

Kmen Brachiopoda – ramenonožci

Ramenonožci (Brachiopoda): jméno je odvozeno z řeckého brachion = rameno a pous = noha) jsou výlučně mořskou skupinou bezobratlých s asi 350 recentními, avšak více než 30 tisíci fosilními druhy. Jedinci jsou vždy soliterní, s průměrnou délkou těla od několika mm do 5 cm.

CHARAKTERISTIKA

Tělo je bilaterálně symetrické, s enterocoelním coelomem uzavřeným v dvoumiskové schránce s fosforečnanu nebo uhličitanu vápenatého (kalcitu, vzácně i aragonitu), který je vylučovaný pláštěm. Schránka je na těle orientovaná dorzálně (hřbetní miska) a ventrálně (břišní miska). Uvnitř schránky je poměrně malé tělo, které je umístěno v zadní, vrcholové části misek. Tělo je složeno ze dvou částí. Prosoma chybí, mezosoma je malé s lofofórem, metasoma je malé. Větší část prostoru mezi schránkami zaujímá plášťová dutina, ve které je umístěn spirálně stočený párový filtrační a dýchací aparát, tzv. lofofór. Lofofór nese nitkovitá tykadélka krytá řasinkovým epitelem. Slouží k filtraci potravy, zejména drobného planktonu a organického detritu. Lofofór je současně dýchacím orgánem. Ze zadní části břišní misky vybíhá stvol, kterým je jedinec připevněn k podkladu. Stvol může být různě modifikován nebo může i chybět. Svaly procházející tělem jsou úpony přichycené k vnitřní straně misek. Slouží k uzavírání a otevírání misek a k rotačnímu pohybu schránky okolo stvolu. Skupiny svalů procházející dorzoventrálním směrem jsou adduktory (zavírače) a diduktory (otvírače). Fungují antagonisticky a umožňují uzavření, resp. pootevření misek. Mezi miskami nebo otvorem v břišní misce prochází stvol, kterým je jedinec přichycen k podkladu. Uvnitř misek je stvol přichycen skupinou svalů (adjustory), které umožňují rotaci misek na stvolu.

Trávicí soustava začíná ústy ležícími při bázi lofofóru a končí řitním otvorem v plášťové dutině. U rhynchoneliforních ramenonožců střevo končí slepě. Významné jsou výběžky coelomové dutiny do pláště, jejichž průběh bývá pravidelně vtištěn na vnitřním povrchu misek jako soustava rozvětvených kanálků. Ze smyslových orgánů jsou nejvýznamnější hmatové štětinky (séty), které vybíhají vně schránky podél okraje misek. K vylučování slouží metanefridie. Ramenonožci jsou gonochoristi, s vnějším oplozením a vývojem přes volně plovoucí larvální stadium (aktinotrocha). Nemají schopnost

SCHRÁNKA

Schránka ramenonožců je dvoumisková, z různým profilem. Podle klenutí misek se rozlišují misky bikonvexní (obě klenuté), plano-konvexní (hřbetní miska je plochá) až konkavo-konvexní (hřbetní miska je konkávní). U většiny ramenonožců jsou misky kloubně spojené párem zubů vybíhajících z břišní misky a zapadajících do jamek v misce hřbetní. Miska břišní je většinou větší, často i klenutější. V její vrcholové části (palintrop) je stvolový otvor, kterým prochází masitý stvol. U primitivnějších ramenonožců je namísto kruhovitěho stvolového otvoru v palintropu vyvinut pouze trojúhelníkovitý otvor na zámkové linii (delthyrium) nebo podélný žlábek (stvolový žlábek). Zámkové políčko (interarea, pseudointerarea) leží mezi vrcholem a zadním okrajem misky. U misky hřbetní může zámkové políčko chybět, nebo v jeho střední části může ležet trojúhelníkovitý otvor (notothyrium). Delthyrium i notothyrium bývá částečně až úplně zakryto či vyplněno. Na povrchu misek bývají přítomna radiální žebra, nejruznější lišty, trny, koncentrické valy či lamely, z jemné skulptace povrchu jsou nejčastější jemné přírůstkové linie. Velmi jemná struktura povrchu (mikroornament) je zastoupen u některých ramenonožců kruhovitými nebo kosočtverečnými jamkami.

Typickým rysem většiny ramenonožců je jediný pár zubů v břišní misce a jim odpovídající pár jamek v misce hřbetní, s různě vyvinutými podpůrnými zařízeními (lišty, valy). Ve vrcholovém prostoru břišní misky jsou bývají patrné vtisky svalů, která misky zavírají (adduktory), otevírají (diduktory), nebo připevňují stvol k misce (adjustory). U misky hřbetní jsou adduktory patrné ve středu misky, diduktory jsou uchyceny v prostoru mezi jamkami, často na vyvýšeném políčku (zámkový výběžek).

Stažením diduktorů dochází k rotaci misek podél zámkové linie a jejich pootevření. Lofofór je podepřen buď krátkým výběžkem (brachiofor, krura), či dlouhým smyčkovitým nebo spirálním kalcifikovaným útvarem (brachidium).

U schránek kalcitických je stěna misek ze tří vrstev. Na povrchu misek leží organické periostrakum. Střední tenká vrstva (vrstva primární) je tvořena z granulárního nebo lamelárního kalcitu. Vnitřní vrstva je budována z kose ležících vláken kalcitu a je jedinou vrstvou, která se zesiluje v průběhu růstu schránky. Stěna kalcitických misek může být prostoupena póry (puktátní stěna), může být bez pórů (impuktátní stěna) nebo jsou zde sloupky uvnitř lamelární stěny (pseudopuktátní stěna). U schránek z fosforečnanu vápenatého je stavba misek odlišná, většinou se střídají laminy organického materiálu s laminami fosforečnanu vápenatého. Složení a struktura stěny misek je významným taxonomickým znakem a v detailech se liší i mezi blízkými skupinami ramenonožců.

EKOLOGIE

Ramenonožci jsou výlučně mořskou skupinou citlivou na pokles salinity (stenohalinní). Jsou rovněž jen nepatrně tolerantní na zvýšenou salinitu. Jsou důležitou součástí přisedlého (sesilního) bentosu, který potravu získává filtrací. Vyskytují se od mělkovodního prostředí (šelfy) do velkých hloubek. V geologické historii je zpočátku patrný jejich dominantní výskyt v mělkovodním prostředí, zejména v tropickém a subtropickém klimatu. Postupně však byli vytlačováni do hlubokovodního nebo kryptického prostředí (podmořské jeskyně, zastíněné převisy) již během mesozoika a terciéru. Dnes jsou významnou složkou hlubokovodních chladnovodních faun (psychrosféry), naopak jsou ojedinělí mezi bentosem mělké litorální zóny.

Vzhled schránek je silně ovlivněn prostředím a způsobem života. K upevnění slouží masitý stvol, přichycený k pevnému podkladu nebo k jednotlivým kamínkům a zrnkům písku na dně. Stvol mohl být i zcela redukován a jedinec pak ležel volně na dně. Ukotvení na dně zajišťovaly trny vybíhajícími z povrchu misek do sypkého či bahnatého sedimentu. Méně běžná je cementace k pevnému podkladu jednou z misek. Vede pak k částečné ztrátě bilaterální symetrie misek. U skupiny richthofenidních ramenonožců šla specializace do takové míry, že miska břišní měla tvar kalicha přicementovaného kořenovitými výrůstky k povrchu, a miska hřbetní byla modifikována na silně pozmeněné víčko (podobná specializace je doložena u křídových mlžů rudistů a devonských korálnatců). Tvar schránky a struktury jejího povrchu jsou prvotřídními ekologickými indikátory prostředí a způsobu života, s řadou morfologických konvergencí v nezávislých fylogenetických liniích ramenonožců.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Ramenonožci se objevují ve spodním kambriu, kde jsou jednou z nejstarších složek tommotské fauny. V kambriu převládají skupiny s organofosfatickými miskami a skupiny chileidních, obolellidních, orthidních a protorthidních ramenonožců. Některé specializované skupiny kambrických ramenonožců vymřely již v průběhu kambria (obolellidní a většina chileidních ramenonožců). Od počátku ordoviku dochází k rychlé diverzifikaci a objevují se nové skupiny. Zatímco klitambonitidní a billingselidní ramenonožci (významné pro spodní ordovik) v průběhu ordoviku vymírají, orthidní, pentameridní a strofomenidní ramenonožci se silně rozvíjejí. Na konci ordoviku se objevují i první spiriferidní ramenonožci. V siluru a devonu ramenonožci stávají naprosto dominantní skupinou přisedle žijících mořských živočichů, zejména na útesech. Diverzifikují se další skupiny: rhynchonelidní, pentameridní, chonetidní, produktidní, spiriferidní, atrypídní a terebratulidní ramenonožci. Ve stejném období význam ramenonožců s organofosfatickými schránkami klesá. Na konci devonu ramenonožci začínají ztrácet svoji dominantní roli v mořských ekosystémech. V průběhu karbonu až triasu některé skupiny vymírají, zřejmě jako důsledek konkurence rapidně se rozvíjejících se mlžů. Konec permu přežívají kromě nemnoha organofosfatických ramenonožců jen rhynchonelidní,

terebratulidní a poslední spiriferidní ramenonožci. Další, avšak menší rozkvět ramenonožců následuje v juře a křídě. Terebratulidní a rhynchonelidní ramenonožci zůstávají hojní i v mělkovodním prostředí, od konce křídý však i tyto skupiny ustupují. Nově se sice malá, ale dodnes existující skupina thecididních ramenonožců. V současnosti jsou rhynchonellidní a terebratulidní ramenonožci hojní pouze na místech, která jsou nepříznivá pro rozvoj mlžů (např. cirkumpolární a hluboké šelfové oblasti, strmé skalní stěny apod.). Výjimkou jsou ramenonožci lingulátní, kteří osídlují mělká písčito–bahnitá dna v tropech (např. bahno a písek mezi mangrovovými porosty) nebo žijí na pevném podkladu v oblastech upwellingu.

Ramenonožci byli velmi významnou skupinou na paleozoických útesech, i když nepatřili mezi vysloveně útesotvorné organizmy. Často jsou jedinými fosiliemi v sedimentárních sledech, zejména v mělkovodním prostředí nebo v extrémně hlubokovodních sedimentech. Mají velký stratigrafický význam, neboť jako vůdčí fosilie spolehlivě dokládají stáří usazenin a faciální prostředí. Jako skupina systematicky dobře zpracovaná a pro svoji omezenou schopnost migrace přes otevřená oceánská prostory jsou ramenonožci využíváni při paleogeografických, paleoklimatologických i evolučních studiích, zejména pro období staršího paleozoika.

TAFONOMIE

Ramenonožci bývají výborně zachovalými fosiliemi, poměrně často jsou nalézáni i v původní životní pozici ve shlucích několika jedinců. Po odumření se misky nesnadno oddělují zásluhou pevného spojení zuby zaklesnutými v jamkách a jsou přidržovány i svaly uvnitř schránky. Až na výjimky jsou misky kalcitové, které, na rozdíl od misek mlžů, hůře podléhají rozpuštění v porézních nezpevněných sedimentech. Ramenonožce proto nalézáme výborně zachovalé i tam, kde misky mlžů, plžů nebo hlavonožců jsou zachované nevalně a mají stopy diagenetického rozpouštění. Při větším nahromadění mají schránky ramenonožců horninotvorný význam. Některé vápence, případně i jiné horniny, jsou podle nich i pojmenovány (např. stringocefalové vápence, obolové pískovce, orthisové pískovce).

METODIKA VÝZKUMU

Ramenonožce je možno sbírat jednak přímým vylamováním z pevné horniny nebo plavením misek z měkkých nebo sypkých sedimentů. Karbonátové misky někdy podléhají v průběhu diagenese silicifikaci a lze je pak získávat volné rozpouštěním karbonátové okolní horniny pomocí roztoku HCl nebo kyseliny octové. Tímto způsobem lze získat obrovské množství výborně zachovalého materiálu. Proslulé jsou silicifikované fauny ramenonožců z devonu a permu Severní Ameriky. Chemickou odolnost fosforečnanu vápenatého u linguliformních ramenonožců lze využít pro extrakci fosfatických misek rozpouštěním vápenců pomocí roztoku kyseliny octové. U některých skupin, zejména u ramenonožců rhynchonelidních, atrypidních, spiriferidních a terebratulidních, se pro studium vnitřní stavby misek využívá postupné ubrušování a orientované řezy, jež umožňují detailní studium a rekonstrukci brachiálního aparátu a dalších jemných vnitřních struktur.

SYSTÉM

Taxonomické členění skupiny se významně změnilo v uplynulých desetiletích. Původní systémy rozdělovaly ramenonožce podle nepřítomnosti či přítomnosti zubů na třídy Inarticulata (bezoporní) a Articulata (opornatí). Moderní klasifikace kladou důraz na složení a stavbu misek a dělí ramenonožce na skupiny s organofosfatickými miskami (kmen Linguliformea) a miskami z uhlíčanu vápenatého (podkmeny Craniiformea a Rhynchonelliformea). Toto dělení je podpořeno i moderními studiemi na molekulární úrovni.

Třída Linguliformea

(kambrium – recent)

Méně početná třída zahrnující ramenonožce s organofosfatickými schránkami, kteří nemají vyvinutý zámkový aparát. Mají několik skupin svalů z uzavírání a šikmým střížným pohybům misek. Pootevření misek se uskutečňuje hydraulicky, zatažením těla k vrcholu misek, kteréisky rozevře. Většinou byl přítomen dlouhý stvol. Střevo je průchozí. Lofofór není nikdy podepřen pevnými strukturami. Na povrchu misek jsou někdy přítomny duté, někdy i větvíci se trny. Velikost misek je v mm řádu, maximálně až 5 cm. Skupina byla významná v kambriu a ordoviku. Od siluru ustupuje a do současnosti přežívá jen několik druhů, především v tropických oblastech a oblastech s výstupnými chladnými proudy.

Řád Lingulida

(kambrium – recent)

Schránky protažené, většinou slabě klenuté, bez zubů a jamek, v břišní misce je přítomen stvolový žlábek. Mají nebo je u nich předpokládán dlouhý, kontraktilní stvol.

Rody: *Elkania*, *Leptembolon*, *Lingula*, *Lingulella*, *Obolus*, *Paldiskites*, *Paterula*, *Rafanoglossa*.

Řád Acrotretida

(kambrium – devon)

Schránky velmi drobné až mikroskopické, většinou s kuželovitou břišní miskou a stvolovým otvorem na jejím vrcholu. Na larvální schránce je charakteristický mikroornament z mělkých kruhových jamek.

Rody: *Acrotreta*, *Numericoma*, *Opsiconidion*.

Řád Discinida

(ordovik – recent)

Schránky diskovitěho nebo ploše kuželovitěho tvaru s krátkým stvolem procházejícím trojúhelníkovitou štěrbinou nebo malým otvorem v zadní části misek. Typický je mikroornament s jamkami o velikosti několika mikrometrů.

Rody: *Discina*, *Orbiculoidea*, *Pelagodiscus*, *Schizotreta*, *Trematis*.

Řád Siphonotretida

(kambrium – devon)

Drobní až středně velcí ramenonožci okrouhlého obrysu s povrchem pokrytým dlouhými dutými trny a stvolovým otvorem na vrcholu protažené břišníisky.

Rody: *Celdobolus*, *Siphonotreta*, *Orbaspina*.

Třída Paterinata

(kambrium – ordovik)

Misky malé, oválně nebo eliptické s dobře vyvinutou pseudointerareou, na povrchu často s hlubokými jamkami. Pravděpodobně neměli funkční stvol.

Rody: *Lacunites*, *Micromitra*.

Podkmen Craniiformea

(ordovik – recent)

Málo početná skupina ramenonožců, jejichž schránky jsou z uhličitanu vápenatého, někdy v aragonitové modifikaci. Stvol je často redukovaný, jedinci bývají přicementováni k podkladu při současném potlačení mineralizace břišní misky. Zámkový mechanismus jim chybí nebo je nedokonale vyvinut. Střevo je průchozí, s řitním otvorem. Skupina se objevuje na počátku ordoviku avšak nikdy nedosáhla většího rozšíření. Na konci devonu téměř mizí a zůstávají pouze craniidní ramenonožci s několika druhy až do současnosti.

Řád Craniida

(ordovik – recent)

Schránka okrouhlá, s břišní miskou přicementovanou a hřbetní miskou nízce kápovitou. Uvnitř misek jsou nápadné svalové vtisky. Skupina je známa od ordoviku, od devonu má větší rozšíření a zůstává poměrně hojnou i v mesozoiku a kenozoiku. Dva druhy žijí dodnes ve Středozemním moři a Atlantském oceánu.

Rody: *Crania*, *Orthisocrania*, *Petrocrania*, *Neocrania*.

Řád Craniopsida

(ordovik – karbon)

Většinou velmi drobní ramenonožci s oválnými miskami, přicementováni k podkladu vrcholem břišní misky.

Rod: *Craniops*.

Řád Trimerellida

(ordovik – silur)

Velcí a mimořádně silnostěnní ramenonožci s aragonitovými miskami. Uvnitř misek jsou nápadné vystouplé plošiny pro upevnění svalů. Žili v mělké vodě s intenzivním prouděním, často vytvářeli monospecifické asociace. Byli významnou skupinou v tropických oblastech.

Rod: *Dinobolus*.

Podkmen Rhynchonelliformea

(spodní kambrium – recent)

Misky kalcitové, s párem zubů v břišní misce a jim odpovídajícím párem jamek v misce hřbetní. Zuby mohou druhotně chybět či jsou nahrazeny linií drobných zoubků podél zámkové linie. K otevření misek slouží didukty, jejichž stažením dojde k rotaci misek podél zámkové linie, k uzavření slouží addukty. Střevo končí slepě. Lofofór je často podepřen krurou nebo spirálním brachiem. Skupina se objevuje ve spodním kambriu. Po hlavním rozvoji v siluru a devonu její význam poklesá. Naprostá většina dnes žijících druhů patří do dvou řádů tohoto podkmene, zbývající řády jsou vymřelé. Povrch

misek je různě skupltován, s radiálními žebry, lamellami apod. Jednotlivé řády se liší morfologií misek, uspořádáním brachiálního aparátu i stratigrafickým rozšířením.

Třída Chileata

(spodní kambrium – perm)

Misky bez zubů, se stvolovým otvorem v břišní misce, někdy vpředu uzavřeným. Misky mají někdy jamkovitý ornament.

Rod: *Eodictyonella*.

Třída Obolellata

(spodní – střední kambrium)

Misky kruhovitě, s primitivním zámkovým aparátem a úzce trojúhelníkovitým nebo okrouhlým stvolovým otvorem v břišní misce. Povrch misek je hladký. Skupina prodělala rychlý rozvoj ve spodním kambriu, na počátku středního kambria zcela vymírá.

Rod: *Trematobolus*.

Třída Kutorginida

(spodní – střední kambrium)

Misky silně klenuté, břišní miska někdy asymetricky kuželovitá, bez zubů, jamek a zámkového výběžku, delthyrium a notothyrium je vyvinuto. Misky jsou na povrchu hladké, nebo s přírůstkovými liniemi, méně často bývají i radiální žebra.

Rod: *Nisusia*.

Třída Strophomenata

(spodní kambrium – trias)

Misky klenuté nebo ploché, hřbetní miska bývá konkávní. U misek bývají dobře vyvinuté zuby a jamky, mohou však být i druhotně redukovány a podél zámkové linie jsou nahrazeny řadou malých druhotných zoubků. Mají dobře vyvinutá zámková políčka. Stěna schránky pseudopunktátní. Podpory lofoforu chybí nebo jsou nevýrazné, zámkový výběžek složen ze dvou laloků. Stvolový otvor bývá zcela zakryt deltidiální destičkou. Skupina dosáhla největšího rozkvětu v siluru, devonu a karbonu, nejstarší zástupci jsou známi již ze spodního kambria.

Řád Strophomenida

(ordovik – trias)

Schránka většinou konkávo–konvexní, hladká nebo s jemnými žebírky, drobná až velké velikosti. Jedinci většinou volně leželi na měkkém, bahnitém nebo písčitém dně.

Rody: *Aegiromena*, *Amphistrophia*, *Antigonambonites*, *Benignites*, *Leptaena*, *Leptostrophia*, *Rafinesquina*, *Shaleriella*, *Strophodonta*.

Řád Productida

(spodní devon – perm)

Misky plano–konvexní, velké, někdy kuželovité a až bizarní. Povrch břišní misky bývá hustě pokryt dlouhými dutými trny nebo trny vybíhají se zadního okraje břišní misky.

Rody: *Productus*, *Productella*, *Strophochonetes*, *Protochonetes*, *Dictyoclostus*.

Řád Orthotrida

(ordovik – perm)

Schránka většinou bikonvexní, s jemnými radiálními žebírky, střední velikosti. Zámková políčka přítomna, s pseudodeltidem.

Rody: *Coolinia*, *Xystostrophia*.

Řád Billingsellida

(kambrium – ordovik)

Schránka většinou bikonvexní nebo konkavokonvexní, s vysokým břišním zámkovým políčkem s pseudodeltidem. Povrch s radiálními žebry.

Rody: *Billingsella*, *Antigonambonites*.

Třída Rhynchonellata

(spodní kambrium – recent)

Misky bikonvexní, impunktání nebo punktátní, s kalcifikovanou podporou lofofóru (krura, nebo brachidium).

Řád Protorthida

(kambrium – devon)

Schránky spíše menší velikosti, s vysokou břišní miskou a zámkovým políčkem. V břišní misce je vyvinuta jazykovitá podpora svalové plošiny (spondylium). U hřbetní misky chybí zámkový výběžek. Povrch misek nese radiálními žebra. Skupina se objevuje v kambriu, od ordoviku již nikdy nedosáhla většího rozšíření.

Rod: *Jamesella*, *Skenidioides*.

Řád Orthida

(kambrium – perm)

Schránka obvykle bikonvexní, s krátkými podporami lofofóru, s radiálně žebrovaným povrchem. Mají dobře vyvinutá zámková políčka. Stěna misek je impunktátní nebo punktátní. Řád je význačný pro ordovik, kdy dosahuje maxima rozvoje, od siluru ustupuje.

Rody: *Aulacella*, *Dalmanella*, *Dicoelosia*, *Drabovia*, *Eodalmanella*, *Hirnantia*, *Heterorthis*, *Isorthis*, *Jivinella*, *Lycophoria*, *Nocturnellia*, *Orthambonites*, *Orthis*, *Resserella*, *Rhipidomella*.

Řád Pentamerida

(střední kambrium – devon)

Často silně bikonvexní schránky jsou hladké nebo radiálně žebrované, většinou s palintropem. Uvnitř schránky jsou vyvýšené plošiny k upevnění svalů. Lofofór je podepřen násadci (tzv. kruralium).

Rody: *Conchidium*, *Clorinda*, *Ivdelinia*, *Porambonites*, *Sieberella*.

Řád Rhynchonellida

(ordovik – recent)

Většinou drobní až středně velcí, ovální až kruhovití ramenonožci se silně žebrovanými miskami a nápadně vytaženým vrcholem břišní misky. Přítomen je palintrop. Miska hřbetní bývá klenutější než miska břišní. Lofofór je spirálovitý, podepřený jen krátkými násadci. Okraj misek bývá často silně zubatý (cik–cak zazubený), někdy s vnitřními trny, které při rozevření misek vytvářely síto. Řád prodělal velký rozvoj v siluru a devonu, po úpadku na konci paleozoika došlo k jeho novému rozvoji v juře a křídě. Poměrně bohatě je řád zastoupen i současnosti. Většinou žili v mělkých a neklidných vodách na útesech nebo příbřežních mělčinách v dosahu vln.

Rody: *Ancilorhynchia*, *Rostricellula*, *Rhynchonella*, *Rhynchotrete*, *Sicorhynchia*, *Sphaerirhynchia*, *Stenorhynchia*, *Uncinulus*.

Řád Atrypida

(střední ordovik – devon)

Schránka bikonvexní, impunktátní, hladká nebo s radiálními žebry, běžné jsou dlouhé koncentrické lamely, někdy vybíhající do trnů a límce zvětšující plochu, kterou se jedinec opíral o měkké dno. Lofofór je spirální, orientovaný (většinou) dorzoventrálním směrem, s pevným brachidiem. Skupina je význačná pro silur a devon, charakteristická je pro útesové prostředí v siluru a devonu.

Rody: *Atrypa*, *Atrypodea*, *Carinata*, *Dayia*, *Lissatrypa*, *Protozeuga*, *Rhynchospirina*, *Spinatrypa*.

Řád Spiriferida

(svrchní ordovik – perm)

Schránka bikonvexní, obvykle silně protažená do stran, s dobře vyvinutými zámkovými políčky. Povrch je pokrytý silnými žebry. Taxonomický význam má mikroornament, většinou z krátkých trnů a hrbolků. Zámková linie tvoří největší šířku misek. V ose misek leží sedlo a záhyb. Stěna misek není punktátní. Lofofór je spirální, vybíhá do stran a je podepřen spirálovitým brachidiem. Skupina prodělala největší rozvoj v devonu a karbonu.

Rody: *Acrospirifer*, *Cyrtia*, *Cyrtospirifer*, *Eospirifer*, *Delthyris*, *Howeella*, *Mucrospirifer*.

Řád Spiriferinida

(spodní devon – spodní jura)

Schránky jsou podobné předchozímu řádu, liší se však punktátní stěnou.

Rod: *Cyrtina*, *Syringothyris*, *Spiriferina*.

Řád Athyridida

(svrchní ordovik – jura)

Schránka je hladká nebo s koncentrickými lamellami, impunktátní, většinou bikonvexní s palintropem. Lofofór je spirální, vybíhající do stran, podepřený spirálním brachidiem spojeným v ose těla spojkou (tzv. jugum). Řád nikdy nedosáhl většího zastoupení. Jeho největší rozvoj spadá do svrchního devonu a spodního karbonu.

Rody: *Athyris*, *Composita*, *Meristella*, *Nucleospira*.

Řád Thecideida – thecidie

(svrchní trias – recent)

Drobní ramenonožci s miskou cementovanou k podkladu, bez stvolu, se zámkovým polem v břišní misce a složitě utvářenými vnitřními strukturami. Hřbetní miska plochá, podobná víčku.

Rody: *Lacazella*, *Thecidea*.