

ESTUDIO MORFOMÉTRICO MULTIVARIANTE DE *Limopsis (Pectunculina) aradassi* (TESTA) Y *Limopsis (Pectunculina) anomala* (EICHWALD) (LIMOPSIDAE, BIVALVIA, MOLLUSCA) DEL PLIOCENO MARINO DE ESTEPONA (MÁLAGA, ESPAÑA)

M.^a Carmen LOZANO FRANCISCO¹, José L. VERA PELÁEZ¹,
Paul PALMQVIST¹, Antonio GUERRA-MERCHÁN¹, Jordi MARTINELL²
y Rosa DOMÈNECH²

¹ Departamento de Geología y Ecología (Área de Paleontología). Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. E-29071 Málaga.

² Laboratori de Paleontologia. Facultat de Geologia. Universitat de Barcelona. E-08071 Barcelona.

ABSTRACT

In this paper we report the results obtained by a comparative multivariate morphometric study of two bivalve species belonging to the family Limopsidae Dall, 1895, from some Pliocene localities in Málaga (Southern Spain): *Limopsis (Pectunculina) aradassi* (Testa, 1842) and *Limopsis (Pectunculina) anomala* (Eichwald, 1830). Valve shape has been studied using Fourier series analysis of outlines (González Donoso and Palmqvist, 1990), and the form of the cardinal edge by means of shape-coordinate analysis (Bookstein, 1991). The results obtained with the application of principal component analysis and discriminant analysis suggest that both species should be synonymised.

Keywords: Mollusca, Bivalvia, Limopsidae, Fourier analysis, shape coordinates, multivariate analysis, Pliocene, Málaga, Spain.

RESUMEN

En el presente trabajo se exponen los resultados obtenidos al efectuar un estudio morfométrico comparativo, consistente en analizar la forma del contorno de las valvas mediante el análisis de series de Fourier (González Donoso y Palmqvist, 1990) y la del borde cardinal a través de la estimación de coordenadas morfológicas (Bookstein, 1991) de dos especies del Plioceno malacitano pertenecientes a la familia Limopsidae Dall, 1895: *Limopsis (Pectunculina) aradassi* (Testa, 1842) y *Limopsis (Pectunculina) anomala* (Eichwald, 1830). Los resultados obtenidos tras la aplicación de análisis multivariante, indican que existen morfotipos intermedios, lo que sugiere la conveniencia de sinonimizar ambas denominaciones.

Palabras clave: Mollusca, Bivalvia, Limopsidae, análisis de Fourier, coordenadas morfológicas, análisis multivariante, Plioceno, Málaga.

INTRODUCCIÓN

La familia Limopsidae constituye un grupo de bivalvos marinos arcoideos y comprenden especies de tamaño por lo común pequeño. Es conocida desde el Triásico superior y actualmente presenta una distribución mundial. Los limópsidos habitan aguas en general profundas de las plataformas continentales, existiendo tanto especies infáunicas como epifáunicas en o sobre fondos fangosos, a los que suelen fijarse mediante un biso. Las conchas son de morfología entre circular y ovalada, con charnela taxodonta, ligamento externo y resilium.

Limopsidae es una familia cercana a los gliciméridos (fam. Glycymeridae) y también a los filobriidos (fam. Phyllobryidae), aunque las relaciones filogenéticas entre las tres familias no son del todo conocidas. Oliver (1981) realizó un amplio estudio sobre la morfología funcional y la evolución de los limópsidos actuales, trabajo al que remitimos al lector para una mayor información sobre el grupo.

Actualmente, las especies de limópsidos que habitan las costas europeas son escasas y, además, sus poblaciones están representadas por números bajos de individuos.

En la bibliografía paleontológica del Neógeno europeo se citan con cierta frecuencia diversas especies de esta familia, pero no suelen ser abundantes, tal y como ocurre en la actualidad. Las especies *Limopsis (Pectunculina) aradassi* (Testa, 1842) y *Limopsis (Pectunculina) anomala* (Eichwald, 1830) son dos de las más mencionadas, aunque aparecen bajo diversos nombres específicos, subespecíficos o de variedades.

Ambas formas se hallan representadas en los yacimientos fosilíferos del Plioceno marino de la región de Estepona (Málaga)

(Lozano Francisco *et al.*, 1994), que actualmente son objeto de una revisión paleontológica profunda, especialmente por lo que se refiere a la malacofauna. Al realizar el estudio de dichas especies se encontró que, aunque en algunos casos pueden discriminarse visualmente en función de los criterios proporcionados por la bibliografía, la mayor parte de las veces los ejemplares presentan características intermedias, lo que plantea problemas de atribución sistemática.

A fin de establecer si dichas diferencias resultan estadísticamente significativas, así como para estimar la incidencia de los posibles morfotipos de transición, se ha efectuado un estudio morfométrico comparativo, consistente en analizar la forma del contorno de las valvas mediante el ajuste de series de Fourier (Rohlf, 1990; González Donoso y Palmqvist, 1990) y la del borde cardinal usando uno de los métodos de la morfometría geométrica (Bookstein, 1991).

Todos los ejemplares utilizados para la realización del presente trabajo se encuentran depositados, encontrándose accesibles para su estudio, en el Departamento de Geología y Ecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga.

LOCALIZACIÓN DE LOS YACIMIENTOS

El material estudiado proviene de cuatro yacimientos pliocénicos (Padrón, Velerin, Guadalmanza y Bizcornil) localizados en la región de Estepona (Málaga) (Fig. 1A). Los depósitos pliocénicos muestran un dispositivo horizontal o ligeramente inclinado hacia el S, disponiéndose discordantes sobre materiales de las Zonas Internas (Alpujárride y Maláguide), materiales del Complejo del Campo de Gibraltar y, localmente, sobre materiales de la Formación San Pedro de Alcántara (Aguado *et al.*, 1990). A su vez,

son cubiertos en discordancia por depósitos aluviales cuaternarios y los aluviales de los ríos actuales (Fig. 1A). Dentro de los depósitos pliocénicos se diferencian dos conjuntos de facies, que cambian lateralmente entre sí (Fig. 1B). El más proximal se caracteriza por un gran predominio de facies conglomeráticas con bases canalizadas, e intercalaciones ocasionales de niveles decimétricos de arenas masivas, arenas con cantos o arenas mostrando estratificación cruzada. Estas facies presentan gran abundancia de fauna, que aparece normalmente muy fragmentada y desgastada. El mayor contenido en intercalaciones de facies arenosas hacia el S evidencia el cambio de facies con el conjunto más distal, que se caracteriza por un dominio absoluto de facies arenosas, predominando las arenas masivas o algo bioturbadas con abundante fauna, que muestra normalmente un excelente estado de conservación. En estas últimas facies se intercalan también, ocasionalmente, arenas con gravas o con estratificación cruzada. Los yacimientos de Velerín, Guadalmana y Bizcornil se localizan en la zona de transición de un conjunto a otro, mientras que el yacimiento de

Padrón pertenece al segundo conjunto de facies (Fig. 1B). Un análisis más detallado de las facies que constituyen estos yacimientos, con referencia a los aspectos estratigráficos, sedimentológicos y tafonómicos, se recoge en el trabajo de Lozano Francisco *et al.* (1994).

ALGUNAS CONSIDERACIONES GENERALES

Los principales rasgos que la bibliografía resalta para la identificación de *L. aradasi* y *L. anomala* consisten en la morfología del contorno de las valvas y el borde cardinal, así como de la ornamentación. De esta forma, a partir de los datos bibliográficos se pueden extraer los caracteres comentados a continuación.

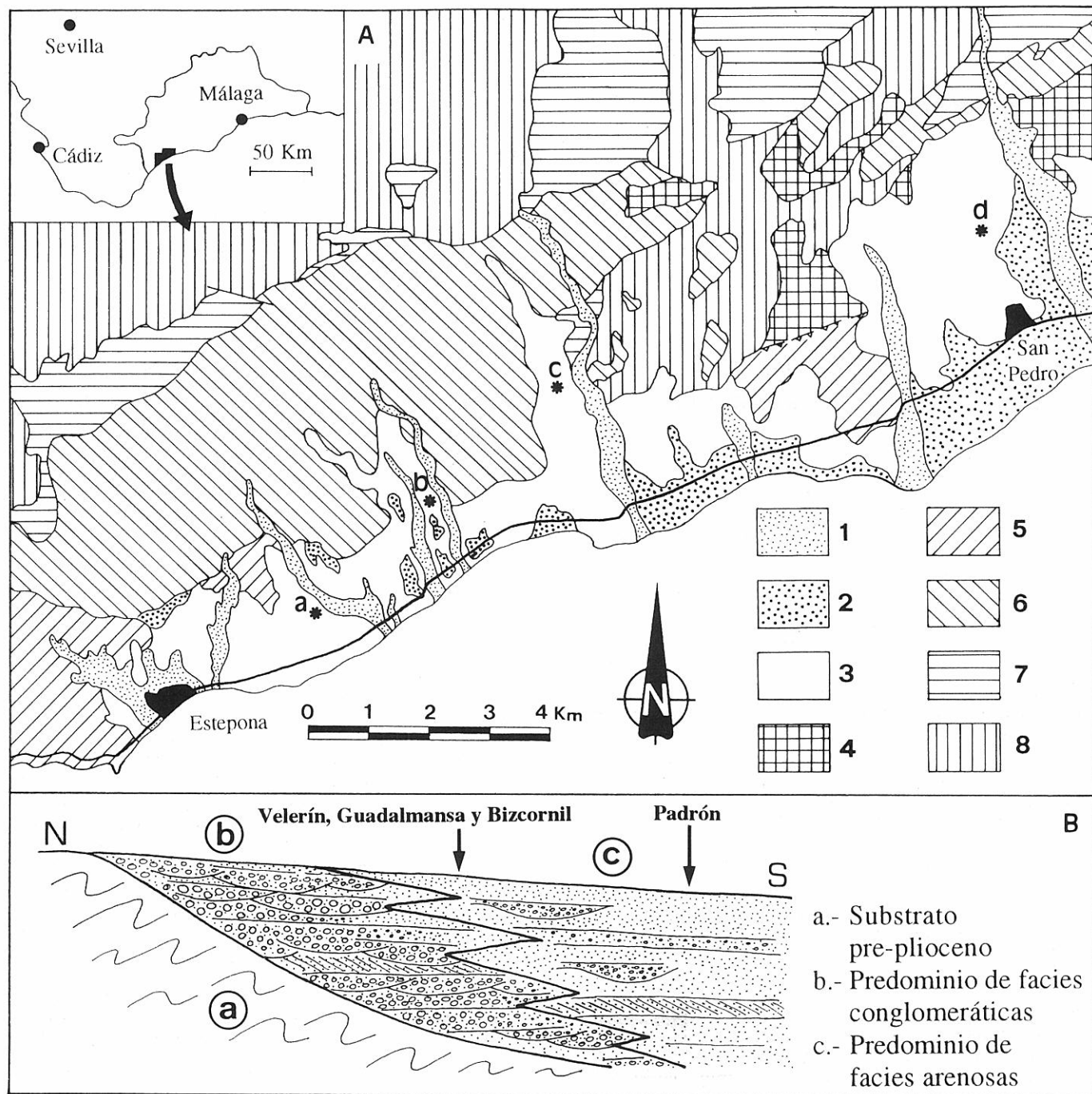


Figura 1. A: Localización geográfica de los yacimientos estudiados y contexto geológico del Plioceno marino de la parte occidental de la provincia de Málaga. 1.—Aluvial reciente; 2.—Aluvial cuaternario; 3.—Plioceno (* yacimientos: a.—Padrón; b.—Velerín; c.—Guadalmana; d.—Bizcornil); 4.—Formación San Pedro de Alcántara; 5.—Complejo del Campo de Gibraltar; 6.—Complejo Maláguide; 7.—Complejo Alpujárride; 8.—Peridotitas asociadas al Complejo Alpujárride. (Base cartográfica basada en Chamón *et al.*, 1978 y Aguado *et al.*, 1990). **B:** Dispositivo estratigráfico de los dos conjuntos de facies del Plioceno de la región estudiada y situación aproximada de los yacimientos.

Tanto *L. aradassi* como *L. anomala* presentan una ornamentación formada por gruesas líneas de crecimiento y costillas radiales que forman nódulos, a veces semejantes a estructuras aserradas, así como por un margen interior dentado. El borde cardinal puede ser desde rectilíneo a oblicuo, con un grupo de 3 a 5 dientes anteriores, rara vez 2, y de 2 a 6 posteriores, siendo 4 el número más frecuente. La foseta ligamentaria es triangular. Se diferencian en la bibliografía fundamentalmente por la forma del contorno de sus valvas y el borde cardinal, siendo *L. aradassi* redondeada y de borde cardinal oblicuo, mientras que *L. anomala* muestra un borde cardinal más o menos recto y el contorno de la valva más oblicuo o rectangular (Lám. 1). Otros caracteres morfológicos utilizados en los trabajos clásicos para su diferenciación son la ornamentación (cóstulas concéntricas más marcadas en *L. anomala*, mientras que *L. aradassi* presenta un reticulado), el margen interior (crenulación uniforme y poco marcada en *L. anomala*; crenulación más gruesa en *L. aradassi*) y, especialmente, el número de dientes de la charnela (un máximo de 4 dientes horizontales a un lado y 5 al otro en *L. anomala*; 6-8 dientes oblicuos a un lado y cerca de 5, casi verticales, al otro en *L. aradassi*).

Ambas especies han sido citadas en el Mioceno y el Plioceno europeos, tanto en la vertiente atlántica (costa francesa, por ejemplo) como en la mediterránea (especialmente, Mediterráneo occidental) (Sacco, 1898; Cerulli-Irelli, 1907; Caprotti, 1968; Malatesta, 1974; Lauriat-Rage, 1981; Montefameglio *et al.*, 1980). También son conocidas de las cuencas centro-europeas y de la Europa oriental.

Las citas de la especie *L. aradassi* son exclusivas del Mioceno y Plioceno, mientras que *L. anomala* [= *L. minuta* (Philippi, 1836)] vive actualmente a ambos lados del Atlántico, desde Terranova hasta Florida y desde Noruega hasta Canarias, así como en el Mediterráneo (Parenzan, 1974). La actual *L. anomala* vive a profundidades entre 55 y 1325 m, fijada al sustrato mediante el biso (Malatesta, 1974).

A continuación se presentan algunos comentarios sobre las dos formas estudiadas, a partir de los datos bibliográficos. Se acompañan por unas sinonimias básicas para cada una de las formas.

Limopsis (Pectunculina) anomala (Eichwald, 1830)

- 1898 *Pectunculina anomala* (Eichwald); Sacco, 41, Lám. 10, Figs. 11-23.
 1902-12 *Limopsis minuta* (Philippi); Cossmann y Peyrot, 201, Lám. 7, Figs. 9-12.
 1907 *Limopsis anomala* (Eichwald); Cerulli-Irelli, 122, Lám. 11, Figs. 13-15.
 1968 *Limopsis anomala* f. *minuta* (Philippi); Caprotti, 99, Lám. 2, Figs. 8-9.
 1972 *Limopsis anomala* var. *minuta* (Philippi); Caprotti, 55.
 1974 *Limopsis minuta* (Philippi); Parenzan, 52, Lám. 6, Fig. 46.
 1979 *Limopsis (Pectunculina) anomala* (Eichwald); D'Alessandro *et al.*, 28, Lám. 5, Fig. 9.
 1981 *Limopsis (Pectunculina) anomala coxi* Glibert y Van de Poel; Lauriat-Rage, 35, Lám. 2, Fig. 4.
 1981 *Limopsis minuta* (Philippi); Oliver, 89, Fig. 15.
 1992 *Limopsis minuta* (Philippi); Cavallo y Repetto, Fig. 537.

Sacco (1898) distinguió tres variedades de esta forma (*minuta*, *cancellata* y *dertolaevis*) en el Plioceno italiano, haciendo énfasis en su acusada variabilidad, tanto por lo que se refiere a la charnela como a la ornamentación y el contorno de las valvas.

Cerulli-Irelli (1907) comentó la falta de constancia morfológica de los ejemplares descritos bajo el nombre de *L. anomala*, por lo que prefirió usar el nombre en un sentido amplio dentro de su trabajo sobre la malacofauna pliocena italiana.

Lauriat-Rage (1981) citó tres subespecies *L. (P.) anomala anomala* (Eichwald) para el Mioceno de Europa oriental; *L. (P.) anomala cancellata* (Michelotti) para el Plioceno mediterráneo y *L. (P.) anomala coxi* Glibert y Van de Poel para el Plioceno atlántico-nórdico, diferenciando las dos subespecies pliocenas básicamente por su escultura.

Limopsis (Pectunculina) aradassi (Testa, 1842)

- 1814 *Arca minuta* Linné; Brocchi, 482, Lám. 11, Fig. 4.
 1898 *Pectunculina aradassi* (Testa); Sacco, 41, Lám. 10, Figs. 4-10.
 1968 *Limopsis aradassi* (Testa); Caprotti, 100, Lám. 2, Fig. 7.

1972 *Limopsis aradassi* (Testa); Caprotti, 56.

1974 *Limopsis (Pectunculina) aradassi* (Testa); Malatesta, 28, Lám. 2, Fig. 6.

1981 *Limopsis (Pectunculina) recisa* (Defrance); Lauriat-Rage, 35-36, Lám. 2, Figs. 5-6.

En su comentario sobre esta forma, Sacco (1898) señaló sus dudas sobre si se trata de una especie independiente o bien sólo es una variedad de *L. anomala*, aunque la constancia de ciertos caracteres le persuadió para mantenerla como una especie distinta.

Lauriat-Rage (1981) la citó como *L. (P.) recisa* (Defrance, 1826), agrupándola con *L. aradassi* (Testa). Esta autora concluyó que la forma *L. recisa*, considerada endémica del Valle del Loira (Mioceno y Redonienense), presentaba pocas diferencias con la forma *L. aradassi*, descrita en el Plioceno mediterráneo. El morfotipo mediterráneo es de mayor talla, aunque en la región de Nantes y el Golfo de la Mancha la especie *L. recisa* (Defrance) reúne las dimensiones y la ornamentación observadas en las formas del Plioceno mediterráneo (Lauriat-Rage, 1981). Por cuestión de prioridad, el nombre válido sería entonces *L. recisa*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los efectivos disponibles para el estudio consisten en un total de 115 valvas pertenecientes al morfotipo *L. aradassi* (108 completos y 7 fragmentos) y en 706 pertenecientes a la forma *L. anomala* (674 completos y 32 fragmentos). En ambos morfotipos se incluyen los ejemplares con características intermedias que resultaron, en principio, más afines visualmente a cada uno de los mismos.

El material utilizado para el estudio biométrico es de 50 valvas completas, derechas e izquierdas indistintamente, de cada uno de los morfotipos, proveniente de los yacimientos de Guadalmasa y Padrón (Fig. 1A), por ser en ellos donde presentan mayor abundancia. Los ejemplares seleccionados se dibujaron utilizando un dispositivo de cámara clara acoplado al microscopio y se procedió a la toma de coordenadas (x,y) en su periferia, empleando a estos fines una tableta digitalizadora.

La forma del contorno de las valvas se analizó mediante el ajuste de series de Fourier en contornos cerrados por radios polares (Ehrlich y Weinberg, 1970; Palmqvist, 1989; González Donoso y Palmqvist, 1990). La forma del contorno de la figura se estima a partir de la siguiente ecuación, que permite ajustar la expansión de un radio que discorra desde el centroide de la figura hasta su periferia, en función del ángulo de rotación en un sistema de coordenadas polares (R, α) cuyo origen se sitúe en el centro de masas del contorno:

$$R(\alpha) = R_0 \left[1 + \sum_{n=1}^{\infty} A_n \cos(n\alpha) + \sum_{n=1}^{\infty} B_n \sin(n\alpha) \right],$$

ecuación que normalmente se usa en la siguiente transformación:

$$R(\alpha) = R_0 \left[1 + \sum_{n=1}^{\infty} C_n \cos(n\alpha - P_n) \right],$$

$$\text{con } C_n = (A_n^2 + B_n^2)^{1/2} \text{ y } P_n = \arctan(B_n/A_n),$$

donde α es el ángulo polar formado por el radio (R, α) con una línea horizontal de referencia que cruza al centro de masas del contorno, R_0 es el radio de una circunferencia con área equivalente a la de la figura analizada, n es el denominador orden armónico, C_n es la amplitud del armónico de orden n y P_n es su ángulo de fase.

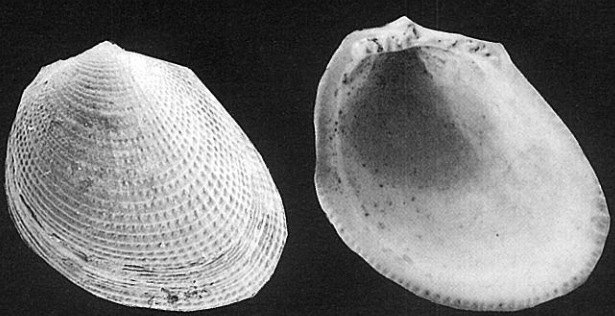
En la Fig. 2 se presentan diversas simulaciones computerizadas de la proyección de una valva izquierda de *L. anomala*, obtenidas incorporando los sucesivos armónicos de la serie de Fourier ajustada al mismo. Según se puede observar en ella, los primeros armónicos describen los componentes geométricos globales de la forma del contorno (p. ej., el segundo da cuenta del alargamiento general de la figura), mientras que los detalles más localizados necesitan un número mayor de términos de la serie para ser reproducidos. No obstante, las principales características del contorno

Lámina I

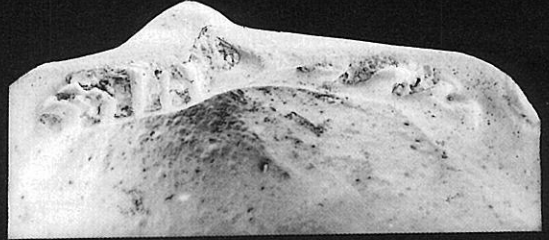
- Limopsis (Pectunculina) anomala* (Eichwald). Valva izquierda dorsal.
- Limopsis (Pectunculina) anomala* (Eichwald). Valva derecha ventral.
- Limopsis (Pectunculina) anomala* (Eichwald). Valva derecha ventral; detalle de la charnela.
- Limopsis (Pectunculina) anomala* (Eichwald). Valva derecha ventral; margen interno crenulado.
- Limopsis (Pectunculina) anomala* (Eichwald). Valva izquierda dorsal; detalle del umbo.
- Limopsis (Pectunculina) anomala* (Eichwald). Valva izquierda dorsal; detalle de la escultura.

- Limopsis (Pectunculina) aradassi* (Testa). Valva izquierda dorsal.
- Limopsis (Pectunculina) aradassi* (Testa). Valva izquierda ventral.
- Limopsis (Pectunculina) aradassi* (Testa). Valva izquierda ventral; detalle de la charnela.
- Limopsis (Pectunculina) aradassi* (Testa). Valva izquierda dorsal; detalle del umbo.
- Limopsis (Pectunculina) aradassi* (Testa). Valva izquierda ventral; margen interno crenulado.
- Limopsis (Pectunculina) aradassi* (Testa). Valva izquierda dorsal; detalle de la escultura.

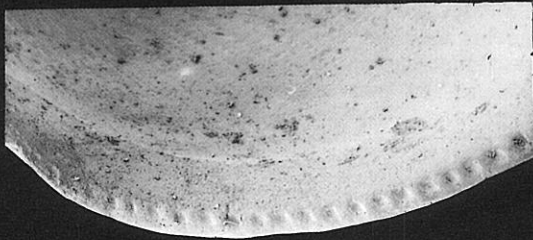
En los ejemplares 1, 2, 7 y 8 la barra equivale a 1 mm y en los restantes a 0,1 mm.



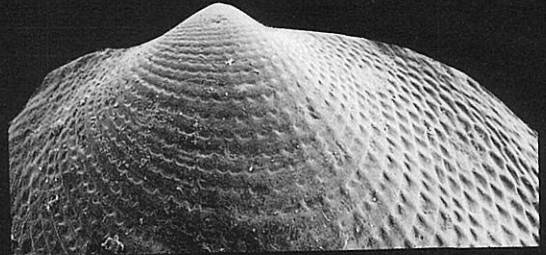
1 — 2



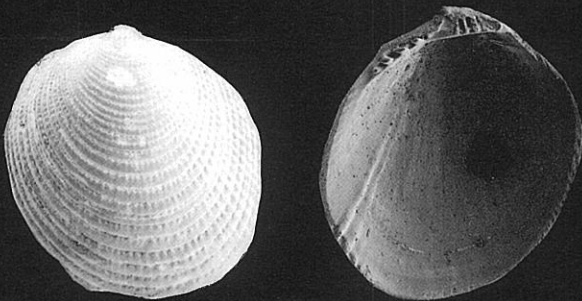
3 —



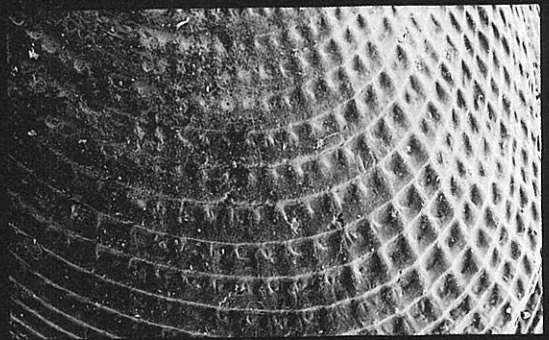
4 —



5 —



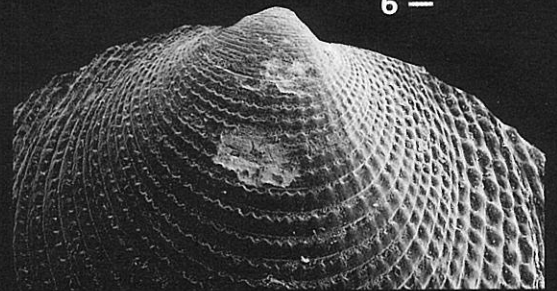
7 — 8



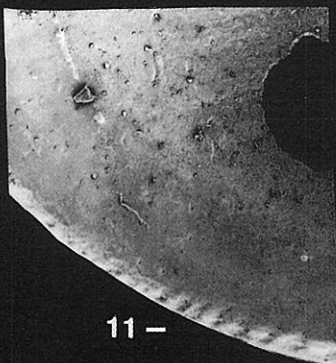
6 —



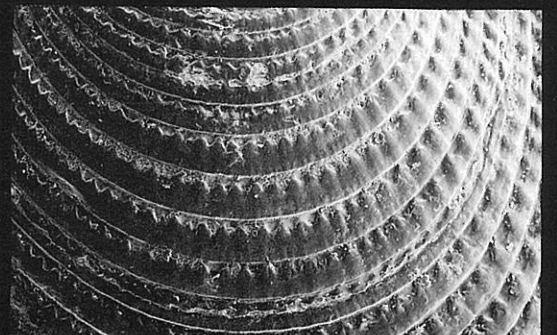
9 —



10 —



11 —



12 —

de la valva se describen adecuadamente con los cinco primeros armónicos, razón por la que sólo se retuvieron éstos como variables en los análisis multivariantes efectuados posteriormente.

La forma del borde cardinal de las valvas se analizó utilizando una de las metodologías de la morfometría geométrica (Bookstein, 1991), la estimación de coordenadas morfológicas (*shape coordinates*) para puntos de referencia o *landmarks*. El fundamento de esta técnica es el siguiente: para un conjunto formado por tres *landmarks*, con sus respectivas coordenadas cartesianas (x, y), se puede construir un triángulo y efectuar una transformación de las coordenadas originales de los *landmarks*, de forma tal que el primero y el segundo pasen a formar una línea base de referencia, tomando los valores $(0,0)$ y $(1,0)$, respectivamente, con lo que la forma del triángulo quedaría entonces definida por las nuevas coordenadas (x', y') para el tercer punto. Los algoritmos necesarios para efectuar esta transformación son los siguientes:

$$X'_C = \frac{(X_B - X_A)(X_C - X_A) + (Y_B - Y_A)(Y_C - Y_A)}{(X_B - X_A)^2 + (Y_B - Y_A)^2}$$

$$Y'_C = \frac{(X_B - X_A)(Y_C - Y_A) + (Y_B - Y_A)(X_C - X_A)}{(X_B - X_A)^2 + (Y_B - Y_A)^2}$$

Los *landmarks* seleccionados en el borde cardinal fueron los puntos de inflexión en los extremos anterior y posterior de la charnela, y el extremo superior del umbo. Conviene precisar que al sólo disponer de tres *landmarks* no pudieron utilizarse otras metodologías morfométricas más resolutivas, como el análisis de deformaciones principales y relativas (Bookstein, 1991).

Una vez estimados los valores que toman las valvas analizadas en las variables morfométricas, se procedió a efectuar dos análisis multivariantes sobre la matriz formada por los ejemplares y las seis variables [amplitudes armónicas de los términos 2 a 5 en la serie de Fourier y coordenadas morfológicas (x', y') para el tercer *landmark* tomado en el borde cardinal], consistentes en un análisis de componentes principales en modo *R* sobre la matriz de correlaciones entre las variables (Reyment y Jöreskog, 1993; Reyment *et al.*, 1984) y un análisis discriminante lineal entre los dos morfotipos (Davis, 1986).

RESULTADOS

En la Fig. 3 se han representado, conjuntamente, los resultados obtenidos en los análisis morfométricos multivariantes realizados. Como puede apreciarse en ella, existe un amplio solapamiento entre los ejemplares de los dos morfotipos en el plano definido por los componentes principales I y II, que dan cuenta del 55,7% de la varianza original. De acuerdo con la magnitud y signo de los factores de carga de las variables en estos ejes, el componente I resulta correlacionable con las amplitudes de los armónicos 2, 3, 4 y 5, por lo que ordena hacia sus valores positivos las valvas más alargadas y rectangulares y hacia los negativos a las más circulares, mientras que las variables que muestran una mayor contribución al componente II son las coordenadas morfológicas (x', y') para el extremo del umbo. El tercer componente principal, no representado en la figura, explica el 16,4% de la varianza y los valores que sobre él toman los ejemplares muestran un solapamiento en el morfoespacio incluso mayor que en el caso de los dos componentes anteriores.

Respecto a la función discriminante entre ambos morfotipos, que toma la dirección de máxima varianza entre los grupos en relación a la varianza intragrupos, también se puede observar una amplia superposición de los valores que toman los ejemplares analizados, aunque la distancia de Mahalanobis ($D^2 = 3,57$) entre los centroides o medias multivariantes de los grupos resulta estadísticamente significativa, de acuerdo con el criterio F de Fisher ($F_{6,93} = 14,1$; $p < 0,001$). No obstante, la función discriminante sólo permite reclasificar correctamente a su grupo de origen un 76% de los ejemplares, lo que indica la existencia de numerosas formas de transición entre los dos morfotipos extremos.

Respecto al tipo de ornamentación, se observa que ambas formas presentan líneas concéntricas de crecimiento bien marcadas y costillas radiales que forman nódulos en su intersección con las primeras (ver Lám. I, Figs. 6 y 12).

El margen interno presenta una ornamentación uniforme y bien marcada en los dos morfotipos, pudiendo ser más tenue en algunos ejemplares pertenecientes a una u otra forma indistintamente (ver Lám. I, Figs. 4 y 11).

Para la charnela se procedió a contar el número de dientes anteriores y posteriores en cada uno de los 50 ejemplares de ambos morfotipos seleccionados para el análisis morfométrico. El número medio de dientes anteriores en *L. anomala* ($\bar{x} = 4,06$; $s = 0,55$; máx. = 5; mín. = 3) no muestra diferencia respecto al de *L. aradassi* ($\bar{x} = 4,04$; $s = 0,60$; máx. = 5; mín. = 2). Por el contrario, el número medio de dientes posteriores en *L. anomala* ($\bar{x} = 3,46$; $s = 0,79$; máx. = 6; mín. = 2) sí resulta significativamente inferior al de *L. aradassi* ($\bar{x} = 4,06$; $s = 0,62$; máx. = 5; mín. = 3), de acuerdo con un test *t* de Student ($t = 4,22$; $p < 0,001$). No obstante, el valor del coeficiente *K* de Lubischew (en Sneath y Sokal, 1973) indica, según su aproximación a la distribución $t [(k/2)^{0,5} = 0,422]$, que aunque las medias resulten diferentes de manera estadísticamente muy significativa, ambas poblaciones muestran una clara continuidad en el morfoespacio, pues las distribuciones se solapan en más del 60% de los ejemplares para este carácter.

CONCLUSIONES

En vista de los resultados obtenidos mediante el análisis morfométrico multivariante, se propone la conveniencia de considerar ambas especies como sinónimas, siendo en tal caso la más antigua la denominación correcta, de acuerdo con la regla de prioridad en la nomenclatura zoológica. Por ello, las formas anteriormente denominadas *Limopsis* (*Pectunculina*) *aradassi* (Testa, 1842) pasarían a designarse como *Limopsis* (*Pectunculina*) *anomala* (Eichwald, 1830).

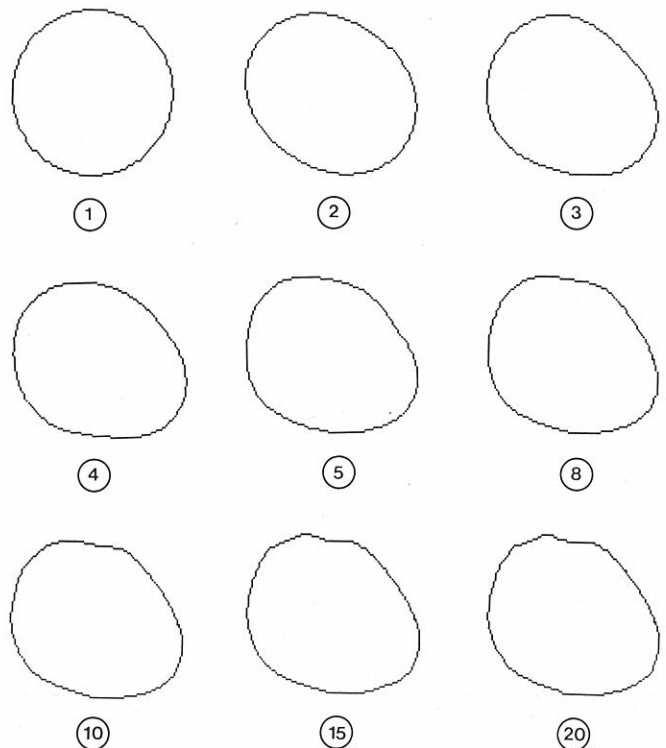


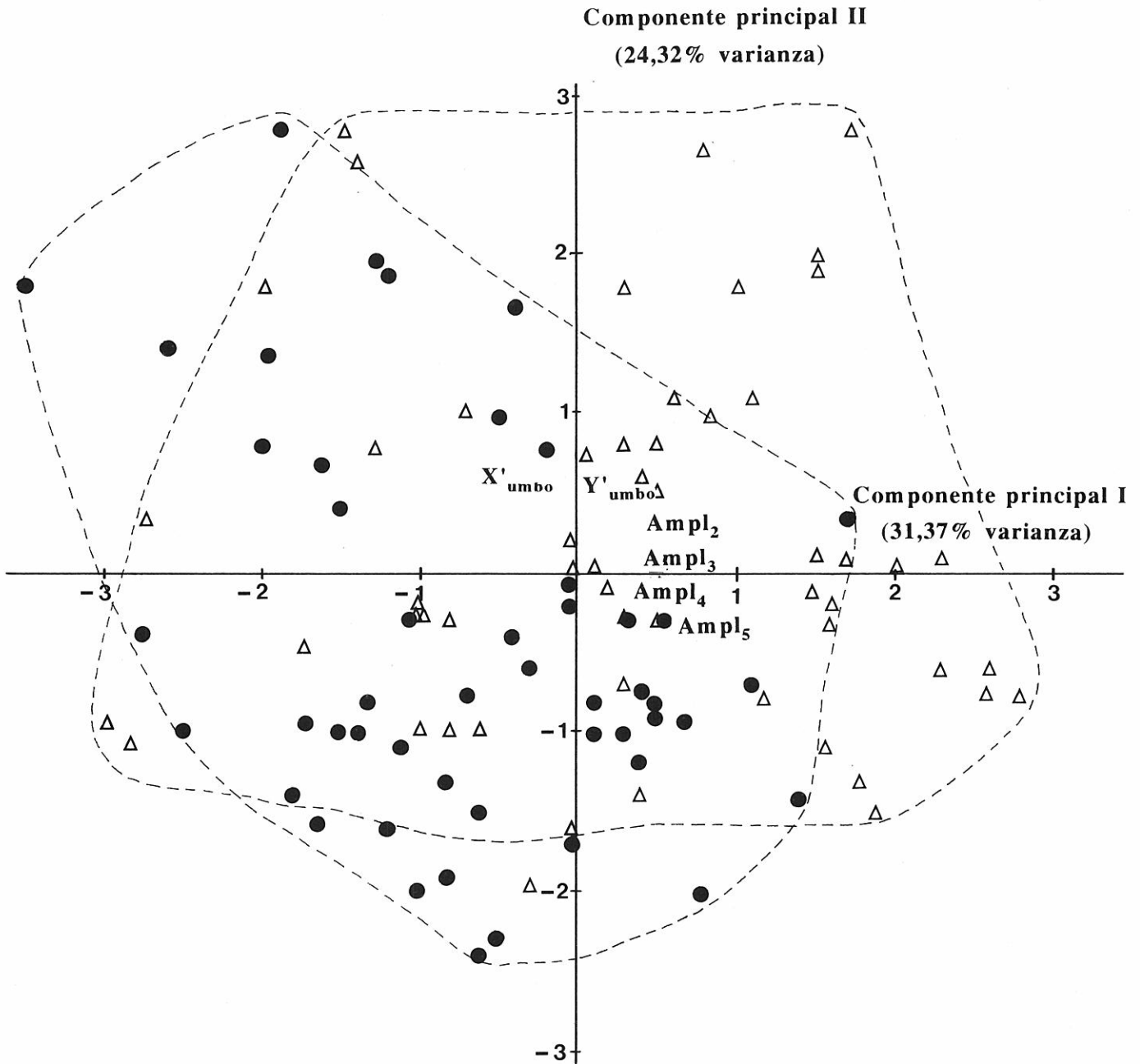
Figura 2. Simulaciones mediante series de Fourier del contorno de una valva de *Limopsis* (*Pectunculina*) *anomala* (Eichwald, 1830); los números hacen referencia al orden armónico utilizado en cada simulación.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido subvencionado en parte por los proyectos PB-93-1000 y PB-90-0489 de la DGICYT del Ministerio de Educación y Ciencia español.

BIBLIOGRAFÍA

Aguado, R., Feinberg, H., Durand-Delga, M., Martín-Algarra, A., Esteras, M. y Didon, J. 1990. Nuevos datos sobre la edad de las formaciones



$$\Phi = - 6,045X'_{umbo} + 29,229Y'_{umbo} + 8,439Ampl_2 + 176,373Ampl_3 + 166,568Ampl_4 - 56,462Ampl_5$$

$$R_{anomala} = 9,95; R_{límite} = 8,16; R_{aradassi} = 6,38 (D^2 = 3,57; F_{6,93} = 14,1; p < 0,001)$$

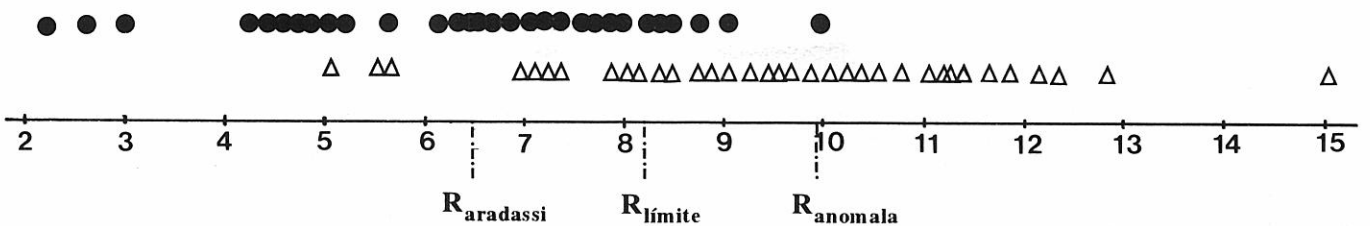


Figura 3. Resultados del análisis de componentes principales y discriminante entre *Limopsis (Pectunculina) anomala* (Eichwald, 1830) (Δ) y *Limopsis (Pectunculina) aradassi* (Testa, 1842) (●).

- miocenas transgresivas sobre las Zonas Internas Béticas: la formación de San Pedro de Alcántara (provincia de Málaga). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **3**, 79-85.
- Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 435 pp.
- Brocchi, B. 1814. *Conchologia Fossile Subappennina*. Dalla Stamperia Reale, Milano, 711 pp.
- Caprotti, E. 1968. Arcidi e Limopsidi nel Piacenziano (Pliocene) di Castell'Arquato (Mollusca, Bivalvia). *Natura*, **LIX (II)**, 85-106.
- Caprotti, E. 1972. I Bivalvi dello stratotipo Piacenziano (Castell'Arquato, Piacenza). *Natura*, **LXI (I)**, 47-86.
- Cerulli-Irelli, S. 1907. Fauna malacológica marina. Bivalvia: Ostreidae-Asteriidae. *Paleontologia Italica*, **XIII**, 65-141.
- Chamón, C., Estévez, C. y Piles, E. 1978. *Mapa y memoria explicativa de la hoja 1072 (Estepona) del mapa geológico nacional a escala 1:50.000*. I.G.M.E., Madrid, 34 pp.
- Cavallo, O. e Repetto, G. 1992. *Conchiglie fossili del Roero. Atlante Iconografico*. Assoc. Natur. Piemontese, Mem. II, 251 pp.
- Cossmann, M.M. et Peyrot, A. 1902-1912. Conchologie néogénique de l'Aquitaine. Pélécyodes (Clavagellidae-Lucinidae). *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **XIII**, 718 pp.
- D'Alessandro, A., Laviano, A., Richetti, G. e Sardella, B. 1979. Il Neogene del Monte Gargano. *Bolletín Società Paleontologica Italiana*, **18 (1)**, 9-116.
- Davis, J.C. 1986. *Statistics and Data Analysis in Geology*. Second Edition. John Wiley & Sons, New York, 646 pp.
- Ehrlich, R. and Weinberg, B. 1970. An exact method for characterization of grain shape. *Journal of Sedimentary Petrology*, **40**, 205-212.
- González Donoso, J.M. y Palmqvist, P. 1990. Sobre la caracterización biométrica del crecimiento y la forma de los foraminíferos planctónicos. Aplicación de las series de Fourier al análisis de la forma de las cámaras. *Revista Española de Paleontología*, **5**, 659-672.
- Lauriat-Rage, A. 1981. Les Bivalves du Redonien (Pliocène Atlantique de France). Signification Stratigraphique et Paléogéographique. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, nov. sér., **45**, 1-173.
- Lozano Francisco, M. C., Vera Peláez, J. L. y Guerra-Merchán, A. 1994. Arcoída (Mollusca, Bivalvia) del Plioceno de la provincia de Málaga, España. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, **3**, 157-188.
- Malatesta, A. 1974. Malacofauna Pliocénica Umbra. *Carta Geológica D'Italia*, **13**, 1-498.
- Montefameglio, L., Pavia, G. e Rosa, D. A. 1980. Associazioni a molluschi del Tabianiano del Basso Monferrato (Alba, Italia NW). *Bolletín Società Paleontologica Italiana*, **18 (2)**, 173-199.
- Oliver, P. G. 1981. The functional morphology and evolution of Recent Limopsidae (Bivalvia, Arcoidea). *Malacologia*, **21 (1-2)**, 61-63.
- Palmqvist, P. 1989. *Análisis del crecimiento y la forma de los foraminíferos planctónicos, con fines biométricos*. Tesis Doctoral (inédita). Universidad de Málaga, vii + 296 pp.
- Parentan, P. 1974. Carta d'Identità delle Conchiglie del Mediterraneo. **T. 2**, Bivalvi. Bios Taras, Taranto.
- Reyment, R.A. and Jöreskog, K.G. 1993. *Applied Factor Analysis in the Natural Sciences*, Second Edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reyment, R.A., Blackith, R.E. and Campbell, N.A. 1984. *Multivariate Morphometrics*, Second Edition. Academic Press, London.
- Rohlf, F.J. 1990. Fitting curves to outlines. In: *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. (F.J. Rohlf & F. L. Bookstein, Eds.). The University of Michigan Museum of Zoology, Special Publication n.º 2, 167-177.
- Sacco, F. 1898. *I Molluschi dei Terreni Terziarii del Piemonte e della Liguria*. **T. XXVI**. Real Academia delle Scienze, Torino.
- Sneath, P. and Sokal, R. 1973. *Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification*. W. H. Freeman and Company, San Francisco.

Manuscrito recibido: 30 de junio, 1994
Manuscrito aceptado: 20 de octubre, 1994

APÉNDICE

Las ecuaciones de la serie de Fourier para contornos cerrados se ajustaron siguiendo los pasos que se detallan a continuación (Palmqvist, 1989), deducidos a partir de los algoritmos presentados originalmente bajo notación integral por Ehrlich y Weinberg (1970):

En primer lugar, se tomaron las coordenadas cartesianas (x, y) de un conjunto de puntos (en torno a 200) situados sobre la periferia de la proyección de las valvas, utilizando a estos efectos una tableta digitalizado-

ra marca *CALCOMP*, que permite una resolución de 0,1 mm en la toma de coordenadas. El número de puntos depende de la precisión que se requiera en el análisis y su localización es arbitraria, pero como regla general se necesitan más coordenadas sobre aquellas regiones del contorno donde se presentan los cambios de curvatura más acentuados, mientras que en las zonas más suaves se precisan menos puntos para su definición. Las coordenadas se toman secuencialmente, en el sentido contrario al de las agujas del reloj. Si se desea retener la información referente a la orientación de los armónicos en las figuras, sólo se necesitan dos puntos equivalentes en los contornos, que permitan rotar a todas las figuras hasta alcanzar una misma posición.

Una vez estimadas las coordenadas (x, y) de L puntos, se cierra el contorno asumiendo que $X_{L+1} = X_1$ y $Y_{L+1} = Y_1$. El siguiente paso consiste en calcular el área encerrada por el contorno, a partir de la ecuación:

$$A = \sum_{j=1}^L [(Y_{j+1} + Y_j) (X_j - X_{j+1})] / 2,$$

y entonces se calculan los primeros momentos totales sobre los ejes X e Y :

$$MY = \sum_{j=1}^L [(Y_{j+1}^2 + Y_{j+1} Y_j + Y_j^2) (X_j - X_{j+1})] / 6,$$

$$MX = \sum_{j=1}^L [(X_{j+1}^2 + X_{j+1} X_j + X_j^2) (Y_j - Y_{j+1})] / 6,$$

lo que permite estimar las coordenadas cartesianas del centroide de la figura, dividiendo los momentos totales apropiados por el área del contorno:

$$X_C = MX / A \text{ y } Y_C = MY / A.$$

Cada uno de los L puntos tomados en la periferia del contorno se puede expresar entonces en coordenadas polares (R, α) respecto al centro de masas, según la transformación:

$$R_j = [(Y_j - Y_C)^2 + (X_j - X_C)^2]^{1/2}$$

$$\alpha_j = \arctan [(Y_j - Y_C) / (X_j - X_C)]$$

y se vuelve a considerar que $R_{L+1} = R_1$ y $\alpha_{L+1} = \alpha_1$.

El siguiente paso consiste en calcular el radio medio de la figura (R_0) mediante la ecuación:

$$R_j = \pi / 4 \sum_{j=1}^L [(R_{j+1} + R_j) (\alpha_{j+1} + \alpha_j)] / 6,$$

en la cual se debe tener en cuenta que si α_{j+1} se localiza en el primer cuadrante ($0^\circ-90^\circ$) y α_j en el cuarto ($270^\circ-360^\circ$), entonces se debe sumar 2π a la diferencia de ángulos.

A continuación, los radios de los puntos que describen la periferia del objeto se dividen por el radio medio ($R^* = R_j/R_0$), lo que independiza el análisis del tamaño de la figura, calculándose los valores de términos A_n y B_n de la serie de Fourier a partir de los siguientes algoritmos:

$$A_n = 1/\pi \sum_{j=1}^L [((R_{j+1}^* - R_j^*) (\cos(n\alpha_{j+1}) - \cos(n\alpha_j)) + (R_{j+1}^* \sin(n\alpha_{j+1}) - R_j^* \sin(n\alpha_j))) / ((\alpha_{j+1} - \alpha_j) n^2)] / n,$$

$$B_n = 1/\pi \sum_{j=1}^L [((R_{j+1}^* - R_j^*) (\sin(n\alpha_{j+1}) - \sin(n\alpha_j)) - (R_{j+1}^* \cos(n\alpha_{j+1}) - R_j^* \cos(n\alpha_j))) / ((\alpha_{j+1} - \alpha_j) n^2)] / n.$$

La precisión del análisis de series de Fourier para caracterizar un contorno depende del número de coordenadas tomadas inicialmente para definir la periferia y del número de armónicos usados en el ajuste de la serie. Como regla general, se deben tomar al menos un número doble de coordenadas en el contorno que el del mayor orden armónico que se desee ajustar. Este análisis posibilita descomponer la forma de la figura en sus diferentes componentes geométricos, con independencia de su tamaño y sin necesidad de contar con puntos homólogos.

La caracterización del contorno puede ser tan precisa como se desee, pues las amplitudes de los armónicos de orden bajo estiman los aspectos geométricos globales de la figura analizada, mientras que las amplitudes de los armónicos de orden superior describen aquellos aspectos de menor detalle en la escultura del contorno. Así, se puede considerar que la amplitud del segundo armónico representa la contribución a la forma empírica de un trébol de dos hojas y es, por tanto, una estimación de su grado general de alargamiento. El tercer armónico estima la semejanza con un trébol de tres hojas, una medida de su triangularidad. En general, la amplitud armónica del término n de la serie de Fourier representa la contribución morfológica de un trébol de n hojas al contorno estudiado. La amplitud del primer armónico es una medida del error cometido en el ajuste de la serie al contorno. Finalmente, los ángulos de fase, divididos por su correspondiente orden armónico, indican en qué región de la figura se localiza la influencia de los armónicos.