

## TIPOS DE DISGREGACIÓN *POST MORTEM* DE LA CONCHA EN BRAQUIÓPODOS ACTUALES

Christian C. EMIG

CNRS-GDR "Ecophyge", Station Marine d'Endoume,  
Rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France,  
y Departament de Zoologia y Biologia marina, Universitat de Valencia,  
Dr. Moliner, 50. 46100 Valencia, España.

### ABSTRACT

The degradation of empty brachiopod shell, under normal environmental conditions, occurs through two processes: alteration of the organic matrix, mainly depending on the shell structure and composition, and dissolution (and/or recrystallization) of inorganic shell constituents, directly under the influence of environmental conditions. Both patterns lead to a high taphonomic loss and to a poor contribution to the organo-detritic pool of soft sediment. Among the Brachiopoda, four types of alteration are recognized. Type I: chitino-phosphatic shell (e.g. *Lingula*, *Glottidia*) with a rapid alteration of the organic matrix and mechanical abrasion, leading to the total disappearance of the shell in 2-3 weeks. Type II: two-layered carbonate shell (e.g. *Terebratulina*) with alteration of the secondary layer organic matrix, shell softening and structural disaggregation, leading to shell disappearance in 6-7 months with contribution of calcitic microfibrils to the sediment. Type III: two-layered carbonate shell of Rhynchonellida (as *Notosaria*), no alteration, needs further investigation. Type IV: three-layered carbonate shell (e.g. *Gryphus vitreus*) with organic degradation of the secondary layer and mechanical fragmentation of the shell and dissolution, leading to a relative contribution in small pieces to the sediment.

**Keywords:** Brachiopoda, shells, alteration, dissolution, sediment.

### RESUMEN

La disgregación *post mortem* de la concha de braquiópodos, bajo condiciones normales, se realiza mediante un proceso de alteración de la matriz orgánica, que depende de la estructura y de la composición de la concha, y un proceso de disolución (y/o recristalización) que depende directamente de las condiciones ambientales locales. Estos procesos son responsables de una pérdida tafonómica con una importante "infra-representación" de los braquiópodos y de una débil contribución de la fracción biodetrítica del sedimento. Se han observado cuatro tipos generales de disgregación. Tipo I: concha quitino-fosfática con dos capas (*Lingula* y *Glottidia*), degradación muy rápida acelerada por la abrasión mecánica hasta una desaparición total de las conchas vacías en el sedimento (en 2-3 semanas). Tipo II: concha carbonatada con dos capas (*Terebratulina*), alteración de la matriz orgánica, ablandamiento y total disgregación de la estructura de la concha (en 6-7 meses), aportación en microfibras de calcita al sedimento. Tipo III: concha carbonatada con dos capas de los rinconélidos como *Notosaria*, no sufre un "ablandamiento". Tipo IV: concha carbonatada con tres capas (*Gryphus vitreus*), alteración, ablandamiento y disolución y/o recristalización, fragmentación mecánica de la concha, aportación en trozos al sedimento.

**Palabras clave:** Brachiopoda, conchas, alteración, disolución, sedimento.

### INTRODUCCIÓN

Según el conocimiento actual, la disgregación *post mortem* de la concha de braquiópodos, en medio marino y en condiciones ambientales normales, se realiza mediante dos procesos principales que son:

— Primero, un proceso de alteración conforme a las siguientes etapas: acción sobre la matriz orgánica (hidrólisis y microorganismos) y su (bio) degradación

— "ablandamiento" de la concha por desorganización arquitectural (llamada "maceration" por Alexanderson, 1979)— fragmentación mecánica y/o disociación estructural. Estas etapas y su velocidad depende directamente de la estructura y composición de la concha.

— Segundo, un proceso de disolución (y/o recristalización) de las partes mineralizadas de la concha que depende directamente de las condiciones locales del medio y de la acción de ciertos organismos (como bacterias, hongos, etc.).

Estos procesos son responsables de: 1.º una pérdida tafonómica que se produce antes del paso biosférico, y, por consiguiente, de una importante "infra-representación" de los braquiópodos dentro de las comunidades fósiles o del sedimento (exceptuando aquellos casos en que se produzca un acontecimiento "catastrófico") en relación a su presencia en individuos vivos dentro de las comunidades actuales; 2.º una débil, a veces nula, contribución a la fracción biodetrítica del sedimento.

El presente estudio, realizado con braquiópodos actuales, aborda un problema que hasta la fecha no se ha investigado con mucho interés. Sin embargo, los dos procesos y sus consecuencias tienen una importancia fundamental en las posibilidades y condiciones de fosilización, y por tanto en la interpretación de los yacimientos fósiles.

## TIPOS DE DISGREGACIÓN

Para apreciar los procesos anteriormente referidos, se ha investigado la ecología, la estructura y composición de sus conchas y su deterioro *post mortem*, en aquellas especies de braquiópodos actuales de las que había datos disponibles, observándose cuatro tipos generales de disgregación.

### Tipo I: *Lingula* y *Glottidia*

*Lingula anatina* Lamarck y *L. reevei* Davidson presentan una densidad máxima (100-240 individuos por m<sup>2</sup>) en aguas templadas-calientes y tropicales, alojadas en excavaciones tubulares en arenas finas dentro de la zona submareal (Emig, 1981, 1986, 1990). Una vez muertos los ejemplares, las valvas quitino-fosfáticas, delgadas y frágiles se fragmentan rápidamente llegando a su total desaparición en el transcurso de dos a tres semanas (Emig, 1981, 1983).

La concha de *Lingula* está constituida principalmente por dos capas (Fig. 1A): una externa (primaria) mineralizada (30-50 µm de espesor), y otra interna (secundaria) compuesta a su vez en una alternancia de capas (hasta 17) orgánicas y mineralizadas que integran la mayor parte del espesor total de la concha. Estas alternancias disminuyen en número y espesor hacia los bordes de la valva y aumentan al aumentar en tamaño la concha, es decir, con la edad (Iwata, 1981; Emig, 1990). Las capas orgánicas están compuestas esencialmente por hexosamina y las capas mineralizadas por francolita (apatito) dentro de una matriz de tipo colágeno (Iwata, 1981; Emig, 1990).

Los componentes orgánicos de la concha de *Lingula* representan 40-50 % (50 % proteínas; 50 % hexosamina) del peso total en seco y el fosfato cálcico 75-94 % de la parte mineralizada (Jope, 1965; Iwata, 1981).

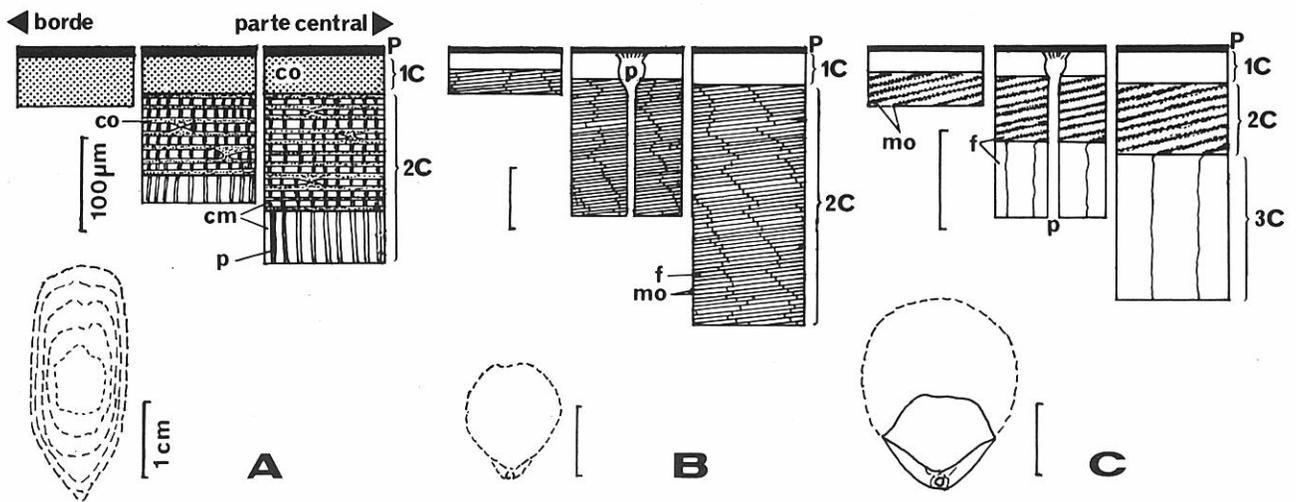
Tanto por su estructura como por su composición, la concha de *Lingula* sufre una disgregación muy rápida debido a la acción enzimática de los microorganismos y a la hidrólisis, la cual es tanto más rápida cuanto que las aguas son más calientes. Esta degradación se ve acelerada por la abrasión mecánica producida por las olas y corrientes propias de las zonas inter y submareal. La disgregación de las valvas se extiende de los bordes hasta la parte central que por ser la más mineralizada es la más resistente (Fig 1A).

Todas estas observaciones nos inducen a creer que sólo un "acontecimiento catastrófico" puede conducir a la presencia tafonómica de conchas de *Lingula* (Emig, 1986).

La estructura y la composición de la concha de *Glottidia*, el otro género de Lingulida actual, son similares a las de *Lingula* según Jope (1965), Iwata (1982) y Watabe y Pan (1984), lo que permite suponer un proceso de disgregación semejante al sufrido por *Lingula* con una desaparición rápida de las conchas de los ejemplares muertos.

### Tipo II: *Terebratulina*

La distribución batimétrica actual de *Terebratulina septentrionalis* (Couthouy) va desde la zona submareal hasta los 1.500 m, presentando una mayor abundancia entre los 9 y los 30 m (200-600 individuos por m<sup>2</sup>) según los datos de Noble *et al.* 1976 y Logan y Noble, 1971 en sus estudios en la costa este del Canadá. *Terebratulina retusa* (Linné) (0 — unos 1.500 m) presenta una mayor abundancia, con densidades similares a las de *T. septentrionalis*, entre los 90 y los 180 m en los fiordos marinos de Escocia (Curry, 1982) y con densidades de hasta algunos centenares de individuos por metro cuadrado en una profundidad que oscila entre los 100 y los 150 m en el Mediterráneo occidental (Emig, 1989 c). Ambas especies viven fijadas sobre un substrato duro, generalmente rocoso o sobre cantos, esponjas, corales, conchas de moluscos vivos o muertos, etc., esparcidos sobre el sedimento. La abundancia de individuos vivos de *T. septentrionalis* y *T. retusa* es aproximadamente cinco veces superior que la de conchas vacías o valvas disociadas en el sedimento (Noble *et al.*, 1976; Emig, 1990), en tanto que la aportación de conchas de *T. retusa* al material biodetrítico del sedimento no alcanza más que el 1 % en el Mediterráneo (Caulet, 1972; Emig, 1990).



**Figura 1.** En la parte superior se muestran diversas secciones más o menos radiales de las conchas y en la parte inferior vistas lateral y dorsal de ejemplares completos de: **A.** *Lingula anatina*, con etapas de disgregación desde los bordes a la parte central; **B.** *Terebratulina retusa*. **C.** *Gryphus vitreus*, mostrando la zona de más frecuente fragmentación (anteriormente en pequeños trozos). P: periostaco; 1 C: capa primaria; 2 C: capa secundaria; 3 C: capa terciaria; cm: capa mineralizada; f: fibra de calcita; mo: matriz orgánica; co: capa orgánica; p: punto (o puntuación).

Las conchas vacías de *Terebratulina* se vuelven tan frágiles al cabo de unos meses que se rompen con la menor presión (Caulet, 1972; Mundlos, 1978). Este proceso de "fragilización" de las conchas de *T. retusa* y sus consecuencias ha sido estudiado recientemente por Collins (1986): la concha de *T. retusa* (Fig. 1B) se "ablanda" en 6 ó 7 meses, porque la matriz orgánica de la capa secundaria se degrada, lo que hace desaparecer la solidez arquitectural de la concha. La materia orgánica de la concha de esta especie no representa más que 2,5 a 4,7 % (peso en seco; Jope, 1965). Las largas fibras de calcita de la capa secundaria (algunas decenas de millares por concha) se disocian y se integran al sedimento como unidades de dimensión  $15 \times 5 \times \geq 100 \mu\text{m}$  (Fig. 1B) (Collins, 1986).

Estas fibras, una vez incorporadas al sedimento, pueden sufrir disolución o recristalización, según la saturación en carbonato cálcico del agua.

Otras especies de braquiópodos, como *Terebratalia transversa* (Sowerby), *Terebratulina unguicula* (Carpenter), *Laqueus californianus* (Koch), *Terebratella sanguinea* (Leach), *Waltonia inconspicua* (Sowerby), *Neothyris lenticularis* (Deshayes), *Megerlia truncata* (Linné), cuya concha carbonatada tiene también dos capas, parecen sufrir un proceso similar de "ablandamiento" (Stewart, 1981; Collins, 1986; Benigni, 1987; Emig 1990).

### Tipo III: *Notosaria*

A pesar de poseer una concha carbonatada constituida por dos capas, al igual que ocurre en las especies del Tipo II, en rinconélido *Notosaria nigricans* (So-

werby) no sufre el tipo de "ablandamiento" que caracteriza a aquéllas (Stewart, 1981). Esta diferencia observada en los procesos de disgregación de terebratulidos y rinconélidos quizá sea debida a las diferentes propiedades químicas y físicas de las proteínas presentes en conchas de uno u otro grupo (Jope, 1965). Por otro lado, es posible que las puntuaciones presentes en las especies del Tipo II (100-400 puntuaciones por  $\text{mm}^2$ ) pero normalmente ausentes en los rinconélidos faciliten la acción de disgregación (Emig, 1990).

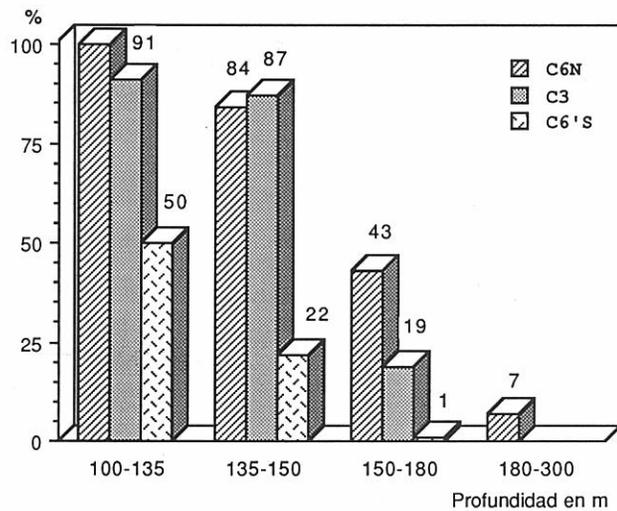
### Tipo IV: *Gryphus vitreus*

La distribución espacial y batimétrica de *Gryphus vitreus* (Born) ha sido estudiada recientemente en las costas de Provenza y Córcega (Emig, 1987, 1989a, 1989b). Su abundancia máxima se encuentra generalmente entre los 130 y los 150-180 m (200-700 ejemplares por  $\text{m}^2$  pudiendo encontrarse ejemplares desde el reborde de la plataforma continental hasta los 165-300 m según la fisiografía de la pendiente continental. En estas costas, menos del 10 % de las conchas articuladas se encuentran vacías, habiendo siempre una fuerte "infra-representación" (al menos cinco veces) de conchas completas y partidas con relación a la de ejemplares vivos de *G. vitreus*. La contribución de las conchas de *G. vitreus* al material biodetrítico del sedimento no llega al 1 % (Caulet, 1972).

La concha de *Gryphus vitreus* posee tres capas calcáreas (Alvarez *et al.*, 1985; Benigni, 1985; Gaspard, 1986; Boullier *et al.*, 1986), careciendo la más interna o capa terciaria de matriz orgánica (Fig. 1C). El espesor de las tres capas aumenta desde los bordes hasta el centro de las valvas, siendo este hecho más patente

en el caso de la capa terciaria la cual está ausente en las zonas marginales (Benigni, 1985) (Fig. 1C).

La alteración de la matriz orgánica (menos de 1 % del peso en seco: Jope, 1965, 1971) de la capa secundaria se ve facilitada por la acción de microorganismos (cf. Gaspard, 1988). Otro factor que acelera la disgregación de las conchas es la presencia del alga *Chlorophyceae* perforante *Ostreobium queketti*, abundante dentro de las capas primaria y secundaria de las conchas de ejemplares vivos (Fredj-Reygrobellet y Fredj, 1982) y de conchas vacías (Emig, 1990). La presencia de este alga favorece la biodegradación, pero su acción se encuentra limitada a la zona fótica, es decir hasta una profundizada de unos 180 metros en Córcega (Fig. 2) (Emig, 1988). A lo largo de la costa de Provenza la abundancia de conchas "verdes" de *G. vitreus*, es decir, de conchas perforadas por dicha alga, es mucho menor (sólo un 3 ó 5%).



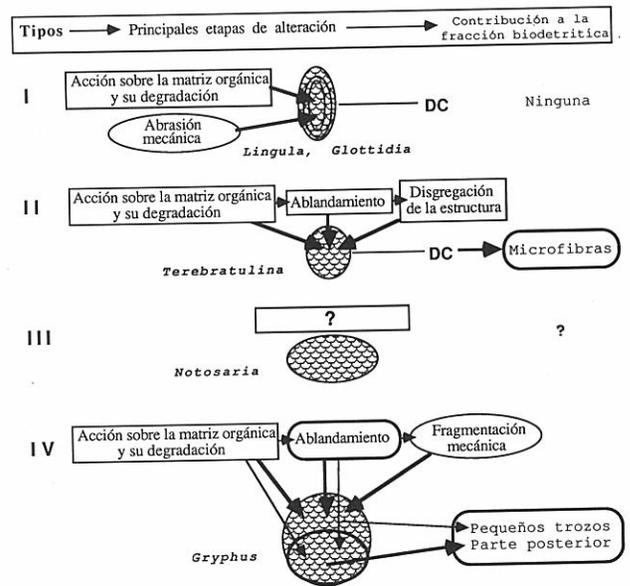
**Figura 2.** Porcentaje de conchas de *Gryphus vitreus* vivos, perforadas por el alga *Ostreobium* en relación con la profundidad, al norte de Córcega (C3: N de Calvi; C6N: N del Cabo Corso; C6'S: E del Cabo Corso).

La disolución (y/o recristalización) del carbonato cálcico (aproximadamente el 98 % de la concha de *Gryphus*) es importante dentro de este Tipo IV, sobre todo dentro de la capa terciaria. Esta disolución parece relativamente intensa dentro de la zona batial mediterránea (Poulicek, 1983), en donde se sitúan los fondos de *G. vitreus*.

La alteración y la disolución facilitan la fragmentación mecánica de la concha (en pequeños trozos) en especial de los dos tercios anteriores de la concha. La capa terciaria, responsable en gran medida del mayor espesor de la parte posterior de la concha, proporciona una mejor cohesión a la concha haciéndola por tanto menos susceptible a la disgregación contrariamente a lo que supone Gaspard (1988). La parte posterior subsiste de este modo más tiempo dentro de o sobre el sedimento (probablemente algunos años).

## CONCLUSIONES

Tras el estudio de la ecología de algunas especies de braquiópodos actuales, la estructura y composición de sus conchas y su deteriorización *post mortem*, se ha observado cuatro tipos generales de disgregación (Fig. 3).



**Figura 3.** Tipos de disgregación *post mortem* de la concha en braquiópodos actuales y sus consecuencias (paleo) ecológicas en condiciones ambientales normales. Tipo I, concha quitino-fostática con dos capas; Tipos II y III, concha carbonatada con dos capas; Tipo IV, concha carbonatada con tres capas. La materia orgánica (en peso seco) de la concha representa 50% en el tipo I, 2,5-5% en el tipo II y 1% en el tipo IV. DC: desaparición total de la concha; el recuadro en negrita indica una posible disolución y/o recristalización de los componentes mineralizados (según Emig, 1990, modificado).

El proceso de alteración depende de la estructura y de la composición de la concha, sin que haya una influencia notoria del medio (para las especies estudiadas), mientras que el proceso de disolución (y/o recristalización) depende directamente de las condiciones ambientales locales.

Bajo condiciones normales, el Tipo I conduce a una desaparición total de las conchas vacías en el sedimento; sólo los Tipos II y IV conllevan una contribución al sedimento, pero con una reducción significativa del potencial de fosilización de las conchas en el Tipo IV y una aportación consistente sólo en fibras de calcita en el Tipo II. Finalmente cabe decir que aún queda bastante por investigar antes de comprender el tercer tipo de disgregación.

La más o menos rápida disgregación *post mortem* de la concha, en condiciones ambientales normales,

muestra que, al menos para los Tipos I y II, los braquiópodos se comportan como animales de cuerpo blando, sin apenas restos fosilísables tras su muerte.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento al Dr. Fernando Alvarez por sus comentarios sobre el manuscrito y su ayuda en la revisión del español.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alexandersson, E.T. 1979. Marine maceration of the skeletal carbonates in the Skagerrak, North Sea. *Sedimentology*, **26**, 845-852.
- Alvarez, F., Curry, C.B. y Brime, C. 1985. Contribución al estudio comparativo de la estructura y crecimiento de la concha de braquiópodos actuales y fósiles. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **15**, 211-217.
- Benigni, C. 1985. Morphologia ed ultrastruttura di *Gryphus vitreus* (Born, 1778) dell'Archipelago Toscano (Italia). *Bolletino del Museo regionale di Scienza naturale di Torino*, **3**, 449-498.
- Benigni, C. 1987. Shell microstructure of Mediterranean terebratulids from Pliocene to Recent and its diagnostic significance. *Bolletino del Museo regionale di Scienza naturale di Torino*, **5**, 1-26.
- Boullier, A., Delance, J.H., Emig, C.C., d'Hondt, J.L., Gaspard, D. y Laurin, B. 1986. Les populations de *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) en Corse. Implications paléontologiques. In: *Les Brachiopodes fossiles et actuels* (Eds P. R. Racheboeuf & C. C. Emig) Actes du 1.<sup>er</sup> Congrès international sur les Brachiopodes, Brest 1985. *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **4**, 179-196.
- Caulet, J.P. 1972. Les sédiments organogènes du précontinent algérien. *Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris*, 25 (sér. C), 1-295.
- Collins, M.J. 1986. Post mortality strength loss in shells of the Recent articulate brachiopod *Terebratulina retusa* (L.) from the west coast of Scotland. In: *Les Brachiopodes fossiles et actuels* (Eds P.R. Racheboeuf & C.C. Emig) Actes du 1er Congrès international sur les Brachiopodes, Brest 1985. *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **4**, 209-218.
- Curry, G.B. 1982. Ecology and population structure of the Recent brachiopod *Terebratulina* from Scotland. *Paleontology*, **25**, 227-246.
- Emig, C.C. 1981. Observations sur l'écologie de *Lingula reevei* Davidson (Brachiopoda: Inarticulata). *Journal of experimental marine Ecology and Biology*, **52**, 47 - 61.
- Emig, C.C. 1983. Comportement expérimental de *Lingula anatina* (Brachiopode, Inarticulé) dans divers substrats meubles (Baie de Mutsu, Japon). *Marine Biology*, **75**, 207-213.
- Emig, C.C. 1986. Conditions de fossilisation du genre *Lingula* (Brachiopoda) et implications paléontologiques. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **53**, 245-253.
- Emig, C.C. 1987. Offshore brachiopods investigated by submersible. *Journal of experimental marine Ecology and Biology*, **108**, 261-273.
- Emig, C.C. 1988. Les Brachiopodes actuels sont-ils des indicateurs (paléo) bathymétriques? *Géologie méditerranéenne*, **15**, 65-71.
- Emig, C.C. 1989 a. Distribution bathymétrique et spatiale des populations de *Gryphus vitreus* (brachiopode) sur la marge continentale (Nord-Ouest Méditerranée). *Oceanologica Acta*, **12**, 205-209.
- Emig, C.C. 1989 b. Distributional patterns along the Mediterranean continental margin (Upper Bathyal) using *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) densities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **71**, 252-256.
- Emig, C.C. 1989c. Observations préliminaires sur l'envasement de la biocoenose à *Gryphus vitreus* (Brachiopoda), sur la pente continentale du Nord de la Corse (Méditerranée). Origines et conséquences. *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **309** (Série III), 337-342.
- Emig, C.C. 1990. Examples of post-mortality alteration in Recent brachiopod shells and (paleo) ecological consequences. *Marine Biology*, **104**, 233-238.
- Fredj-Reygrobellet, D. y Fredj, G. 1982. Etat des recherches sur les populations méditerranéennes de *Gryphus vitreus* (Born) de la limite inférieure du plateau continental. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **107**, 217-223.
- Gaspard, D. 1986. Aspects figurés de la biominéralisation unités de base de la sécrétion carbonatée chez les Terebratulida actuels. In: *Les Brachiopodes fossiles et actuels* (Eds P.R. Racheboeuf & C.C. Emig) Actes du 1er Congrès international sur les Brachiopodes, Brest 1985. *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **4**, 77-83.
- Gaspard, D. 1988. Aperçu de la biodégradation des tests de Brachiopodes actuels. Conséquences lors de la fossilisation. In: *Colloque Biosédimentologie*, Marseille 1988, *Association des Sedimentologues français*, 42-43.
- Iwata, K. 1981. Ultrastructures and mineralization of the shell of *Lingula unguis* Linne, (Inarticulate, brachiopod). *Journal of the Faculty of Sciences, Hokkaido University*, (Ser 4) **20**, 35-65.
- Iwata, K. 1982. Ultrastructure and calcification of the shells in inarticulate brachiopods. Part 2. Ultrastructure of the shell of *Glottidia* and *Discinisca* (in Japanese). *Journal of the Geological Society of Japan*, **88**, 957-966.
- Joep, H.M. 1965. Composition of brachiopod shells. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Ed. R. C. Moore). H. The University of Kansas Press & The Geological Society of America, Boulder, 156-164.
- Joep, H.M. 1971. Constituents of brachiopod shells. *Comparative Biochemistry*, **26C**, 749-783.
- Logan, A. y Noble, J.P.A. 1971. A Recent shallow-water brachiopod community from the bay of Fundy. *Maritim Sediments*, **7**, 85-91.

- Mundlos, R. (1978). Terebratulid shell beds. *Neues Jahrbuch der geologische und paläontologische Abhandlung*, **157**, 45-47.
- Noble, J.P.A., Logan, A. y Webb, G.R. 1976. The Recent *Terebratulina* community in the rocky subtidal zone of the bay of Fundy, Canada. *Lethaia*, **9**, 1-17.
- Poulicek, M. 1983. Patterns of mollusk shell biodegradation in bathyal and abyssal sediments. *Journal of mollusc Studies*, suppl. 12 A, 136-141.
- Stewart, I.R. 1981. Population structure of articulate brachiopod species from soft and hard substrates. *New Zealand Journal of Zoology*, **8**, 197-207.
- Wanatabe, N. y Pan, C. - H. 1984. Phosphatic shell formation in atremate brachiopods. *American Zoologist*, **24**, 977-985.