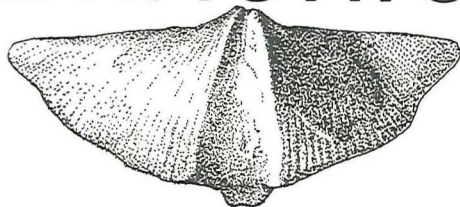


BRACHIOPODER



- en glørværdig
fortid

af Ulla Asgaard

Brachiopodskaller hører ikke til dem, man finder på stranden, men som fossiler er de derimod ganske almindelige i mange danske aflejringer.

Brachiopoda er græsk for 'armfodder', hvilket viser, at forskerne i det 18. århundrede var stærkt i tvivl om, hvad der var for og bag på disse mærkelige dyr. Arme eller fodder henviser til det karaktæriske tentakelapparat (lophophor) til optagelse af fødepartikler. En lophophor findes også hos brachiopodernes nærmeste slægtninge, bryozoerne, de phoronide orme og hemichordaterne. En overgang i det 18. og 19. århundrede blev brachiopoderne kaldt Molluscoidea (de bløddyrlignende), fordi de havde to skaller ligesom muslingerne, men i modsætning til muslingerne, der har en højre og en venstre skal med et symmetriplan mellem skallerne, har brachiopoderne en ryg (dorsal)- og en bug (ventral)-skal og et symmetriplan gennem skallerne. Det er nu helt afklaret, at de to dyregrupper ikke er nært beslægtede.

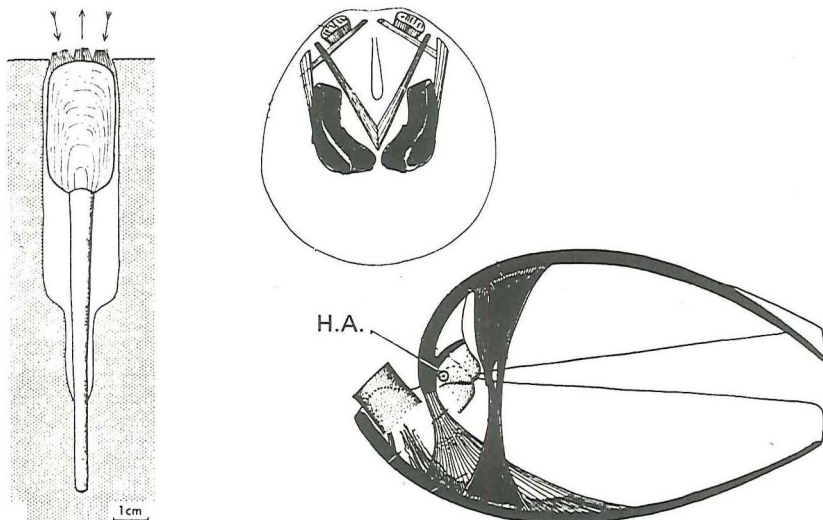
Kort kan det siges om brachiopoderne: *at* de er marine, *at* de formerer sig kønnet og har en fritsvømmende larve, *at* de har en lophophor, der holdes i position af væsketrykket i kropshule-kanaler og kan understøttes af et armskelet – et brachidium ('sløjfe'), *at* de hyppigt er hæftet til bunden via stilken og ernærer sig ved at filtrere fødepartikler (mest mikroskopiske alger) ud af havvandet, d.v.s. de er suspensionsædere.

Brachiopoderne er fordelt på to grupper: de inarticulate (hængsellose) og de articulate (hængslede). De hængsellose 'holdes sammen' af kappen og muskulatur, mens de hængslede har to tænder bagtil i ventralskallen og to tandgruber bagtil i dorsalskallen. Hængslet er så fast, at skallerne normalt kun kan åbnes nogle få grader fortil, og forsøg på at skille to tomme skaller fra hinanden fører næsten altid til brud på tænder eller tandgruber. Skallerne hos de hængsellose består oftest af kitin og/eller calciumfosfat, sjældnere af calciumcarbonat (calcit). Hos alle hængslede brachiopoder består skallerne af calcit.

Brachiopod-kroppen er lille og sammenkrummet, den optager kun den bageste fjerdedel af hulrummet mellem skallerne. Resten af pladsen – kappehulen – er optaget af lophophoren.

Hos muslinger findes to lukkemuskler – en forreste og en bageste – der sørger for lukningen af skallerne. Åbningen af skallerne er derimod en passiv proces.

Når musklerne slappes, gaber skallerne automatisk, idet det før sammenklemte eller strakte elastiklignende ligament, der er anbragt dorsalt, finder sin naturlige, ubelastede form. Hos brachiopoderne er både åbning og lukning af skallerne en aktiv proces, der involverer sammentrækning af muskler.



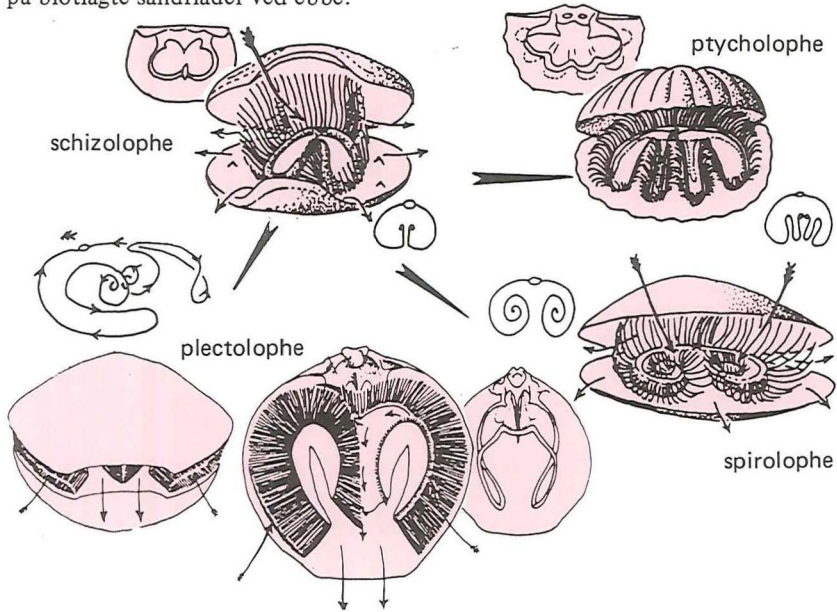
Figur 1. Til venstre ses *Lingula* i livsstilling. Øverst til højre ses musklerne hos den hængsellose Crania. Dorsalskallen er fjernet. Nederst til højre er der et længdesnit af *Terebratulida*. H.A. er hængselaksen, sort er lukkemuskler og stribet er åbнемuskler, skrāmuskler og stilkfasthæftningsmuskler. Hos de hængsellose brachiopoder bruges skrāmusklerne til at rotere skallerne i forhold til hinanden, så uønsket sediment slynges bort. Hos de hængslede former har stilmusklerne samme funktion, idet dyret kan rotere i små ryk om stilken.

Endelig må stilken ikke glemmes. Hos een hængseløs gruppe – *Lingulida* – er der hropshule med vædske og en kraftig muskulatur i stilken, der stikker ud mellem skallerne. Hos de andre hængsellose er stilken ubevægelig og bundet til ventralskallen, som den forlader gennem en fure, et hul eller en slids bagtil. Alle de hængslede brachiopoder har en stilk, der forlader ventralskallen gennem et stilkhul i umbo ('næbbet').

Nu, når vi ved, hvordan denne dyregruppe ser ud og fungerer, kan vi gå over til at se på dens opståen og udvikling igennem tiden og dens tilpasning til mange, ofte barske marine miljøer.

Ved Kambriums begyndelse skete en eksplosiv udvikling af skalbærende, marine bundlevende dyr (se VARV 1980/2). De første brachiopoder var meget små og tyndskallede og forbrugte ikke megen ilt. I Nedre Kambrium var de kitin og

fosfatskallede hængsellose former næsten enerådende og domineret af gruppen Lingulida. Slægten *Lingula* eksisterer endnu, og med sine 600 millioner år på bagen viser den en forbløffende tolerance overfor svingninger i saltholdighed og iltindhold i havet – selv forurenedede havnebassiner kan tilsyneladende ikke slå den ud. Lingulida er de eneste brachiopoder, der kan flytte sig. De lever nedgravet, og den muskuløse stilk tjener som anker, og den kan trække dyret ned i sedimentet, når fare nærmer sig. Bliver *Lingula* rodet op fra sedimentet, bruges den regnorm-lignende stilk imidlertid ikke ved nedgravningen. Dyret graver sig derimod ned med forenden først, idet stilken bruges som en slags 'kænguru-hale', og hurtig klappen med skallerne gør sedimentet løst og vandfyldt, hvorpå både lukke- og skråmuskler roterer skallerne i forhold til hinanden, så dyret skovler sig vej ned i bunden. For at indtage sin normale stilling med forenden ved sedimentoverfladen og stilken ned må *Lingula* tilbagelægge en U-formet bane. Denne sejglivede brachiopod er den eneste, der har gastronomisk interesse, den lækre stilk spises på øerne i Stillehavet, hvor dyret let kan graves op på blotlagte sandflader ved ebbe.



Figur 2. Lophophorens udformning og tilhørende armskeletter. Alle unge brachiopoder har et stadium med schizolophe. Herfra går udviklingen i pilenes retning. Alle nulevende hængsellose former samt *Rhynchonellida* har spirolophe. Man regner med, at *Orthida* og *Pentamerida* også var forsynet med en sådan. De fleste strophomenida havde nok en ptycholophe. Plectolophen findes kun hos *Terebratulida*. Dyrene er vist med ventralskallen opad. De små pile angiver vandets strømretning gennem filteret.



Figur 3. Palæozoiske brachiopoder. Øverst fra venstre: *Spiriferida* (Karbon), *Pentamerida* - levede som 'tumling' (Silur), *Atrypida* - løs på mudderbund (Silur), *Strophomenida* - afbildet med ventralskallen op, denne har været forsynet med pigge til forankring på blød bund (Karbon).

Nederst fra venstre: *Spiriferida* (Silur), *Lingula* - den originale kitin-fosfatskal er delvis bevaret (Ordovicium), *Orthida* - halvkulgeformede, levede fritliggende på mudderbund (Silur), *Strophomenida* - en af 'snesko-formerne' fra blød bund. Det nederste eksemplar i naturlig stilling (Silur). Alle de viste silure former er fra Gotland. Foto: Ole B. Berthelsen.

En anden hængseløs gruppe, der er kendt fra Nedre Kambrium til nu, er *Acrotretida*, hvis medlemmer for det meste har kitin- og fosfatskaller, men nogle få har calcitskaller. Modsat *Lingulida* har denne gruppe umbo siddende centralt. De tidligste former var ofte kun omkring 1–3 mm i diameter. *Lingulida* og *Acrotretida* kan findes i de sorte skifre på Bornholm, men de overses let.

I aflejringerne fra Kridt findes *Lingula* også, men samles sjældent, fordi folk ved første øjekast tror, de har fundet et enkelt kedeligt fiskeskæl. Mere iøjnefaldende er den calcitskallede acrotretid *Crania* i Kridt- og Danienaflejringerne i Danmark og i Skåne. Det er en stilkløs form, der cementerer sig fast til underlaget med ventralskallen.

De første hængslede former fra Nedre Kambrium hørte til gruppen *Orthida*. Hertil hører slægten *Orusia* fra Øvre Kambrium (se VARV 1989/3). Fra denne

stamgruppe gik udviklingen hurtigt i forskellige retninger. Mange nye nicher med lavt, næringsrigt og iltrigt vand med en overmætning af karbonat-ioner blev tilgængeligt for blandt andet brachiopoderne.

Pentamerida kom til i Mellem Kambrium. Det var store stilkløse 'gumpetunge tumlinger', der kunne holde balancen på stille, blød bund såvel som hård bund med uroligt vand. Strophomenida, der også var stilkløse, kendes fra Nedre Ordovicium. De var enten halvkugleformede, eller så ud som om nogen havde trykket den flade skal ned i den buede, så der var levnet meget lidt plads til krop og lophophor.

De fladtrykte former var tilpasset som 'snesko' til liv på blød bund. De var meget almindelige i Silur og Devon. De halvkugleformede havde deres storhedstid i Karbon og Perm. Den buede ventralskal var tyk og tung – igen en 'tumling' på blød bund. Ventralskallen kunne desuden være forsynet med lange, forankrede pigge, der også kunne holde dyrene stabile på hård bund. En enkelt gruppe havde kræmmerhusformede ventralskaller med dorsalskallen som et lille, forsenket 'låg'. De så ud som koraller og dannede faktisk små rev i Perm.

Spiriferida, der havde spiralkurve som armskeletter, kom i Nedre Silur. De fleste var forsynet med stilk og kunne klare sig på både blød og hård bund.

Fra Pentamerida udvikledes Rhynchonellida i Mellem Ordovicium. Fra disse opstod hurtigt Atrypida, der havde et armskelet i form af to spiralkurve. De to grupper ligner hinanden meget i ydre form, de har en papagøjenæbsformet ventral umbo og en stærk hvælvet dorsalskal til at rumme en spirolophe med mange vindinger. Nogle få former havde mistet stilken og var tilpasset til at flyde på maven på blød bund.

Man regner med, at Terebratulida udvikledes fra Atrypida i Nedre Devon. De har alle et armskelet. De første former har haft en spirolophe, mens de fleste nulevende har en indviklet plectolophe. Alle nulevende terebratler er afhængige af en stilk. Nogle uddøde former - blandt andet fra skrivekridtet - blev løstliggende halvkugleformede eller tumlinge.

Skal vi samle store Orthida, Pentamerida, Strophomenida, Spiriferida og Atrypida, må vi tage til udlandet. Skåne, Gotland og Storbritanien har en meget artsrig brachiopodfauna fra Silur. Devone og Karbone faunaer skal hentes i de Rhinske Skiferbjerge, Ardennerne og Storbritanien. Perm-brachiopoder skal vi rejse endnu længere efter.

Orthida og Pentamerida blev decimeret som følge af en global krise i Devon, og de uddøde ved den næste store krise på overgangen fra Perm til Trias. Ved denne grænse forsvandt Strophomenida også, mens nogle få Atrypida og Spiriferida overlevede ind i Øvre Trias og Nedre Kridt. Tilbage var nu kun de nøjsomme hængsellose og to grupper hængslede, nemlig Rhynchonellida og Terebratulida. De hængslede fik en opblomstring i Jura og Kridt, hvor specialiserede for-

OBS: Artiklen fortsætter på bagsiden !