

ALGUNOS ASPECTOS DE LA PROBLEMÁTICA DE LA ESPECIE PALEONTOLOGICA: APLICACION AL CASO DE LA DIFERENCIACION BIOMETRICA DE *Nassarius semistriatus* (BROCCHI, 1814) Y *N. elatus* (GOULD, 1845).

MIQUEL DE RENZI*

JORDI MARTINELL**

RESUMEN.—El problema de la especie en Paleontología es uno de los más importantes y básicos; tras el reconocimiento del carácter del proceso tafonómico, la determinación de las especies fósiles es el segundo paso a dar en cualquier problema paleobiológico o bioestratigráfico. Aunque existen criterios de analogía para decir si una muestra de fósiles pertenece a una población, no existen criterios fijos para asignar una población a una bioespecie determinada; el concepto de bioespecie es, por otra parte, totalmente inaplicable en Paleontología y ello podría llevar a un nuevo nominalismo en el planteamiento del problema de la especie paleontológica, pero esto se habría de evitar. Se tratará, en definitiva, de hallar algunos criterios que, aunque muy indirecta y aleatoriamente, vayan ligados normalmente a las bioespecies. Hemos seleccionado, en la discusión concreta que emprendemos en este trabajo, aquellos basados en la alometría (comparación de curvas alométricas) y en la comparación de estadios de crecimiento similares, por ser el crecimiento un aspecto fundamental para las especies, el cual se modifica frecuentemente después de un cambio taxonómico. También se han utilizado aspectos de la dinámica de las poblaciones, tales como las curvas de supervivencia, que en ambientes similares suelen ser distintas para especies diferentes. Creemos que tales planteamientos, asociados a procedimientos estadísticos convenientes, pueden ayudar mucho a la hora de efectuar distinciones específicas en Paleontología, sobre todo en el caso de especies próximas. El uso de estos conceptos es ejemplificado en la diferenciación de *Nassarius semistriatus* y *N. elatus* a partir de dos poblaciones fósiles de ambos, procedentes del Plioceno del Empordà (Girona), especies cuyos representantes vivientes son dos bioespecies reconocidas.

* Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Biológicas, Polígono de Ademuz, Burjasot (Valencia).

** Departamento de Paleontología, Facultad de Geología, Universidad de Barcelona.

SUMMARY.—The species problem in Paleontology is one of the most important; we must recognize the taphonomic events and after we must determine the fossil species as a second step in any paleobiologic or biostratigraphic study. Although analogic criteria exists for saying that a sample of fossils was derived from a population, fixed criteria do not exist in assigning a fossil population to a determined fossil species; the biospecies concept is, on the other hand, not applicable in Paleontology and this could lead to a new nominalism in the fossil species problem, but it is necessary to avoid that. We shall try to find some criteria—although indirect by and not very surely normally linked with the biospecies; we have selected from among them, for the present discussion, those related to the allometry (comparison of allometric curves) and the comparison of similar growth stages, because the growth is a basic character of the species, often modified after a taxonomic change. We have also used population dynamics (survivorship curve, which in similar environments are different for different species). We think that these procedures, associated with suitable statistical background, can help us very much in discriminating species in Paleontology. The use of these concepts is exemplified by the differentiation of two fossil populations of *Nassarius semistriatus* and *N. elatus* from the Pliocene of the Empordà (Girona), species whose living representatives are recognized as true biospecies.

INTRODUCCION

El paleontólogo se plantea, desde siempre, el problema de la identificación de sus fósiles como pertenecientes a una especie o especies determinadas, punto de partida básico para cualquier trabajo paleobiológico, bioestratigráfico, etc. En un principio, y tal como explica MAYR (1969), el concepto de especie en Biología se fundamentaba en una *concepción tipológica*, basada, a su vez, en un prejuicio filosófico subyacente: los individuos de la especie eran el reflejo de un *universal* o *tipo* (*eidos* platónico) y no tendrían ninguna relación entre ellos, puesto que tan sólo serían copias o réplicas del tipo; entonces, cualquier variación habría que considerar que originaría una especie distinta. Esta sería la actitud de LINNEO y su escuela.

Al mismo tiempo, MAYR continúa describiendo otra actitud, la *nominalista*, en lo que concierne a las especies; tal actitud viene a decir que los universales, en cuanto tales, no existen (OCCAM) y que las especies no serían más que unas abstracciones engendradas por el intelecto humano. Este tipo de pensamiento fue el de LAMARCK y otros naturalistas franceses, para los cuales las especies no serían más que una manera cómoda de designar colectivamente grandes números de individuos.

Es evidente que ambas concepciones no están de acuerdo con las enseñanzas que nos proporciona la Biología desde hace ya muchos años. MAYR destaca el papel jugado por aquellas concepciones que durante mucho tiempo han reforzado la realidad independiente de la especie, la cual quedaría tipificada estadísticamente por las poblaciones de individuos, lo cual nos llevaría a tener muy en cuenta los aspectos poblacionales, por un lado, y los aspectos genéticos, por otro.

De aquí se desemboca en lo que MAYR denomina *especie biológica*, cuyos miembros forman una comunidad reproductiva caracterizada, a su vez, por su unidad ecológica y genética. De todo ello se concluye que una *especie biológica está formada por grupos de poblaciones naturales interfecundos y que están aisladas reproductivamente de otros grupos*. Como muy bien remarca el propio MAYR, se trata de un concepto biológico que rompe con una «inappropriate philosophy based on the phenomena of the inanimate nature».

Como es lógico, las concepciones neontológicas han incidido fuertemente sobre el concepto de especie en Paleontología y, sobre todo, las tipológicas, las cuales han influido mucho sobre los diversos autores que han trabajado en sistemática paleontológica; todavía es posible ver —aunque, afortunadamente, este vicio ya ha sido descartado ampliamente— como se hace caso omiso de los fenómenos de variabilidad intrapoblacional en poblaciones de fósiles; de esta manera es como se crean *especies nuevas sin fundamento*, introduciendo un confucionismo cada vez más fuerte no solo en la sistemática, sino también en todos aquellos campos que se apoyan sobre ésta.

Ahora bien, debemos constatar dos hechos: 1) *las poblaciones fósiles o paleodemes* todavía podemos reconocerlas, aunque ello sea solo por vía indirecta, tal como ya ha señalado GEORGE (1971); esto quiere decir que lo que nos permite considerar un conjunto de fósiles como un paleodeme es la *analogía* de que su síntesis morfológica origine un campo de variación unitario semejante al de la mayoría de los demás vivientes (GEORGE). 2) Si todavía existe un criterio para distinguir las poblaciones de fósiles, ello no es así ya cuando tratamos de dar algún criterio definitorio de especie paleontológica que permita asimilarlo al de su correlativa biológica, ya que la definición implica un hecho que, evidentemente, no es verificable en los fósiles, que es el del aislamiento reproductivo.

En estas circunstancias se puede optar por dos soluciones: la primera, tal como la presenta SHAW (1964), significaría tratar las especies paleontológicas como unas amplias clases de objetos cuyo origen orgánico es indudable y que poseen una «sufficiently distinctive and consistent mor-

phology», de manera que pudiera ser comunicable y verificable entre paleontólogos competentes; para tales clases de objetos sería aprovechable, según dicho autor, la nomenclatura linneana. La segunda solución sería la de ver hasta qué punto pueden tener sentido taxonómico las distinciones morfológicas que propone SHAW; ello puede ser posible en algunos casos y aquí pretendemos aportar algo al respecto con el ejemplo que presentamos.

Está claro que, tal como plantea SHAW el problema, estaríamos frente a un nuevo nominalismo, pero no ya neontológico, sino paleontológico, ya que la especie paleontológica no pasaría de ser una mera convención. Ciertamente que ahora la «sufficiently distinctive and consistent morphology» va a ser establecida no sólo en base a criterios cualitativos poblacionales, sino también cuantitativos, de naturaleza estadística y que, a su vez, introducen pruebas de hipótesis estadísticas para asegurar las discontinuidades morfológicas, lo cual es ya un paso adelante. Sin embargo, y siempre que se pueda, hay que optar por la segunda solución; es decir, tratar de ver si existe *algún criterio biológico subyacente bajo las distinciones estadísticas, el cual les sirva de fundamento como instrumento de diferenciación taxonómica*.

Para esto vamos a tomar dos especies distintas, con representantes actuales y fósiles: el *Nassarius semistriatus* (BROCCHI, 1814) y el *N. elatus* (GOULD, 1845). Las formas vivientes se distinguen por sus características reproductivas, y tanto las formas vivientes como las fósiles se distinguen por algunas variaciones cualitativas de las primeras vueltas de las conchas [ADAM et GLIBERT (1974) y MARTINELL (1976)]. En el presente trabajo vamos a hacer uso de una serie de criterios estadísticos y biológicos que nos permitan decir si cabría hacer tal separación *en el caso de que no se conocieran representantes actuales separados como especies diferentes, que es el caso más frecuente con que se enfrenta el paleontólogo*.

ALGUNOS ASPECTOS GENERALES A TENER EN CUENTA EN LA DISTINCION DE ESPECIES

La morfología fue lo primero que llamó la atención a los naturalistas antiguos a la hora de clasificar los organismos como especies, y es bajo este mismo fundamento que muchos pueblos primitivos son capaces de nombrar los diferentes tipos de seres de su entorno con una precisión parecida a la de nuestras actuales especies (MAYR).

No obstante, el paleontólogo se enfrenta a un problema muy impor-

tante: que de sus organismos tan sólo quedan partes duras, con evidencias indirectas de la morfología del organismo que las habitó o las con-
tuvo; en cambio, el neontólogo dispone de organismos completos para
efectuar su clasificación y en ellos puede caracterizar desde aspectos
bioquímicos y citológicos hasta los aspectos megascópicos más evidentes.

Las partes duras, sobre todo exoesqueléticas, es lo que más fácilmente
halla un paleontólogo como fósiles (conchas de Moluscos, de Braquiópodos,
caparazones de Foraminíferos, huesos y dientes de Vertebrados, etc.);
tales partes, como cualquier aspecto fenotípico, presentan componentes
genéticas y ambientales en su morfología y son, sobre todo, las compo-
nentes ambientales e incluso mecánicas (GOULD, 1970) las que pueden mo-
delar, en un grado de cierta importancia, las características de las partes
duras de un organismo. También ocurre así, como ha destacado FRAZZET-
TA (1975), con los huesos de los Vertebrados, los cuales no solo adquieren
su forma de acuerdo con el código genético del animal que los alberga,
sino que son capaces de dar «soluciones correctas», desde el punto de
vista mecánico, de acuerdo con los cambios ambientales, así como tam-
bién son susceptibles de variar de forma durante el crecimiento, de acuer-
do con aquellos cambios de disposición que se producen, durante dicho
proceso, en los tejidos circundantes.

El organismo crece y su crecimiento está controlado genética y am-
bientalmente. Los genes pueden ejercer influencias sucesivas a lo largo
del crecimiento del organismo y de las partes esqueléticas asociadas a él.
Al mismo tiempo, no podemos concebir el crecimiento si no es dentro de
un ambiente, y es en este ambiente «contra» el cual el organismo se
desarrolla y que, por tanto, influirá a su vez en grado variable —y junto
con los genes— sobre la forma del ser viviente en crecimiento.

Es por ello que el estudio del crecimiento, así como el discernimiento
de aquellas facetas moldeables por el ambiente, de aquellas otras regidas
por el código genético, puede ser de un gran interés a la hora de distin-
guir especies. El primer aspecto a considerar sería el del tipo de relación
que guardan dos magnitudes del organismo, o de las partes duras con él
asociadas, durante el crecimiento. En general, no guardan relación cons-
tante, ya que el organismo, como ha destacado —en varias ocasiones—
MARGALEF (1953, 1974), se deforma al crecer y entonces no tiene sentido,
según el mismo autor, definir índices como cocientes entre dos magni-
tudes, ya que, en general, no existe crecimiento proporcional y los índices
variarán según el estadio de crecimiento que se considere.

El modelo según el cual una magnitud y varía respecto de otra x es la *ecuación de la alometría*

$$y = a x^b$$

donde a y b son dos constantes. Si $b = 1$, el crecimiento es proporcional y se denomina *isométrico*. Entonces, si no se cumple esta última condición, queda claro que el cociente y/x no puede ser constante. La ecuación de alometría tiene su equivalente, resultante de tomar logaritmos neperianos en ella, en la siguiente expresión:

$$\ln y = \ln a + b \ln x$$

la cual es una recta, cuyas variables son los logaritmos y cuya pendiente es el exponente b . Las constantes a y b *sí suelen ser* características desde el punto de vista sistemático, aunque MARGALEF (1974) cita casos en que b puede variar de acuerdo con los cambios de condiciones ambientales. FRAZZETTA destaca su importancia a nivel genérico en muchos casos (por ejemplo, los Titanoterios eocénicos y oligocénicos estudiados por HERSH).

Entonces, un cambio en lo que se refiere a las relaciones de alometría (modificaciones de las constantes de su ecuación), podría considerarse importante desde el punto de vista taxonómico; en general, las modificaciones del exponente (la constante b) suelen ser muy sustanciales desde dicho punto de vista; sin embargo, las modificaciones de la constante a (GOULD en FRAZZETTA) van relacionadas con problemas de mantenimiento de la forma cuando aumenta la talla durante la evolución. Por tanto, y como consecuencia, las modificaciones de la ecuación de alometría nos pueden dar a entender que conllevan cambios taxonómicos, como mínimo a nivel de especie, y que la detección de tales cambios puede dar lugar a un buen procedimiento de discriminación de especies; no obstante, la recíproca no es cierta y puede ser que determinadas partes no cambien sus relaciones alométricas durante algún momento de la evolución.

Un segundo problema es que, en una misma población, tenemos individuos en distintos estadios de crecimiento, y que los de un estadio son diferentes de los otros por lo general. Si queremos comparar individuos de dos poblaciones que suponemos atribuibles a dos especies diferentes, habremos de hacerlo de manera que la edad o el estadio de crecimiento sea el mismo (GOULD); así, los individuos de dos meses de una y otra población (en caso de edad absoluta), o los de la tercera muda correspondientes a dos poblaciones de Ostrácodos (si se trata de edades relativas). En otra ocasión, DE RENZI (1967) destacaba que en el estudio del crecimiento de una especie del género *Bittium*, la variabilidad era función del

estadio de crecimiento que se considerase y que ello se podría generalizar a la mayoría de organismos; por dicho motivo, es necesario comparar los estadios de crecimiento similares cuando hacemos comparaciones estadísticas de muestras procedentes de distintas poblaciones, ya que si no la variabilidad real debida a la diferenciación taxonómica puede quedar enmascarada por la debida a la ontogenia, de manera que fácilmente pueden sacarse conclusiones erróneas, puesto que nos pueden inducir a atribuir a cambios taxonómicos, simples diferencias entre jóvenes y adultos; a este respecto, MARTINELL (1976) ha destacado algún caso de formación de entidades taxonómicas nuevas a partir de individuos juveniles de especies ya definidas, como es el caso que él mismo cita, de *Bela submarginata* var. *minor* ALMERA et BOFILL, que no se trata sino de individuos juveniles de *B. brachystoma* (PHILIPPI); por otra parte, MARTINELL (1976) aplica de manera reiterada, en sus estudios biométricos, los criterios que acabamos de enunciar, referentes a la comparación estadística de muestras con los especímenes en un mismo estadio de crecimiento, así como también en un trabajo más reciente (MARTINELL y CUADRAS, 1977).

En el caso de comparar individuos del mismo estadio de crecimiento, es importante usar más de una característica medible; las características muy correlacionadas equivalen prácticamente a una sola, puesto que una de ellas informa, prácticamente, de la otra, por lo cual es interesante hacer uso de aquellas que están poco correlacionadas. El hacer uso de varios caracteres simultáneamente implica, a la hora de la comparación, problemas de análisis multivariable, los cuales serán tratados a continuación.

Si podemos decir que las muestras de individuos de un mismo estadio de crecimiento, procedentes de dos poblaciones que consideramos como diferentes, difieren significativamente para un conjunto de varios caracteres, podremos decir, con bastante verosimilitud, que ambas poblaciones pertenecen a entidades taxonómicas diferentes, en principio especies, siempre y cuando se tengan presentes algunos requisitos de los que a continuación hablaremos. De esta manera, tendremos otro buen procedimiento para discriminar especies, partiendo de individuos de la misma edad muestreados en las poblaciones objeto de nuestro problema.

Tanto para los estudios de comparación de ecuaciones de alometría como para la comparación de muestras de individuos en un mismo estadio de crecimiento, es importante tener presentes los efectos ambientales, puesto que en ambientes diferentes, poblaciones de una misma especie pueden poseer características muy diferentes, tanto en lo que se refiere a sus magnitudes como a las relaciones entre las mismas, hecho,

por otra parte, ya conocido (por ejemplo, GEORGE); de esta manera podríamos interpretar diferencias estadísticamente significativas como cambios taxonómicos cuando en realidad se trata de respuestas a situaciones ambientales diversas; ello ha sido ilustrado con ejemplos actuales, tal como muestra la figura 1, tomada de MAYR (1969). Las relaciones de alometría pueden modificarse si una población de una especie penetra en áreas geográficas cuyo ambiente sea muy diferente al habitual de la especie en una parte importante de su rango geográfico; por tanto, el paleontólogo

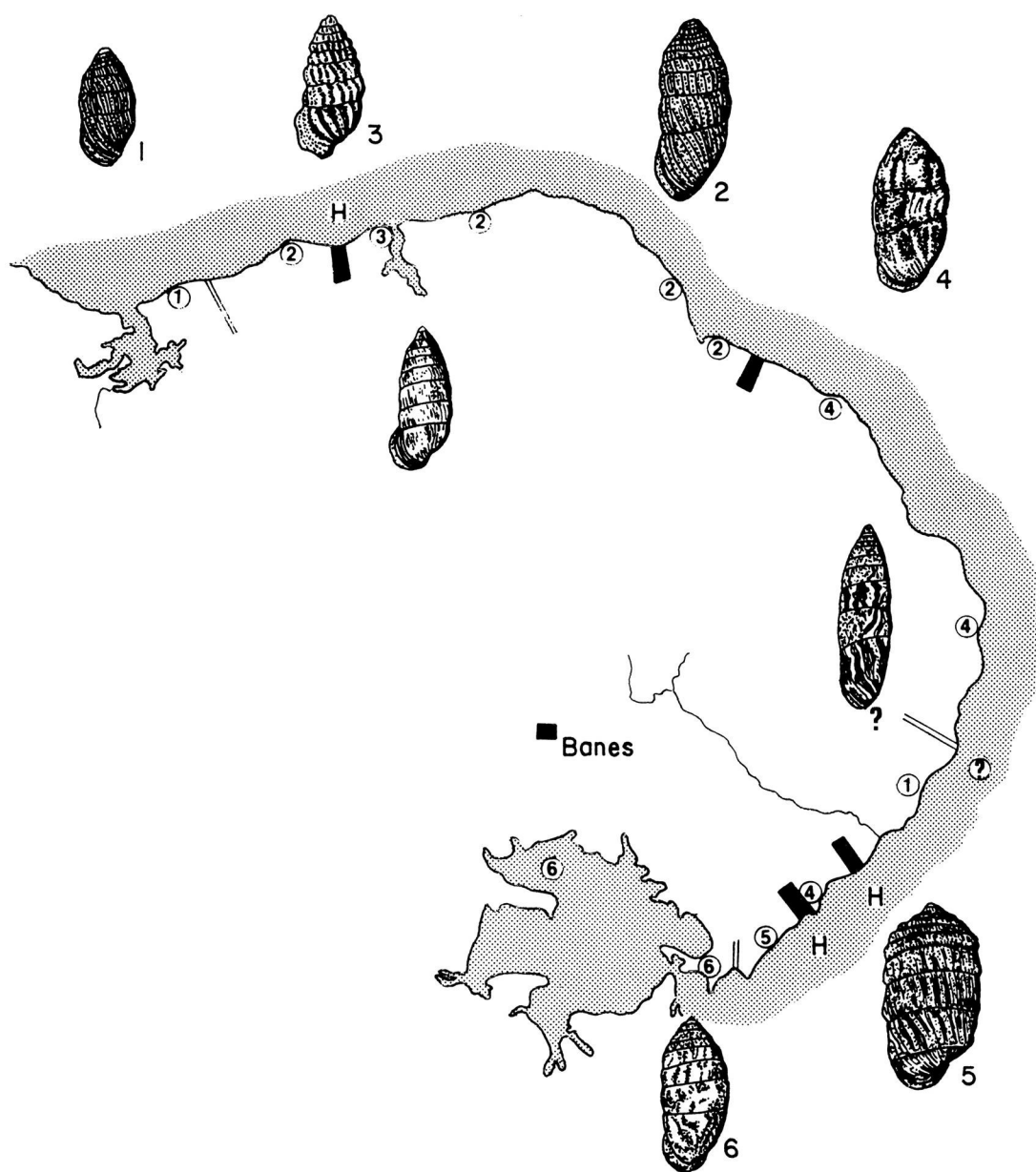


FIG. 1

Las diferencias morfológicas no siempre se corresponden con diferencias taxonómicas; el caso de *Cerion* lo atestigua en el E. de Cuba. Las poblaciones en contacto, a pesar de sus diferencias, se hibridizan (H). Tomado de MAYR (1969)

debe tener muy en cuenta el análisis paleoambiental antes de interpretar sus datos biométricos.

Un último punto de vista hace referencia al análisis de las curvas de supervivencia; la curva de supervivencia, como ya ha sido destacado por muchos autores, refleja los complejos equilibrios que establece la población, como un todo, con su medio; entonces, si en un mismo medio dos poblaciones dan curvas de supervivencia distintas, muy posiblemente será necesario atribuir las a especies distintas. Una aplicación a la separación de dos especies de Gasterópodos mediante las curvas de supervivencia la ha efectuado BERGES (1977).

PROBLEMAS ESTADÍSTICOS IMPLICADOS

El primer problema es la obtención de muestras idóneas para el análisis estadístico de los datos; por la magnitud del tema, no vamos a tratarlo aquí, pero dada su importancia vamos a remitir al lector a KRUMBEIN & GRAYBILL (1965).

Aquí solo vamos a tratar de los problemas concretos que se nos han planteado a lo largo de la exposición del párrafo anterior; en primer lugar, cómo comparar dos ecuaciones de alometría y, en segundo lugar, cómo comparar muestras de individuos de la misma edad o estado de crecimiento mediante el uso simultáneo de varios caracteres medibles.

Comenzaremos abordando el problema de la comparación de las curvas de alometría; el primer problema es el ajuste de las mismas por regresión; sabemos que si utilizamos, en vez de las variables brutas, sus logaritmos, la ecuación de alometría se convierte en una recta:

$$\ln y = \ln a + b \ln x \quad \text{o bien} \quad v = g + b u$$

y el ajuste se efectúa sobre las nuevas variables como un simple problema de regresión lineal, resuelto como programa para ordenadores o pequeñas calculadoras, como la HP 25, etc. De esta manera, b se estima directamente, mientras que a se estimará —a partir de la estimación de g — como e^g .

Por otra parte, la comparación la efectuaremos en base a las variables logarítmicas, ya que cuando existen relaciones de alometría entre dos caracteres, si uno se distribuye normalmente, el otro no lo hace así; en cambio, la transformación logarítmica suele normalizar las distribuciones de los caracteres, dando las *condiciones necesarias para probar hipótesis*, cosa la cual no podría efectuarse con las variables brutas bajo condiciones de crecimiento alométrico.

Una vez efectuada la regresión lineal sobre los logaritmos de los datos, obtendremos estimaciones para a y b . Una primera cuestión importante a plantearse es la de saber si el crecimiento es isométrico; es decir, si $b = 1$. Para ello partiremos del modelo general

$$\Omega : \ln y = \ln a + b \ln x$$

frente al que implica la hipótesis $b = 1$, que es

$$\omega : \ln y = \ln a' + \ln x$$

Si disponemos de las variables brutas tabuladas sobre una muestra de n individuos, tal como muestra la tabla I:

TABLA I

X	x ₁	x ₂	x ₃	x ₄	...	...	...	...	...	x _n
Y	y ₁	y ₂	y ₃	y ₄	...	...	...	...	...	y _n
individuo n.º	1	2	3	4	...	...	...	...	...	n

entonces, la estimación de $\ln a'$ es:

$$\ln a' = 1/n \sum_{i=1}^n (\ln y_i - \ln x_i)$$

Como ya hemos hecho anteriormente, escribimos $\ln x = u$, $\ln y = v$ y $\ln a = g$; a partir de aquí calcularemos las cantidades

$$S_{\Omega} = \sum_{i=1}^n (v_i - g - bu_i)^2$$

$$S_{\omega} = \sum_{i=1}^n (v_i - g' - u_i)^2$$

que son los residuales mínimo-cuadráticos bajo Ω y ω respectivamente; entonces si ω es cierto (isometría entre x e y), la cantidad

$$G = \frac{S_{\omega} - S_{\Omega}}{S_{\Omega} / N-2}$$

que no es más que un caso particular del expuesto por SCHEFFE (1959) o SEAL (1964), se distribuye como una variable F con 1 y $n-2$ grados de

libertad [ver, por ejemplo, TUCKER (1962)]. Cuando ello es así, se cumple que $G \leq F_{\alpha; 1, n-2}$, siendo $F_{\alpha; 1, n-2}$ el valor que da la tabla de la distribución F con 1 y $n-2$ grados de libertad para el nivel de significación α . Si no es así, el crecimiento no podrá ser considerado como isométrico.

Supongamos ahora que deseamos comparar las líneas de regresión correspondientes a dos muestras de individuos tomadas de dos poblaciones 1 y 2, con n_1 individuos de la primera y n_2 individuos para la segunda. Nosotros creemos que dichas poblaciones pertenecen a dos especies diferentes; entonces, si la diferenciación específica ha implicado cambios en las ecuaciones de alometría, éstos no serán detectables a simple vista, puesto que dichas ecuaciones serán, por lo general, diferentes (dos muestras de la misma población darán siempre líneas de regresión diferentes; el problema estriba en saber si la diferencia se debe al azar del muestreo o a que realmente se deba a que se trate de dos *poblaciones diferentes*). El procedimiento del cálculo se llevará a cabo como sigue (CUADRAS y SÁNCHEZ, 1977): sea

$$v = g_1 + b_1 u \quad (\text{calculada sobre la muestra de la población 1})$$

$$v = g_2 + b_2 u \quad (\text{calculada sobre la muestra de la población 2})$$

y sobre ellas calcularemos los residuales mínimo-cuadráticos

$$S_1 = \sum_{i=1}^{n_1} (v_i - g_1 - b_1 u_i)^2$$

$$S_2 = \sum_{i=1}^{n_2} (v_i - g_2 - b_2 u_i)^2$$

y luego se calcula una línea de regresión como si todos los individuos procedieran de una misma población ($n_1 + n_2$ individuos), que denominaremos

$$v = g + bu$$

cuyo residual será

$$S = \sum_{i=1}^{n_1 + n_2} (v_i - g - bu_i)^2$$

Pues bien, la cantidad

$$C = \frac{(S - S_1 - S_2)/2}{(S_1 + S_2)/(n_1 + n_2 - 4)}$$

de ser cierta la hipótesis de que ambas líneas de regresión coinciden, es una variable con distribución F con 2 y $n_1 + n_2 - 4$ grados de libertad, lo cual significa que si $F_{\alpha; 2, n_1 + n_2 - 4}$ es el valor de la tabla de la distribución F para tales grados de libertad y nivel de significación α , se habrá que cumplir que $C \leq F_{\alpha; 2, n_1 + n_2 - 4}$ y, en caso contrario, habremos de decidir que ambas líneas de regresión difieren significativamente.

Con todo esto resolvemos los problemas estadísticos que surgían cuando tratábamos de discriminar especies basándonos en consideraciones sobre el crecimiento alométrico.

La comparación multivariable por estadios de crecimiento nos va a originar otros problemas; sean dos poblaciones 1 y 2, de las cuales tenemos una muestra con n_1 individuos de la 1 y con n_2 individuos de la 2 en el mismo estadio de crecimiento. En cada individuo medimos p caracteres $X_1, \dots, X_p$ (longitud mayor, grosor, etc.). Estas variables las transformaremos en sus logaritmos neperianos ($Y_i = \ln X_i$) que tenderán a dar una distribución normal multivariable; para cada muestra daremos las tablas expresadas en tabla II:

TABLA II

Muestra 1				Muestra 2			
Individuo n.º	Y_1		Y_p	Individuo n.º	Y_1		Y_p
1	Y_{11}		Y_{1p}	1	Y'_{11}		Y'_{1p}
2	Y_{21}		Y_{2p}	2	Y'_{21}		Y'_{2p}
.				.			
.	...		...	.	...		...
n_1	$Y_{n_1 1}$		$Y_{n_1 p}$	n_2	$Y'_{n_2 1}$		$Y'_{n_2 p}$
Medias	$\bar{Y}_1$		$\bar{Y}_p$	Medias	$\bar{Y}'_1$		$\bar{Y}'_p$

Al mismo tiempo, estimaremos las covarianzas de las variables dos a dos en cada muestra y formaremos las respectivas matrices de cova-

rianza muestral S_1 y S_2 [véase MORRISON (1967), capítulo 3, sección 3.5]. Si llamamos vector de medias para la población 1 a

$$\vec{\bar{Y}}^1 = \begin{bmatrix} \bar{y}_1 \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \bar{y}_p \end{bmatrix}$$

y para la población 2

$$\vec{\bar{Y}}^2 = \begin{bmatrix} \bar{y}'_1 \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \bar{y}'_p \end{bmatrix}$$

Ambas poblaciones las compararemos por sus distancias entre los extremos de ambos vectores de medias (los valores «centrales» de las poblaciones en un espacio de p dimensiones); si esta distancia podemos afirmar que es nula, las poblaciones coincidirán para tales caracteres; si no, no. No obstante, para poder probar esta hipótesis, necesitaremos probar previamente otra: la de igualdad de matrices de covarianza en las poblaciones 1 y 2 a partir de las matrices de covarianza muestrales; para ello formaremos el determinante de la matriz S_1 , que denominaremos Δ_1 , y el de la S_2 , que denominaremos Δ_2 ; construiremos, a su vez, la matriz

$$S = \frac{1}{n_1 + n_2 - 2} [(n_1 - 1) S_1 + (n_2 - 1) S_2]$$

y calcularemos su determinante, que denominaremos Δ . A partir de aquí calcularemos la cantidad

$$\Psi = -2 \left[1 - \left\{ \sum_{i=1}^2 \frac{1}{n_i - 1} - \frac{1}{n_1 + n_2 - 2} \right\} \frac{2p^2 + 3p - 1}{6(p + 1)} \right] \ln \left[\frac{\prod_{i=1}^2 \frac{n_i - 1}{\Delta_i}}{\frac{\Delta}{2}} \right]$$

que si ambas *matrices desconocidas* son iguales se distribuye como una variable χ^2 con $p(p+1)/2$ grados de libertad (caso particular del expuesto por SEAL (op. cit.), lo que quiere decir que si $\chi^2_{\alpha; p(p+1)/2}$ es el valor

de la tabla de χ^2 para tales grados de libertad y nivel de significación α ,

se ha de cumplir que $\Psi \leq \chi^2_{\alpha; p(p+1)/2}$ y si no es así, la hipótesis no

es cierta y no podemos pasar a probar la igualdad de los vectores de medias.

Verificada la igualdad de matrices de covarianza, podemos pasar a probar la de los vectores de medias. Dicha prueba se efectúa así: se forma la cantidad

$$T^2 = \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2} (\vec{Y}^1 - \vec{Y}^2)' S^{-1} (\vec{Y}^1 - \vec{Y}^2)$$

y con ella se construye el estadístico

$$\mathcal{F} = \frac{n_1 + n_2 - p - 1}{(n_1 + n_2 - 2) p} T^2$$

Obsérvese que $(\vec{Y}^1 - \vec{Y}^2)' S^{-1} (\vec{Y}^1 - \vec{Y}^2)$ es la distancia entre los extremos de $\vec{Y}^1$ e $\vec{Y}^2$ en el espacio de p dimensiones en que son representados. Si tal distancia entre los extremos de los verdaderos valores medios *desconocidos* es 0, entonces $\mathcal{F}$ se distribuye como F con p y $n_1 + n_2 - p - 1$ grados de libertad; lo que es decir: si $\mathcal{F} \leq F_{\alpha; p, n_1+n_2-p-1}$ podemos decidir que la hipótesis es cierta; es decir, que los verdaderos valores medios no se distinguen; si $\mathcal{F}$ es mayor, entonces podemos decidir que los valores medios para una población y la otra son claramente distintos y que ambas poblaciones pueden ser distinguidas mediante ellos.

EL CASO DE LA DIFERENCIACION DE *Nassarius semistriatus* (BROCCHI, 1814) Y *N. elatus* (GOULD, 1845)

Introducción a la problemática y estudios anteriores

Como muy bien indican ADAM & GLIBERT (1974), la especie *Nassarius semistriatus* (BROCCHI, 1814) ha sido muy a menudo confundida con otras pertenecientes al género *Nassarius*; dichos autores observaron que la mayor parte de especies determinadas como *Nassarius semistriatus* corresponden a *Nassarius elatus* (GOULD, 1845), especie relativamente común, que ha sido prácticamente ignorada tanto por los zoólogos como por los paleontólogos, apareciendo en el Mioceno medio y siendo muy frecuente en el mar Mediterráneo.

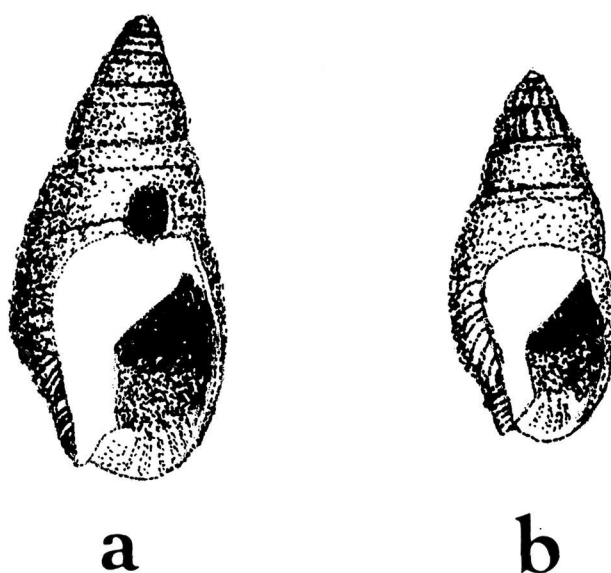


FIG. 2

a, *Nassarius semistriatus* (BROCCHI, 1814); b, *Nassarius elatus* (GOULD, 1845)

La presencia de *N. semistriatus* como de *N. elatus* en los mismos niveles del Plioceno del Empordá nos impulsó a realizar un estudio biométrico para ver si la diferenciación realizada por ADAM & GLIBERT a partir de caracteres morfológicos, venía corroborada por el estudio biométrico que a continuación acompañamos. Los ejemplares empleados para el estudio proceden de las arcillas azules que aparecen en la base del afloramiento pliocénico del cementerio de Ciurana (Girona, Catalunya) (MARTINELL, 1973, 1976); para su recolección se ha tomado una muestra aleatoria puntual, proporcionándonos 60 individuos atribuibles a *N. semistriatus* y 141 a *N. elatus*. MARTINELL (1976) hizo un estudio tafonómico del

afloramiento a muestrear para el estudio de estas poblaciones, viendo que: 1) No hay fenómenos de selección dinámica de materiales. 2) No parece haber fenómenos de selectividad química en la fosildiagénesis, por lo que se deduce que la estructura de las antiguas poblaciones estaría poco modificada por los procesos tafonómicos y se podrían efectuar sobre ellas estudios paleobiológicos. Asimismo, MARTINELL (1976) hizo un análisis univariable de las poblaciones; los resultados de dichos análisis los presentamos a continuación.

TABLA III

	E ₅	E ₄	E ₃	E ₂
M _H	—	12,81	10,46	5,07
$\overline{H}$	12,26	9,84	7,09	4,51
m _H	—	7,708	5,26	4,04
S _H ²	—	62,93	56,33	0,547
M _{hv}	—	8,46	7,42	4,04
$\overline{hv}$	7,90	6,95	5,32	3,57
m _{hv}	—	5,45	4,14	3,19
S _{hv} ²	—	17,05	24,09	0,371
M _A	—	5,54	5,26	2,82
$\overline{A}$	5,26	4,78	3,81	2,66
m _A	—	4,04	3,01	2,35
S _A ²	—	7,78	11,48	0,147
n	1	26	30	3

Siendo:

n = el número de individuos por estadio de crecimiento.

$\overline{H}$ = media aritmética de H, siendo H la altura total de la concha.

S_H² = la varianza muestral de H.

$\overline{hv}$ = media aritmética de hv, siendo hv la altura de la última vuelta.

S_{hv}² = varianza muestral de hv.

$\overline{A}$ = media aritmética de A, siendo A el diámetro máximo de la última vuelta.

S_A² = varianza muestral de A.

Además, se da el valor máximo (M) y el mínimo (m) observado para cada variable en cada estadio.

El estudio será verificado separadamente para cada estadio de crecimiento; hemos tomado convencionalmente como estadio de crecimiento el número de vueltas de espira, siguiendo el método utilizado por DE RENZI (1967) y MARTINELL y CUADRAS (1977).

El número de individuos de *Nassarius semistriatus* medidos es de 60. En la tabla III se da el máximo, el mínimo, valor medio y la varianza muestral para cada estadio de crecimiento.

Los intervalos confidenciales al 90 por 100 para estas magnitudes están representados en la tabla IV.

TABLA IV

<i>Estadio 4</i>	<i>Estadio 3</i>	<i>Estadio 2</i>
$9,30 \leq \mathcal{E}(H) \leq 10,58$	$6,58 \leq \mathcal{E}(H) \leq 7,60$	$3,22 \leq \mathcal{E}(H) \leq 5,80$
$6,62 \leq \mathcal{E}(hv) \leq 7,28$	$4,98 \leq \mathcal{E}(hv) \leq 5,66$	$2,50 \leq \mathcal{E}(hv) \leq 4,64$
$4,56 \leq \mathcal{E}(A) \leq 5,00$	$3,58 \leq \mathcal{E}(A) \leq 4,04$	$1,99 \leq \mathcal{E}(A) \leq 3,33$
$1,56 \leq \sigma_H^2 \leq 4,80$	$1,23 \leq \sigma_H^2 \leq 3,52$	$0,074 \leq \sigma_H^2 \leq 3,52$
$0,42 \leq \sigma_{hv}^2 \leq 1,30$	$0,50 \leq \sigma_{hv}^2 \leq 1,51$	$0,05 \leq \sigma_{hv}^2 \leq 7,33$
$0,19 \leq \sigma_A^2 \leq 0,59$	$0,25 \leq \sigma_A^2 \leq 0,72$	$0,019 \leq \sigma_A^2 \leq 2,9$

$\mathcal{E}(hv)$ = esperanza de hv , σ_H^2 = Varianza de hv .

$\mathcal{E}(H)$ = esperanza de H , σ_{hv}^2 = Varianza de H .

$\mathcal{E}(A)$ = esperanza de A , σ_A^2 = Varianza de A .

El número de individuos de *Nassarius elatus* medidos es de 141, siendo las características muestrales las representadas en la tabla V.

Los intervalos confidenciales al 90 por 100 para estas magnitudes los expresamos en la tabla VI.

El estudio comparativo entre las dos poblaciones se ha realizado por estadios de crecimiento separadamente; los estadios de crecimiento comparados han sido el 4 vueltas y el 3 vueltas; los demás estadios no se han comparado debido a que se poseían muy pocos individuos pertenecientes a ellos.

TABLA V *

	E ₆	E ₅	E ₄	E ₃	E ₂	E ₁
M _H	16,14	13,84	13,37	7,80	5,35	3,10
$\overline{\text{H}}$	13,54	10,72	8,89	5,98	4,07	2,92
m _H	10,76	8,24	6,11	4,51	3,00	2,75
S ² _H	2,4569	2,4076	4,4237	0,7296	0,3805	0,0307
M _{hν}	11,17	9,29	9,11	5,92	4,13	2,63
$\overline{\text{h}\nu}$	9,34	7,62	6,49	4,57	3,16	2,51
m _{hν}	7,06	5,9	4,7	3,29	2,35	2,35
S ² _{hν}	1,4888	0,7843	1,9192	0,4221	0,2154	0,0206
M _A	7,55	6,93	6,20	4,32	2,82	2,06
$\overline{\text{A}}$	6,26	5,17	4,35	3,25	2,39	1,97
m _A	4,97	4,06	3,10	2,16	1,78	1,88
S ² _A	0,7387	0,4191	0,6646	0,1837	0,0881	0,0088
n	8	32	35	48	15	3

* Mismos símbolos que en la tabla III.

TABLA VI *

Estadio 6	Estadio 5	Estadio 4
$12,22 \leq \mathcal{E}(\text{H}) \leq 14,86$	$10,16 \leq \mathcal{E}(\text{H}) \leq 11,28$	$8,18 \leq \mathcal{E}(\text{H}) \leq 9,60$
$8,32 \leq \mathcal{E}(\text{h}\nu) \leq 10,36$	$7,30 \leq \mathcal{E}(\text{h}\nu) \leq 7,94$	$6,02 \leq \mathcal{E}(\text{h}\nu) \leq 6,96$
$5,54 \leq \mathcal{E}(\text{A}) \leq 6,98$	$4,94 \leq \mathcal{E}(\text{A}) \leq 5,40$	$4,07 \leq \mathcal{E}(\text{A}) \leq 4,63$
$1,07 \leq \sigma^2_{\text{H}} \leq 10,17$	$1,58 \leq \sigma^2_{\text{H}} \leq 4,22$	$2,62 \leq \sigma^2_{\text{H}} \leq 8,67$
$0,65 \leq \sigma^2_{\text{h}\nu} \leq 0,16$	$0,52 \leq \sigma^2_{\text{h}\nu} \leq 1,38$	$1,14 \leq \sigma^2_{\text{h}\nu} \leq 3,76$
$0,32 \leq \sigma^2_{\text{A}} \leq 3,05$	$0,28 \leq \sigma^2_{\text{A}} \leq 0,74$	$0,39 \leq \sigma^2_{\text{A}} \leq 1,30$

<i>Estadio 3</i>	<i>Estadio 2</i>	<i>Estadio 1</i>
$5,73 \leq \mathcal{E}(H) \leq 6,23$	$3,73 \leq \mathcal{E}(H) \leq 4,41$	$2,47 \leq \mathcal{E}(H) \leq 3,37$
$4,38 \leq \mathcal{E}(hv) \leq 4,76$	$2,91 \leq \mathcal{E}(hv) \leq 3,41$	$2,16 \leq \mathcal{E}(hv) \leq 2,86$
$3,13 \leq \mathcal{E}(A) \leq 3,37$	$2,22 \leq \mathcal{E}(A) \leq 2,56$	$1,76 \leq \mathcal{E}(A) \leq 2,19$
$0,52 \leq \sigma_H^2 \leq 1,07$	$0,20 \leq \sigma_H^2 \leq 0,94$	$0,008 \leq \sigma_H^2 \leq 1,21$
$0,30 \leq \sigma_{hv}^2 \leq 0,62$	$0,11 \leq \sigma_{hv}^2 \leq 0,53$	$0,005 \leq \sigma_{hv}^2 \leq 0,814$
$0,13 \leq \sigma_A^2 \leq 0,27$	$0,04 \leq \sigma_A^2 \leq 0,21$	$0,002 \leq \sigma_A^2 \leq 0,347$

* Mismos símbolos que en tabla IV.

Para el estadio 4, las magnitudes que parecen ser normales para ambas poblaciones son hv y H .

La relación $F = \frac{S_1^2}{S_2^2}$ aplicada a hv nos da $F = \frac{S_{hve}^2}{S_{hvs}^2} = 2,81$, siendo S_{hve}^2 la varianza muestral de hv en *Nassarius elatus* y S_{hvs}^2 la varianza muestral de hv en *N. semistriatus*, en ambos casos para el estadio 4.

El valor $F = 2,81$ supera el valor $F_{0,01; 34,25}$ encontrado en las tablas; éstos nos indicarían que hay una diferencia en las dos distribuciones de hv para *N. elatus* y *N. semistriatus* en el estadio 4.

La relación $F = \frac{S_1^2}{S_2^2}$ aplicada a H se comporta de la siguiente manera: $F = \frac{S_{He}^2}{S_{Hs}^2} = 1,75$, siendo S_{He}^2 la varianza muestral de H para *N. elatus* y S_{Hs}^2 la varianza muestral de H para *N. semistriatus*, en ambos casos para el estadio 4.

El valor $F = 1,75$ es inferior al valor $F_{0,01; 34,25}$ encontrado en las tablas, por lo cual podemos aceptar la igualdad de varianzas y verificar si las esperanzas son iguales o no; para ello aplicaremos el siguiente test:

$$t = \frac{\bar{H}_s - \bar{H}_e}{\sqrt{\frac{\Delta s + \Delta e}{N_1 + N_2 - 2} \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right)}} = 2,14$$

siendo $t_{0,01;59} = 2,7 \Rightarrow t < t_{0,01;59}$

lo que nos indica que las esperanzas no difieren significativamente.

Para el estadio 3 la única magnitud que parece normal para ambas poblaciones es H.

La relación $F = \frac{S_1^2}{S_2^2}$ aplicada a H nos da $F = \frac{S_{Hs}^2}{S_{He}^2} = 2,66$, sien-

do S_{Hs}^2 la varianza muestral H en *Nassarius semistriatus* y S_{He}^2 la varianza muestral H para *N. elatus*, en ambos casos para el estadio 3.

El valor $F = 2,66$ supera al valor de $F_{0,01;29,47}$ encontrados en las tablas, lo cual nos indica que hay diferencia de las dos distribuciones de H por *N. elatus* y *N. semistriatus* para el estado de crecimiento 3.

Uso de los conceptos y métodos expuestos en este trabajo al caso de Nassarius semistriatus y N. elatus

El uso de los criterios hasta ahora expuestos nos va a permitir trabajar con: 1) ecuaciones de alometría, y 2) comparación multivariable de los estadios de crecimiento entre ellos. Hemos trabajado sobre los mismos ejemplares del estudio descrito anteriormente.

Los dos estadios que podemos comparar multivariadamente son los de tres y cuatro vueltas, respectivamente, ya que cada uno de ellos posee suficiente número de individuos para cada especie. Para la comparación de las curvas de alometría contamos con 59 individuos medidos de *N. semistriatus* y 140 de *N. elatus*.

TABLA VII

<i>N. elatus</i>	<i>N. semistriatus</i>	C	G
$A = 0.803 H^{0.782}$	$A = 0.904 H^{0.729}$	$C = 2.43 (A, H)$	$G_s = 155.98$ $G_e = 341.72$
$A = 0.856 h_v^{0.881}$	$A = 0.904 h_v^{0.860}$	$C = 3.09 (A, h_v)$	$G_s = 20.63$ $G_e = 129.47$
$h_v = 0.934 H^{0.885}$	$h_v = 1.077 H^{0.812}$	$C = 4.48 (h_v, H)$	$G_s = 46.47$ $G_e = 133.55$

NOTA.—Los símbolos G_s y G_e corresponden a *N. semistriatus* y a *N. elatus* respectivamente.

Hemos calculado las relaciones de alometría entre estas magnitudes dos a dos para las poblaciones de ambas especies; el resultado viene en la tabla VII.

En primer lugar, vamos a analizar si los crecimientos son isométricos o alométricos en ambas especies; si nos fijamos en los valores de G_s y de G_e , veremos que superan muy ampliamente $F_{0.01;1,138}$ y $F_{0.01;1,57}$, que son, respectivamente, del orden de 6 y 7. Por tanto, hemos de decidir, sin casi ninguna duda, que el crecimiento de ninguna de las tres magnitudes con respecto a las otras tres *es alométrico y no isométrico* (véanse figuras 3 y 4).

Por otra parte, se trata de saber si las tres ecuaciones de alometría para las dos especies se superponen o no; para ello usaremos el estadístico C definido anteriormente; para 2 y 195 grados de libertad tenemos

$$p[C > 2.43] = 0.091$$

$$p[C > 3.09] = 0.048$$

$$p[C > 4.48] = 0.012$$

de aquí podemos ver que con un nivel de significación α igual a 0.092 podríamos rechazar las tres hipótesis de superposición y afirmar que las relaciones de alometría son diferentes, ya que $C > F_{0.092;2,159}$ en los tres casos; para un nivel de significación más restrictivo ($\alpha = 0.050$) podríamos rechazar las dos últimas, ya que $C < F_{0.050;2,195}$ para dichas dos ecuaciones; sin embargo, el nivel 0.01, que consideraríamos óptimo, no lo alcanzamos en ninguno de los tres casos y pensamos que es dudoso rechazar la hipótesis de superposición de las ecuaciones de alometría de las dos especies. Por tanto, *es dudosa la separación de estas dos especies en base a diferencias de sus relaciones alométricas*. Estas probabilidades no han podido ser obtenidas en las tablas de la distribución F y han sido calculadas mediante el Stat Pac 1, programa 12, de las calculadoras HP-67/HP-97.

La comparación de los estadios de crecimiento de tres vueltas y de cuatro vueltas nos lleva a los resultados expuestos en la tabla VIII.

Al estar las tres magnitudes $\ln H$, $\ln A$ y $\ln h_v$ muy correlacionadas, hemos decidido efectuar el análisis en base a dos de ellas y no a las tres, más para ilustrar el método que por necesidad, pues cada magnitud informa altamente acerca de las otras dos, como puede observarse en las gráficas que los relacionan dos a dos (con haber efectuado un estudio univariable hubiera bastado).

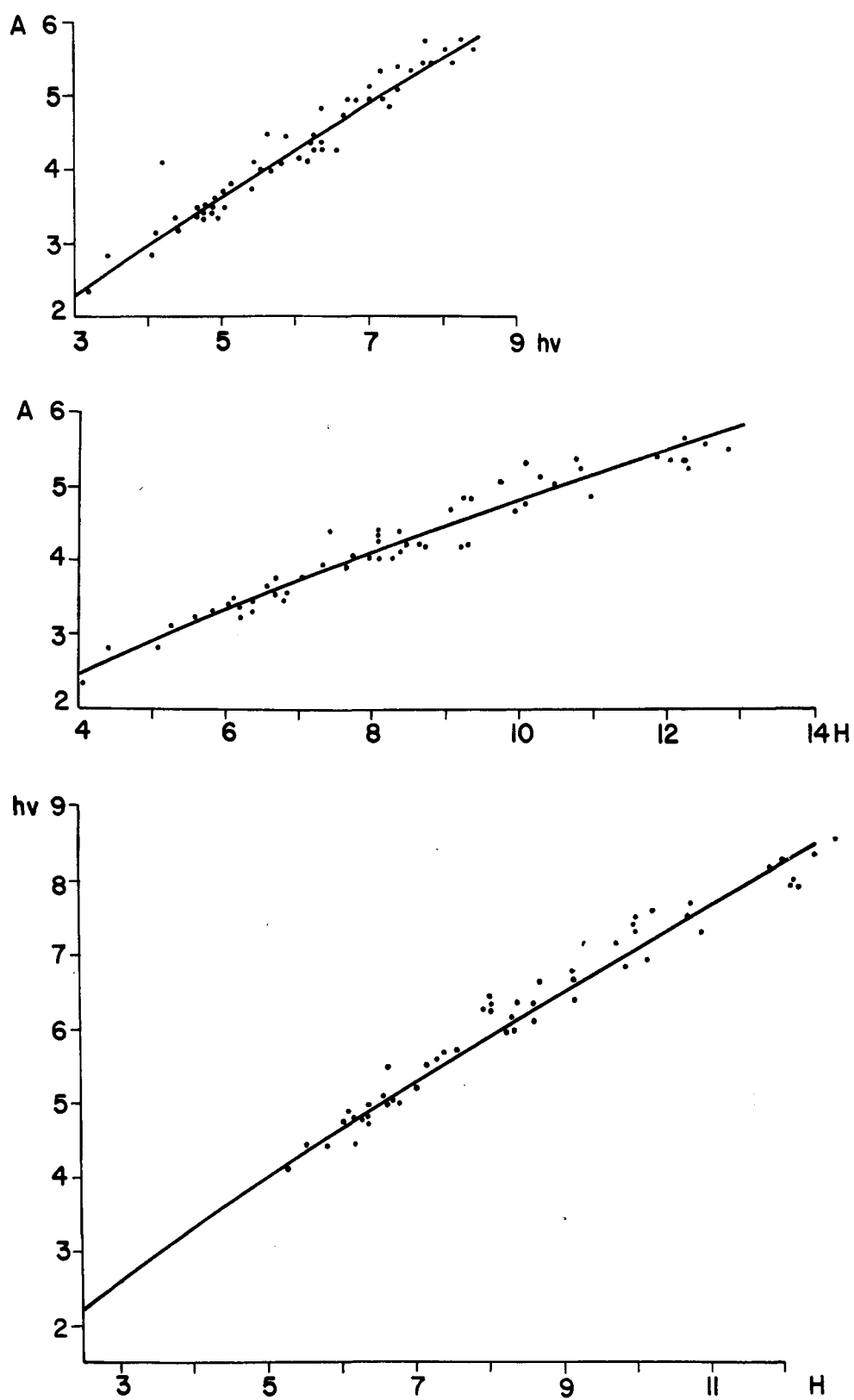


FIG. 3

Relaciones entre las magnitudes $h\nu$, H , A para *Nassarius semistriatus* (BROCCHI, 1814)

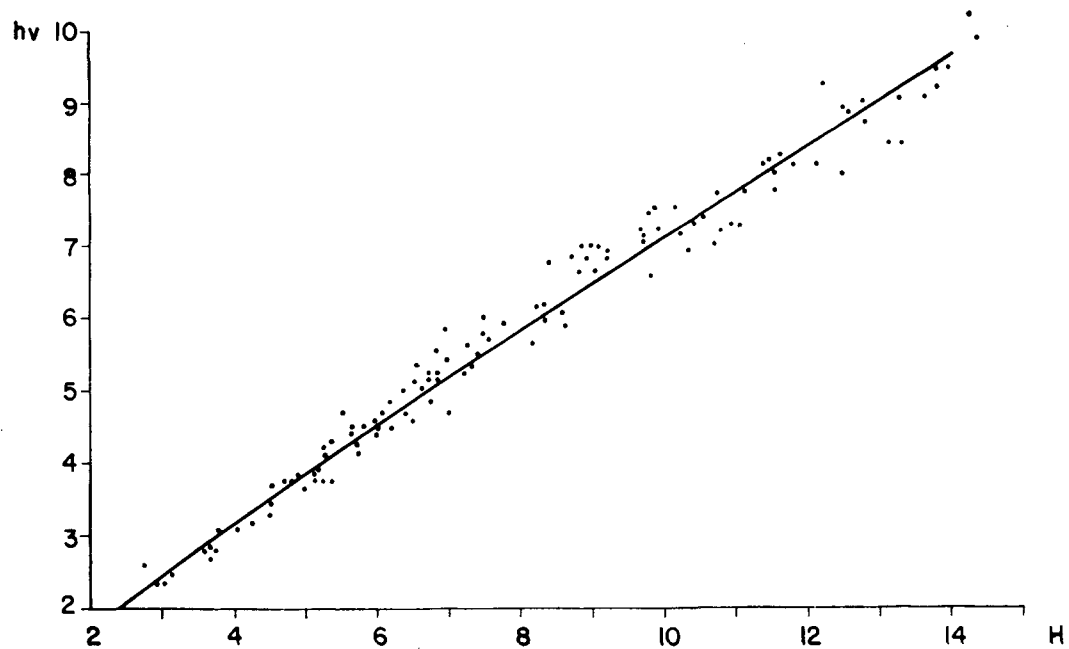
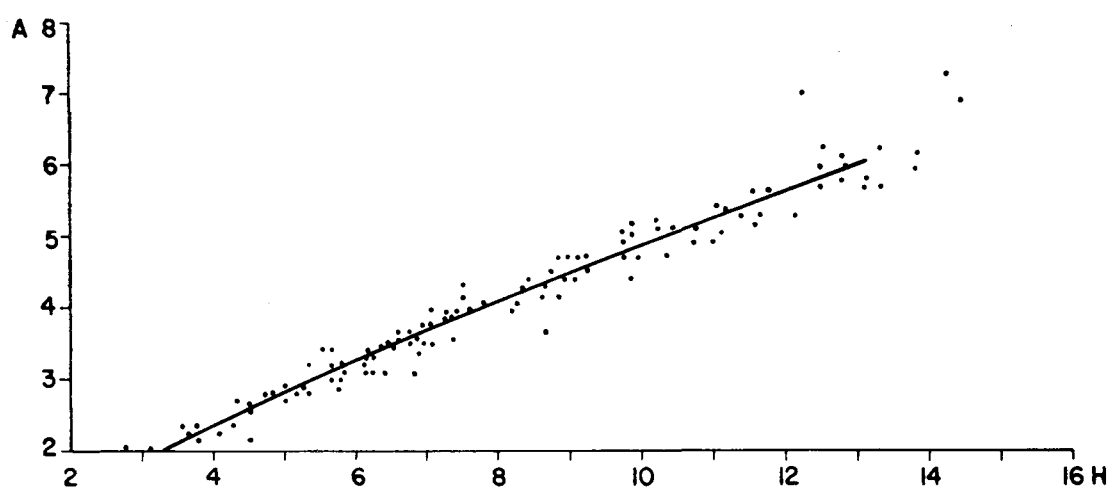
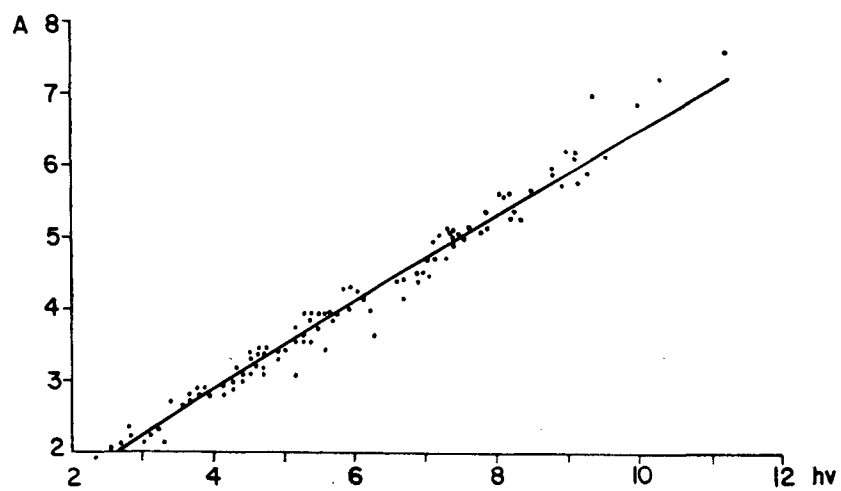


FIG. 4
Relación entre las magnitudes H , $h\nu$, A para *N. elatus* (GOULD, 1845)

TABLA VIII

Estadio	Datos	<i>N. elatus</i>	<i>N. semistriatus</i>
Cuatro vueltas	$\left[\begin{array}{c} \overline{\ln H} \\ \overline{\ln h_v} \end{array} \right]$	$\left[\begin{array}{c} 2.145 \\ 1.834 \end{array} \right]$	$\left[\begin{array}{c} 2.284 \\ 1.932 \end{array} \right]$
	n_1	34	26
	S	$\left[\begin{array}{cc} 0.0368 & 0.0291 \\ 0.0291 & 0.0252 \end{array} \right]$	
	Ψ	9.47	$(\chi^2_{0.01,3} = 11.3)$
	$\mathfrak{F}$	4.17	
Tres vueltas	$\left[\begin{array}{c} \overline{\ln H} \\ \overline{\ln h_v} \end{array} \right]$	$\left[\begin{array}{c} 1.782 \\ 1.512 \end{array} \right]$	$\left[\begin{array}{c} 1.954 \\ 1.662 \end{array} \right]$
	n_1	48	29
	S	$\left[\begin{array}{cc} 0.0249 & 0.0223 \\ 0.0223 & 0.0229 \end{array} \right]$	
	Ψ	16.65	$(\chi^2_{0.01,3} = 11.3)$
	$\mathfrak{F}$	No se calcula al no haber igualdad de matrices de covarianza (ver texto).	

Del análisis de la tabla concluimos que para el estadio de cuatro vueltas, las matrices de covarianza son iguales (Ψ es mucho menor que $\chi^2_{0.01,3}$); por otra parte, hemos calculado para una variable F con 2 y 57 grados de libertad, $P[\mathfrak{F} > 4.17]$ y su valor es 0.020; si tomamos un nivel de significación $\alpha = 0.021$, podemos decir que los verdaderos valores medios se distinguen, puesto que $\mathfrak{F} > F_{0.021;2,57}$; en cambio, para $\alpha = 0.01$, los verdaderos valores medios no se distinguen; entonces, dudosamente podríamos decir que ambas especies se distinguen simultáneamente por los valores medios de $\ln H$ y $\ln h_v$.

En cambio, para el estadio de tres vueltas, las matrices de covarianza verdaderas difieren significativamente (el valor de Ψ es mucho mayor que $\chi^2_{0.01,3}$), y por tanto no se puede calcular $\mathfrak{F}$, tal como ya dijimos. De aquí se concluye que la forma de distribución simultánea de $\ln H$ y $\ln h_v$ es diferente para el estadio de tres vueltas de una especie y de la otra; por tanto, ambas especies podríamos distinguirlas por la forma de la dis-

tribución del estadio de tres vueltas [dos elipses cuyos ejes estarían orientados de manera diferente; véase, para más detalles, CUADRAS, CAMPA & MONTORIOL (1972)].

Este resultado confirma unas hipótesis emitidas ya anteriormente (DE RENZI, 1972) de que la forma y la ornamentación de las primeras vueltas de espira eran las que marcarían la afinidad o la no afinidad entre especies de Gasterópodos, ya que las últimas vueltas podían poseer fuertes convergencias en especies diferentes; esto se cumple aquí, ya que son los primeros estadios de crecimiento los que poseen una ornamentación diferente, lo cual es acusado, por otra parte, por el estudio biométrico (diferencia estadísticamente significativa de matrices de covarianza para el estadio de tres vueltas de ambas especies; por otra parte, la ornamentación tiende a igualarse posteriormente, y el análisis estadístico confirma una convergencia (las dos especies son dudosamente distinguibles a partir del estadio de cuatro vueltas).

Un último punto a tener en cuenta sería la forma de la curva de supervivencia de ambas especies; ya se dijo cómo se obtuvo la muestra que contenía a ambas y podemos suponer bien la identidad ambiental. La tabla IX, efectuada según los procedimientos descritos por RAUP & STANLEY (1971), nos muestra los datos siguientes:

TABLA IX

<i>N. elatus</i> (GOULD, 1845)				
x	n _x	s _x	S _x	In S _x
1	3	141	1.000	6,91
2	15	138	979	6,89
3	48	123	872	6,77
4	35	75	532	6,28
5	32	40	284	5,65
6	8	8	57	4,04

<i>N. semistriatus</i> (BROCCHI, 1814)				
x	n _x	s _x	S _x	In S _x
1	0	60	1.000	6,91
2	3	60	1.000	6,91
3	30	57	950	6,86
4	26	27	450	6,11
5	1	1	17	2,83

x = número de vueltas; n_x = número de individuos.

s_x = supervivientes al comienzo del estadio.

S_x = supervivientes sobre un colectivo inicial de mil individuos.

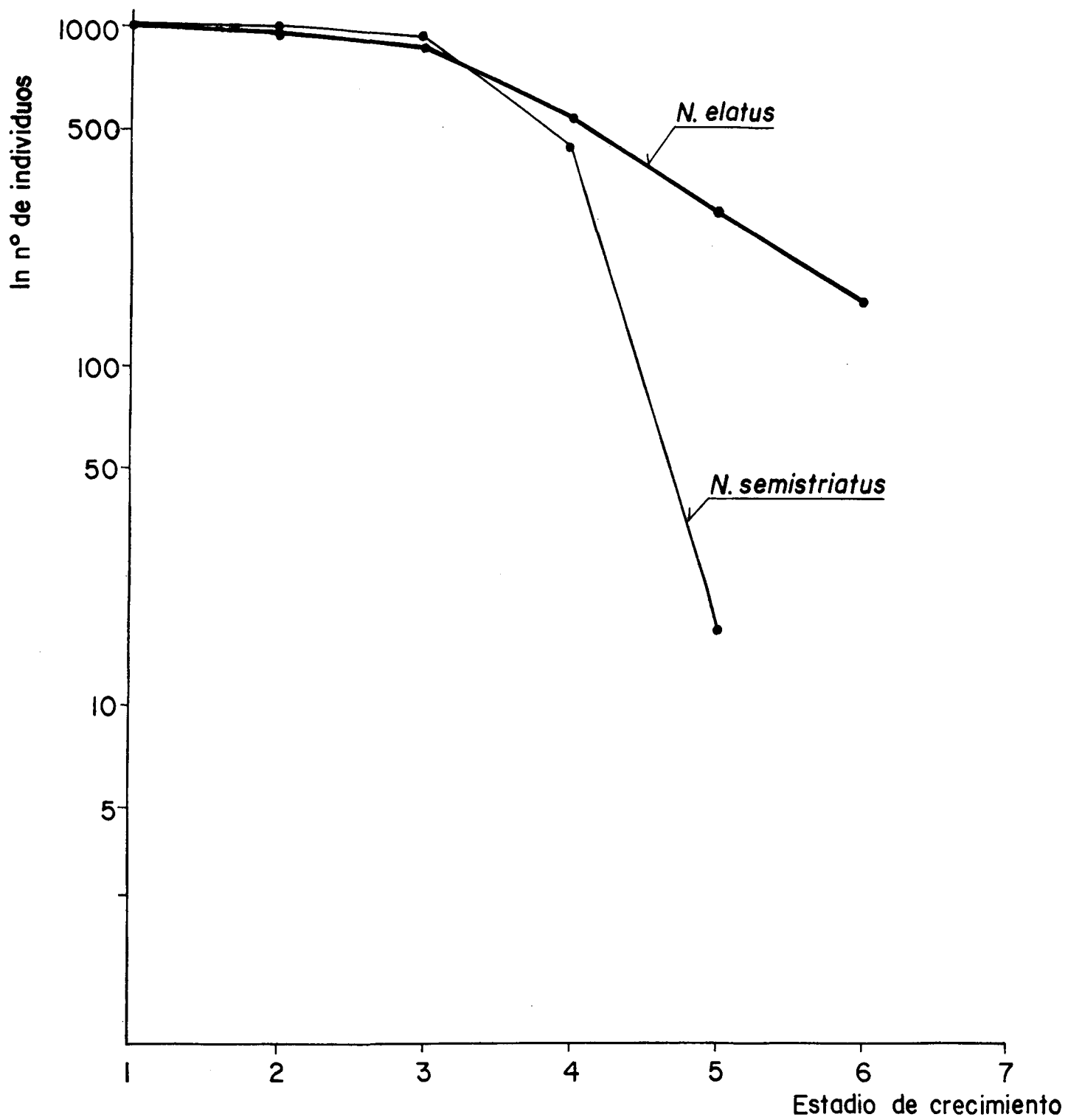


FIG. 5
Curvas de supervivencia para *N. elatus* (GOULD, 1845) y *N. semistriatus* (BROCCHI, 1814)

y la figura 5, con el eje de los supervivientes a escala logarítmica, nos muestra el comienzo de una fuerte divergencia a partir del estadio de cuatro vueltas para ambas curvas de supervivencia; al mismo tiempo, *N. semistriatus* no parece contar con individuos de seis vueltas y, asimismo, *N. elatus* parece poseer una tasa de mortalidad más constante; cierto que las protoconchas no han podido ser contadas, a pesar de que existen; si se pudieran contar, observaríamos posiblemente una fuerte caída de las curvas, con una muy baja mortalidad entre una y tres vueltas (los de una vuelta serían los individuos que se han asentado sobre el fondo y han superado la fase larvaria). Esta diferencia de comportamiento de la dinámica de la población no creemos que se pueda confundir con efectos bioestratigráficos de transporte selectivo, pues ya hemos visto que los tamaños a partir del estadio de cuatro vueltas pueden aceptarse como iguales y es a partir de entonces, justamente, cuando aparecen divergencias en las dos curvas de supervivencia (una corriente capaz de arrastrar una de las especies para esa talla, las arrastraría indiscriminadamente); entonces pensamos que se trate, más bien, de diferencias debidas a la dinámica poblacional, sobre la cual es muy probable que influyeran los predadores, tal como demuestran los orificios troncocónicos que aparecen sobre las conchas.

CONCLUSIONES

El presente trabajo nos lleva a concluir una serie de afirmaciones que deben ser, en todo momento, debidamente matizadas y no aplicarlas como una simple rutina, que es el más grave defecto en que puede incurrir un científico en el desarrollo de sus investigaciones.

Podemos afirmar, en primer lugar, que guiándonos por criterios morfológicos y bioestadísticos —estos últimos directamente ligados a los primeros, que siempre son prioritarios—, podemos llegar, tras una valoración ponderada de los mismos, a distinguir con bastante fiabilidad las especies.

Por lo tanto, en el caso de la especie paleontológica, en que solamente contamos con la morfología de sus partes duras, podemos obtener discriminaciones con credibilidad si las partes duras están íntimamente asociadas y correlacionadas con el animal vivo que las habitó o que las contuvo.

Dentro de la morfología, el desarrollo de la forma adulta a lo largo del crecimiento, es decir, su ontogenia, juega un papel primordial; el paleontólogo puede disponer de series de fósiles procedentes de sus paleo-

demes o poblaciones fósiles y observar dicho desarrollo. Las diferencias cualitativas y cuantitativas en el desarrollo de los individuos de tales poblaciones suele tener significación como diferencia sistemática.

Estableciendo las series de individuos representativas del crecimiento de los fósiles bajo nuestra consideración, será importante dividirlos en fases o estadios (edades relativas en principio, aunque a veces es posible llegar a dar edades absolutas) y comparar las poblaciones, que creemos atribuibles a especies diferentes, por estadios similares de su crecimiento. Estas diferencias, cuando se dan en los primeros estadios, suelen ser muy indicativas de diferenciación taxonómica, tanto a nivel cualitativo como cuantitativo; en los últimos estadios, las diferencias pueden acentuarse o anularse; esto último da origen a convergencias en la forma adulta, y por ello es importante considerar todo el desarrollo.

En segundo lugar, todas las diferencias indicadas han de ser contrastadas con el análisis paleoambiental de los yacimientos en donde los fósiles aparezcan. Diferencias ambientales pueden inducir diferencias en el modo de crecer y en la forma en poblaciones de la misma especie.

En tercer lugar, el contraste de las curvas de supervivencia de las poblaciones atribuidas a especies diferentes en ambientes similares es factible, en el caso de los fósiles, siempre y cuando el estudio tafonómico demuestre que los fósiles estudiados no proceden de tanatocenosis. La dinámica de la población es una expresión de las formas de establecer el equilibrio de ésta, como un todo, y su ambiente (MARGALEF, 1974) y en general, dentro del mismo ambiente, poblaciones de especies diferentes darán lugar a dinámicas poblacionales diferentes expresadas por curvas de supervivencia distintas. Tal tipo de estudios en poblaciones fósiles fue enfatizado por KURTEN (1964).

Esto, a su vez, debe ser matizado, ya que a su vez en una misma población y un mismo ambiente con subnichos diversificados, pueden haber fenotipos menos adaptados que exploten determinados subnichos —que no siempre se registran en los estratos con poca competencia relativa por parte de sus otros congéneres o de individuos de las otras especies (efecto LUDWIG, citado por FRAZZETTA). Entonces, en casos dudosos puede darse que las dos supuestas formas diferentes en un mismo yacimiento no sean más que variaciones fenotípicas sometidas a un efecto de este tipo y que tengan comportamientos dinámicos diferentes.

En cuarto lugar, la distribución paleobiogeográfica de las formas que nos ocupan puede ser muy importante, aunque esto no se ha tratado en el presente trabajo; por otro lado, las especies paleontológicas parecen haber sido bioespecies en el sentido en que hoy se definen (MAYR) y que

no presentan, posiblemente, transiciones clinales en el tiempo, sino largo estatismo morfológico solo roto por fenómenos episódicos de especiación geográfica (ELDREDGE & GOULD, 1972).

La aplicación de toda esta filosofía de trabajo al caso de *Nassarius semistriatus* y *N. elatus* nos lleva a la conclusión de que ambas especies solo se pueden distinguir biométricamente en el estadio de crecimiento de tres vueltas (el de tres y el de cuatro eran los únicos comparables al tener un número suficiente de individuos en cada una de las dos poblaciones); esto sería indicador de que las diferencias corresponderían a fases tempranas del crecimiento de los individuos a las que a su vez corresponde una ornamentación diferente en ambas formas (ADAM & GLIBERT, 1974); luego, en el estadio de cuatro vueltas se daría ya la convergencia tanto biométrica como de ornamentación. Por otro lado, la curva de supervivencia muestra que la mortalidad de *N. elatus* es más constante que en *N. semistriatus*, que sería la segunda diferencia a establecer entre ambas poblaciones. De esta manera vemos que los argumentos morfológicos (ADAM & GLIBERT, 1974) y biométricos, junto con los de la dinámica de la población, han permitido dar una seguridad en la diferenciación de ambas especies cuya discriminación ya se conocía en sus representantes actuales.

BIBLIOGRAFIA

- ADAM, W. & GLIBERT, M. (1974): *Contribution à la connaissance de Nassarius semistriatus* (BROCCHI, 1814) (Mollusca: Gastropoda). Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, 50 (3); 1-78; 5 lám.; Bruxelles.
- BERGES, M. T. (1977): *Contribución al estudio de la morfología del caparazón de Melanopsis dufouri y Melanopsis graellsii. Aplicación al estudio de las formas fósiles*. Tesina Licenciatura (inérita); Valencia.
- CUADRAS, C., & SÁNCHEZ, M. (1977): *Un método de comparación entre curvas experimentales: una aplicación al estudio de parámetros conductuales*. Rev. Sic. Gen. Aplic., 32 (146); 441-452; 6 fig.; Madrid.
- CUADRAS, C.; CAMPA VIÑETA, J. A., & MONTORIOL-POUS, J. (1972): *El análisis canónico y su aplicación en Geología*. Acta Geol. Hisp., VII (1); 22-25; 2 fig.; Barcelona.
- DE RENZI, M. (1967): *Estudio de la variabilidad individual en los distintos estadios de crecimiento en el Gasterópodo Bittium reticulatum* DA COSTA. Publ. Inst. Biol. Aplicada, XLIII; pp. 5-44; 1 fig.; 17 gráf.; Barcelona.
- DE RENZI, M. (1972): *Las faunas de Moluscos fósiles del Eoceno inferior del Prepirineo de Lérida (Resumen tesis doctoral)*. Secretariado de Publicaciones de la Universidad de Barcelona; 10 pp.; Barcelona.
- ELDREDGE, N., & GOULD, S. J. (1972): *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*. In: *Models in Paleobiology* (SCHOPF editor). Freeman, Cooper & Co. San Francisco; 82-115; 10 fig.; California.
- FRAZZETTA, T. H. (1975): *Complex adaptations in evolving populations*. Sinauer Assoc. Inc. Sunderland, 267 pp., 51 fig.; Massachusetts.

- GEORGE, T. N. (1971): *Systematics in palaeontology*. President's anniversary address 1969. Journ. Geol. Soc., 127; 197-245; 19 fig.; Northern Ireland.
- GOULD, S. J. (1970): *Evolutionary paleontology and the science of form*. Earth Sci. Rev., 6, 77-119; 10 fig.; Amsterdam.
- KRUMBEIN, W. C., & GRAYBILL, F. A. (1965): *An introduction to statistical models in Geology*. Mc. Graw-Hill Book, Co., 475 pp.; New York.
- KURTEN, B. (1964): *Population structure in Paleocology*. In: *Approaches to Paleocology* (IMBRIE & NEWELL, ed.), John Wiley & Sons, Inc., 91-106; 13 fig.; New York.
- MARGALEF, R. (1953): *Caracteres ligados a las magnitudes absolutas de los organismos y su significado sistemático y evolutivo*. Publ. Inst. Biol. Aplic., XII; 111-121; Barcelona.
- MARGALEF, R. (1974): *Ecología*. Ed. Omega, S. A. XV y 951 pp.; Barcelona.
- MARTINELL, J. (1973): *Algunos datos paleoecológicos y tafonómicos de un yacimiento pliocénico del Ampurdán*. Act. Geol. Hisp., VIII (1); 16-20; 3 fig.; Barcelona.
- MARTINELL, J. (1976): *Estudio de la fauna malacológica (Gastropoda) del Plioceno del Empordà (Girona)*. Tesis doctoral (inédita). Texto (525 pp.) y atlas (41 lám.); Barcelona.
- MARTINELL, J., & CUADRAS, C. (1977): *Bioestadística y análisis multivariable aplicados a la comparación de una población actual y otra fósil, atribuidas a Sphaeronassa mutabilis (LINNE); aportación a la sistemática del género Sphaeronassa* LOCARD, 1886. Studia Geológica, XIII; 89-103; 8 fig.; Salamanca.
- MAYR, E. (1969): *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill Book Co., 428 pp.: New York.
- MORRISON, D. F. (1967): *Multivariate Statistical methods*. McGraw-Hill Book Co., 338 pp.; New York.
- RAUP, D. M., & STANLEY, S. M. (1971): *Principles of Paleontology*. W. H. Freeman and Co. San Francisco. 388 pp.; California.
- SCHEFFE, H. (1959): *The analysis of variance*. John Wiley & Sons. 477 pp.; New York.
- SEAL, H. (1964): *Multivariate Statistical Analysis for Biologists*. Methuen and Co. Ltd. 207 pp.; London.
- TUCKER, H. G. (1966): *Introducción a la teoría matemática de las probabilidades y la estadística*. Trad. ed. de 1962. Ed. Vicens-Vives. 272 pp.; Barcelona.

AGRADECIMIENTOS.—Las ideas expuestas en este trabajo tuvieron su germen en unas conversaciones tenidas con el profesor Ramón MARGALEF a comienzos del verano de 1977, y al cual damos nuestras más expresivas gracias por sus sugerencias.

Por otra parte, agradecemos al doctor Maxime GLIBERT, del Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique sus informes y opiniones sobre la distinción entre las dos especies estudiadas, así como el acceso a las colecciones correspondientes.