

VARIACION MORFOLOGICA DE *ANATHYRIS ALEJENSIS* COMTE 1938 EN SU LOCALIDAD Y ESTRATO TIPO

F. ALVAREZ

TRABAJOS DE GEOLOGIA Alvarez, F. (1982).—Variación morfológica de *Anathyris alejensis* Comte 1938 en su localidad y estrato tipos. *Trabajos de Geología*, Univ. de Oviedo, 12, 195-204.



Han sido estudiados un total de 379 ejemplares de *Anathyris alejensis* Comte 1938 en su mayor parte recogidos en su localidad tipo, Aleje (Manto del Esla, NO España). Dicha colección permitió la determinación del modelo de crecimiento y variación intraespecífica mediante métodos estadísticos.

379 specimens of *Anathyris alejensis* Comte 1938 were studied, mainly from Aleje (Esla Nappe, NW Spain) the type locality. This large collection permitted the determination of growth patterns and intraspecific variation in the species by statistical methods.

Fernando Alvarez, Dpto. de Paleontología, Universidad de Oviedo, España. Manuscrito recibido el 15 de abril de 1982.

El presente estudio forma parte de una revisión de los atridos devónicos de la Cordillera Cantábrica. Esta revisión abarca no sólo su estatuto taxonómico (Alvarez 1976; García-Alcalde y Alvarez 1976, 1977; Alvarez y otros 1980) y distribución geográfica y estratigráfica sino también el estudio de los órganos esqueléticos internos (Alvarez 1976), microestructura de la concha, estudio de las poblaciones y su ecología (Alvarez y Brime 1982) etc.

En los estudios paleontológicos es tan importante registrar los cambios ontogenéticos y la variación dentro de una especie como lo es describir la morfología de los especímenes en un estadio de crecimiento determinado. Si el modelo de crecimiento de un organismo se describe cuantitativamente, este dato resulta muy útil a la hora de comparar la especie con otras próximas estratigráfica y evolutivamente.

La presencia de una abundante fauna de *Anathyris* 1938 en su localidad tipo (Fig. 1) y en otras localidades próximas siempre dentro de la misma unidad (Alóctono del Manto del Esla) permitió la determinación de su modelo de crecimiento así como de su variabilidad intraespecífica en dichas capas.

Se han investigado los aspectos cuantitativos de las poblaciones: Primero considerando la variabilidad de parámetros específicos dentro de cada población; segundo examinando los cambios ontogenéticos dentro de las poblaciones; y

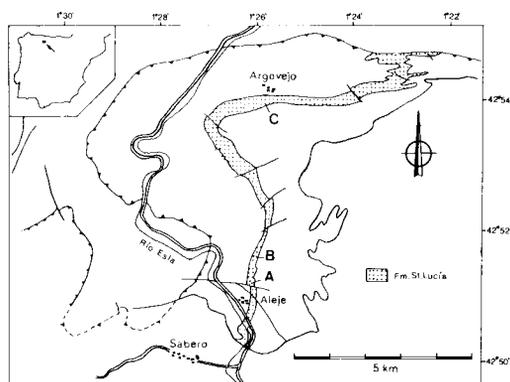


Fig. 1.—Area de afloramiento de la Formación Santa Lucía en el Alóctono del Manto del Esla (Rupke 1965) y situación de las localidades (A, B y C) de las que procede el material fosilífero estudiado.

tercero comparando estadísticamente las muestras recogidas en tres localidades diferentes.

MATERIAL

Los estudios taxonómicos previos de *Anathyris alejensis* se han basado casi por completo en el estudio de ejemplares aislados o de colecciones muy pequeñas.

Durante el transcurso de una campaña de recogida de material en la Cordillera Cantábrica el autor descubrió la fauna aquí estudiada en cali-

zas margosas oscuras unos 80 a 30 metros por debajo del techo de la Formación Santa Lucía (Emsiense superior o Eifeliense inferior) que afloran al NE del pueblo de Aleje, localidad tipo de la especie, (A, Fig. 1). También se recogieron algunos especímenes en la localidad B, situada aproximadamente 1 Km. hacia el norte y en la localidad C, al sur del pueblo de Argovejo.

Estas colecciones son consideradas contemporáneas y contienen un número de individuos bien preservados suficiente como para permitirnos el estudio de la estructura de las poblaciones de *Anathyris alejensis*.

Se han estudiado un total de 379 especímenes, de los cuales 206 son de la localidad tipo, A; 16 de la localidad B y 149 de la localidad C, todos ellos depositados en el Departamento de Paleontología, Universidad de Oviedo. En adición se estudiaron 8 especímenes de la Colección Verneuil (1 lectotipo y 7 paralectotipos) depositados en la Facultad de Ciencias de Orsay (Francia).

ESTUDIO BIOMÉTRICO

El primer y más importante paso en cualquier estudio biométrico consiste en la selección de los caracteres que van a ser analizados, teniendo dos objetivos presentes: Utilizar medidas fácilmente obtenibles y realizar el análisis basándose en el menor número de medidas posible reduciendo así la manipulación estadística. El estudio cuidadoso de los especímenes disponibles y su comparación nos indicaron que 8 parámetros se encuentran entre las características más significativas. Algunos de ellos, longitud (L), anchura (A), grosor (G) y ángulo apical (δ) se miden directamente en el espécimen (Fig. 2) mientras los otros, índice de grosor IG ($IG = G/L$), índice de anchura IA ($IA = A/L$), «plan

circularity index» PCI ($PCI = L \times 100/L + A$) y «side circularity index» SCI ($SCI = G \times 100/L + G$) son obtenidos a partir de ellos. Estos dos últimos nos miden la forma en conjunto de la concha y han sido introducidos por Jones (1974).

El tratamiento estadístico de las medidas lineares realizadas en *A. alejensis* se complica de alguna manera debido al hecho de que éstas cambian durante la ontogenia y de que carecemos de criterios válidos para identificar la fase de crecimiento de cada espécimen. En general, desde luego, podemos suponer que los especímenes más pequeños serán más jóvenes que los de mayor tamaño pero esta suposición no nos permite obtener conclusiones con validez taxonómica basándonos en la simple comparación de medidas realizadas en muestras distintas. Esta dificultad puede evitarse en gran parte considerando el crecimiento relativo de pares de caracteres. En el presente estudio hemos considerado la variación de las siguientes relaciones: anchura / grosor, anchura / longitud y grosor / longitud.

Caracterización monovariante

Los datos de cada conjunto fueron analizados utilizando el método descrito por Imbrie (1956), calculando los estadísticos siguientes a partir de los datos originales (Tabla 1): N = número de medidas; \bar{x} = media de x; \bar{y} = media de y; S_x = desviación típica de x; S_y = desviación típica de y; r = coeficiente de correlación; OR_x = rango de x observado; OR_y = rango de y observado; a = pendiente de la línea de crecimiento; σ_a = error típico de la pendiente; b = índice de crecimiento inicial; D_d = coeficiente de dispersión relativa respecto al «eje mayor reducido»; V_x = coeficiente de variación para x; V_y = coeficiente de variación para y; $\sigma_{\bar{x}(x)}$ = error típico de la media del valor x; $\sigma_{\bar{y}(y)}$ = error típico de la media del valor y.

Los parámetros de la concha se muestran en forma de diagramas de barra o diagramas Dice (Fig. 3) descritos por Hubbs y Perlmutter (1942), Hubbs y Hubbs (1953) y Sokal (1965). Estos diagramas muestran para cada parámetro: el rango observado, la desviación típica, la media y el error típico de la media. Estos parámetros son de gran utilidad para determinar diferencias o semejanzas entre poblaciones y especies procedentes de localidades distintas. Cuando se comparan los valores obtenidos para

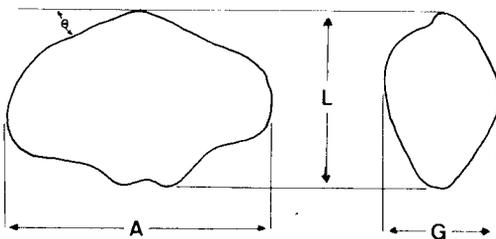


Fig. 2.—Medidas realizadas en los ejemplares de *Anathyris alejensis* A=anchura; L=longitud; G=grosor; δ =ángulo apical.

TABLA I.—Estadísticos de las tres poblaciones de *Anathyris alejensis*. Todas las medidas en mm.

	POBLACION A			POBLACION B			POBLACION C		
	x=longitud y=anchura	x=longitud y=grosor	x=anchura y=grosor	x=longitud y=anchura	x=longitud y=grosor	x=anchura y=grosor	x=longitud y=anchura	x=longitud y=grosor	x=anchura y=grosor
N	206	206	206	16	16	16	148	148	148
\bar{x}	20,22	20,22	27,42	23,59	23,59	30,49	22,49	22,49	22,66
\bar{y}	27,42	12,53	12,53	30,49	14,96	14,96	22,66	12,84	12,84
S_x	5,83	5,83	7,73	5,27	5,27	5,82	5,64	5,64	6,97
S_y	7,73	4,37	4,37	5,82	4,89	4,89	6,97	4,38	4,38
r	0,99	0,88	0,88	0,84	0,71	0,48	0,90	0,86	0,85
OR_x	6,5-34,0	6,5-34,0	7,3-41,8	11-31	11-31	15-38	9,2-32,9	9,2-32,9	12-45
OR_y	7,3-41,8	3,7-23,4	3,7-23,4	15-38	6,2-27,4	6,2-27,4	12-45	4,2-22,5	4,2-22,5
a	1,32	0,75	0,56	1,10	0,93	0,84	1,23	0,78	0,63
σ_a	0,041	0,025	0,019	0,149	0,164	0,184	0,043	0,029	0,028
b	0,73	-2,61	-2,96	4,45	-6,98	-0,65	0,097	-4,70	-1,43
D_d	12,96	14,40	14,61	11,52	20,76	22,85	12,30	14,43	19,27
V_x	28,83	28,83	28,19	22,34	22,34	19,09	25,08	25,08	24,32
V_y	28,19	34,88	34,88	19,09	32,69	32,69	24,32	34,11	34,11
$\sigma_{\bar{x}(x)}$	0,41	0,41	0,54	1,32	1,32	1,45	0,46	0,46	0,57
$\sigma_{\bar{y}(y)}$	0,54	0,30	0,30	1,45	1,22	1,22	0,57	0,36	0,36

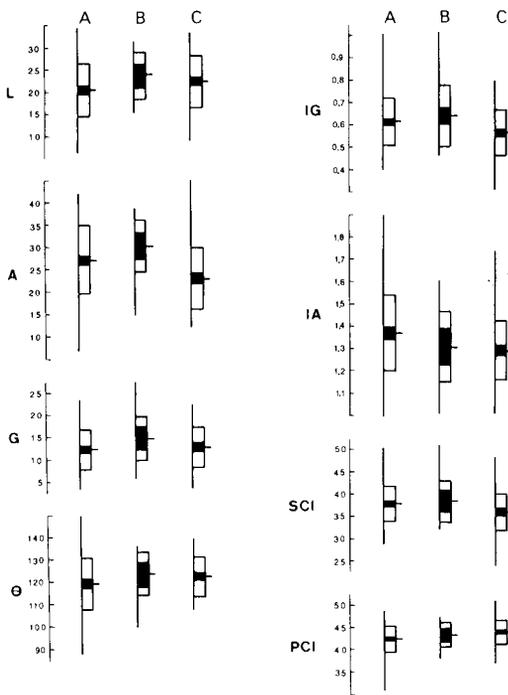


Fig. 3.—Comparación de los parámetros seleccionados en las tres poblaciones de *Anathyris alejensis* mediante «diagramas de barra».

un mismo parámetro en dos poblaciones, la diferencia puede considerarse significativa si no hay solapamiento en los límites de confianza del 95 % (aproximadamente igual al doble del error típico de la media).

En nuestro estudio el alto grado de solapamiento observable en los diagramas de barra (Fig. 3) muestra que las diferencias que existen entre las poblaciones no son significativas.

La distribución unimodal, casi normal, de los parámetros representados en histogramas de frecuencia de tamaños, sugiere claramente que cada población incluye sólo una especie (Fig. 4).

La comparación de longitud, anchura y espesor entre las poblaciones de *A. alejensis* (Tabla 1 y Fig. 5) muestra que la anchura es mucho más variable que lo son la longitud y el grosor.

El cálculo de la matriz de correlación de los caracteres nos permitió distinguir los cambios asociados al crecimiento de aquellos componentes de la variabilidad relativamente independientes del tamaño. La correlación positiva de dos de los parámetros medidos (A y G) con la longitud (Tabla 2a, b y c) indica que crecían en magnitud durante la ontogenia (Jones 1974, 1978; Hoffman 1978). El coeficiente de correlación (r) sigue el mismo esquema en las poblaciones A y C pero difiere ligeramente en la población B, quizás como resultado del menor

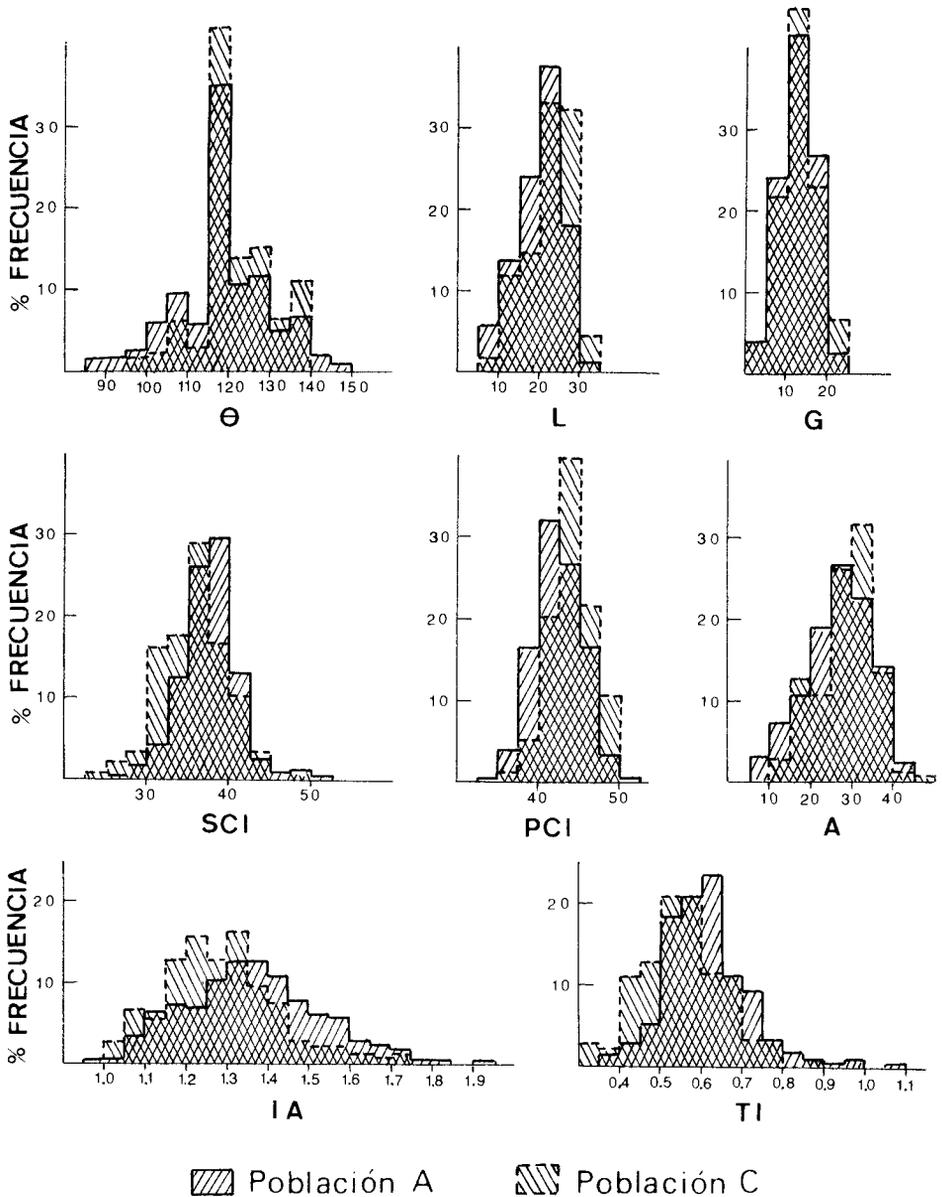


Fig. 4.-Histograma de distribución de frecuencias de los parámetros seleccionados en las poblaciones A y C.

número de especímenes de dicha población (Tabla I).

Los coeficientes de variación, que oscilan entre 19 y 34 % entran dentro del campo de variación considerado como normal por Prentice (1956).

Caracterización bivariante

Si el coeficiente de correlación entre dos parámetros era significativamente diferente de cero, se establecieron las líneas de crecimiento relativo (Huxley y Teissier 1936) (Fig. 5, a-i).

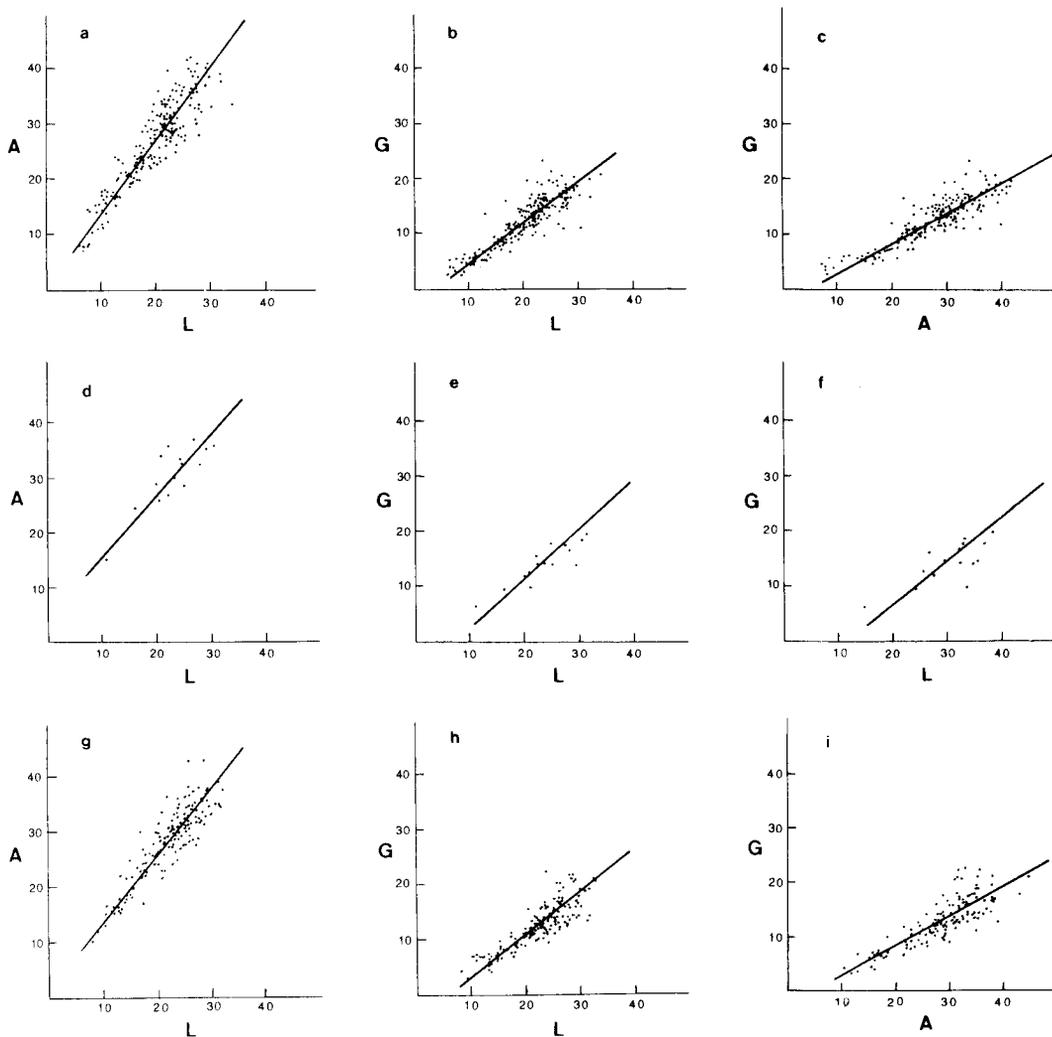


Fig. 5.—Diagramas de dispersión y «ejes mayores reducidos» de *Anathyris alejensis* representados en mm. de las poblaciones A (Fig. 5 a, b y c), B (Fig. 5 d, e y f) y C (Fig. 5 g, h e i).

Para describir el modelo de crecimiento relacionando dos medidas, x y y , basta con determinar los valores de a y b , relación de crecimiento e índice de crecimiento inicial, respectivamente (Huxley y Teissier 1936).

Durante el estudio de las poblaciones incluidas en el presente trabajo hemos podido observar que los valores de las relaciones L/A , L/G y A/G son básicamente lineales sin que pueda apreciarse una alometría clara de modelo de crecimiento en el rango de datos disponibles por lo que hemos tratado la correlación como lineal. En todo caso la desviación ocasionada por este motivo sería pequeña no afectando a los resul-

tados del estudio, tal como han puesto en evidencia diversos autores (Parkinson 1952, 1960; Imbrie 1956; Olson y Miller 1957; Grinnell y Andrews 1964; Ghose 1970; Bretsky y Bretsky 1977; Corrucini 1978). Las líneas de crecimiento relativo son por tanto de forma lineal $y = ax + b$.

En estudios de crecimiento relativo interesa, no el crecimiento de un único espécimen, sino el de una muestra que incluya un cierto número de especímenes de diferentes tamaños, y lo que se quiere no es una línea para determinar el valor más probable de una variable para un valor determinado de otra (línea de regresión

TABLA II.—Matrices de correlación de las poblaciones A (a), B (b) y C (c) de *Anathyris alejensis*.

a)	Longitud	Anchura	Grosor	PCI	SCI	IG	IA	ϑ
Longitud	1,00	0,90	0,88	0,23	0,15	0,15	0,21	0,45
Anchura		1,00	0,88	0,18	0,30	0,29	0,18	0,58
Grosor			1,00	0,04	0,56	0,59	0,00	0,49
PCI				1,00	0,27	0,00	0,72	0,25
SCI					1,00	0,88	0,31	0,30
IG						1,00	0,31	0,19
IA							1,00	0,00
ϑ								1,00

b)	Longitud	Anchura	Grosor	PCI	SCI	IG	IA	ϑ
Longitud	1,00	0,84	0,71	0,52	0,10	0,13	0,54	0,09
Anchura		1,00	0,48	0,03	0,08	0,07	0,00	0,26
Grosor			1,00	0,61	0,76	0,77	0,60	0,15
PCI				1,00	0,39	0,42	0,96	0,18
SCI					1,00	0,99	0,36	0,20
IG						1,00	0,38	0,15
IA							1,00	0,17
ϑ								1,00

c)	Longitud	Anchura	Grosor	PCI	SCI	IG	IA	ϑ
Longitud	1,00	0,90	0,86	0,20	0,31	0,31	0,26	0,46
Anchura		1,00	0,85	0,11	0,46	0,43	0,14	0,54
Grosor			1,00	0,10	0,71	0,74	0,08	0,52
PCI				1,00	0,26	0,00	0,80	0,22
SCI					1,00	0,90	0,28	0,32
IG						1,00	0,27	0,20
IA							1,00	0,00
ϑ								1,00

establecida por el método de mínimos cuadrados) sino una línea que represente satisfactoriamente la tendencia general de las observaciones. El método más satisfactorio para este propósito implica el uso del eje mayor reducido («reduced mayor axis») de Kermack y Haldane (1950). Las fórmulas básicas para calcular la relación de crecimiento a y el índice de crecimiento inicial b han sido descritas por Kermack y Haldane (1950), Kermack (1954) e Imbrie (1956).

A continuación es necesario determinar si las diferencias observadas en los modelos de crecimiento para las distintas poblaciones son lo suficientemente grandes para ser consideradas estadísticamente significativas. En análisis bivariente la discriminación se plantea a partir de la hipótesis de que las dos muestras que se com-

paran pertenecían a la misma población y tienen por tanto modelos de crecimiento idénticos.

La comparación de las pendientes y la intersección y del eje mayor reducido para los tres gráficos vibariantes se ha hecho utilizando el estadístico z (Kermack 1954; Imbrie 1956) (Tabla 3) y muestra que si bien los conjuntos tienen bastantes similitudes en el crecimiento (z_1 igual), difieren en las características de conjunto (z_2 diferente). Esto podría indicar una cierta influencia del medio.

La población B tiene una longitud y anchura media mayores que las poblaciones A y C (Fig. 6), de todas formas la comparación estadística de los ejes mayores reducidos muestra que las relaciones de crecimiento no son significativamente distintas. Por tanto la mayor longitud y anchura en la población B probablemente re-

TABLA III.—Comparación de las tres poblaciones de *Anathyris alejensis* basada en el método del «eje mayor reducido» (Imbrie 1956).

Parámetros gráficos		Población A		Población B	
		Valor numérico	Conclusión	Valor numérico	Conclusión
Longitud/ Anchura	z1	1,51	Igual	0,81	Igual
	z2	8,86	Diferente	0,09	Diferente
Longitud/ Grosor	z1	0,81	Igual	0,90	Igual
	z2	20,30	Diferente	1,70	Igual
Anchura/ Grosor	z1	1,92	Igual	1,13	Igual
	z2	8,66	Diferente	2,60	Diferente

fleja una mayor edad de las conchas que en las poblaciones A y C.

La determinación estadística de la cantidad de solapamiento (identidad morfológica) existente entre las poblaciones puede ser de gran utilidad para la interpretación adecuada de estos datos morfológicos. La figura 6 representa el rango de variación morfológica de las muestras e indica la existencia de un grado de solapamiento considerable entre las poblaciones estudiadas.

ONTOGENIA

El crecimiento de los braquiópodos es constante a lo largo de su vida si bien su velocidad es más rápida en los estadios juveniles (Parkinson 1960). El crecimiento de *A. alejensis* se inscribe en el esquema general ya descrito por varios autores (Rudwick 1959, 1964, 1968; Wi-

liams 1968) y no es sino el resultado del crecimiento en las tres direcciones estudiadas: longitud, anchura y grosor.

Los cambios que se producen en los ejemplares durante su crecimiento pueden seguirse teniendo en cuenta las diferencias en tamaño y proporciones que le acompaña. Esto puede visualizarse de una forma sencilla representando los valores medios de dos relaciones para estadios de crecimiento seleccionados arbitrariamente (Aitken y McKerrow 1948; Macurda 1966). Los gráficos resultantes (Fig. 7) muestran los cambios de forma que se producen durante el crecimiento de los ejemplares en cada población, que son similares. Existe una tendencia general a incrementar las relaciones, grosor / longitud y anchura / grosor durante el crecimiento mientras la relación anchura / longitud disminuye (Fig. 8). Además la Fig. 7 muestra que el grosor aumenta más rápidamente que la longitud y la anchura.

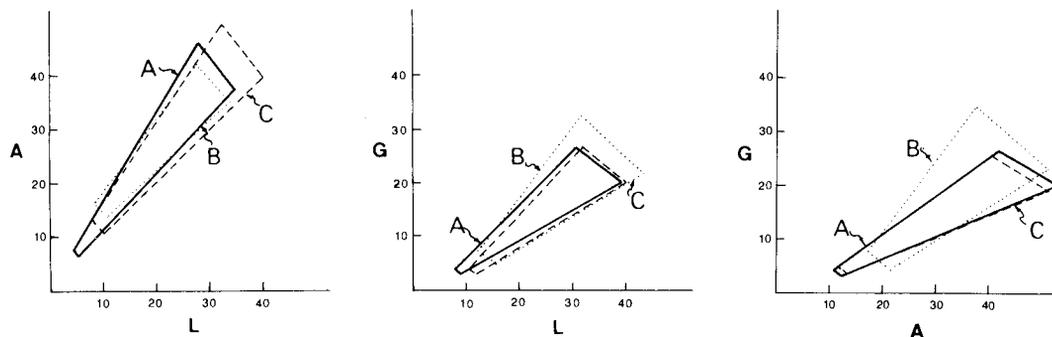


Fig. 6.—Diagramas de variación morfológica de las poblaciones A, B y C de *Anathyris alejensis*.

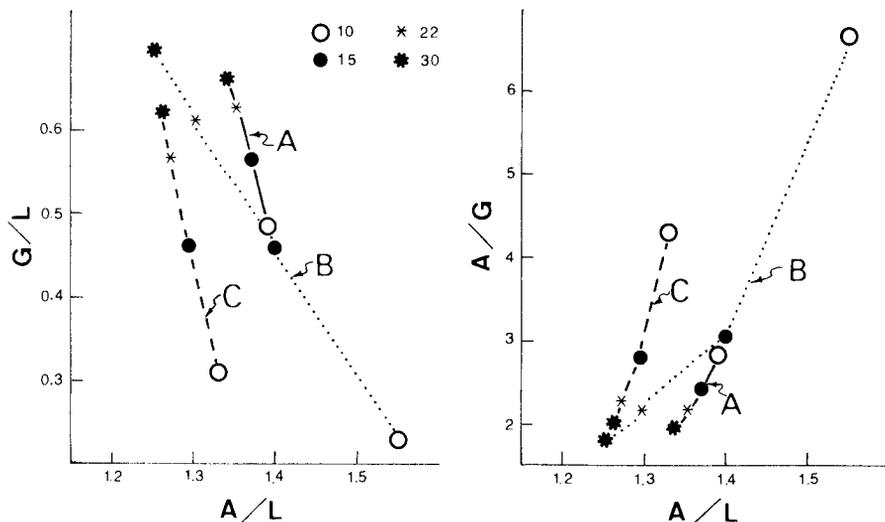


Fig. 7.—Relación entre las proporciones de la concha para ejemplares de longitud igual a 10, 15, 22 y 30 mm.

CONCLUSIONES

A. alejensis en su localidad y estrato tipos muestra una amplia gama de variación en tamaño y forma externa. Los coeficientes de correlación entre los parámetros de la concha medidos indican que mientras algunos están estrechamente relacionados con la ontogenia (A, G) otros son independientes (IA, IG, \varnothing , PCI, SCI) (Tabla 2). La especie puede ser caracterizada en términos de un modelo de crecimiento distintivo (Tabla 1 y Fig. 7) que permite su diferen-

ciación de otras especies de *Anathyris* presentes en el Devónico Cantábrico que tienden a incrementar las relaciones anchura / longitud y grosor / longitud mientras la relación anchura / grosor disminuye durante el crecimiento (F. Alvarez datos no publicados).

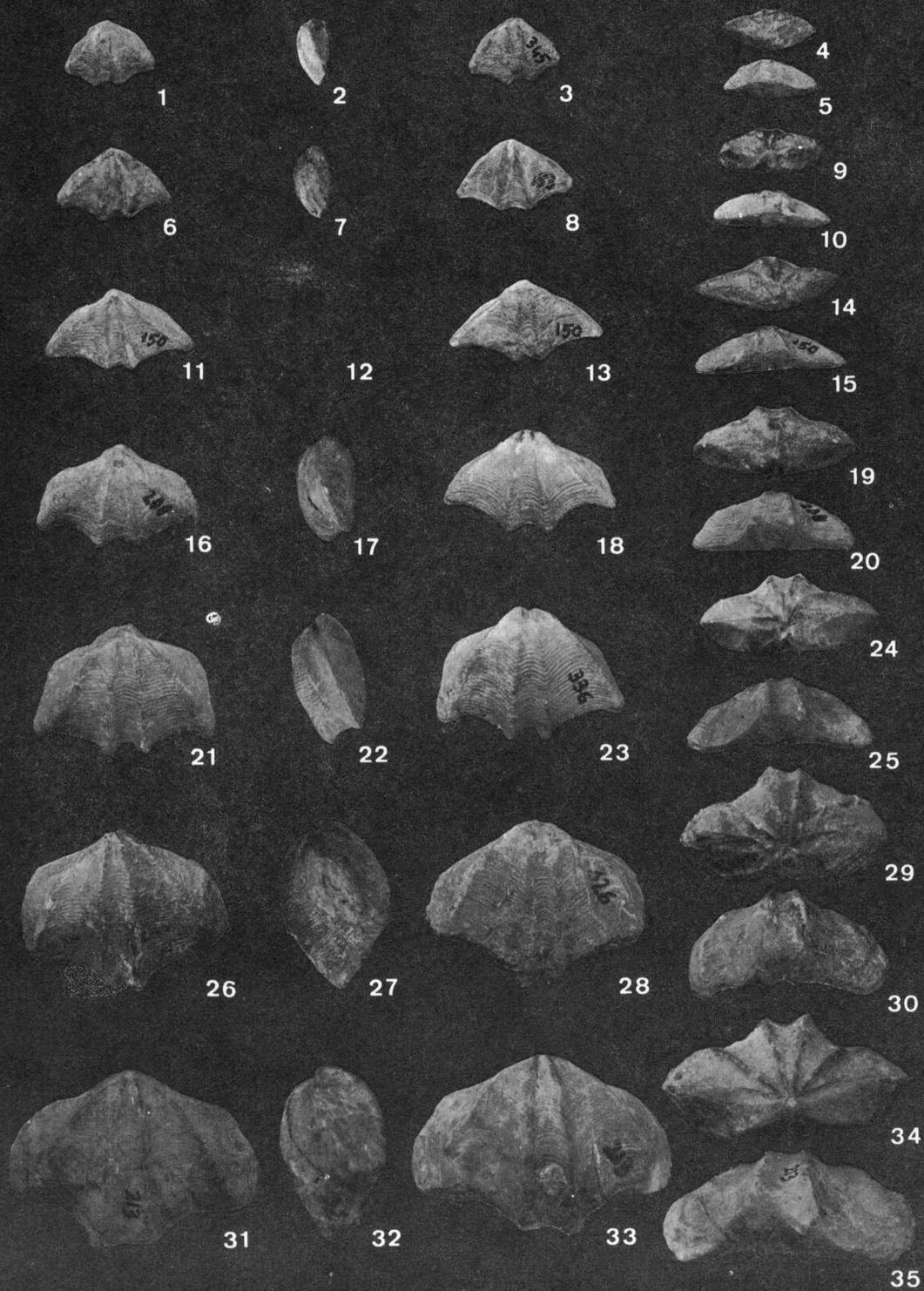
Las poblaciones estudiadas constituirían el *hipodigma* (Simpson 1940, 1961) de *Anathyris alejensis*, formado por los 379 ejemplares, lectotipo y paralectotipos incluidos, empleados en el estudio biométrico aquí descrito.

AGRADECIMIENTOS

Deseo hacer constar mi agradecimiento a la Dra. C. Brime por su inapreciable ayuda, al Dr. C. H. C. Brunton por sus sugerencias y comentarios, a Mme.

D. Gaspard por el préstamo de material a su cargo y al Prof. J. Truyols y al Dr. A. Hoffman por la lectura crítica del manuscrito.

Fig. 8.—*Anathyris alejensis* Comte 1938. Serie ontogenética. Todos los ejemplares reproducidos a tamaño natural. 1-5: Vistas dorsal, lateral, ventral, posterior y anterior del ejemplar número 345 (DPO 111787); 6-10: Idem n.º 153 (DPO 111788); 11-15: Idem n.º 150 (DPO 111789); 16-20: Idem n.º 200 (DPO 111790); 21-25: Idem n.º 336 (DPO 111791); 26-30: Idem n.º 226 (DPO 111792) y 31-35: Idem n.º 213 (DPO 111793).



BIBLIOGRAFIA

- Aitken, W. G. y McKerrow, W. S. (1948).—Rhynchonellids of the Boueti Bed of the Great Oolite Series of Langton Herring Dorset: A study in variation. *Geol. Mag.*, 85, 19-32.
- Alvarez, F. (1976).—*El sistema yugal de los Athyrididae McCoy (Brachiopoda) del Devónico Cantábrico*. Tesis de Licenciatura. Univ. Oviedo.
- Alvarez, F. y Brime, C. (1982).—Aportación al conocimiento de las condiciones de formación de algunos depósitos fosilíferos del Devónico Cantábrico. *Trab. Geol., Univ. Oviedo*, 12.
- Alvarez, F., Brime, C. y Brunton, C. H. C. (1980).—The authorship of the family Athyrididae (Brachiopoda). *J. Paleont.* 54 (5), 1134-1135.
- Bretsky, S. S. y Bretsky, P. W. (1977).—Morphological variability and change in the palaeotaxodont bivalve mollusk *Nuculites planulatus* (Upper Ordovician of Quebec). *J. Paleont.*, 51 (2), 256-271.
- Corrucini, R. S. (1978).—Allometry. *Syst. Zool.* 21, 375-383.
- García-Alcalde, J. L. y Alvarez, F. (1976).—Precisiones taxonómicas sobre algunas especies de braquiópodos de la Colección Verneuil. *Trab. Geol., Univ. Oviedo*, 8, 31-57.
- García-Alcalde, J. L. y Alvarez, F. (1977).—Precisiones taxonómicas sobre algunas especies de braquiópodos de la Colección Verneuil. *Addenda. Breviora geol. astúr.*, 2, 21-25.
- Ghose, B. K. (1970).—Regression analysis in Paleobiometrics—A reappraisal. *J. Geol.*, 78 545-557.
- Günnel, R. S. y Andrews, G. W. (1964).—Morphologic studies of the brachiopod genus *Composita*. *J. Paleont.*, 38 (2), 227-248.
- Hoffman, A. (1978).—Growth allometry in a bivalve *Anadara diluvii* (Lamarck) from the Badenian (Miocene) Korytnica Clays, Poland. *Acta Palaeont. Polon.*, 23 (1), 41-49.
- Hubbs, C. L. y Perlmutter, A. (1942).—Biometric comparison of several samples with particular reference to racial investigations. *Am. Nat.*, 76, 582-592.
- Hubbs, C. L. y Hubbs, C. (1953).—An improved graphical analysis and comparison of series of samples. *Syst. Zool.*, 2, 49-57.
- Huxley, J. S. y Teissier, G. (1936).—Terminology of relative growth. *Nature*, 137, 780-781.
- Imbrie, J. (1956).—Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 108, 215-252.
- Jones, B. (1974).—A biometrical analysis of *Atrypella foxi* n. sp. from the Canadian Artic. *J. Paleont.*, 48(5), 963-977.
- Jones, B. (1978).—*Rosella* a new Silurian pentamerid brachiopod from the Canadian Artic. *J. Paleont.*, 52(3), 545-560.
- Kermack, K. A. (1954).—A biometrical study of *Micraster coranginum* and *M. (Isomicraster) senonensis*. *Phil. Trans R. Soc. B*, 237, 375-428.
- Kermack, K. A. y Haldane, J. B. S. (1950).—Organic correlation and allometry. *Biometrika*, 37, 30-41.
- Macurda, D. B. (1966).—The ontogeny of the Mississippian blastoid *Orophocrinus*. *J. Paleont.*, 40 (1), 92-124.
- Olson, E. C. y Miller, R. L. (1951).—Relative growth in paleontological studies. *J. Paleont.*, 25 (2) 212-223.
- Parkinson, D. (1952).—Allometric growth in *Dielasma hastata* from Treak Cliff, Derbyshire. *Geol. Mag.* 89, 201-216.
- Parkinson, D. (1960).—Differential growth in Carboniferous brachiopods. *Proc. Geol. Ass.*, 71, 402-428.
- Prentice, J. E. (1956).—*Gigantoproductus edelburgensis* (Phillips) and related species. *Proc. Yorks. geol. Soc.*, 30, 229-258.
- Rudwick, M. J. S. (1959).—The growth and form of brachiopod shells. *Geol. Mag.*, 96, 1-24.
- Rudwick, M. J. S. (1964).—The inference of function from structure in fossils. *Brit. J. Phil. Sci.*, 15, 27-40.
- Rudwick, M. J. S. (1968).—Some analytic methods in the study of ontogeny in fossils with accretionary skeletons. *Paleont. Soc. Mem.*, 2, 35-59.
- Rupke, J. (1965).—The Esla Nappe. Cantabrian Mountains (Spain). *Leidse Geol. Med.*, 32, 1-74.
- Simpson, G. G. (1940).—Types in modern taxonomy. *Am. J. Sci.*, 328, 413-431.
- Simpson, G. G. (1961).—*Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York, 247 pp.
- Sokal, R. R. (1965).—Statistical methods in Systematics. *Biol. Rev.*, 40, 337-391.
- Williams, A. (1968).—Evolution of the shell structure of the articulate Brachiopods. *Spec. Pap. Palaeont.*, 2, 55 pp.