

BRACHIOPODES ET MOLLUSQUES BIVALVES : CONCURRENCE OU INDIFFÉRENCE ?

CLAUDE BABIN

Université Claude Bernard Lyon 1, Centre des Sciences de la Terre et URA 11 du CNRS, 43 bd du 11 Novembre, F-69622 Villeurbanne Cedex.

JEAN-HENRI DELANCE

Université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre et URA 157 du CNRS, 6 bd Gabriel, F-21100 Dijon.

CHRISTIAN EMIG

Station marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, F-13007, Marseille.

PATRICK R. RACHEBOEUF

Université Claude Bernard Lyon 1, Centre des Sciences de la Terre et URA 11 du CNRS, 43 bd du 11 Novembre, F-69622 Villeurbanne Cedex.

RÉSUMÉ

Dans le débat entre les tenants d'une concurrence directe entre les Brachiopodes et les Mollusques Bivalves, et ceux pour lesquels la substitution des Bivalves aux Brachiopodes dans les communautés benthiques à partir du Mésozoïque n'est que la conséquence de potentialités évolutives différentes, nous proposons une analyse critique et objective des données disponibles et de leur interprétation. L'étude quantitative des informations (celles du Treatise) associées à l'analyse des données écologiques nous conduisent à opter en faveur d'une indifférence globale des deux groupes dans leurs processus évolutifs respectifs ; ces processus ont été accélérés et/ou gravement perturbés lors des grandes crises climatiques survenues au cours du Phanérozoïque.

BRACHIOPODS AND BIVALVE MOLLUSCS : COMPETITION OR INDIFFERENCE?

ABSTRACT

Between the adherents to a direct competition between brachiopods and bivalve molluscs and those for which the replacement of brachiopods by bivalves from the Mesozoic is only due to different evolutionary patterns, we propose herein a critical and objective analysis of the available data and of their interpretation. The quantitative study of the data gained from the Treatise, together with ecological informations, lead us to decide upon a real indifference of the two groups in their respective evolutionary processes ; these processes have been accelerated and/or deeply affected during the Phanerozoic climatic events.

MOTS-CLÉS : BRACHIOPODES, MOLLUSQUES, BIVALVES, ÉVOLUTION.

KEY-WORDS : BRACHIOPODS, MOLLUSCS, BIVALVES, EVOLUTION

INTRODUCTION

Les deux grands ensembles d'organismes que sont les Brachiopodes et les Mollusques Bivalves ont assuré successivement, d'après les archives paléontologiques, un rôle prédominant dans la composition des communautés benthiques. Il est indéniable, en effet, que les Brachiopodes ont été abondants, variés et largement

répandus dans les mers paléozoïques à partir de l'Ordovicien moyen (Llanvirn - Llandeilo). Leur contribution a été restreinte au Mésozoïque et elle est aujourd'hui fort discrète. Les Mollusques Bivalves, au contraire, ont sans cesse, depuis le Paléozoïque, poursuivi une expansion diversificatrice et constituent actuellement l'élément dominant de nombreuses biocénoses benthiques. Ainsi, la comparaison brute des nombres de

genres dans les deux groupes, au long du Phanérozoïque, paraît accréditer l'idée du remplacement, à partir du Mésozoïque, des Brachiopodes par les Bivalves ; par là elle sous-tend l'hypothèse d'une concurrence (nous préférons ce terme à celui de compétition) entre les deux groupes comme une explication possible du phénomène. Cet apparent relais est l'objet, depuis quelques années, de réflexions variées ; son réexamen, en 1980, par Gould & Calloway fut même alors considéré comme l'un des points forts des apports paléontologiques dans le bilan annuel de la paléontologie des Invertébrés (Meyer 1981), et les conclusions de cette contribution souvent acceptées sans autre discussion (Bottjer 1985). Pour Boucot (1990, p. 564) néanmoins, il serait plus significatif de comparer l'abondance relative des individus plutôt que celle des genres. En définitive, les débats qui ont lieu sur ce sujet peuvent être ramenés à deux approches essentielles : d'une part, considération et analyse de données statistiques sur l'évolution relative des deux groupes, d'autre part évaluation d'éventuelles concurrences (espace, nutrition, fécondité) et rôle d'une prédation différentielle. Nous envisagerons successivement ces deux aspects après avoir rappelé succinctement les grandes lignes de l'évolution des deux phylums.

BRÈVE HISTOIRE DES BRACHIOPODES ET DES BIVALVES

Bambach (1985) a récemment fourni un excellent aperçu historique de la diversification écologique des faunes marines au cours du Phanérozoïque. Nous lui empruntons, en les complétant pour notre propos, divers éléments de ce bref panorama.

Les **Brachiopodes** comportent deux classes si distinctes, **Inarticulata** et **Articulata**, que des discussions ont eu lieu sur leur mono- ou polyphylétisme (Wright 1979 ; Rowell 1982). Le représentant le plus anciennement connu du phylum, *Aldanotreta* du Tommotien inférieur de Sibérie, ne peut d'ailleurs pas être attribué avec certitude à l'une ou l'autre classe. Quoi qu'il en soit de leur origine, les Brachiopodes connaissent une rapide diversification à partir du Cambrien. Dès le Cambrien inférieur, les **Inarticulata** sont représentés par cinq ordres ; trois s'éteignent à l'Ordovicien moyen alors que les deux autres, **Lingulida** (avec des formes endobenthiques) et **Acrotretida** (avec des formes épibenthiques principalement cimentées), après un modeste accroissement de la diversité générique à l'Ordovicien, suivi d'un déclin au Siluro-Dévonien, se maintiendront à des niveaux faibles mais presque constants de diversité, jusqu'à l'Actuel, c'est-à-dire pendant quelque 400 M.a.

Les **Articulata** sont représentés au Cambrien par des formes pédonculées (généralement dépourvues de support calcifié du lophophore, à l'exception des

brachiophores), les **Orthida** et les **Pentamerida**. Ces deux ordres présentent une diversité générique maximale à l'Ordovicien. C'est à cette époque que les **Strophomenida** nouvellement apparus (sous-ordre **Strophomenidina**) commencent à se diversifier et que se rencontrent les premiers représentants des **Dalmanellidés** et des **Rhynchonellida** (formes en général pédonculées et munies de supports brachiaux). Pendant le Silurien et le Dévonien, le déclin lent des **Orthida** et celui plus brutal des **Pentamerida** et de certains **Spiriferida** (sous-ordre **Atrypidina**) ont été largement compensés par l'expansion d'autres groupes. Ainsi les **Strophomenida**, malgré la réduction des **Strophomenidina** à partir du Silurien, présentent-ils une grande expansion à partir du Dévonien grâce à l'explosion des **Chonetidina** puis des **Productidina** (organismes non pédonculés, de formes variées et adaptés à toutes sortes de substrats). Parallèlement, les **Rhynchonellida** et les **Terebratulida** se développent, tandis que les **Spiriferida** atteignent leur diversité maximale malgré l'extinction des **Atrypidina** au Dévonien supérieur. Les **Articulata** ont ainsi connu leur apogée au Dévonien. L'évènement fini-permien a affecté de façon plus ou moins sélective et drastique tous ces ordres qui avaient atteint des stades divers de leur histoire évolutive. Les plus touchés furent indéniablement les **Strophomenida** chez lesquels dominaient les formes non pédonculées, libres ou cimentées. Faiblement représentés au début du Mésozoïque (3 genres) les **Strophomenida** disparaissent au cours du Jurassique, comme les **Spiriferida**. Les **Rhynchonellida** présentent une nouvelle phase diversificatrice au Jurassique puis se contractent durablement jusqu'à l'Actuel. Les **Terebratulida** connaissent une expansion maximale au Jurassique puis, après une régression pendant le Crétacé et l'Eocène, se diversifient à partir de l'Oligocène grâce aux **Terebratellidés**. En résumé, l'histoire évolutive des divers ordres constituant les **Articulata** se présente non pas comme un continuum mais plutôt comme une succession de relais. Depuis leur apparition au Cambrien jusqu'à aujourd'hui les **Articulata** ont connu plusieurs périodes de diversification et d'expansion séparées par des phases de contraction de durée variable. Il est clair que cette histoire ne peut s'ajuster au scénario simpliste d'un déclin plus ou moins progressif et inexorable.

Les **Mollusques Bivalves** sont aussi connus dès le Cambrien. Ils sont alors très discrets avec les minuscules **Fordillidés** dont le mode de vie, endo- ou épibenthique, demeure controversé. Ce n'est qu'à l'Ordovicien moyen et supérieur que sont représentées les 5 sous-classes : **Palaeotaxodonta**, **Isofilibranchia**, **Pteriomorphia**, **Anomalodesmata** et **Heteroconchia**. Cette période correspond donc à une diversification rapide et importante du groupe. De fait, les quatre premières de ces sous-classes ont atteint, au Siluro-Dévonien, un degré de diversité proche de ce qu'il est actuellement. Au Paléozoïque moyen, ces Bivalves ont occupé la palette

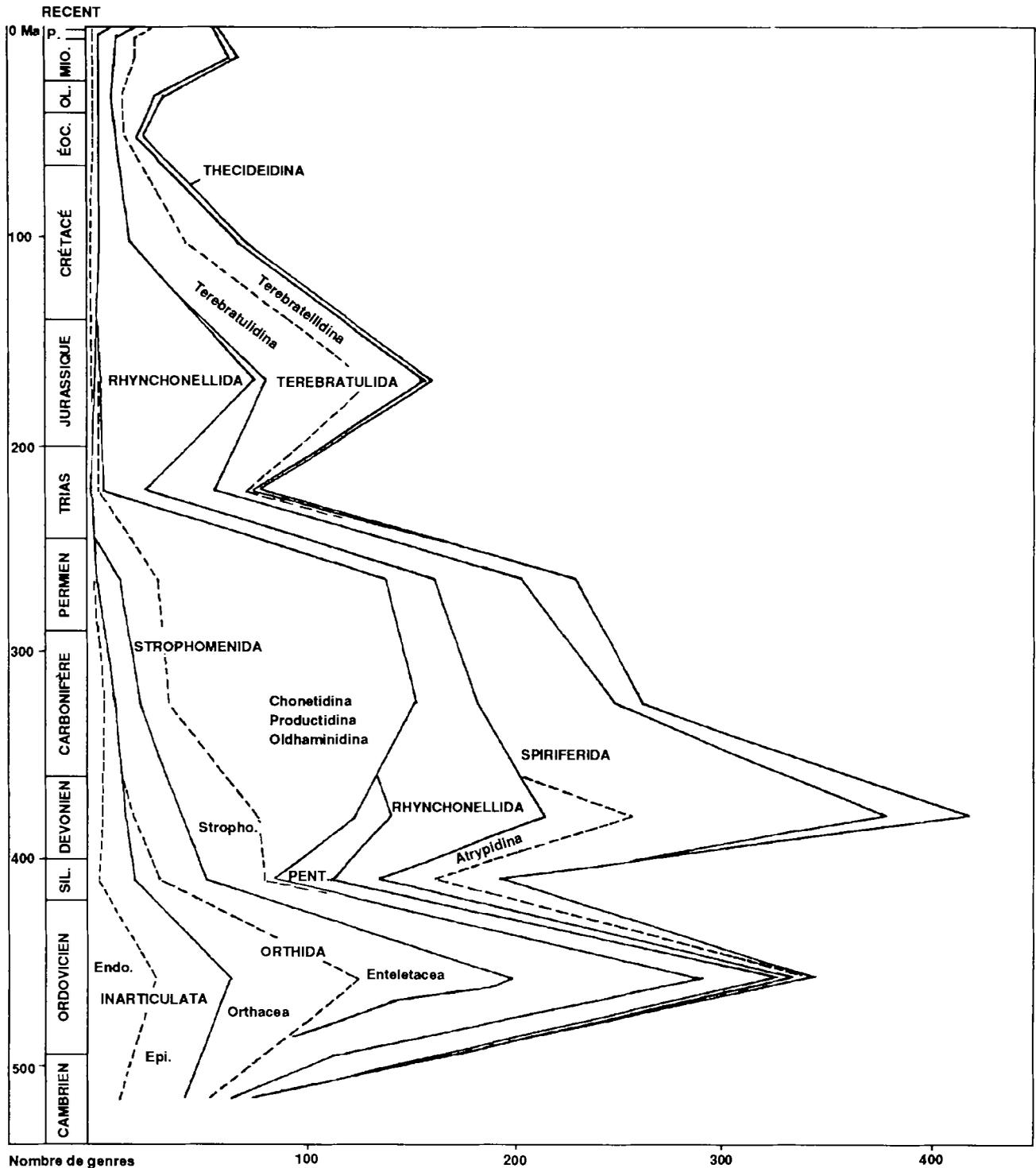


Figure 1 - Variations du nombre des genres de Brachiopodes au cours du Phanérozoïque : courbes cumulatives en valeurs absolues ; Endo : endobenthiques ; Epi. : épibenthiques ; PENT. : Pentamerida ; Stropho. : Strophomenidina. B : Données extraites du Treatise (part H).
Variations of the number of brachiopod genera during the Phanerozoic : cumulative curves in absolute values. After the Treatise (part H).

entière des modes de vie endobenthique superficiel (beaucoup sont alors endobyssés) et épibenthique qui est actuellement celui des Bivalves non siphonnés

(Stanley 1968, 1970, 1977 ; Bambach 1977). Au Paléozoïque supérieur, les Pteriomorpha et les Isofilibranchia atteignent un important développement relatif

tandis que les Heteroconchia poursuivent leur diversification. La classe demeure néanmoins médiocrement diversifiée et elle n'est guère affectée par l'événement fini-permien. Dès la fin du Trias, les quatre premières sous-classes présentent un volume générique sensiblement identique à l'Actuel, et la "poussée" des Rudistes au Crétacé ne constitue qu'un pic passager dans la courbe de diversité. Les Heteroconchia entreprennent, au même moment, une vaste diversification qui se poursuit actuellement avec le remarquable acmé des Veneroïda en particulier. Les Bivalves ont ainsi démontré une grande capacité à développer diverses stratégies adaptatives dont le schéma classique de Seilacher (1985) fournit une bonne image.

Cet historique succinct montre aussi, si l'on s'en tient à une simple arithmétique comparative, que ce seraient surtout les Heteroconchia qui auraient assuré la concurrence victorieuse des Bivalves sur les Brachiopodes. Or il s'agit de formes chez lesquelles la fusion du manteau et le développement des siphons a permis un fouissage plus efficace leur permettant d'atteindre des espaces jusqu'alors interdits à leurs congénères (Stanley 1968). Leurs capacités accrues de maintenir, par leurs siphons, le contact avec la masse d'eau sus-jacente pour leurs besoins alimentaires et respiratoires, leur assurent un maintien dans les substrats instables, comme les plages sableuses, et leur rendent accessibles des profondeurs plus grandes dans les sédiments. Cette conquête de nouveaux espaces limite fortement les concurrences directes avec les Brachiopodes à l'exception, peut-être, des seuls Lingulida. Nous y reviendrons mais il convient d'examiner d'abord les données des analyses statistiques de la diversité relative Brachiopodes-Bivalves durant le Phanérozoïque.

APPROCHE QUANTITATIVE DE LA DIVERSITÉ DES DEUX GROUPES

Lorsqu'ils ont conclu que les deux groupes, Brachiopodes et Bivalves, se sont développés dans une relative indifférence, comme "deux bateaux qui passent dans la nuit", Gould & Calloway (1980) ont basé leur étude sur des compilations de nombres de genres, documentation disponible dans le "Treatise on Invertebrate Paleontology". Cette méthode appelle quelques remarques. Il est patent, en effet, que l'information fournie par le Treatise, pour être la plus aisément consultable, n'en est pas moins biaisée. Cette documentation est déjà ancienne (Brachiopoda, 1965 ; Mollusca Bivalvia, 1969 et 1971) et elle est le reflet de conceptions taxonomiques variées selon les auteurs des différentes parties des volumes. Les travaux plus récents sur des ensembles auparavant peu étudiés ont pu, depuis, modifier sensiblement ces données ; pour les Chonetidina, par exemple, alors que 33 genres sont signalés dans l'édition de 1965, ce sont environ 150

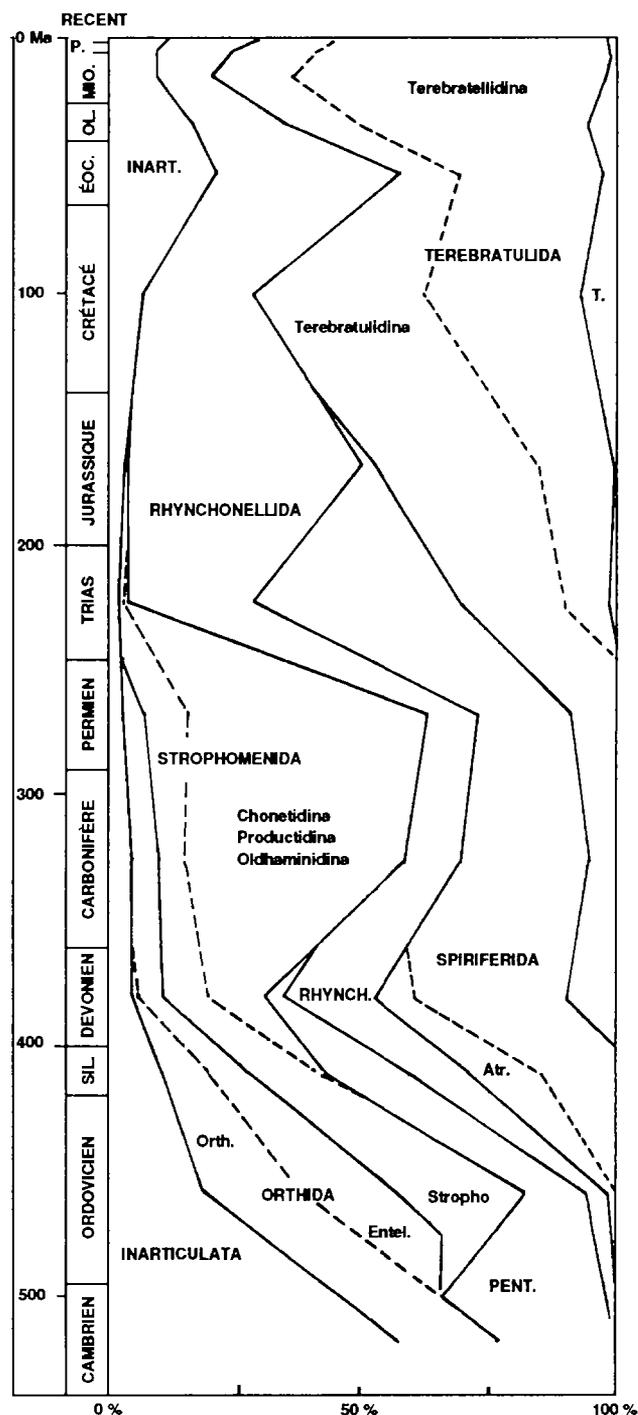


Figure 2 - Abondance relative des divers ordres et sous-ordres de Brachiopodes au cours du Phanérozoïque. Atr. : Atrypidina ; Entel. : Entelataceae ; INART. : Inarticulata ; Orth. : Orthacea ; PENT. : Pentamerida ; RHYNCH. : Rhynchonellida ; Stropho. : Strophomenidina ; T. : Thecideidina. Données extraites du Treatise (part H). *Relative abundance of brachiopod orders and suborders during the Phanérozoïque. After the Treatise (part H).*

taxons de ce rang qui seront admis dans la prochaine édition (Racheboeuf, en cours). De même pour les Bivalves, les Palaeotaxodonta du Paléozoïque inférieur sont certainement beaucoup plus variés que ne l'admettait McAlester en 1969 (in Treatise). A contrario, il est probable que l'extrême diversité accordée aux Bivalves actuels témoigne pour partie de l'attention particulière que leur ont portée les malacologistes depuis un siècle. Au niveau taxonomique toujours, l'enquête faite au niveau des genres néglige la diversité subgénérique dont la signification exacte n'est sans doute pas toujours appréciable. Quelques chiffres illustrent ce point sans qu'il soit nécessaire de le commenter plus avant ; plusieurs genres de Veneroïda (*Spisula*, *Macoma*, *Donax*, *Pitar*, *Dosinia*) admettent une douzaine de sous-genres, *Macra* en contient 22, *Tellina* en comporte 54 ! En un mot les diversités taxonomiques utilisées reflètent peut-être autant le nombre de spécialistes que celui des vrais taxons.

Une autre difficulté pour l'utilisation des données du Treatise concerne la répartition stratigraphique des

genres. Gould & Calloway ont subdivisé dans leurs tableaux chaque système en deux ou trois parties (inférieur, moyen, supérieur) alors que le Treatise ne donne pas toujours une information aussi précise ; par ailleurs les âges incertains n'ont pas été pris en compte. En réalité, il conviendrait probablement de consulter tous les spécialistes pour accéder à une image acceptable des répartitions temporelles. Il est vrai qu'une solution par l'absurde sera bientôt apportée à ce problème avec la disparition, amorcée, des systématiciens...

Rappelons, s'il en est besoin, le caractère incomplet de la documentation paléontologique, en particulier pour les moments de crise, ce qui explique l'occurrence des fameux taxons de Lazare (Jablonski, in Flessa & Jablonski 1983) ; Nakazawa & Runnegar (1973) ont été conduits ainsi à estimer que seulement 50 % des genres de Bivalves existant au Trias inférieur sont reconnus dans les archives disponibles. A propos du temps, enfin, il paraît opportun de tracer les courbes en tenant compte des durées absolues comme l'ont fait Williams & Hurst (1977) ou Donovan & Gale (1990), et non des

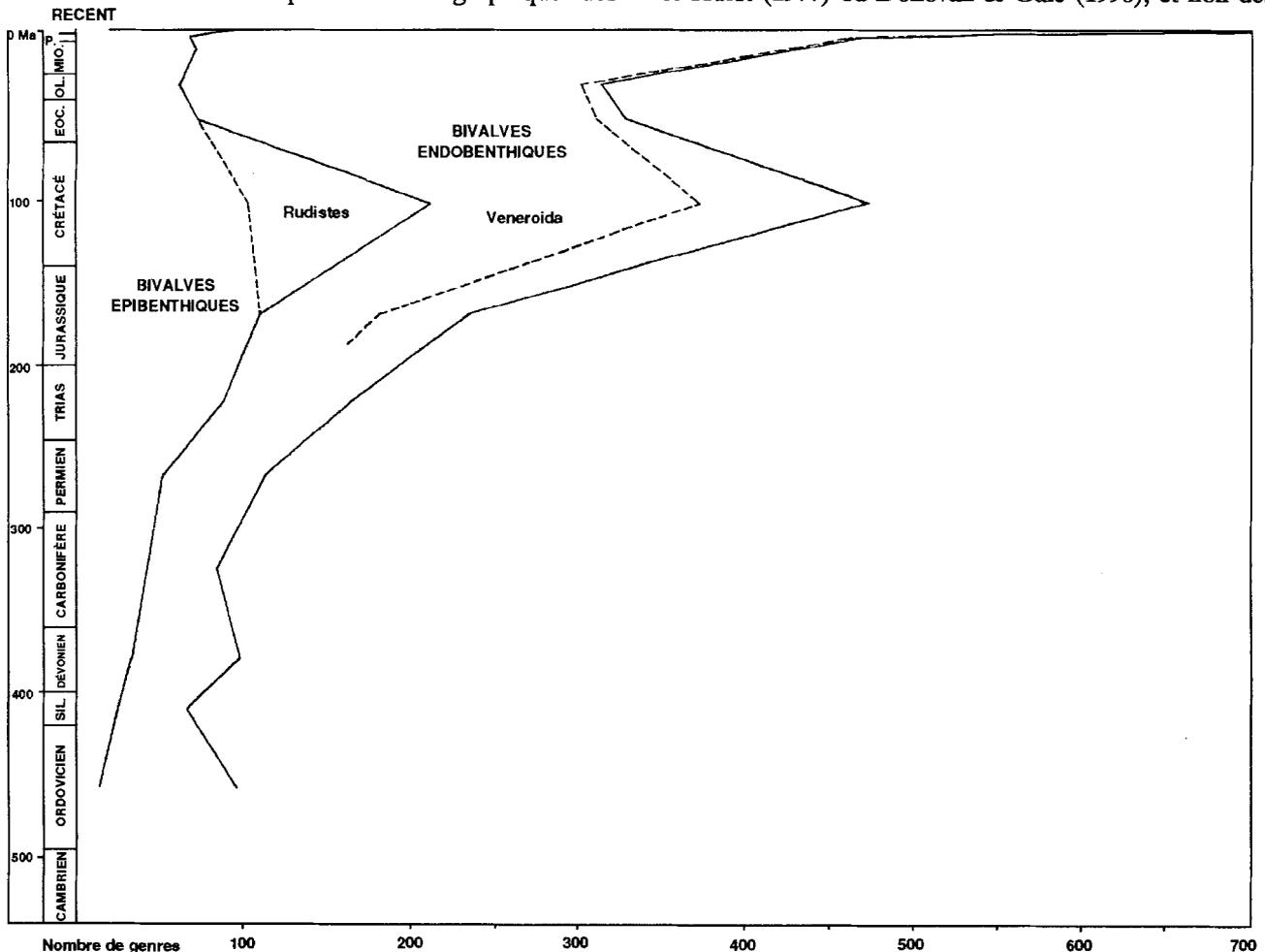


Figure 3 - Variations du nombre de genres de Mollusques Bivalves au cours du Phanérozoïque ; courbes cumulatives établies à partir du Treatise (part N). Variations of the number of bivalve Molluscs genera during the Phanerozoic ; cumulative curves after the Treatise (part N).

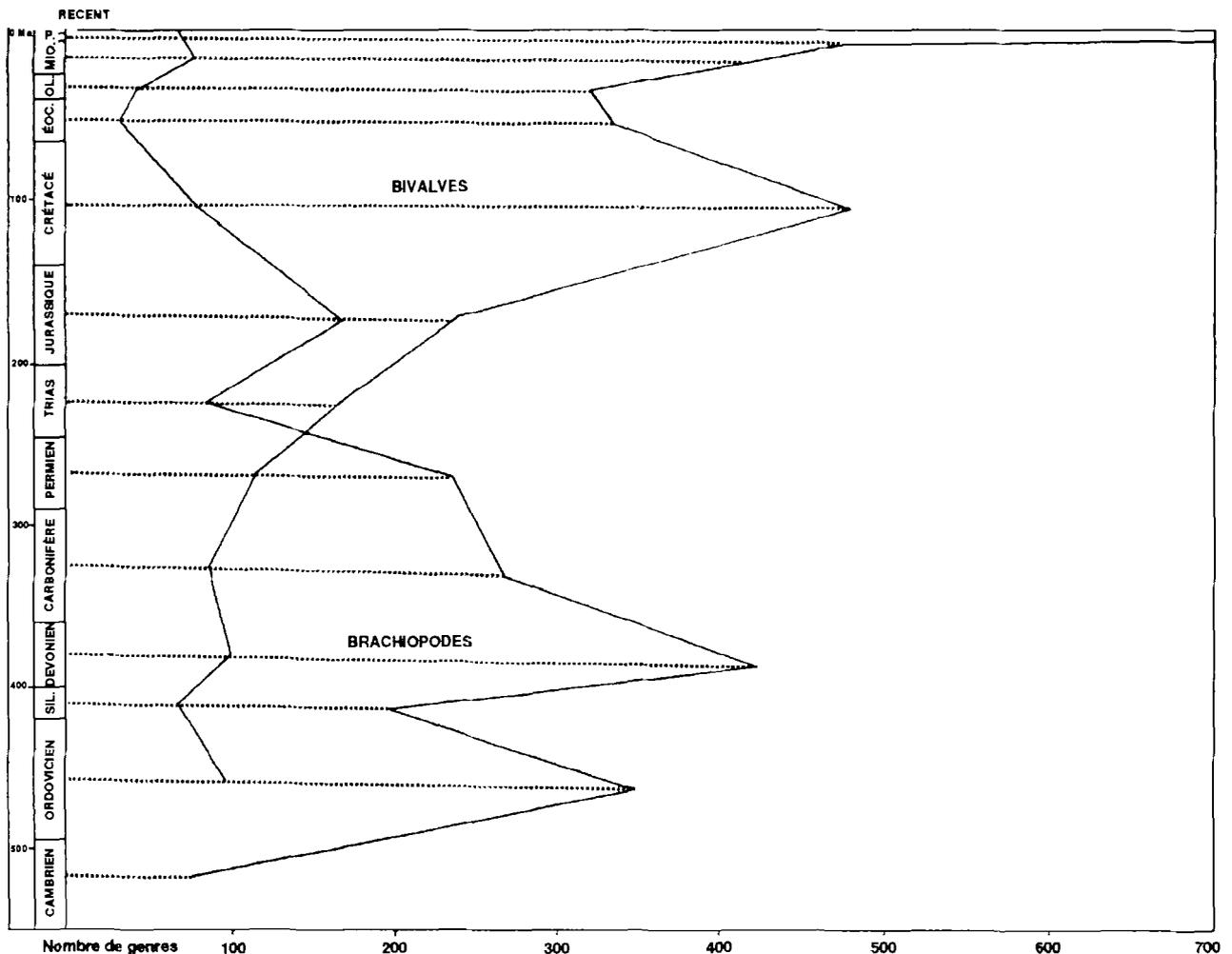


Figure 4 - Comparaison des courbes cumulatives du nombre total des genres de Brachiopodes et de Mollusques Bivalves au cours du Phanérozoïque. *Total number of brachiopod and bivalve molluscs genera during the Phanerozoic : comparison of the cumulative curves.*

seuls systèmes ; cela reflète plus clairement les vitesses relatives des diversifications. C'est la procédure que nous avons retenue.

Dernière difficulté, peut-être la plus importante pour notre propos, le Treatise fait abstraction de données paléogéographiques - donc climatiques - précises. Or il est patent que les environnements, comme la composition des assemblages benthiques, varient selon les latitudes. Ici encore tout essai d'analyse est donc d'emblée limité par le caractère global de l'information.

Il est indéniable que ces analyses quantitatives ont pour caractère essentiel leur grande fragilité. Cela ne leur ôte pas tout intérêt mais souligne qu'il n'est guère utile d'opérer des traitements mathématiques sophistiqués sur des ensembles de données dont le caractère partiel et biaisé est évident.

C'est conscients de toutes ces réserves que nous avons établi les courbes de fréquence des genres de Brachiopodes et de Bivalves au cours du Phanérozoïque (fig. 1, 2, 3, 4). Nous avons utilisé les mêmes sources de données que Gould & Calloway, celles du Treatise, afin de pouvoir établir des comparaisons ; cela explique, par exemple, que la courbe des Bivalves (fig. 3) ne débute qu'à l'Ordovicien. Malgré cette source commune d'informations, nos graphiques offrent quelques différences avec ceux des précédents auteurs, ce qui souligne le caractère un peu subjectif des répartitions temporelles insuffisamment précises dans le Treatise. Néanmoins, l'aspect global des courbes reste évidemment le même. Nous avons tenté d'affiner ces documents en distinguant, chez les Bivalves, les formes endobenthiques (y sont inclus les endobysés superficiels) et épibenthiques. Nous avons aussi montré que le pic du Crétacé pour les épibenthiques résulte de l'acmé

des Rudistes, et avons fait apparaître l'importance croissante des Veneroida parmi les formes endobenthiques. Pour les Brachiopodes nous avons indiqué la répartition des ordres et de quelques sous-ordres et superfamilles. L'information qui en ressort illustre le bref historique du groupe précédemment rappelé. Cela met en évidence, par exemple, l'impact des crises du Paléozoïque ; après avoir constitué le stock ancestral des autres Brachiopodes Articulés, les Orthida poursuivent l'inexorable déclin induit par la crise fini-orдовicienne ; les Pentamerida et les Atrypidina sont définitivement éliminés par la crise néodévonienne. Si les causes de ces crises ont été surtout climatiques, comme on le considère souvent, cela soulignerait l'importance de ce facteur sur l'évolution des Brachiopodes.

En définitive, les répartitions relatives des Brachiopodes et des Bivalves peuvent être interprétées, à la suite de Gould & Calloway (1980), comme peu démonstratives d'une réelle concurrence entre les deux groupes (fig. 4). Le pic des Brachiopodes au Jurassique ne coïncide pas avec un recul des Bivalves et parmi ceux-ci la prédominance croissante des endobenthiques ne suggère guère une concurrence directe. Cependant, comme le souligne Vermeij (1983), des conclusions ne reposant que sur des analyses quantitatives de diversité peuvent être erronées et il est nécessaire de prendre simultanément en considération les modes de vie et les habitats des organismes.

MODES DE VIE ET ADAPTATIONS DES BRACHIOPODES ET DES BIVALVES

C'est par une approche autécologique, notamment, que Steele-Petrovic (1979) ou Thayer (1985, 1986) ont comparé les capacités adaptatives des Brachiopodes et des Bivalves. C'est également par de telles considérations, relatives alors à quatre possibilités différentes d'extension du lophophore, que Ager (1987) propose d'expliquer, chez les Brachiopodes, le maintien des Rhynchonellida et la disparition des Spiriferida. L'argumentation des précédents auteurs a été parfaitement résumée par Vermeij (1983, p. 85-89) pour tout ce qui concerne les capacités comparées des systèmes filtreurs que sont les lophophores et les branchies (LaBarbera 1981 ayant montré, par exemple, que les vitesses des courants induites par les Bivalves peuvent être de trois à six fois supérieures à celles des courants entretenus par les Brachiopodes) et pour les comparaisons des taux du métabolisme, plus bas chez les Brachiopodes ; cela expliquerait leur adaptation aisée aux eaux froides et profondes. Thayer (1986) a montré que le mode de nutrition des Brachiopodes Articulés n'est finalement pas un caractère d'infériorité ; organismes économes, ils sont au contraire aptes à survivre aisément dans des milieux pauvres en nutriments et en oxygène. La concurrence nutritionnelle directe ne paraît donc guère

constituer un facteur déterminant. De nombreux exemples actuels montrent une coexistence de Lophophorates et de Bivalves épibenthiques : forte présence de *Terebratulina retusa* sur des coquilles de *Modiolus*, spécimens immatures de *Terebratella* fixés sur des coquilles adultes de *Chlamys* (Allan 1937), abondance de Phoronidiens à proximité de bancs de Moules. Rappelons, en outre, que la réussite des Bivalves résulte surtout de l'extrême diversification des espèces endobenthiques qui n'exploitent pas le même niveau nutritionnel que les Brachiopodes suspensivores. Parmi les autres caractères morphologiques intéressants, Richardson (1981a) a insisté sur l'importance du pédoncule et suggéré que la disparition des formes non pédonculées à la fin du Permien pourrait avoir entraîné une réduction des capacités de colonisation à l'égard de certains milieux. Il est remarquable cependant que les Brachiopodes actuels sont capables, grâce à la variabilité de leur système pédonculaire, de vivre dans des environnements et sur des substrats très variés. Les Brachiopodes colonisent ainsi, et parfois abondamment, des fonds meubles et vaseux. Soulignons au passage qu'une telle adaptabilité n'est pas une caractéristique d'un phylum en déclin !

Il est intéressant de noter, à propos de la morphologie de la coquille, que ce sont essentiellement les Brachiopodes à coquille plano- ou concavo-convexe (Strophomenida) et ceux à coquille ailée (Spiriferida) qui ont disparu à la fin du Paléozoïque. Au contraire, les formes à coquille biconvexe et globuleuse (Rhynchonellida et Terebratulida) se sont maintenues et diversifiées de nouveau au Jurassique puis à partir du Tertiaire. Ce fait est probablement lié au volume interne de la coquille (capable d'emmagasiner plus d'eau) et à la structure du lophophore.

En ce qui concerne les stratégies d'expansion géographique, l'absence de larves planctoniques chez les Brachiopodes a été considérée (Valentine & Jablonski 1983) comme un handicap face aux Bivalves. Les réserves récemment formulées par Bhaud (1989), "...il semble raisonnable de diminuer l'importance attachée au stade larvaire de longue durée.", pourrait conduire à nuancer cette comparaison. Il demeure que les larves de Brachiopodes semblent n'avoir qu'une très faible aptitude à se déplacer avant la fixation ; leur comportement grégaire constitue un autre facteur limitant (Noble *et al.* 1976). Toujours à propos des répartitions, il conviendrait d'en finir avec la solide légende d'un refuge en profondeur ou dans des habitats cryptiques en zone littorale des Brachiopodes actuels. En réalité, plus de 40 % des espèces se retrouvent entre 50 et 400 m et 91 % des espèces se répartissent entre 0 et 800 m (Zezina 1970 ; Emig 1988). Quelque 116 espèces littorales, présentes de 0 à 50 m, peuvent aussi s'adapter à la profondeur et représentent 30 à 45 % des espèces entre 100 et 2000 m. Seulement 8 % des espèces, en

définitive, se situent toujours au-delà de 1000 m de profondeur.

Quant aux concurrences pour l'occupation de territoires, elle n'est guère aisée à démontrer. Il a été remarqué parfois, dans les formations anciennes, une certaine exclusivité de l'un ou l'autre groupe. Dans la Formation de Landévennec du Dévonien inférieur du Massif armoricain, Babin (1966) a noté que les Brachiopodes Orthida et les Bivalves (Ptéroides épibenthiques et Grammysiïdes endobenthiques superficiels) paraissent s'exclure. Dans le Sinémurien inférieur, Delance (1974) a relevé que les espèces de *Zeilleria* se rencontrent uniquement dans les bancs où les Gryphées sont les moins abondantes. Inversement dans le Carixien marneux d'Europe les faunes benthiques oligotypiques sont largement dominées par un Brachiopode, *Zeilleria (Cincta) numismalis* dont les caractéristiques anatomiques (fortes callosités apicales, foramen minuscule) laissent penser qu'il vivait posé sur les fonds vaseux sans ancrage pédonculaire (Delance 1972, 1974) comme le font aujourd'hui des représentants de l'espèce *Neothyris lenticularis*.

Ainsi, sans renouveler le succès des Strophomenidés paléozoïques, les Brachiopodes mésozoïques et cénozoïques ont également développé des coquilles capables de s'implanter dans les milieux de fonds meubles. Ces exemples, certes ponctuels, montrent combien il est délicat, en l'absence de témoignages péremptores et répétés, d'assimiler ce genre de situation à un phénomène de concurrence territoriale avec les Bivalves. Les travaux récents sur les formes actuelles n'apportent pas, non plus, d'arguments en faveur de cette hypothèse de concurrence territoriale entre Articulés et Bivalves. Les deux groupes occupent souvent des niches écologiques différentes. Il est aussi des cas, notamment en Nouvelle Zélande, où ils paraissent coexister sans difficultés, en constituant les taxons dominants des communautés, soit sur des murailles rocheuses (Grange *et al.* 1981) soit sur fonds meubles (Willan 1981) ; Richardson (1981b) a fourni des photographies de communautés benthiques où cohabitent sur fonds meubles *Terebratula* et *Chlamys* sans apparence de concurrence trophique ni territoriale.

Le rôle bioturbateur des Bivalves endobenthiques pourrait être un obstacle à l'installation des Articulés (Thayer 1979) mais de telles relations demeurent mal établies à l'Actuel. Il en va tout autrement avec les Inarticulés, en particulier avec les communautés de Lingules qui ne supportent pas la bioturbation induite par les Bivalves fouisseurs (Emig 1988). Des effets de prédation différentielle entre Bivalves et Brachiopodes sont, enfin, parfois pris en compte. Thayer (1985), à partir d'expériences, a construit un ingénieux scénario dans lequel l'action des Mytilacea, défavorable aux Articulés par l'accumulation des fèces, aurait été réduite au Mésozoïque avec la multiplication des prédateurs

auxquels ces Bivalves sont plus sensibles. Dans les populations actuelles, les Brachiopodes sont en effet peu attaqués par les prédateurs : 1 % des individus dans les populations denses (700 individus au m²) de *Gryphus vitreus* (EMIG, 1989). Au contraire, Donovan & Gale (1990) envisagent une forte pression prédatrice sur les Brachiopodes Articulés à partir du Mésozoïque avec la diversification des Astéroïdes. Ces problèmes de prédation demeurent donc d'interprétation difficile et leur impact mal élucidé.

CONCLUSIONS

L'évolution des Invertébrés marins, comme celle de l'ensemble de la biosphère, est ponctuée de grands événements tels l'explosion des plans d'organisation au Cambrien ou la disparition des Ammonites au Crétacé. D'autres processus, plus globaux et moins spectaculaires, constituent néanmoins des aspects très importants de cette évolution. Parmi ceux-ci, l'apparent remplacement, dans les faunes benthiques, des Brachiopodes dominants au Paléozoïque par les Bivalves prédominants depuis le Mésozoïque, a été rapidement mis en évidence. Cette substitution incite tout naturellement à envisager des phénomènes de concurrence entre ces deux grands ensembles d'organismes filtreurs. Pourtant les observations effectuées dans les environnements actuels ne démontrent pas, de façon décisive, de réelles concurrences, ni au niveau de l'occupation des territoires, ni au niveau nutritionnel, ni à celui des prédatons différentielles entre ces deux groupes dont l'un correspond surtout à des modes de vie épibenthiques, l'autre plutôt à des habitats endobenthiques. L'approche quantitative du problème n'est guère plus satisfaisante. Elle démontre essentiellement que les Brachiopodes, particulièrement frappés par la crise fini-permienne, n'ont jamais retrouvé par la suite leur vigueur diversificatrice initiale. Les Bivalves, au contraire, peu affectés par cette crise, ont poursuivi une irrésistible ascension avec, en particulier, un important succès des formes endobenthiques. Mais dans le détail cette approche quantitative présente aussi beaucoup de faiblesses que nous avons soulignées.

La considération de ces rapports Brachiopodes - Bivalves n'est pourtant pas sans importance. Elle nous place au coeur même des débats sur les modalités et les mécanismes évolutifs, la signification et l'importance de la sélection naturelle, les radiations des stratégies adaptatives, la complexité et l'impact des interactions des compétitions. Pouvons-nous finalement, à l'issue de cette brève enquête, proposer une réponse à l'alternative que pose notre titre ? Il nous semble qu'actuellement, et en fonction des informations disponibles, aucune règle de concurrence ne puisse être mise en évidence entre les Brachiopodes et les Mollusques Bivalves, et que le remplacement du premier groupe par

le second, à partir de la crise fini-permienne, résulte essentiellement d'une indifférence globale dans leurs processus évolutifs respectifs. Dans un tel contexte il convient de ne pas sous-estimer l'impact des crises climatiques qui, au cours du Phanérozoïque, et sans doute plus particulièrement pendant le Paléozoïque, ont pu modifier le rythme et/ou altérer plus ou moins profondément ces mêmes processus évolutifs. Mais on peut même se demander, en définitive, quelle réelle signification revêt la question de la concurrence à un niveau hiérarchique élevé comme celui-ci, celui des classes. Cette question reste ouverte aux débats, comme celle de la mise en oeuvre d'une éventuelle problématique adéquate pour en traiter.

Remerciements - Nous tenons à remercier B. Laurin dont les suggestions nous ont permis d'élargir notre réflexion initiale.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGER D.V. 1987 - Why the rhynchonellid brachiopods survived and the spiriferids didnot : a suggestion. *Palaeontology*, 30, 4 : 853-857.
- ALLAN R.S. 1937 - On neglected factors in brachiopod migration. *Rec. Canterbury Mus., N.Z.*, 4, 3 : 157-165.
- BABIN C. 1966 - Mollusques bivalves et céphalopodes du Paléozoïque armoricain. *I.C.A.*, Brest : 1-470.
- BAMBACH R.K. 1977 - Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Paleobiology*, 3 : 152-167.
- BAMBACH R.K. 1985 - Classes and adaptative variety : the ecology of diversification in marine faunas through the Phanerozoic. In J.W. VALENTINE (ed.) : "Phanerozoic Diversity Patterns : Profiles in Macroevolution". *Princeton Univ. Press* : 191-253.
- BHAUD M. 1989 - Rôle de la dissémination larvaire en paléobiogéographie réévalué à la lumière des données concernant l'époque actuelle. *Bull. Soc. géol. France*, (8), 5, 3 : 551-559.
- BOTTJER D.V. 1989 - Bivalve paleoecology. In T.W. BROADHEAD (ed.) : "Mollusks - Notes for a short course". *Univ. Tennessee, Dept. Geol. Sci., Studies in Geology*, 13 : 122-137.
- BOUCOT A.J. (ed.) 1990 - Evolutionary paleobiology of behaviour and coevolution. *Elsevier* : 750 p.
- DELANCE J.H. 1972 - Les callosités internes chez les Zeilleriacea (Terebratulida, Brachiopoda). *24ème Cong. géol. int.*, Montréal, 7 (Paléontologie) : 8-14.
- DELANCE J.H. 1974 - Zeilleridés du Lias d'Europe occidentale. *Mém. géol. Univ. Dijon*, 2 : 1-406.
- DONOVAN S.K. & GALE A.S. 1990 - Predatory asteroids and the decline of the articulate brachiopods. *Lethaia*, 23, 1 : 77-86.
- EMIG C. 1988 - Les Brachiopodes actuels sont-ils des indicateurs (paléo) bathymétriques ? *Géologie Méditerranéenne*, 15, 1 : 65-71.
- EMIG C. 1989 - Distribution bathymétrique et spatiale des populations de *Gryphus vitreus* (brachiopode) sur la marge continentale (Nord-Ouest Méditerranée). *Oceanologica Acta*, 12, 2 : 205-209.
- FLESSA K.W. & JABLONSKI D. 1983 - Extinction is here to stay. *Paleobiology*, 9, 4 : 315-321.
- GOULD S.J. & CALLOWAY C.B. 1980 - Clams and brachiopods - ships that pass in the night. *Paleobiology*, 6, 4 : 383-396.
- GRANGE K.R., SINGLETON R.J., RICHARDSON J., HILL P.L. & MAIN W.S. DE L. 1981 - Shallow rock-wall biological association of Sun Southern Fjords of New Zealand. *New Zealand J. of Zoology*, 8 : 209-227.
- 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 Univ. of Kansas Press*.
- NAKAZAWA K. & RUNNEGAR B. 1973 - The Permian-Triassic boundary : a crisis for bivalves ? In "The Permian and Triassic systems and their mutual boundary" : 608-621.
- NOBLE J.P.A., LOGAN A. & WEBB G.R. 1976 - The Recent Terebratulina Community in the rocky subtidal zone of the Bay of Fundy, Canada. *Lethaia*, 9, 1 : 1-17.
- RICHARDSON J. 1981a - Recent brachiopods from New Zealand - background to the study crises of 1977-1979. *New Zealand J. of Zoology*, 8 : 133-143.
- RICHARDSON J. 1981b - Brachiopods in Mud : Resolution of a Dilemma. *Science*, 211 : 1161-1163.
- ROWELL A.J. 1982 - The monophyletic origin of the Brachiopoda. *Lethaia*, 15 : 299-307.
- SEILACHER A. 1985 - Bivalve morphology and function. In T.W. BROADHEAD (ed.) : "Mollusks - Notes for a short course". *Univ. Tennessee, Dept. Geol. Sci., Studies in Geology*, 13 : 88-121.
- 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 A. HALLAM (ed.) : "Patterns of evolution as illustrated by the fossil record". *Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, 7 : 209-250.
- STEELE-PETROVIC H.M. 1979 - The physiological differences between articulate brachiopods and filter-feeding bivalves as a factor in the evolution of

- marine level-bottom communities. *Palaeontology*, **22**, 1 : 101-134.
- THAYER C.W. 1979 - Biological Bulldozers and the Evolution of Marine Benthic Communities. *Science*, **203**, (4379) : 458-461.
- THAYER C.W. 1985 - Brachiopods versus Mussels : competition, predation and palatability. *Science*, **228**, (4707) : 1527-1528.
- THAYER C.W. 1986 - Are brachiopods better than bivalves ? *Paleobiology*, **12**, 2 : 161-174.
- VALENTINE J.W. & JABLONSKI D. 1983 - Larval adaptations and patterns of brachiopod diversity in space and time. *Evolution*, **37** : 1052-1064.
- VERMEIJ G.J. 1983 - Traces and trends of predation, with special reference to bivalved animals. *Palaeontology*, **26**, 3 : 455-465.
- WILLAN R.C. 1981 - Soft-bottom assemblages of Paterson Inlet, Stewart Island. *New Zealand J. of Zoology*, **8** : 229-248.
- WILLIAMS A. & HURST J.M. 1977 - Brachiopod Evolution. In A. HALLAM (ed.) : "Patterns of Evolution as illustrated by the fossil record". *Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, **5** : 79-121.
- WRIGHT A.D. 1979 - The origin of the spiriferidine brachiopods. *Lethaia*, **12** : 29-33.
- ZEZINA O.N. 1970 -. Brachiopod distribution in the recent ocean with reference to problems of zoogeographic zoning. *Paleontological Zhurnal* (US translation), **4**, 2 : 147-160.