

BRAQUIOPODOS Y BIVALVOS: ¿COMPETENCIA O INDIFERENCIA?**BRACHIOPODS AND BIVALVES: COMPETITION OR INDIFFERENCE?**

Christian C. Emig *, Claude Babin**, Jean-Henri Delance*** y Patrick R. Racheboeuf**

Palabras Clave: Mollusca, Bivalvia, Brachiopoda, Evolución, Fanerozoico.

Key words: Mollusca, Bivalvia, Brachiopoda, Evolution, Phanerozoic.

RESUMEN

El debate sobre una competencia entre braquiópodos y bivalvos, como una explicación del reemplazo desde el principio del Mesozoico de los primeros por los segundos, puede realizarse en base a dos aproximaciones: análisis de la distribución temporal de los géneros en los dos grupos; evaluación de las posibles competencias (espacio, alimentación, fecundidad, depredación diferencial...) y papel de sus potencialidades evolutivas. La aproximación no favorece la hipótesis de verdaderas competencias, ocupando cada grupo nichos diferentes, correspondiendo sobre todo a los braquiópodos modos de vida epibionte, mientras que los bivalvos ocupan hábitats endobiontes. La trayectoria diferente seguida por braquiópodos y bivalvos, a partir de la crisis de finales del Pérmico, puede explicarse como consecuencia de las potencialidades y los procesos evolutivos diferentes en los dos grupos, sometidos al impacto de las crisis climáticas del Fanerozoico. Así, no hay relaciones directas entre braquiópodos y bivalvos porque cada grupo se desarrolló en una indiferencia recíproca.

ABSTRACT

A direct competition as explanation of the replacement of the brachiopods by the bivalves from the Mesozoic, can be analysed by two approaches : comparative distribution of the genera of each group; evaluation of possible competitions (in space, feeding, development, predation...) and of their evolutionary patterns. As brachiopods and bivalves have different niches, the former being epifaunal suspensionfeeders and the latter mainly infaunal detritivores, there is no direct competition. After the drastic crisis at the end of the Permian, each group has followed a different trend that can be interpreted as the consequence of their respective evolutionary processes, enhanced by the various Phanerozoic climatic events. Thus, there is no direct relationships between brachiopods and bivalves in relation to their mutual indifference.

* Universidad Complutense de Madrid; Departamento de Biología Animal I (Zoología); Facultad de Biología; E - 28040 Madrid.

** Université Claude Bernard - Lyon I; Centre des Sciences de la Terre; CNRS URA 11; 43, Bd. du 11 Novembre; F - 69622 Villeurbanne Cédex.

*** Université de Bourgogne; Centre des Sciences de la Terre; CNRS URA 157; 6, Bd. Gabriel; F - 21100 Dijon.

INTRODUCCION

Observando el registro fósil se comprueba que los braquiópodos y los bivalvos han jugado sucesivamente un papel primordial en la composición de las comunidades bentónicas. Los braquiópodos, los cuales están constituidos por dos subclases, inarticulados y articulados, y cuyo origen es monofilético (ROWELL, 1982), iniciaron una rápida diversificación a partir del Cámbrico, estando muy extendidos en los mares paleozoicos (hace unos 300 m.a.) en los que predominaron hasta la crisis que tuvo lugar al final del Pérmico. Su distribución desde entonces y hasta nuestros días es relativamente escasa. Los inarticulados conocieron su apogeo en el Ordovícico con un fuerte declive en el tránsito Silúrico-Devónico. A partir del Triásico y hasta la actualidad sólo han perdurado, si bien con una escasa diversidad, algunos lingúlidos y acrotréuidos. Los articulados, cuyo apogeo se sitúa en el Devónico, poseen una historia evolutiva con períodos sucesivos de reducción y expansión, siendo la reducción más drástica la que tuvo lugar en el tránsito Pérmico/Triásico, la cual afectó a todos los órdenes (Fig. 1).

Los bivalvos, conocidos ya desde el Cámbrico, se encuentran representados por cinco subclases (Palactaxodonta, Isofilibranchia, Ptriomorphia, Anomalodesmata y Heteroconchia) a partir del Ordovícico medio superior, período en el que comenzaron una diversificación rápida (Fig. 1). Las cuatro primeras subclases llegaron, durante el Silúrico y el Devónico, a alcanzar un grado de diversidad semejante al que ahora poseen y ocuparon todos los modos de vida endobiontes y epibiontes que corresponden a los ocupados en la actualidad por los bivalvos no sifonados (STANLEY, 1968, 1970, 1977; BAMBACH, 1977). Los bivalvos, menos diversificados que los braquiópodos, se vieron menos afectados por las extinciones que tuvieron lugar al final del Pérmico. A partir del Triásico experimentan una fuerte expansión, constituyendo en la actualidad el elemento dominante en numerosas biocenosis bentónicas. Al final del Triásico, las cuatro primeras subclases mostraron una riqueza genérica casi idéntica a la actual. La expansión que presentaron los rudistas durante el Cretácico no es más que un "pico pasajero" en la curva de diversidad (Fig. 1b). Por el contrario, la subclase Heteroconchia, desarrolló en el mismo

período una amplia diversificación iniciada en el Paleozoico superior, y que prosigue actualmente. Estos bivalvos excavadores y con un sifón podrían ser los responsables de la competencia victoriosa de los bivalvos sobre los braquiópodos.

La hipótesis de una competencia entre braquiópodos y bivalvos, como una explicación del recem-plazo desde el principio del Mesozoico de los primeros por los segundos, continúa debatiéndose y ha sido reexaminada por GOULD y CALLOWAY (1980). Este trabajo fue considerado como una gran aportación paleontológica (MEYER, 1981) y sus conclusiones aceptadas a menudo sin discusión (BOTTJER, 1985).

El debate sobre este tema puede realizarse en base a dos aproximaciones esenciales: por una parte, analizando la distribución temporal de los géneros en los dos grupos, y por otra, evaluando las posibles competencias (espacio, alimentación, fecundidad, depredación diferencial...) y papel de sus potencialidades evolutivas.

RESULTADOS

Aproximación cuantitativa a la diversidad en braquiópodos y bivalvos

La aproximación cuantitativa a la diversidad genérica requiere algunos comentarios ya que todo intento de análisis en este campo se encuentra limitado por el carácter global de la información utilizada.

La recopilación del número de géneros, citados en el *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Brachiopoda, 1965; Mollusca Bivalvia, 1969 y 1971) pese a ser la más fácil de consultar, no deja de ser sesgada y ya desfasada y la distribución estratigráfica de los géneros está a menudo insuficientemente documentada. Sin embargo ésta es la fuente de datos utilizada por GOULD y CALLOWAY (1980). Los trabajos más recientes han modificado estos datos tanto para los braquiópodos como para los bivalvos, cuya extrema diversidad actual es, al menos en parte, reflejo de la atención particular que les han dedicado los malacólogos durante los últimos decenios. El carácter incompleto del registro fósil, en particular en las crisis, ha llevado a suponer que, por ejemplo, sólo han sido reconocidos 50% de los géneros de bivalvos existentes en el Triásico inferior (FLESSA y JABLONSKI, 1983;

NAKAZAWA y RUNNEGAR, 1973). Las velocidades relativas de diversificación (Fig. 1) quedan reflejadas más claramente si las curvas se elaboran a partir de las duraciones absolutas tal y como hicieron WILLIAMS y HURST (1977) y DONOVAN y GALE (1990) en vez de hacerlo en base sólo a los sistemas como propusieron GOULD y CALLOWAY (1980). El hecho que el ambiente y la composición de los conjuntos bentónicos varíe según las latitudes plantea una dificultad añadida.

La aproximación cuantitativa tiene como carácter principal basarse en conjuntos de datos parciales y sesgados, pese a ello mantiene su interés a condición de no utilizar tratamientos matemáticos sofisticados. Conscientes de esta debilidad en el análisis se han establecido las curvas de frecuencia de los géneros de braquiópodos y bivalvos (Fig. 1a). Aunque utilizando las mismas fuentes que GOULD y CALLOWAY (1980), nuestros gráficos presentan alguna diferencia. En ellos hemos separado para los bivalvos las formas endobiontes de las epibiontes. Gracias a ello se puede detectar un máximo en el Cretácico, correspondiente al acmé de los rudistas, y también la importancia progresiva de los veneroideos dentro de las formas endobiontes.

En el análisis de la Figura 1 aparece una relación positiva de la diversidad genérica entre braquiópodos y bivalvos en el Paleozoico (excepto Carbonífero), en el Triásico y a partir del Eoceno. Los dos grupos se ven afectados por las grandes crisis, principalmente la del final del Pérmico y la del tránsito Cretácico-Terciario. La primera marca sin duda alguna el final de la hegemonía de los braquiópodos en las comunidades bentónicas, mientras que no representa más que un accidente, como la segunda, en la diversificación de los bivalvos.

Modos de vida de braquiópodos y bivalvos

Las capacidades comparadas de los sistemas filtradores muestran que las velocidades de las corrientes inducidas por las branquias de los bivalvos pueden ser de tres a seis veces superiores a las de las corrientes provocadas por los lofóforos de los braquiópodos (LABARBERA, 1981), sin embargo las tasas de metabolismo son más bajas en los braquiópodos. El modo de alimentación de los braquiópodos no constituye un carácter de inferioridad

(THAYER, 1986; HAMMEN, 1983; HAMMEN y LUM, 1966), ya que estos organismos son capaces de vivir en ambientes pobres en nutrientes y oxígeno. Además, numerosos ejemplos en la actualidad muestran una coexistencia entre lofoforados y bivalvos epibiontes. El éxito de los bivalvos resulta sobre todo de la extrema diversificación de las especies endobiontes que no explotan el mismo nivel alimentario que los braquiópodos suspensívoros epibiontes (Fig. 1b). Es destacable que los braquiópodos actuales sean capaces, gracias a la variabilidad de su sistema peduncular (RICHARDSON, 1981), de vivir en ambientes y sobre sustratos muy variados. No encontramos en la actualidad ejemplos que prueben la existencia de una competencia por la ocupación de territorios, de hecho los bivalvos epibiontes sirven a veces de soporte a los braquiópodos. El único ejemplo de una posible competencia parece ser la relación entre lingúlidos y bivalvos, ambos endobiontes, debido a la bioturbación producida por estos últimos, pero esta acción queda limitada ya que unos y otros ocupan nichos diferentes (EMIG, 1988). Los efectos de depredación en bivalvos y braquiópodos parecen más importantes en los bivalvos que en los braquiópodos.

En sustratos blandos, que son los más comunes, los braquiópodos articulados son epibiontes y suspensívoros mientras que los bivalvos son, en su mayoría, endobiontes y detritívoros; es decir, los nichos ocupados por unos y otros son diferentes desde el Paleozoico inferior. No se puede argüir por tanto que los bivalvos hayan conquistado los nichos abandonados por los braquiópodos. La gran diversidad paleozoica de los braquiópodos condujo a una gran especialización morfológica y ecológica de las especies, responsable quizás de las extinciones que tuvieron lugar durante la crisis de finales del Pérmico y de su débil tasa de especiación. Por el contrario los bivalvos, en particular los Heteroconchia, menos sensibles en todo que los braquiópodos a los cambios de ambiente y todavía poco evolucionados, explotaron rápidamente sus potencialidades.

Los braquiópodos con conchas biconvexas y globosas (Rhynchonellida y Terebratulida) se mantuvieron y de nuevo se diversificaron primero en el Jurásico, y luego a partir del Terciario, mientras que las formas con concha plano o cóncavo convexas (Strophomenida) o con conchas ala-

das (Spiriferida) desaparecieron a finales del Paleozoico.

La ausencia de larvas planctónicas en los braquiópodos ha sido considerada como una desventaja frente a los bivalvos (VALENTINE y JABLONSKI, 1983) si bien esta idea está siendo cuestionada en la actualidad (BHAUD, 1989).

Convendría terminar con la leyenda de que los braquiópodos actuales se refugian en las profundidades o en hábitats crípticos dentro de la zona litoral. Bien al contrario, de las 340 especies actualmente reconocidas (EMIG, 1988) el 91% se reparte entre los 0 y 800 m (34% entre 0 y 50 m; 40% entre 50 y 400 m), estando sólo el 8% de las especies situadas siempre a más de 1000 m de profundidad. Los braquiópodos por tanto, parecen desarrollarse en las zonas litoral y batial en las cuales se dan las condiciones hidrodinámicas indispensables para la supervivencia de estos suspensívoros.

CONCLUSIONES

En la evolución de las faunas bentónicas marinas, el aparente reemplazamiento de los braquiópodos, dominantes durante el Paleozoico, por los bivalvos predominantes después del Mesozoico, llevó a suponer la existencia de fenómenos de competencia entre estos dos grandes conjuntos de organismos filtradores. Sin embargo, las investigaciones efectuadas en los ambientes actuales no demuestran verdaderas competencias, ni territoriales, ni nutritivas, ocupando cada grupo nichos diferentes, correspondiendo sobre todo a los braquiópodos modos de vida epibionte, mientras que los bivalvos ocupan hábitats endobiontes.

La aproximación cuantitativa al problema tampoco favorece la hipótesis de competencia. Se demuestra esencialmente que los braquiópodos tras la crisis de finales del Pérmico no han vuelto a tener otra fase importante de diversificación. Los bivalvos, a pesar de esta crisis, han recobrado su irresistible ascenso, en particular por el gran éxito de las formas endobiontes. Esto corrobora parcialmente las conclusiones sugeridas por GOULD y CALLOWAY (1980).

De hecho, las relaciones braquiópodos-bivalvos se encuentran íntimamente relacionadas con las modalidades y mecanismos evolutivos, la significación e importancia de la selección natural, extin-

ciones y especiaciones. Así, la trayectoria diferente seguida por braquiópodos y bivalvos, a partir de la crisis de finales del Pérmico, puede explicarse como consecuencia de las potencialidades y los procesos evolutivos diferentes en los dos grupos, sometidos al impacto de las crisis climáticas del Fanerozoico, durante el cual se produjeron en ciertos períodos, variaciones similares en los dos grupos (al menos a nivel genérico). Los braquiópodos agotaron gran parte de sus potencialidades durante el Paleozoico desarrollando formas muy especializadas, las cuales no pudieron superar fácilmente el acontecimiento del Pérmico; por el contrario, en los bivalvos aparecen nuevas radiaciones después de esta crisis. No hay relaciones directas entre braquiópodos y bivalvos porque cada grupo se desarrolló en una indiferencia recíproca.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Prof. Fernando Alvarez por sus comentarios y la revisión del idioma de este manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

- BAMBACH, R. K. 1977. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Paleobiology*, 3: 152-167.
- BHAUD, M. 1989. Rôle de la dissémination larvaire en paléobiogéographie réévalué à la lumière des données concernant l'époque actuelle. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (8), 5 (3): 551-559.
- BOTTJER, D. V. 1989. Bivalve paleoecology. In: *Mollusks - Notes for a short course*, T. W. Broadhead (ed.). *Stud. Geol., Univ. Tennessee, Dept. geol. Sci.*, 13: 122-137.
- DONOVAN, S. K. y GALE, A. S. 1990. Predatory asteroids and the decline of the articulate brachiopods. *Lethaia*, 23 (1): 77-86.
- EMIG, C. C. 1988. Les Brachiopodes actuels sont-ils des indicateurs (paléo) bathymétriques? *Géol. Médit.*, 15 (1): 65-71.
- FLESSA, K. W. y JABLONSKI, D. 1983. Extinction is here to stay. *Paleobiology*, 9(4): 315-321.
- GOULD, S. J. y CALLOWAY, C. B. 1980. Clams and brachiopods - ships that pass in the night. *Paleobiology*, 6 (4): 383-396.
- HAMMEN, C. S. 1983. Direct calorimetry of marine invertebrates entering anoxic states. *J. exp. Biol.*, 228: 397-403.
- HAMMEN, C. S. y LUM, S. C. 1966. Fumarate reductase and succinate dehydrogenase activities in bivalve mollusks and brachiopods. *Comp. Biochem. Physiol.*, 19: 775-781.
- LABARBERA, M. 1981. Water flow in and around three species of articulate brachiopods. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 55: 185-206.
- MEYER, D. L. 1981. Invertebrate paleontology. *Geotimes*: 39-40.

- MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*, 1965: Brachiopoda, part H1-2 ; 1969: Mollusca Bivalvia, part N1-2 ; 1971: Mollusca Bivalvia, part N3. *Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence*.
- NAKAZAWA, K. y RUNNEGAR, B. 1973. The Permian-Triassic boundary : a crisis for bivalves? In: *The Permian and Triassic systems and their mutual boundary*, pp. 608-621.
- RICHARDSON, J. 1981. Recent brachiopods from New Zealand - background to the study crises of 1977-1979. *N. Z. J. Zool.*, 8 : 133-143.
- ROWELL, A. J. 1982. The monophyletic origin of the Brachiopoda. *Lethaia*, 15: 299-307.
- STANLEY, S. M. 1968. Post-paleozoic adaptative radiation in infaunal Bivalve Molluscs - a consequence of mantle fusion and siphon formation. *J. Paleont.*, 42 (1): 214-229.
- STANLEY, S. M. 1970. Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). *Mem. geol. Soc. Amer.*, 125: 1-296.
- STANLEY, S. M. 1977. Trends, rates, and patterns of evolution in the Bivalvia. In: *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record*, A. Hallam (ed.). *Develop. Palaeont. Stratigr.*, 7 : 209-250.
- THAYER, C. W. 1986.- Are brachiopods better than bivalves ? *Paleobiology*, 12 (2): 161-174.
- VALENTINE, J. W. y JABLOSKI, D. 1983. Larval adaptations and patterns of brachiopod diversity in space and time. *Evolution*, 37: 1052-1064.
- WILLIAMS, A. y HURST, J. M. 1977. Brachiopod Evolution. In: *Patterns of Evolution as illustrated by the fossil record*, A. Hallam (ed.). *Develop. Palaeont. Stratigr.*, 5: 79-121.



Fig. 1. Variaciones del número de los géneros de braquiópodos (BRA) y de bivalvos (BIV) durante el Fanerozoico a partir de los datos del *Treatise* partes H y N.

a. Curvas del número total de géneros en las principales divisiones geológicas;

b. Curvas acumuladas en valores absolutos. Biv.epi. = bivalvos epibiontes; Biv.endo= bivalvos endobiontes; Inart. = braquiópodos inarticulados.