

# LES BRACHIOPODES (BRACHIOPODA, DUMÉRIl 1806)

par Patrice LEBRUN

(illustrations de l'auteur)

## INTRODUCTION

Les Brachiopodes (Brachiopoda DUMÉRIl 1806) sont des organismes solitaires à reproduction sexuée, qui ont tendance à se regrouper en communautés. Ils sont exclusivement marins et benthiques. Leurs parties molles (masse viscérale enveloppée par le manteau) sont protégées par une coquille, constituée de deux valves inégales, qui présente une grande diversité de formes (fig. 1). Cette coquille est sécrétée par le manteau formé de deux lobes (bilobé). Parce que leur coquille consiste en deux valves, les brachiopodes ressemblent superficiellement aux mollusques bivalves (Lamellibranches). Cependant, les brachiopodes se distinguent par une symétrie bilatérale (valves équilatérales) dont le plan de symétrie est perpendiculaire au plan de séparation des valves, contrairement aux lamellibranches qui possèdent deux valves de taille égale mais non symétriques (valves inéquilatérales). Les brachiopodes sont fréquemment fixés au substratum par un pédoncule charnu, en forme de tige, plus ou moins développé. A l'état adulte, cet attachement est généralement permanent. Ces organismes sont uniquement mobiles durant le stade larvaire. De plus, les brachiopodes possèdent, de part et d'autre de la bouche, des appendices péribucaux, les bras (*brachia*), qui possèdent une paire de petites tentacules creuses et ciliées, le lophophore.

Les organes de la respiration, de l'ingestion alimentaire, de la digestion, de l'excrétion et de la reproduction sont protégés par la coquille. Ainsi, leur indépendance par rapport à l'environnement marin permet aux brachiopodes de vivre à des températures et des profondeurs très différentes, dans des courants plus ou moins agités.

Parmi les brachiopodes actuels, il existe trois types d'orientation par rapport au substratum :

- chez les Inarticulés et les thécidéides, la valve pédonculaire est cimentée et orientée vers le substratum ;
- chez les Lingulidés, les valves sont enfouies verticalement dans les sédiments meubles ;
- chez les Articulés, à l'exception des thécidéides, la valve pédonculaire (valve dorsale) surplombe la valve brachiale (valve ventrale) qui est dirigée vers le substratum.

La plupart des formes actuelles vivent dans les eaux profondes, bien oxygénées, entre 100 et 200 m, dans des environnements stables, sous la zone de balancement des marées (zone intertidale), où le degré de salinité est normal, voisin de 35‰. Néanmoins, certaines espèces vivant dans des eaux très peu profondes ou dans la zone intertidale sont très résistantes ; elles peuvent supporter un degré de salinité variant de 17‰ à 45‰. Si les formes actuelles n'excèdent pas 7 cm, des spécimens carbonifères (- 360 à - 286 Ma) de *Productus giganteus* MARTIN (= *Gigantoproductus*) peuvent atteindre

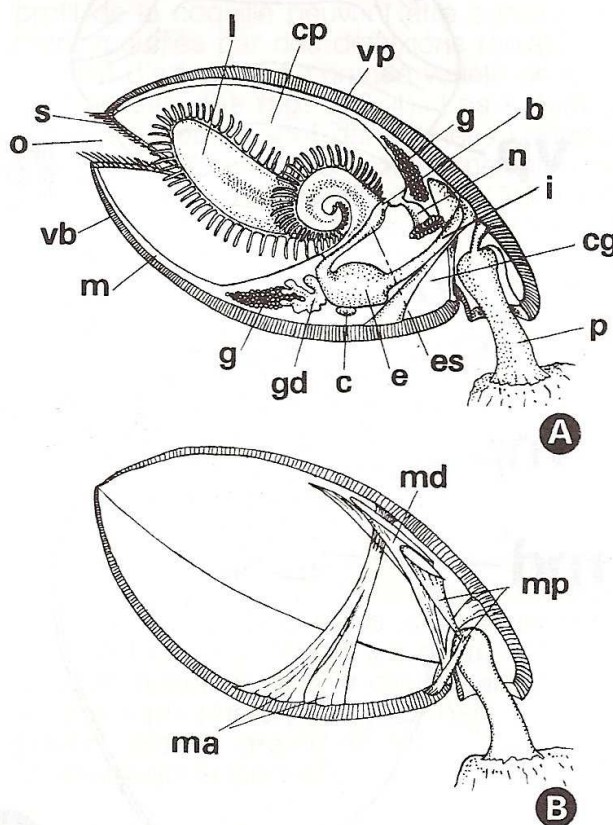


Figure 1 : A : anatomie générale simplifiée d'un brachiopode articulé (térébratulide), coupe selon le plan de symétrie de l'organisme ; B : disposition des muscles  
 b : bouche, c : cœur, cg : cavité générale, cp : cavité palléale, e : estomac, es : œsophage, g : gonade, gd : glande digestive, i : intestin, l : lophophore, m : manteau, ma : muscles adducteurs, md : muscles diducteurs, mp : muscles pédonculaires, n : néphridie, o : ouverture, p : pédoncule, s : soie, vb : valve brachiale, vp : valve pédonculaire.

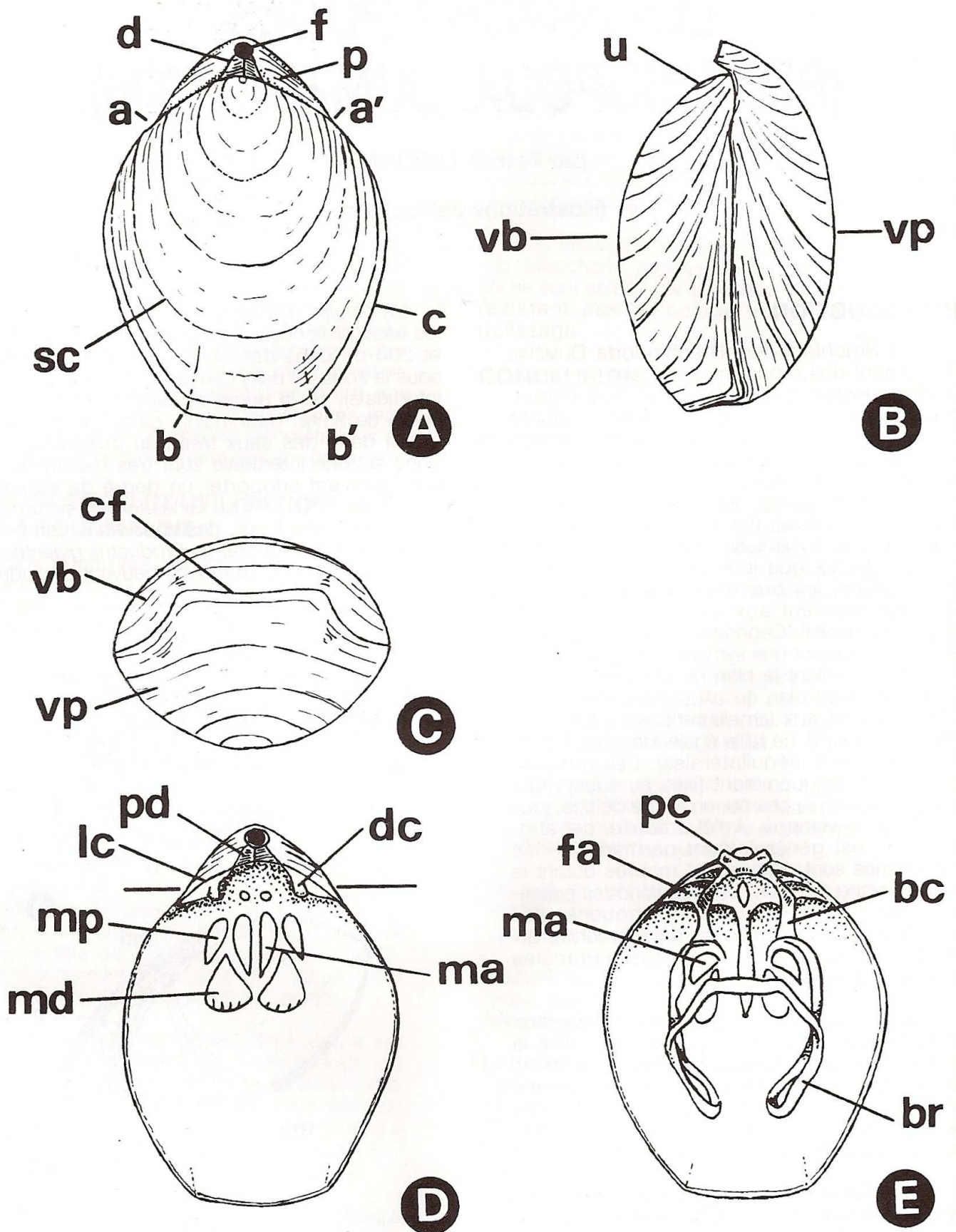


Figure 2 : Principales caractéristiques de la coquille d'un brachiopode articulé (térébratulide). A : vue dorsale ; B : vue latérale ; C : vue antérieure ; D : vue interne de la valve pédonculaire ; E : vue interne de la valve brachiale. a-b, a'-b' : commissures latérales, bc : base crurale, br : brachidium, c : commissure, cf (b-b') : commissure frontale, d : delthyrium, dc : dent cardinale, f : foramen, fa : fossette articulaire ou dentale, lc (a-a') : ligne cardinale, ma : muscles adducteurs, md : muscles diducteurs, mp : muscles pédonculaires, p : palintrope ou crochet, pc : processus cardinal, pd : plaque deltidiale, sc : strie de croissance, vb : valve brachiale, vp : valve pédonculaire, u : umbo.

30 cm ; néanmoins, l'essentiel des espèces actuelles et fossiles ont une taille qui ne dépasse pas 10 mm.

Le phylum, connu dès le Cambrien (- 570 à - 510 Ma), est actuellement faiblement représenté (quelques 350 espèces connues). En effet, si plus de 3 500 genres fossiles (30 000 espèces) ont été décrits, moins d'une centaine de genres actuels ont été répertoriés.

Toutes les classifications des Brachiopodes sont basées essentiellement sur les caractères de l'exosquelette (valves, articulation, appareil brachial, ouverture pédonculaire) dont le mérite essentiel est leur application aussi bien aux formes actuelles qu'aux espèces fossiles. Classiquement, les brachiopodes étaient répartis au sein de deux classes : les Articulés (*Articulata* HUXLEY 1864) et les Inarticulés (*Inarticulata* HUXLEY 1864).

Néanmoins, depuis les travaux de Gorjansky & Popov (1986), le phylum Brachiopoda peut être subdivisé en trois classes :

- *Lingulata* GORJANSKY & POPOV 1985, connus dès le Cambrien inférieur (- 590 à - 570 Ma), qui regroupent les brachiopodes à valves chitino-phosphatées dépourvues de dents et de fossettes articulaires. La cohésion de la coquille est maintenue exclusivement par des muscles puissants et le manteau. Le pédoncule musculéux consiste en une excroissance du manteau ; le lophophore est dépourvu de support. Parmi les *Lingulata*, les lingulides sont des organismes fouisseurs des sédiments meubles (endofaune) qui vivent dans des trous verticaux ou terriers ;
- *Inarticulata* HUXLEY 1864, apparus à l'Ordovicien moyen (- 478 à - 458 Ma), constitués des espèces à coquille calcaire, sans dents et fossettes articulaires. Chez ces formes, le pédoncule est réduit ou absent. Ce sont des brachiopodes cimentés, partiellement ou totalement (*Crania*), au substratum par la valve pédonculaire ou entièrement libre (*Dinobolus*) ;
- *Articulata* HUXLEY 1864, connue dès le Cambrien inférieur, qui comprennent les formes à coquille calcaire dont les valves sont réunies par une charnière articulée constituée d'un ensemble de dents et d'alvéoles (fossettes articulaires) qui peuvent être perdues secondairement. Le lophophore est généralement soutenu par un squelette brachial : les *crura*. Ceux-ci peuvent se développer pour former un *brachidium*. Ce sont des formes fixées sur des fonds rocheux ou des sédiments grossiers (épifaune).

## MORPHOLOGIE GÉNÉRALE

### A - Les valves

La coquille des Brachiopodes est constituée de deux valves, présentant chacune une symétrie bilatérale par rapport à un plan perpendiculaire à leur plan d'ouverture ou plan commissurale (valves équilatérales). Celles-ci

généralement convexes, plus ou moins inégales en taille, en forme et souvent en ornementation (fig. 2 à 5) :

- la valve *pédonculaire* ou *valve ventrale* (la plus grande) ; chez les Articulés, elle comporte une ouverture pédonculaire qui peut être partiellement ou totalement obturée, les impressions des muscles adducteurs, diducteurs et pédonculaires, les dents et le palintrope ou crochet ;
- la valve *brachiale* ou *valve dorsale* (la plus petite) ; chez les Articulés, elle présente communément des excroissances qui constituent les supports du lophophore (*crura*, *brachidium*), les fossettes dentales, le processus cardinal et les impressions musculaires des adducteurs.

Suivant l'orientation conventionnelle, les umbones forment la partie postérieure de la coquille des brachiopodes. Ainsi, la ligne d'ouverture des valves constitue leur bord antérieur.

L'augmentation de la taille de la coquille des brachiopodes, à partir de celle du stade larvaire (*protogulum*) s'effectue par accrétion de nouveaux matériaux, par sécrétion du manteau, aux bords libres des valves.

**Forme** : le contour général des brachiopodes est très variable, en dehors des coquilles ovales, sub-circulaires ou triangulaires. Le contour et le profil de la coquille peuvent être considérablement modifiés par des déflexions radiales susceptible d'adopter une grande variété de formes et d'amplitudes (fig. 3 & 4). Les élévations radiales majeures sont dénommées bourrelets, les dépressions majeures complémentaires sont les sillons ou *sulci* (singulier *sulcus*). Ces grandes déflexions sont comparables aux côtes (*costæ*) et costules (*costellæ*) qui constituent une part importante de l'ornementation de nombreux brachiopodes (*cf. infra*).

Chez quelques spiriférides et de nombreuses rhynchonellides, la commissure frontale présente de nombreuses indentations anguleuses (commissure en zigzag) qui permettent d'obtenir, pour un même angle d'ouverture, une plus grande longueur effective (jusqu'à quatre fois celle d'une coquille à commissure plane) au travers de laquelle les particules alimentaires peuvent circuler. Lorsque la coquille est légèrement entrouverte, seules les petites particules peuvent pénétrer dans la cavité palléale où se situe le lophophore ; ainsi, les particules grossières, tels les grains de sable, ne peuvent endommager le lophophore.

D'après l'étude des coquilles de stades larvaires (*protogulum*) de brachiopodes actuels et fossiles, la coquille biconvexe constitue la forme non spécialisée de l'adulte (fig. 3-C). A partir de cette forme, suivant la vitesse relative des trois composantes constituant le vecteur de croissance (ventrale, latérale et antérieure), on distingue les formes suivantes (fig. 3) :

- convexo-concave (strophoménides) ;
- résupinée (rares strophoménides) ;

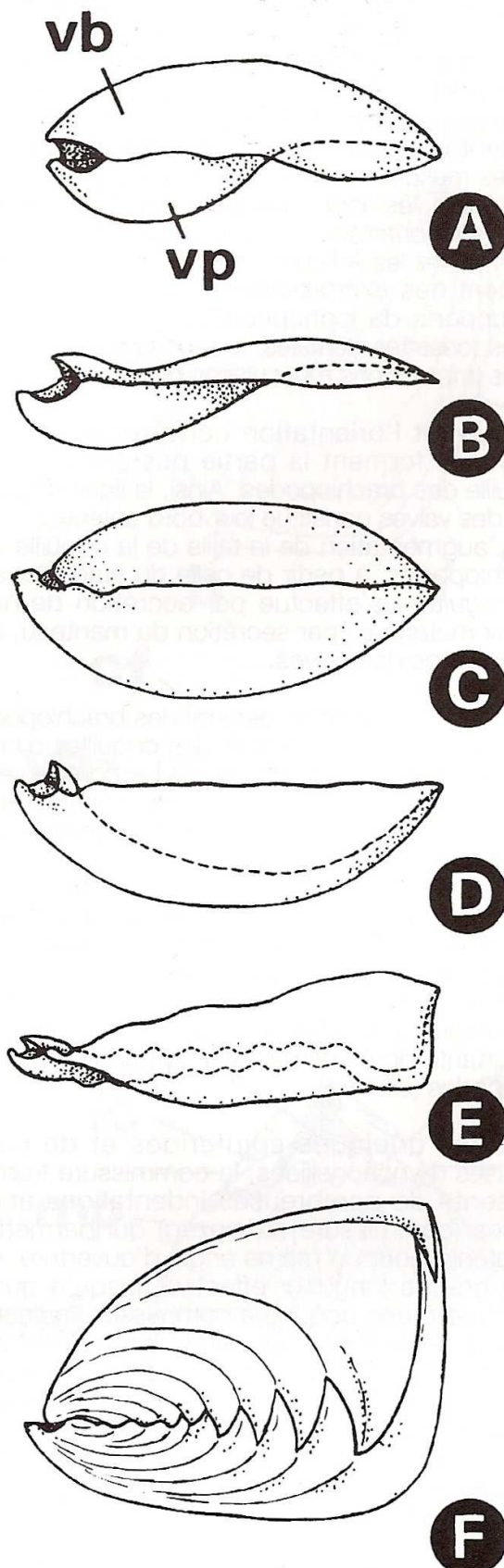


Figure 3 : Principaux types de profils latéraux de coquille. A : convexo-concave ; B : résupinée ; C : biconvexe ; D : concavo-convexe ; E : concavo-convexe géniculée ; F : biconvexe géniculée. vb : valve brachiale, vp : valve pédonculaire.

- concavo-convexe (strophoménidines, chonétidines, productidines) ;
- concavo-convexe géniculée (rares pentamérides) ;
- biconvexe géniculée (rhynchonellides).

En ce qui concerne les effets sur la commissure, on distingue deux groupes :

- les commissures à plissements opposés, présentant des bourrelets et sillons (*sulci*) opposés respectivement à des bourrelets et des sillons ; la commissure demeure plane (*rectimarginate*) ;
- les commissures à plissements alternés, dont un bourrelet présent sur une valve fait face à un sillon, sur l'autre valve ; la commissure devient ondulée par des déflexions ventrales (*sinus*) ou dorsales (*plicæ*).

Dans ce dernier groupe, on reconnaît les types suivants (fig. 4) :

- sulcate, caractérisé par un sillon médian sur la valve brachiale ;
- uniplicate, caractérisé par un sillon médian sur la valve pédonculaire ;
- intraplicate, dont le pli médian de la valve pédonculaire est indenté par un sillon médian plus petit ;
- paraplicate, produit à partir du type sulcate par le développement, sur la valve brachiale, de deux plis qui ceinturent le sillon médian ;
- sulcificate, où le pli médian de la valve brachiale est indenté par sillon médian plus petit ;
- parasulcate, où le pli médian de la valve brachiale est flanqué d'une paire de sillons ;
- antiplicate, similaire au type paraplicate, mais avec un pli le long de la ligne médiane du sillon ;
- épisulcate, inverse du type antiplicate.

Ces commissures à plissements alternés semblent jouer un rôle important dans l'efficacité du courant d'eau indispensable, à l'apport de particules alimentaires ; la commissure plane, *rectimarginate*, représente un caractère primitif.

**Microstructure** : chez les Articulés, les deux valves sont constituées de carbonate de calcium ( $\text{CaCO}_3$ ) et sont articulées par des dents et fossettes articulaires, complémentaires. Cette coquille calcaire est constituée de trois couches successives :

- le *péριοstracum*, film organique (chitine) fin et discontinu qui n'est jamais conservé chez les formes fossiles ;
- la *couche primaire*, couche externe de calcaire lamellaire, difficile à détecter, à l'exception des spécimens bien conservés et non-altérés. Chez les pentamérides, les rhynchonellides, les spiriférides, les térébratulides et les thécidéides, lorsqu'elle est conservée, elle est cryptocristalline (les cristaux de calcite sont difficilement identifiables au microscope optique, en raison de leur petite taille, micrométrique, et de leur disposition en plusieurs couches) ;

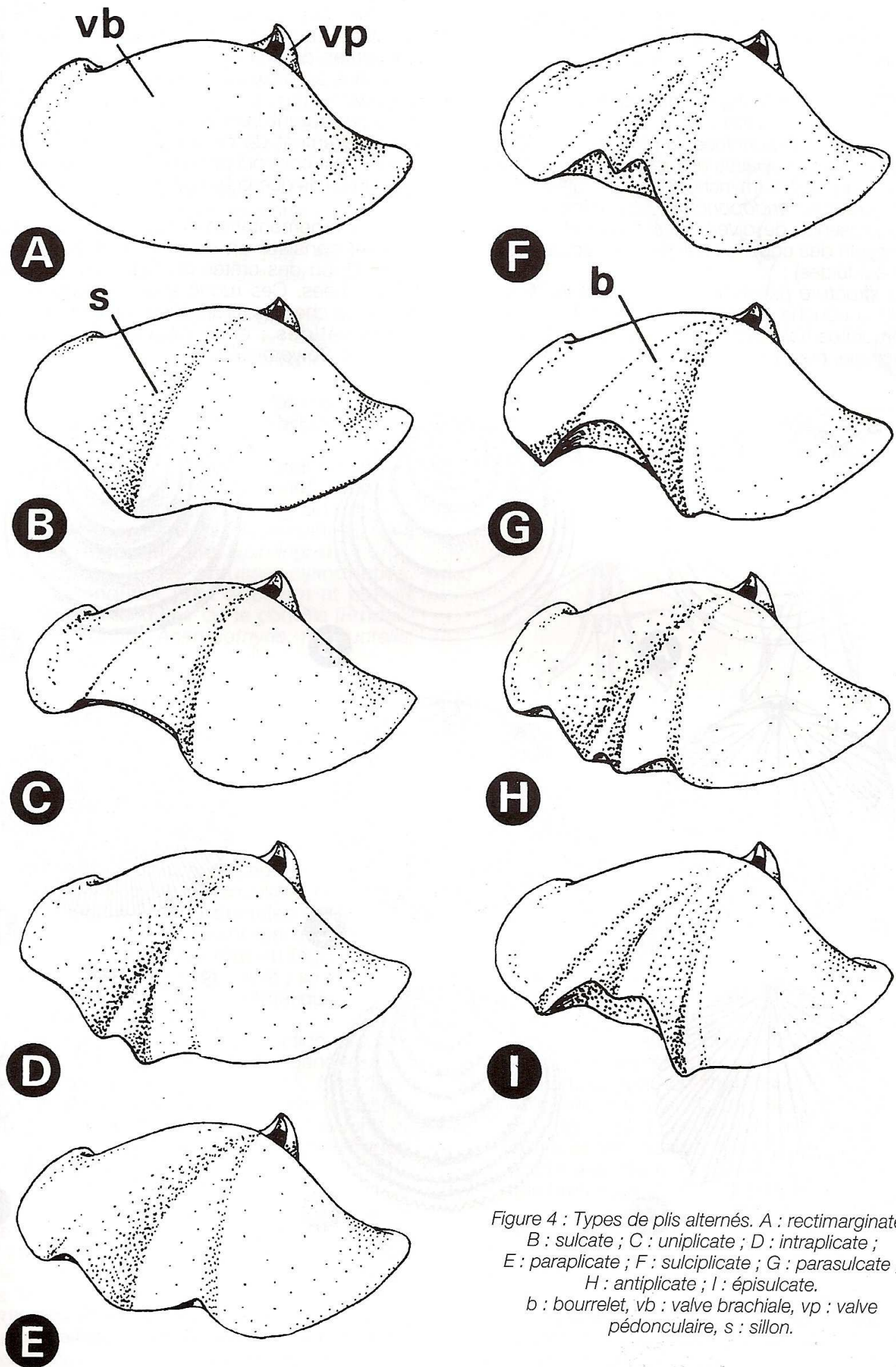


Figure 4 : Types de plis alternés. A : rectimarginate ;  
 B : sulcate ; C : uniplicate ; D : intraplicate ;  
 E : paraplicate ; F : sulcificate ; G : parasulcate ;  
 H : antiplicate ; I : épisulcate.  
 b : bourrelet, vb : valve brachiale, vp : valve  
 pédonculaire, s : sillon.

- la *couche secondaire*, couche interne de calcaire généralement fibreux, parfois prismatique.

Chez les Articulés, on distingue trois types structuraux de coquille :

- la *structure imponctuée*, la plus primitive, dont les couches calcaires ne présentent ni perforations, ni cavités (rhynchonellides, spiriférides) ;
- la *structure endoponctuée*, caractérisée par la présence de diverticules branchus (*cæca*) au sein des couches calcaires (térébratulides, thécidéides) ;
- la *structure pseudoponctuée*, dont les fibres de la couche secondaire forment des cônes emboîtés (*taleolæ*) simulant, en coupe transversale, des ponctuations (strophoménides).

L'ornementation : bien que la coquille de nombreux brachiopodes apparaisse lisse, de fines stries de croissance concentriques, espacées plus ou moins régulièrement, peuvent être observées (fig. 5-A). Elles représentent les périodes durant lesquelles la coquille a cessé temporairement de croître ; ainsi, leur développement est contrôlé par des facteurs environnementaux, tels que la température.

Une ornementation concentrique plus prononcée consiste en des lamelles ou *lamellæ* (fig. 5-B) ou des crêtes ou *rugæ* (fig. 5-C) bien développées. Ces *rugæ* sont connues essentiellement chez les strophoménides, productides et chonétides ; elles peuvent être parfois obliques (*Sowerbyella*).

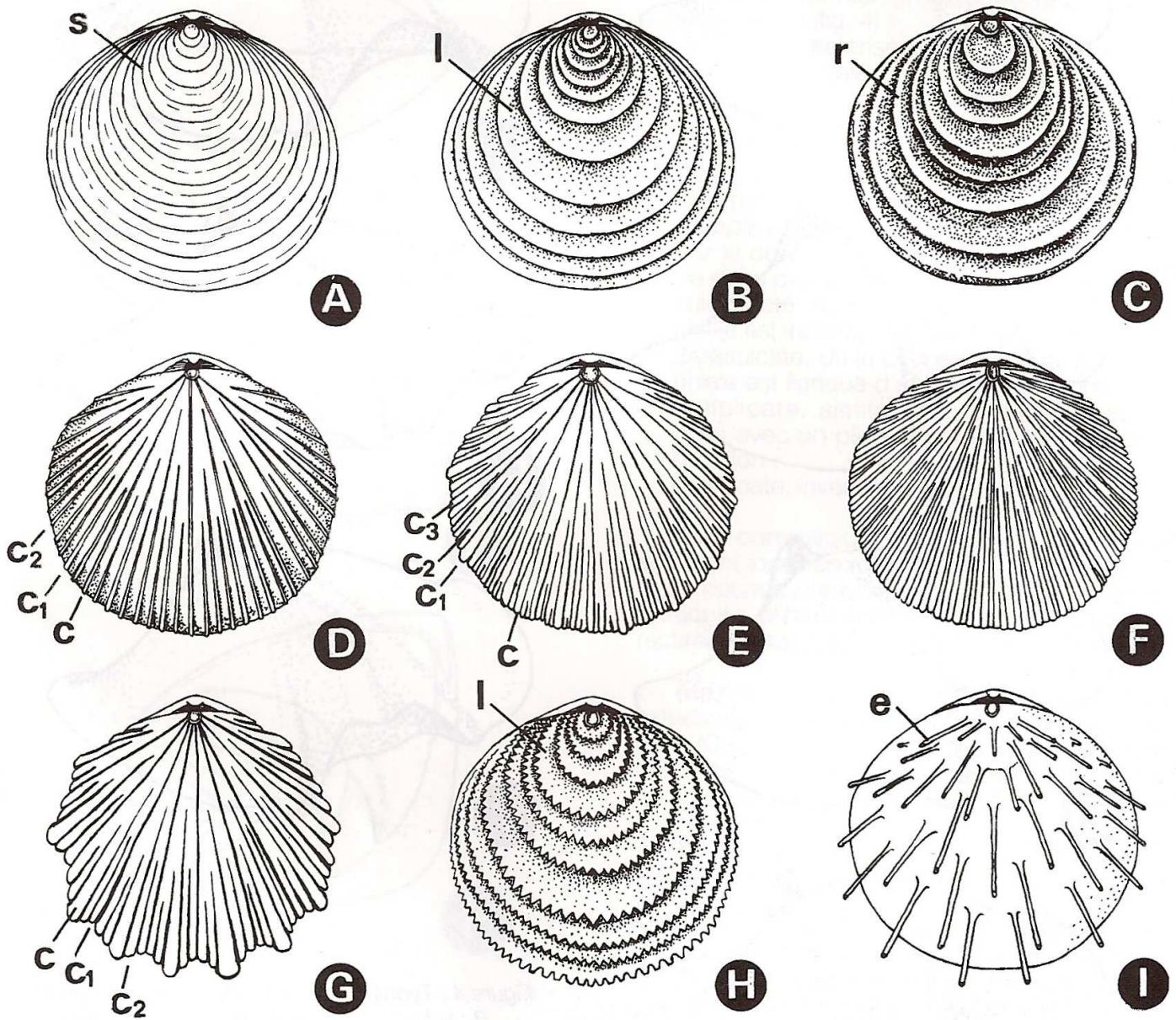


Figure 5 : Principaux types d'ornementation de la coquille de brachiopodes. A : lignes ou stries de croissance ; B : lamellæ ; C : rugæ ; D : parvicostellée ; E : ramicostellée ; F : multicostellée ; G : fascicostellée ; H : extensions des lamellæ ; I : épines cylindriques creuses.  
c : costæ, c1 : costellæ de premier ordre, c2 : costellæ de deuxième ordre, c3 : costellæ de troisième ordre, e : épine, l : lamellæ, r : rugæ, s : strie de croissance.

Radialement, des côtes peuvent se développer. Celles-ci sont généralement de section triangulaire ou semi-circulaire. Lorsqu'elles prennent naissance à partir du *protogulum* (coquille du stade larvaire), elles sont dénommées *costa* (côtes s. st.) ; les autres sont appelées *costellæ* (costules). Suivant la disposition des *costa* et des *costellæ*, on distingue les types ornementaux suivants (fig. 5-D, G) :

- parvicostellée, où les *costellæ*, nombreuses, sont intercalées entre des *costa* très espacées ;
- ramicostellée, où les *costellæ*, également nombreuses, sont obtenues par bifurcation des *costa* (orthides) ;
- multicostellée, où le nombre de costules augmente, par bifurcation ou intercalation, sans qu'il y ait une grande variation de taille (*Schizophoria*) ;
- fascicostellée, où les côtes et les costules forment des rameaux fasciculés (*Fascicostella*).

Les épines sont des structures de l'ornementation externe des brachiopodes, dont plusieurs types ont été différenciés (fig. 5-H, I) :

- les courtes extensions, triangulaires, des *lamellæ* (*Tegulorhynchia*, *Spinilingula*) ;
- les longues épines creuses, cylindriques, dont la longueur peut atteindre et parfois dépasser la longueur de la coquille (*Productus*, *Horridonia*, *Acanthothyris*, *Productella*, *Yakovlevia*).

## B - La charnière

Chez les Lingulata et les Inarticulata, la cohésion de la coquille est maintenue uniquement par les muscles (diducteur, rotateurs, protracteurs, rétracteurs et adducteurs). Chez les Articulata, les plus nombreux, les deux valves sont réunies par une charnière (appareil cardinal) qui est généralement constituée de deux dents cardinales sur la valve pédonculaire, et de deux fossettes articulaires ou dentales sur la valve brachiale. La ligne séparant les deux valves, dans la région de la charnière ou région postérieure, s'appelle la ligne cardinale ; sa forme est un caractère important en systématique.

Les dents peuvent être de section circulaire ou triangulaire et sont supportées généralement par une paire de plaques dentales. Ces dents peuvent être parfois remplacées par une série de petites protubérances (denticules) le long du bord postérieur des deux valves (spiriférides, strophoménides).

Les fossettes articulaires ou dentales constituent une partie des modifications structurales qui affectent la partie antérieure (*umbo dorsal*) de la valve brachiale. Cette *cardinalia*, en dehors des fossettes articulaires, sert de surface d'attache aux muscles diducteurs (processus cardinal médian) et inclut la base de l'appareil brachial (*crura*, sing. *crus*) (fig. 6).

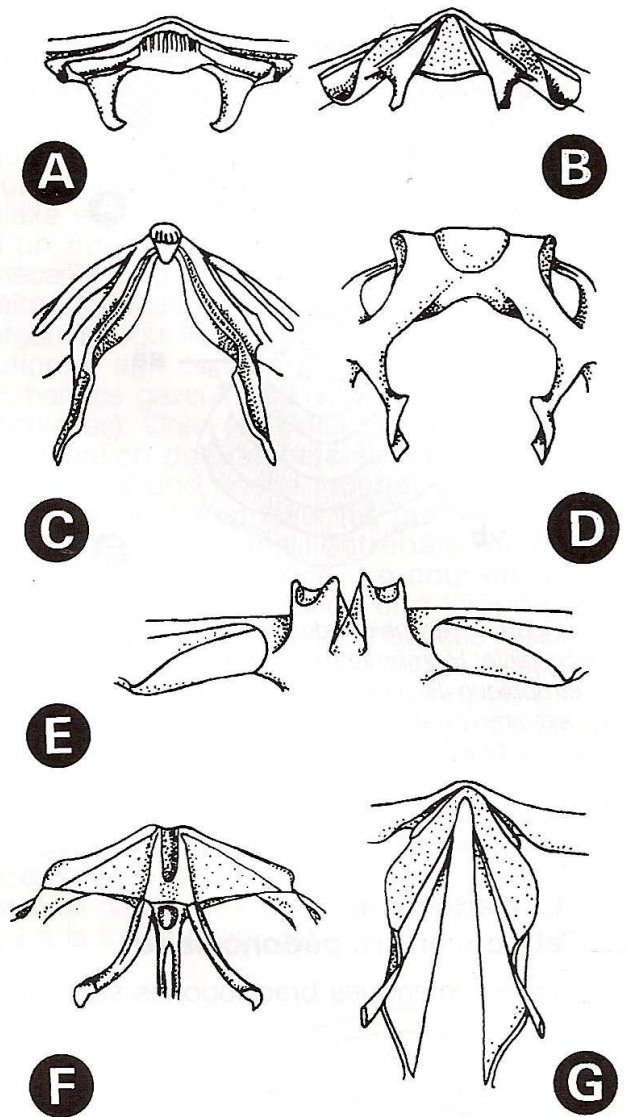


Figure 6 : Vue ventrale de *cardinalia*. A : *Neospirifer* ; B : jeune *Cleiothyridina* ; C : *Terebratula* ; D : *Terebratulina* ; E : *Strophomena* ; F : *camarotochiide* ; G : *Gypidula* (modifié d'après Williams & Rowell, 1965, in Moore).

Deux types d'articulation peuvent être distingués :

- une articulation strophique, dont la ligne articulaire coïncide avec l'axe articulaire (fig. 7-A). Cette ligne articulaire est droite et s'étend généralement sur la totalité de la longueur de la coquille (spiriférides) ;
- une articulation non-strophique, dont la ligne articulaire ne coïncide pas avec l'axe articulaire (fig. 7-B). L'axe articulaire passe par les dents et les fossettes dentales, et le bord postérieur de la commissure est incurvé (térébratulides, rhynchonellides).

Entre le palintrope (crochet) et cette ligne cardinale, il peut se différencier une zone, lisse ou striée, plane et de forme triangulaire, l'*area* cardinale. La zone qui assure la transition vers les flancs, et sur laquelle peut se prolonger l'ornementation des flancs, forme la *pseudoarea* (ou épaule). L'*interarea* est constituée de l'*area* et la *pseudoarea*. Cette *interarea* existe sur les

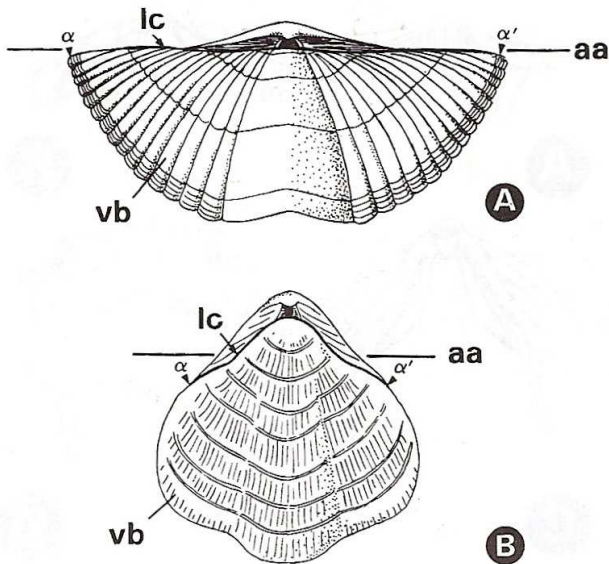


Figure 7 : Brachiopodes non-strophique (A : *Acrospirifer* Helmbrecht & Wedekind - Dévonien) et strophique (B : *Hemithyris* d'Orbigny - Récent).  
aa : axe articulaire, lc ( $\alpha$ - $\alpha'$ ) : ligne cardinale, vb : valve brachiale, vp : valve pédonculaire.

deux valves, mais est toujours plus développée sur la valve pédonculaire.

### C - Le pédoncule et l'ouverture pédonculaire

Généralement, les brachiopodes sont fixés

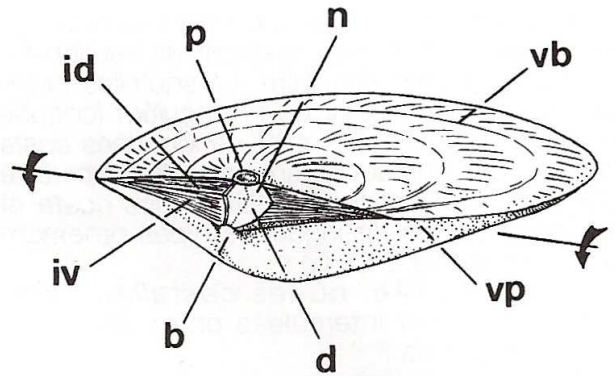


Figure 8 : Ouverture pédonculaire d'un brachiopode à articulation strophique (entélétide).

b : bec ou crochet, d : delthyrium, id : interarea dorsale, iv : interarea ventrale, n : notothyrium, p, protogulum, vb : valve brachiale, vp : valve pédonculaire,

au substratum par son extrémité postérieure grâce à un pédoncule charnu et musculueux. Ses propriétés lui permettent de s'adapter à des modes de vie très divers. L'orientation et la réorientation des coquilles par rapport aux courants sont contrôlées par ce pédoncule, ainsi que par la musculature. La taille et la forme du pédoncule est très variable, mais généralement il est effilé (plénipédonculé). S'il est très court chez les térébratules, il est très long chez les lingules. Il est parfois branchu ou lacinié (rhizopédonculé), tel celui de la térébratulide *Chlidonophora* ou de la rhynchonellide *Cryptopora*.

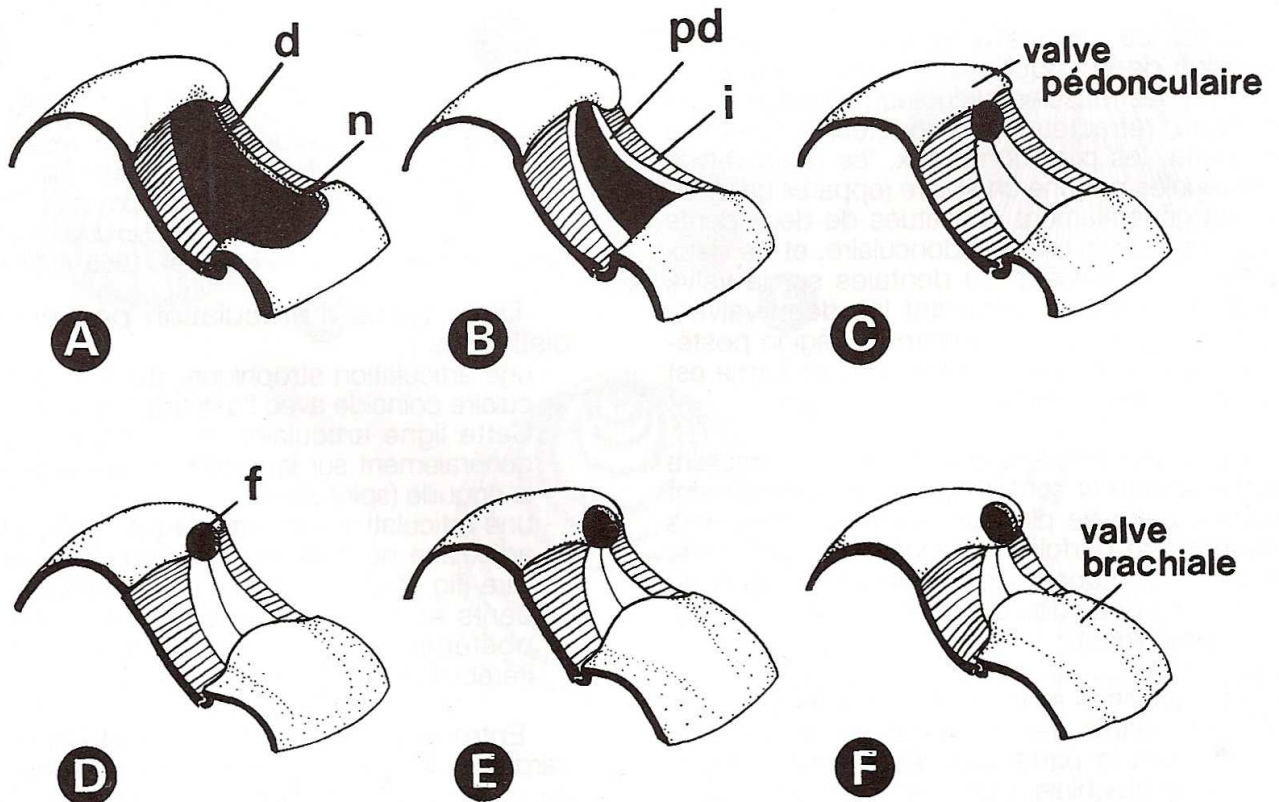


Figure 9 : Classification des brachiopodes articulés en fonction de la position de l'ouverture pédonculaire par rapport au crochet. A : amphithyride ; B : hypothyride ; C : submésothyride ; D : mésothyride ; E : permésothyride ; F : épithyride.

d : delthyrium, f : foramen, i : interarea, n : notothyrium, pd : plaque deltidiale.



Chez les formes libres (ambitopiques), sans pédoncule, tel *Productus*, la fixation s'opère grâce à des épines réparties sur les deux valves de la coquille.

Typiquement l'*area* cardinale des Articulés, immédiatement sous l'apex de chacune des valves, est perforée par une paire d'ouvertures triangulaires, le *delthyrium* de la valve pédonculaire et le *notothyrium* de la valve brachiale (fig. 8). Cette ouverture pédonculaire, en forme de diamant, est bien visible chez les brachiopodes à articulation strophique (orthides, entélérides, pentamérides).

Lorsque le pédoncule est absent ou faiblement développé, l'ouverture pédonculaire peut être partiellement ou totalement obturée par diverses plaques. Sur le *delthyrium* de la valve pédonculaire se développe une seule plaque (le *deltidium*) ou une paire de plaques (les plaques deltoidales) ; sur la valve brachiale, le *notothyrium* est recouvert par une paire de plaques chlidiales ou une plaque unique, le *chilirium*. Ces plaques peuvent ménager un orifice de sortie pour le pédoncule (fig. 9), le foramen, qui être situé sous le crochet (*Spirifer*, *Rhynchonella*) ou rejeté à son extrémité (*Terebratula*). Plusieurs termes sont utilisés pour indiquer la position relative du foramen par rapport au *deltidium* et au crochet de la valve pédonculaire (fig. 9).

## D - Le lophophore et l'appareil brachial

Le lophophore est un caractère évolué (synapomorphie) commun aux Lophophorata qui regroupent les Brachiopodes, les Bryozoaires et les Phoronides. Cet organe complexe et polyvalent, qui permet la formation d'un courant d'eau, est impliqué dans le mécanisme d'absorption de particules alimentaires (animalcules ou particules de matière organique qui flottent dans l'eau) et leur dissolution. Il agit comme un organe respiratoire (échanges gazeux au niveau des franges tentaculaires). Chez les Brachiopodes, il favorise l'élimination des déchets alimentaires. C'est également une poche incubatrice, et il sert probablement à stocker les graisses. Il joue parfois un rôle dans l'entrebâillement des valves par turgescence. Le courant d'eau nécessaire à la respiration et à l'apport des particules alimentaires vers la bouche est obtenu par deux franges de tentacules ciliées qui bordent les deux bras du lophophore. Ce lophophore est généralement supporté par un squelette calcaire de forme variable, l'appareil brachial ou *brachidium*.

Généralement, le lophophore des brachiopodes passe, durant l'ontogenèse, par une succession de types. A partir du type *trocholophe*, qui a la forme d'une paire de « cornes » incur-

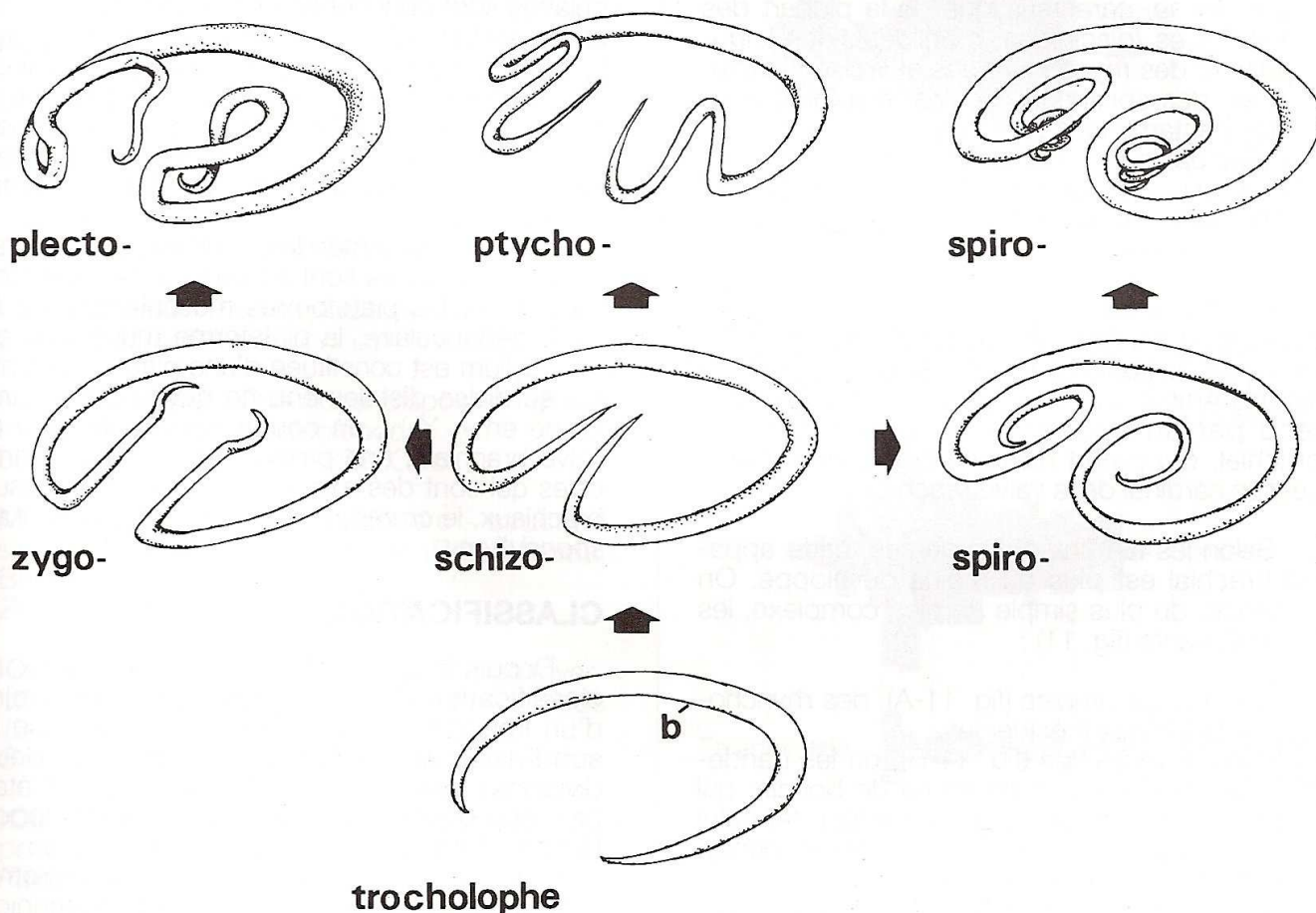


Figure 10 : Ontogenèse du développement du lophophore.  
b : bouche.

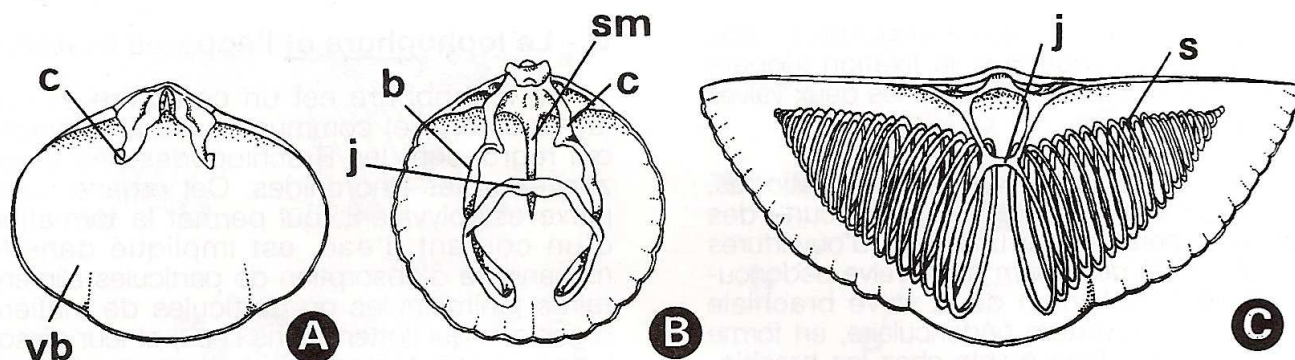


Figure 11 : Principaux types d'appareil brachiaux. A : type à crura simples (rhynchonellide) ; B : type à bandelettes (térébratulide) ; C : type à rubans spiralés (spiriféride).

b : bandelette, c : crus (plur. crura), j : jugum ou bandelette transverse, s : spiralia, sm : septum médian, vb : valve brachiale.

vées, les types suivants de lophophore sont généralement reconnus chez les adultes (fig. 10) :

- *schizolophe*, qui est connu, à l'état adulte, chez quelques rares térébratulides ;
- *zygolophe*, précurseur du type *plectolophe*, il est connu chez quelques térébratulides ;
- *plectolophe*, commun à la majorité des térébratulides ;
- *ptycholophe*, présent chez le térébratulide *Megathriris*, les thécidéides (*Lacazella*, *Pajaudina*) et probablement de nombreux strophoménides ;
- *spirolophe*, caractéristique de la plupart des Inarticulés (discinides, craniides), des linguïdes et des rhynchonellides et vraisemblablement des spiriférides et des atrypides, voire des pentamérides ;
- *mésolophe*, qui correspond vraisemblablement à une variante du lophophore *zygo-ptycholophe*, et a été décrit uniquement chez les chonétides.

Chez les Lingulata et les Inarticulata et quelques rares Articulata le lophophore ne possède pas de support rigide. A l'opposé, l'essentiel des Articulés possèdent un lophophore soutenu par un squelette calcaire, l'appareil brachial, qui prend naissance à partir du processus cardinal de la valve brachiale.

Selon les familles et les genres, cet appareil brachial est plus ou moins développé. On distingue, du plus simple au plus complexe, les types suivants (fig. 11) :

- type à crura simples (fig. 11-A), des rhynchonellides et des thécidéides ;
- type à bandelettes (fig. 11-B), où les bandelettes crurales sont en forme de boucle, qui peut présenter un septum médian, tel celui des térébratulides, de rares orthides, pentamérides et strophoménides ;
- type à rubans spiralés (fig. 11-C), où le brachidium s'enroule selon deux spires coniques (*spiralia*) à bases opposées (spiriférides), ou à pointes opposées (atrypides).

## E - La musculature et les impressions musculaires

Le système musculaire principal des brachiopodes actuels est responsable du mouvement relatif de la valve brachiale par rapport à la valve pédonculaire et de la coquille par rapport au pédoncule.

Chez les formes fossiles, les aires d'attache de ce système musculaire sont visibles sur les surfaces internes des valves, sous la forme d'impressions musculaires. Chez les Articulés, sur la valve pédonculaire, les impressions musculaires des adducteurs, diducteurs et pédonculaires sont concentrées en arrière du crochet, et forment un champ musculaire (fig. 2-D). Sur la valve brachiale, les impressions musculaires sont généralement plus dispersées (fig. 2-E) ; les impressions des adducteurs sont disposées de part et d'autre de la ligne médiane, et les diducteurs s'insèrent sur le processus cardinal de la *cardinalia*.

Chez les pentamérides, les impressions musculaires des valves sont situées sur des surfaces surélevées, les plateformes musculaires. Sur la valve pédonculaire, la plateforme musculaire ou spondylium est constituée d'une plaque verticale qui se divise distalement, ce qui lui donne une forme en « Y », en coupe transversale ; sur la valve brachiale, une paire de plaques sub-verticales qui sont des excroissances des processus brachiaux, le *cruralium*, s'oppose directement au *spondylium*.

## CLASSIFICATION

Depuis le début des années soixante-dix, la classification des Brachiopodes a fait l'objet d'un important débat, où il est apparu que la subdivision du phylum Brachiopoda en deux divisions majeures, Inarticulés et Articulés n'était plus appropriée. Ainsi, le phylum Brachiopoda DUMÉRIEL 1806 est subdivisé en trois classes :

- Lingulata qui regroupe les Lingulida, Acrotretida, Discinida, Siphonotretida et Paterinida (tab. I). Cette classe est considérée comme plus proche des Bryozoaires et des Phoronides que les autres brachiopodes ;

- Inarticulata qui est constituée par les Craniida, Craniopsida et Trimerellida (tab. II) ;
- Articulata qui est formée par les Orthida, Strophomenida, Pentamerida, Rhynchonellida, Spiriferida, Terebratulida et Thecideidina (tab. III).

Les Obolellida et les Kutorginida, deux taxons du Cambrien inférieur et moyen, dont la position systématique reste incertaine, sont parfois rapprochés des Articulata, en raison de la nature calcaire de leur coquille, généralement biconvexe, de leur articulation strophique, quoique rudimentaire, et de la présence d'une ouverture pédonculaire.

Bien que les relations entre les classes et les ordres doivent être précisées, les Brachiopodes ont une origine phylétique commune qui remonterait à plus de 600 Ma. Les synapomorphies (partage de caractères évolués) unissant tous les Brachiopodes sont essentiellement :

- une chambre de filtration (cavité palléale) formée par le pli ventral et le pli dorsal du manteau qui possède des cavités coelomiques ;
- un lophophore à deux cavités coelomiques ;
- des filaments du lophophore disposés en une seule palissade à proximité de l'axe du lophophore, avec une lèvre brachiale limitant le canal alimentaire ;
- un lophophore à tissu conjonctif semblable à un cartilage hyalin ;
- un manteau possédant des soies marginales (*setæ*) qui peuvent disparaître secondairement.

## BIBLIOGRAPHIE

- BABIN C., 1991 - Principes de Paléontologie. Ed. Armand Colin, coll. U. Sciences, 251-262.
- CLARKSON E.N.K., 1993 - Invertebrate Palaeontology and Evolution. 3<sup>th</sup> ed. Chapman & Hall, 153-190.
- ENAY R., 1990 - Paléontologie des invertébrés. Ed. Dunod, coll. Géosciences, 144-157.
- EMIG C.C., 1992 - Functional disposition of the lophophore in living Brachiopoda. *Lethaia*, vol. 25 (3) : 291-302, Oslo.
- EMIG C.C., 1976 - Le lophophore - structure significative des Lophophorates (Brachiopoda, Bryozoa, Phoronida). *Zoologica Scripta*, vol. 5 : 133-137.
- MOORE R.D. (editor), 1965 - Treatise on Invertebrate Palaeontology, Part H : Brachiopods (2 volumes). *Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas*, 927 p.
- RICHADSON J.R., 1981 - Brachiopods and pedicles. *Paleobiology*, vol. 7 : 87-95.
- RICHADSON J.R., 1986 - Les Brachiopodes. *Pour la Science*, 109 : 62-70.

ROWELL A.J., 1982 - The monophyletic origin of the Brachiopoda. *Lethaia*, vol. 15 (3) : 299-307, Oslo.

RUDWICK M.J.S., 1970 - Living and fossil Brachiopods. *Hutchinson, London*.

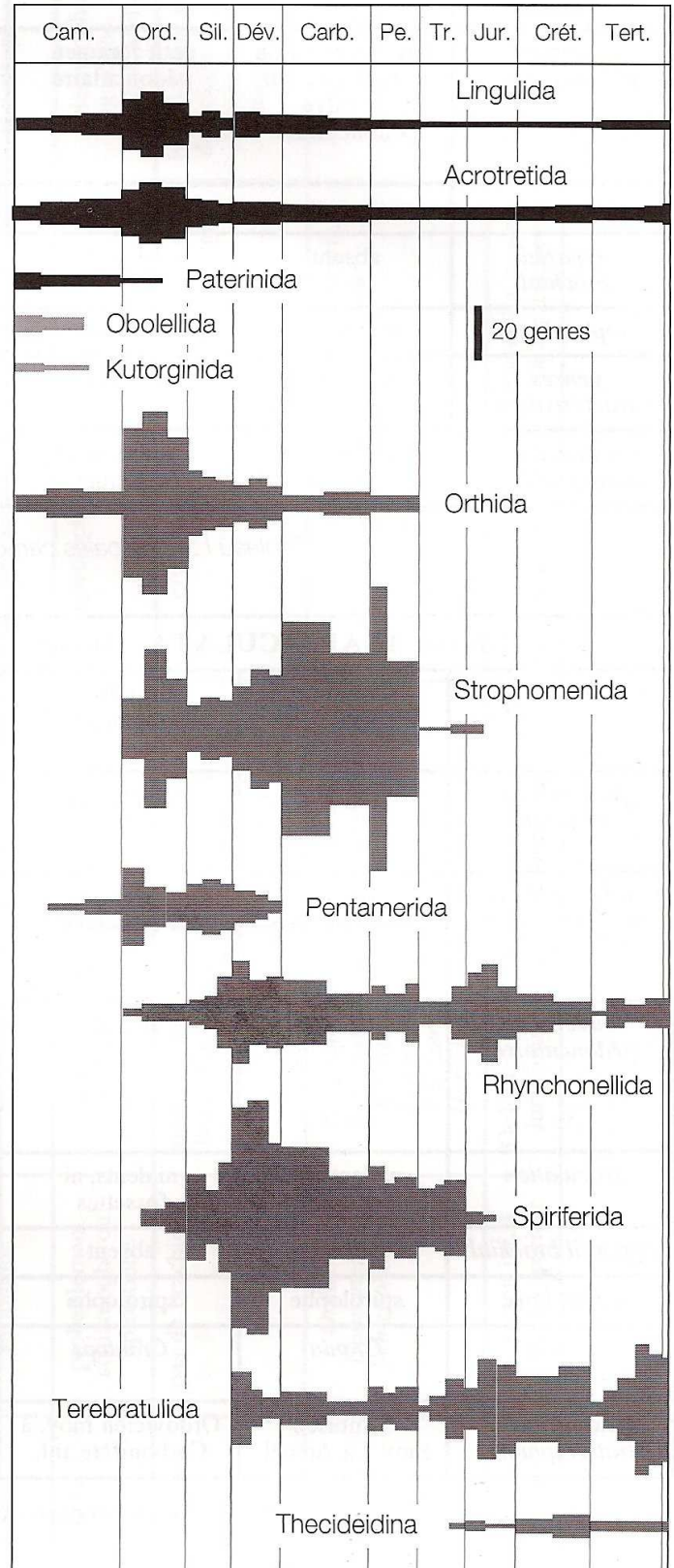


Figure 12 : Distribution stratigraphique des principaux ordres de Brachiopodes.

Classe LINGULATA Gorjansky & Popov 1985					
Ordres	Lingulida Waagen 1885	Acrotretida Kuhn 1949	Discinida Gray 1840	Siphonotretida Kutorga 1848	Paterinida Rowell 1965
forme de la coquille	biconvexe, allongée	circulaire, sub-circulaire, souvent allongée	arrondie	biconvexe	arrondie à allongée
composition et microstructure de la coquille	chitino-phosphatée	chitino-phosphatée	chitino-phosphatée	chitino-phosphatée	chitino-phosphatée
ouverture pédonculaire	large dépression triangulaire sur la valve pédonculaire	petit foramen pédonculaire	triangulaire (juvénils) à parfois obturée dorsalement (adultes)	circulaire	delthyrium, homeodeltidium, notothyrium, homeochilidium
articulation	absente	absente	absente	absente	absente
appareil brachial	absent	absent	absent	absent	absent
lophophore	spirolophe	spirolophe	spirolophe	spirolophe	spirolophe
genres caractéristiques	<i>Lingulata</i> , <i>Obolus</i>	<i>Acrotreta</i>	<i>Discina</i> , <i>Orbituloidea</i>	<i>Siphonotreta</i>	<i>Paterina</i>
extension stratigraphique	Cambrien inf. à Actuel	Cambrien inf. à Actuel	Ordovicien moy. à Actuel	Cambrien sup. à Ordovicien	Cambrien sup. à Ordovicien moy.

Tableau I : Principales caractéristiques des Lingulata.

Classe INARTICULATA Huxley 1864				Classe indéterminée	
Ordres	Craniida Waagen 1885	Cranopsia Williams 1963	Trimerellida Davidson & King 1872	Obolellida Rowell 1965	Kutorginida Kuhn 1949
forme de la coquille	circulaire	elliptique, biconvexe	biconvexe, inéquilatérale, de grande taille	biconvexe, sub-circulaire à ovale	biconvexe
composition et microstructure de la coquille	calcaire, endoponctué	calcaire, imponctué	calcaire indifférencié, probablement aragonitique	calcaire indifférencié	calcaire indifférencié
ouverture pédonculaire	absente	absente	homeodeltidium	entre les deux valves	delthyrium largement ouvert, pseudodeltidium, notothyrium, chilidium
articulation	ni dents, ni fossettes	ni dents, ni fossettes	fossettes cardinales	ni dents, ni fossettes	ni dents, ni fossettes
appareil brachial	absent	absent	absent	absent	absent
lophophore	spirolophe	spirolophe	spirolophe	spirolophe	spirolophe
genres caractéristiques	<i>Crania</i>	<i>Craniops</i>	<i>Trimerella</i> , <i>Dinobolus</i>	<i>Obelella</i>	<i>Kutorgina</i>
extension stratigraphique	Cambrien moy.? à Actuel	Ordovicien moy. à Carbonifère inf.	Ordovicien moy. à Silurien sup.	Cambrien inf. et moyen	Cambrien inf. et moyen

Tableau II : Principales caractéristiques des Inarticulata, Obolellida et Kutorginida.

Classe ARTICULATA Huxley 1864

Ordres	Orthida Schuchert & Cooper 1932	Strophomerida Opik 1934	Pentamerida Schuchert & Cooper 1932	Rhynchonellida Kuhn 1949	Spiriferida Waagen 1883	Terebratulida Waagen 1883	Thecideidina Elliott 1958
forme de la coquille	biconvexe	plano-convexe à concavo-convexe, rarement biconvexe ou résupinée	biconvexe	biconvexe géniculée	biconvexe, plano- convexe	biconvexe	plano-convexe
composition et microstructure de la coquille	calcaire, imponctuée, rarement endoponctuée	calcaire, pseudoponctuée, rarement imponctuée	calcaire, imponctuée	calcaire, imponctuée sauf chez les Rhynchopora	calcaire, endoponctuée ou imponctuée	calcaire, endoponctuée	calcaire, endoponctuée
ouverture pédonculaire	delthyrium, notothyrium	foramen pédonculaire généralement obturé par un pseudodeltidium	delthyrium ouvert	delthyrium partiellement obturé par deux plaques deltidiales ou un homologue	delthyrium ouvert ou obturé par deux plaques deltidiales ou un homologue	foramen umbonal, delthyrium généralement obturé par deux plaques deltidiales	delthyrium généralement obturé par un pseudodeltidium
articulation	strophique	strophique	non strophique	non strophique	strophique ou non strophique	non strophique	strophique
lophophore	probablement schizolophe ou spirolophe	mésolophe (chonetidina)	spirolophe	spirolophe	spirolophe	plectolophe, zygolophe, ou schizolophe	pycholophe, schizolophe
appareil brachial	pas de brachidia	simple cruralia ou brachidia spiralé	cruralia rare (Syntrophidina) ou bien développée, brachiophores (Pentameridina)	cruralia	brachidia spiralé avec ou sans jugum (joue)	brachidia en forme de boucle avec ou sans bande transverse	brachidia double (peribrachium et interbrachium)
genres caractéristiques	<i>Orthis</i> , <i>Dalmanella</i> , <i>Schizophoria</i>	<i>Strophomena</i> , <i>Strophodonta</i> , <i>Chonetes</i> , <i>Productus</i> , <i>Leptaena</i> , <i>Horridonia</i>	<i>Pentamerus</i> , <i>Conchidium</i>	<i>Rhynchonella</i> , <i>Ucnulus</i> , <i>Cyclothyrus</i> , <i>Acanthothyris</i> , <i>Pugnax</i>	<i>Atrypa</i> , <i>Athyris</i> , <i>Spirifer</i>	<i>Stringocephalus</i> , <i>Terebratulla</i> , <i>Pygope</i> , <i>Pygites</i> , <i>Digonella</i>	<i>Thecidea</i> , <i>Lacazella</i>
extension stratigraphique	Cambrien inf. à Permien supérieur	Ordovicien inf. à Jurassique inf.	Cambrien moyen à Permien supérieur	Ordovicien moyen à Actuel	Ordovicien moyen à Jurassique	Permien inférieur à Actuel	Trias à Actuel

Tableau III : Principales caractéristiques des Articulata.