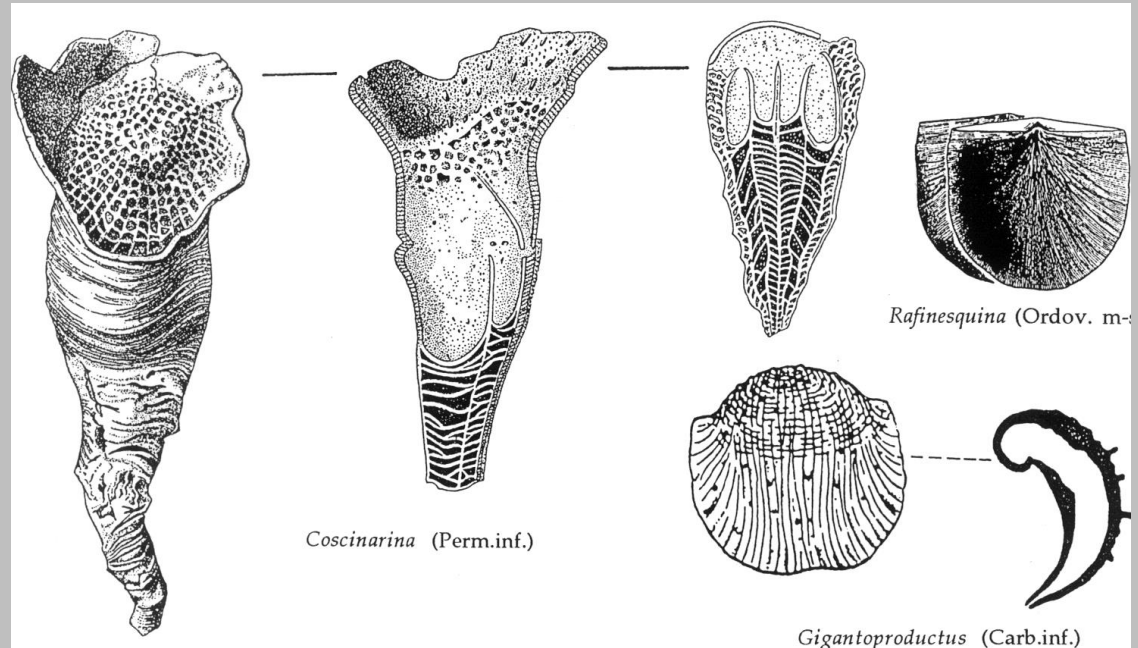
Conchiglia da piano a concavo-convessa (raramente biconvessa).

Foramen peduncolare in genere chiuso (aperto solo in qualche forma adulta).

Processo cardinale spesso bilobato.

In questo ordine rientrano molti dei brachiopodi di grandi dimensioni.

Le conchiglie sono a volte fissate al substrato con o senza spine tubulari.



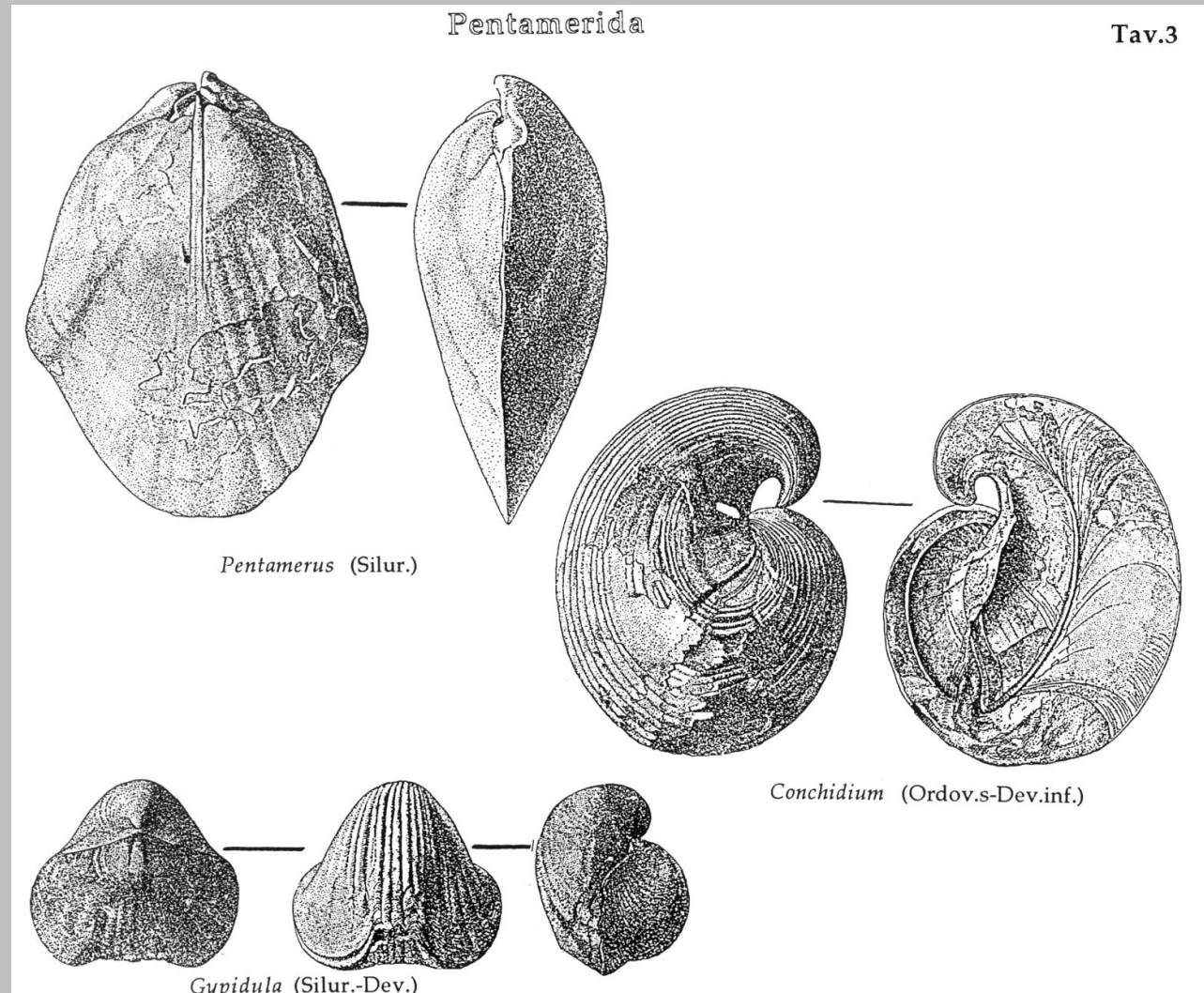
Classe ARTICULATA

Ordine Pentamerida (Cambriano medio-Devoniano sup.)

Conchiglia non-punctata, in genere biconvessa, e per lo più non-strofica.

Profilo molto vario (ovale, circolare, trapezoidale, rombico, ecc.).

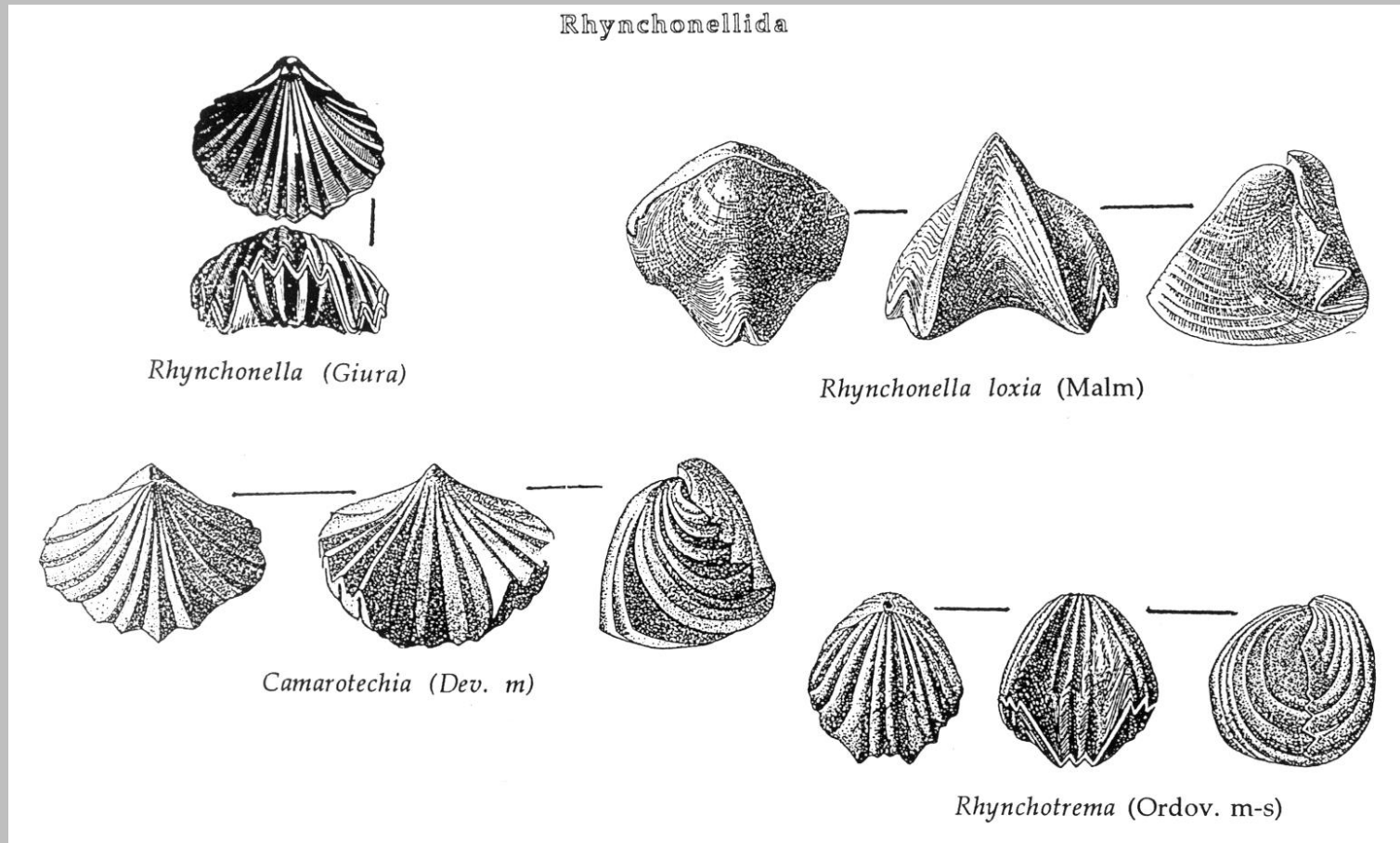
Processi brachiali semplici (in genere sostenuti da placche all'estremità posteriore).



Classe ARTICULATA

Ordine Rhynchonellida (Ordoviciano medio-Attuale)

Conchiglia non-punctata, biconvessa, non-strofica e con apici ben sviluppati.
Profilo da tringolare a circolare con piega dorsale e solco ventrale.
Canali palleali (canali del mantello) molto ramificati.
Lofoforo spiralato sostenuto alla base da crura.

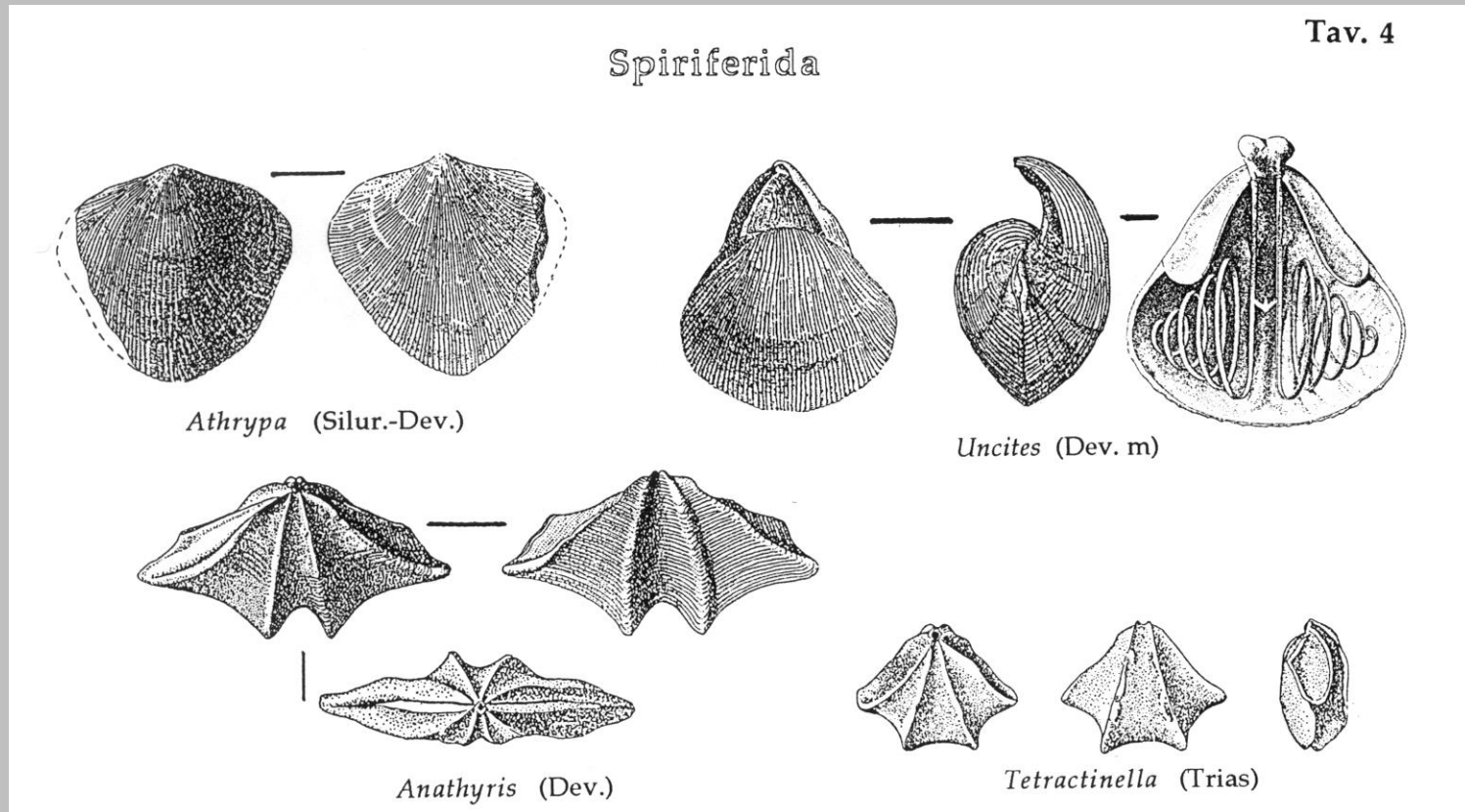


Classe ARTICULATA

Ordine Spiriferida (Ordoviciano medio-Giurassico)

Conchiglia punctata o non-punctata, biconvessa, strofica o non strofica.
Profilo da circolare ad alato.

Brachidium spiralato (spiralium), con o senza jugum.

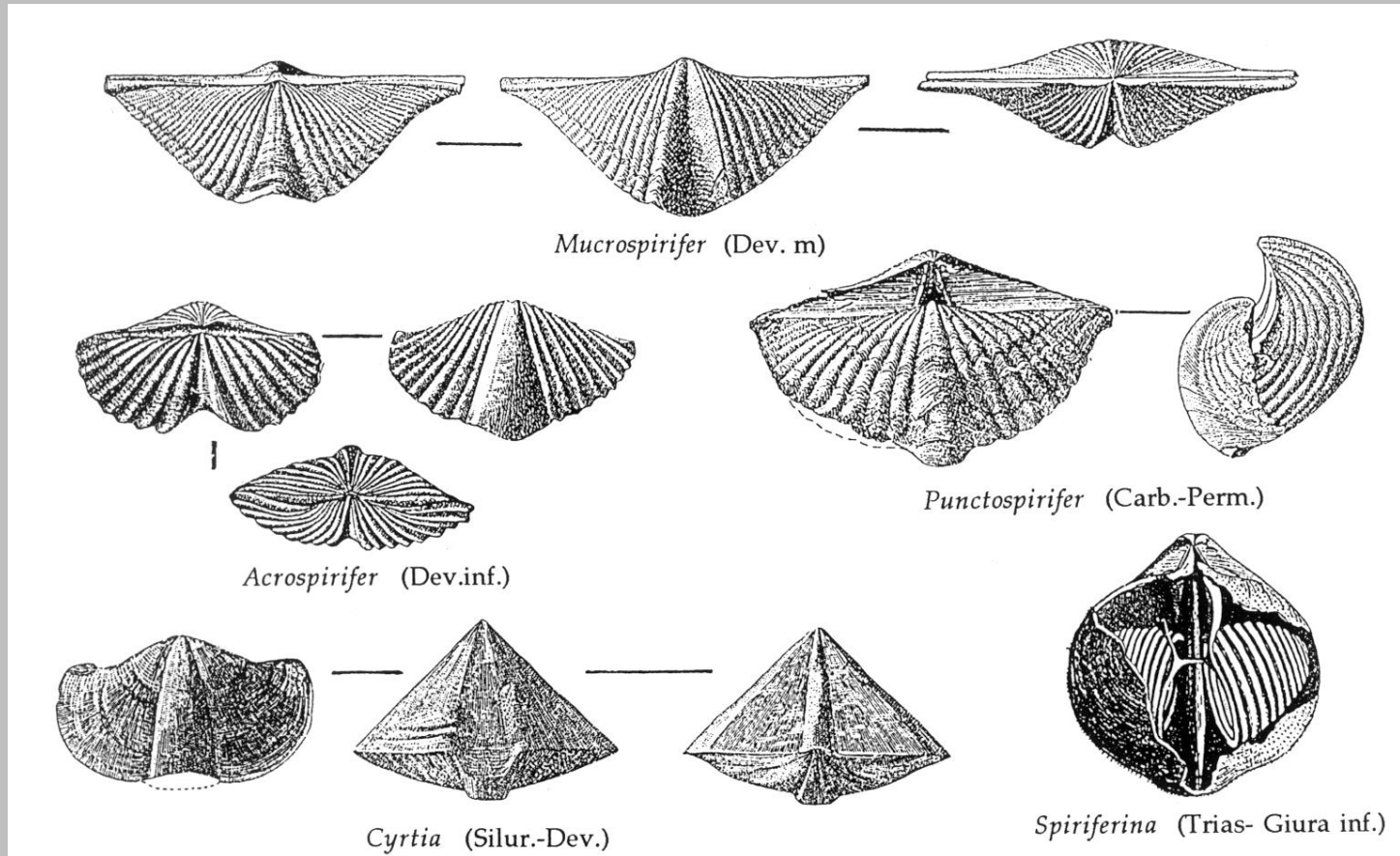


Classe ARTICULATA

Ordine Spiriferida (Ordoviciano medio-Giurassico)

Conchiglia punctata o non-punctata, biconvessa, strofica o non strofica.
Profilo da circolare ad alato.

Brachidium spiralato (spiralium), con o senza jugum.



Classe ARTICULATA

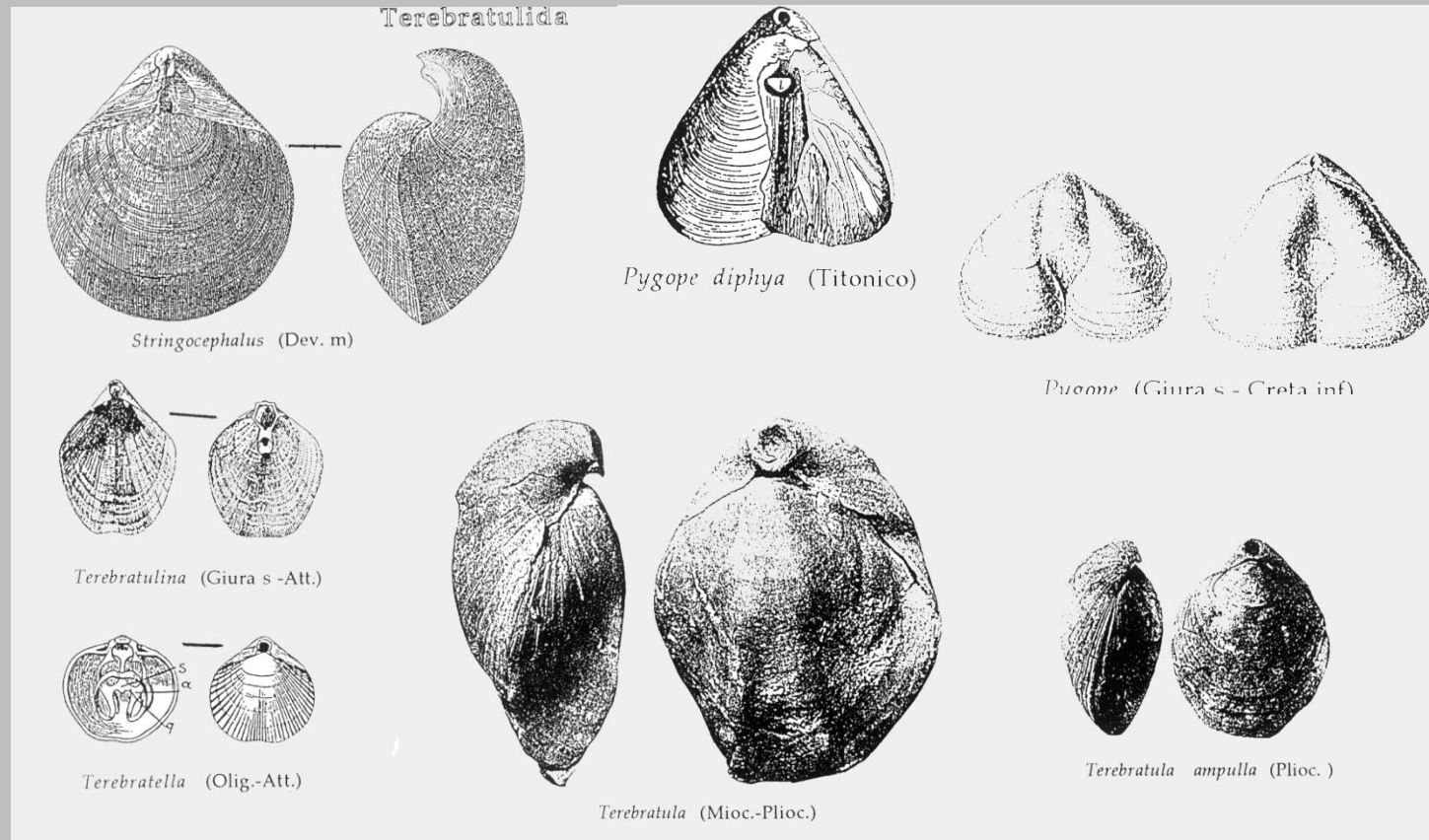
Ordine Terebratulida (Devoniano inf. - Attuale)

Conchiglia punctata, biconvessa, tipicamente non-strofica.

Profilo in genere da circolare ad ovale.

Il peduncolo funzionale fuoriesce da un foramen umbonale.

Brachidium a coppia.



Brachiopodi

Phylum: **Brachiopoda**

Range stratigrafico: **CAMBRIANO - ATTUALE**

Modo di vita: **bentonici sessili, sospensivori**

Guscio: **calcitico** o **chitinofosfatico**

Importanza: **paleoecologica** e, in parte **biostratigrafica**

