

ESTUDIO DEL SENTIDO DE ENROLLAMIENTO EN LOS FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS DEL MARJAL DE TORREBLANCA (CASTELLÓN)

Jordi GUILLEM MARTÍNEZ y Juan USERA
MATA

Departament de Geologia, Universitat de València, c/Dr. Moliner 50.
Jorge.Guillem@uv.es, Juan.Usera@uv.es

Guillem Martínez, J. y Usera Mata, J. 2004. Estudio del sentido de enrollamiento en los foraminíferos bentónicos del marjal de Torreblanca (Castellón). [Study of the coiling pattern in benthic foraminifera from the Torreblanca marsh (Castellón).] *Revista Española de Paleontología*, **19** (1), 61-72. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

Coiling patterns in seven benthic foraminiferal species have been analysed in 46 surface samples from the Torreblanca marsh located in the north of the Valencian Community, Eastern Spain. Although no strong coiling preference was observed in any species, two of them show a slight but statistically significant coiling dominance: *Ammonia beccarii tepida* is dominantly dextrally coiled and *Metarotaliella simplex?* is predominantly sinistrally coiled. Both *Trichohyalus aguayoi* and *Arenoparrella mexicana* also exhibit a slight sinistral coiling preference but this pattern occurs in very few samples and the results are therefore considered uncertain. *Trochammina inflata*, *Jadammina macrescens* and *Rubratella* sp. are randomly coiled. No relation has been observed between coiling patterns and environmental variables in Torreblanca. As the microspheric forms in *Ammonia beccarii tepida* only represent 1-2% of the individuals, the influence of the life cycle on coiling ratios could not be assessed, although both factors seem unrelated. Instead, coiling pattern in *Ammonia beccarii* seems to be related to morphologic variants, considered by some authors as genetically different species. According to the few data available for comparison, *Ammonia beccarii beccarii* would be characterized by a distinct strongly predominant sinistral coiling whereas *Ammonia beccarii tepida* would only show slight dextral or sinistral preferences or random coiling depending upon environmental conditions. Although much more data are needed, if this pattern is confirmed, coiling in *Ammonia* could result from the combination of an overall genetic control and some environmental influence.

Keywords: Benthic foraminifera, coiling ratio, coastal lagoons, Recent, Western Mediterranean, Spain.

RESUMEN

Se ha analizado el sentido de enrollamiento de siete especies de foraminíferos bentónicos procedentes del marjal de Torreblanca localizado al norte de la Comunidad Valenciana, Este de España. Si bien en ninguna especie se ha observado un marcado predominio en el sentido de enrollamiento, dos de ellas muestran una preferencia leve pero estadísticamente significativa: *Ammonia beccarii tepida* es predominantemente dextrógira y *Metarotaliella simplex?* preferentemente levógira. También en *Trichohyalus aguayoi* y en *Arenoparrella mexicana* se señala una ligera mayoría de individuos levógiros, pero esta tendencia se observa en pocas muestras por lo que los resultados se consideran inciertos. *Trochammina inflata*, *Jadammina macrescens* y *Rubratella* sp. no muestran preferencia alguna en el sentido de enrollamiento. En Torreblanca no se ha observado ninguna relación entre la tendencia de enrollamiento y los parámetros ambientales. Como las formas microféricas en *Ammonia beccarii tepida* representan sólo el 1-2% del total de individuos, no se pudo determinar la influencia del ciclo vital sobre la tendencia en el enrollamiento, si bien ambas características no parecen relacionadas. El sentido de enrollamiento en *Ammonia beccarii* parece en cambio estar relacionado con las variantes morfológicas de esta especie, consideradas por algunos autores como especies genéticamente diferenciadas. Según los pocos datos disponibles, *Ammonia beccarii beccarii* se caracterizaría por un marcado predominio de formas levógiros mientras que *Ammonia beccarii tepida* mostraría sólo un ligero predominio de uno u otro sentido de enrollamiento o bien ninguna preferencia, dependiendo de las condiciones ambientales. Si bien se necesitan muchos más da-

tos, si este patrón se confirmase, el sentido de enrollamiento en *Ammonia* podría ser el resultado de la compleja combinación entre un control genético general y una cierta influencia ambiental.

Palabras clave: Foraminíferos bentónicos, sentido de enrollamiento, lagunas costeras, Actual, Mediterraneo Occidental, España.

INTRODUCCIÓN

Un gran número de especies de foraminíferos se caracterizan por presentar una concha de desarrollo trocoespiral. Este hecho permite distinguir de inmediato los individuos que, vistos desde el lado espiral, muestran un sentido de enrollamiento horario (dextrógiros) de los que muestran un sentido de enrollamiento antihorario (levógiros o sinistrógiros).

Algunas especies son dextróginas o levóginas casi en exclusiva, mientras que en otras el sentido de enrollamiento varía a lo largo del tiempo geológico y según su distribución geográfica. Numerosas especies no parecen tener un sentido de enrollamiento preferente y presentan ratios dextróginas/levóginas próximas a una proporción 1:1 (Hemleben *et al.*, 1989).

Se han realizado numerosos estudios sobre el sentido de enrollamiento y su variación tanto geográfica como temporal en foraminíferos planctónicos actuales y fósiles. Esta característica ha sido utilizada con frecuencia en trabajos bioestratigráficos y paleoclimáticos, relacionándose con diversos factores como la temperatura del agua, la salinidad, el aislamiento geográfico, el tamaño de los individuos y los factores genéticos (cf. Hemleben *et al.*, 1989). El ejemplo más conocido es el de la especie *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg, 1861) de predominio levógiro en aguas frías polares y subpolares, mientras que las formas dextróginas son dominantes en aguas más templadas (Ericson, 1959).

Los foraminíferos bentónicos han suscitado en este sentido mucha menor atención (Hallock, 1988), en particular si tenemos en cuenta que de un total aproximado de 10.000 especies de foraminíferos existentes en la actualidad, apenas unas 50 son planctónicas.

El sentido de enrollamiento en foraminíferos bentónicos se ha atribuido a diversas causas, entre ellas: la alternancia de generaciones microférica y megalosférica (Lee *et al.*, 1963; Nigam y Khare, 1992), la temperatura (Longinelli y Tongiorgi, 1960; Kalia y Chowdhury, 1983; Collins, 1990; Galeotti y Coccioni, 2002) y una compleja combinación de factores ambientales y genéticos (Hallock y Larsen, 1979; Hallock, 1988).

El objetivo del presente trabajo es determinar si existe una preferencia significativa en el sentido de enrollamiento en los foraminíferos bentónicos del marjal de Torreblanca (La Plana Alta, Comunidad Valenciana). Estos datos pueden utilizarse en el futuro para realizar comparaciones con marjales de otras localidades geográficas

y poder determinar posibles controles ambientales sobre esta característica que a su vez pudieran resultar de utilidad paleoclimática o paleoambiental.

MATERIAL Y MÉTODOS

El marjal de Torreblanca, también denominado Prat de Cabanes, se halla situado en la costa, al norte de la Comunidad Valenciana, en la comarca de La Plana Alta (provincia de Castellón) (Fig. 1). Constituye una de las pocas zonas húmedas de la costa valenciana que se mantienen en estado natural con un impacto antrópico relativamente limitado. Se originó por colmatación natural de una antigua albufera holocena formada, como muchas otras del litoral valenciano, hacia el 6.000 BP (Rosselló, 1979). En la actualidad el proceso de colmatación se está revirtiendo en cierta medida por la extracción comercial de turba utilizada como fertilizante. Al extraerse el sedimento quedan unas balsas rellenas con el agua freática procedente de los acuíferos de la zona.

Los foraminíferos sobre los que se llevó a cabo el estudio proceden de 46 muestras, cada una constituida por un volumen fijo de 3 cm³ de sedimento superficial, recogidas en nueve estaciones de muestreo correspondientes a distintas balsas del marjal y en diferentes momentos del año 1993. Las muestras se denominan con las letras TB (abreviatura de Torreblanca) seguidas de tres cifras: la primera corresponde al mes de muestreo (entre 1 y 12), la segunda indica el punto de muestreo (del 1 al 9) y la última se refiere a que se trata de una primera submuestra destinada al estudio de los foraminíferos a partir de un volumen inicial mayor (de 9 cm³) (ver Apéndice). En cada muestra se determinó el sentido de enrollamiento de la totalidad de ejemplares pertenecientes a las siete especies de foraminíferos bentónicos que presentan un desarrollo trocoespiral: *Arenoparrella mexicana* (Kornfeld, 1931), *Jadammina macrescens* (Brady, 1870), *Trochammina inflata* (Montagu, 1808), *Trichohyalus aguayoi* (Bermúdez, 1935), *Ammonia beccarii tepida* (Cushman, 1926), *Metarotaliella simplex?* Grell, 1979 y *Rubratella* sp. (Figs. 2 y 3). Los ejemplares figurados se hallan depositados en el Museo de Geología de la Universitat de València (MGUV-11532 a MGUV-11547). Para verificar si las desviaciones con respecto a una proporción 1:1 entre caparazones dextrógiros y levógiros son estadísticamente significativas, se llevó a cabo un test de χ^2 para cada especie en cada una de las muestras (excepto en casos de proporción 1:1 evidente) y con la suma del total de individuos de cada especie, tanto a un nivel de confianza del 95% como del 99%. Aunque las muestras se tiñeron con rosa de Bengala para distinguir los foraminíferos vivos en el momento del muestreo de las conchas vacías (Walton, 1952), en este trabajo no se tuvo en cuenta esta distinción ya que el número de individuos vivos era demasiado bajo como para que los resultados pudieran ser significativos.

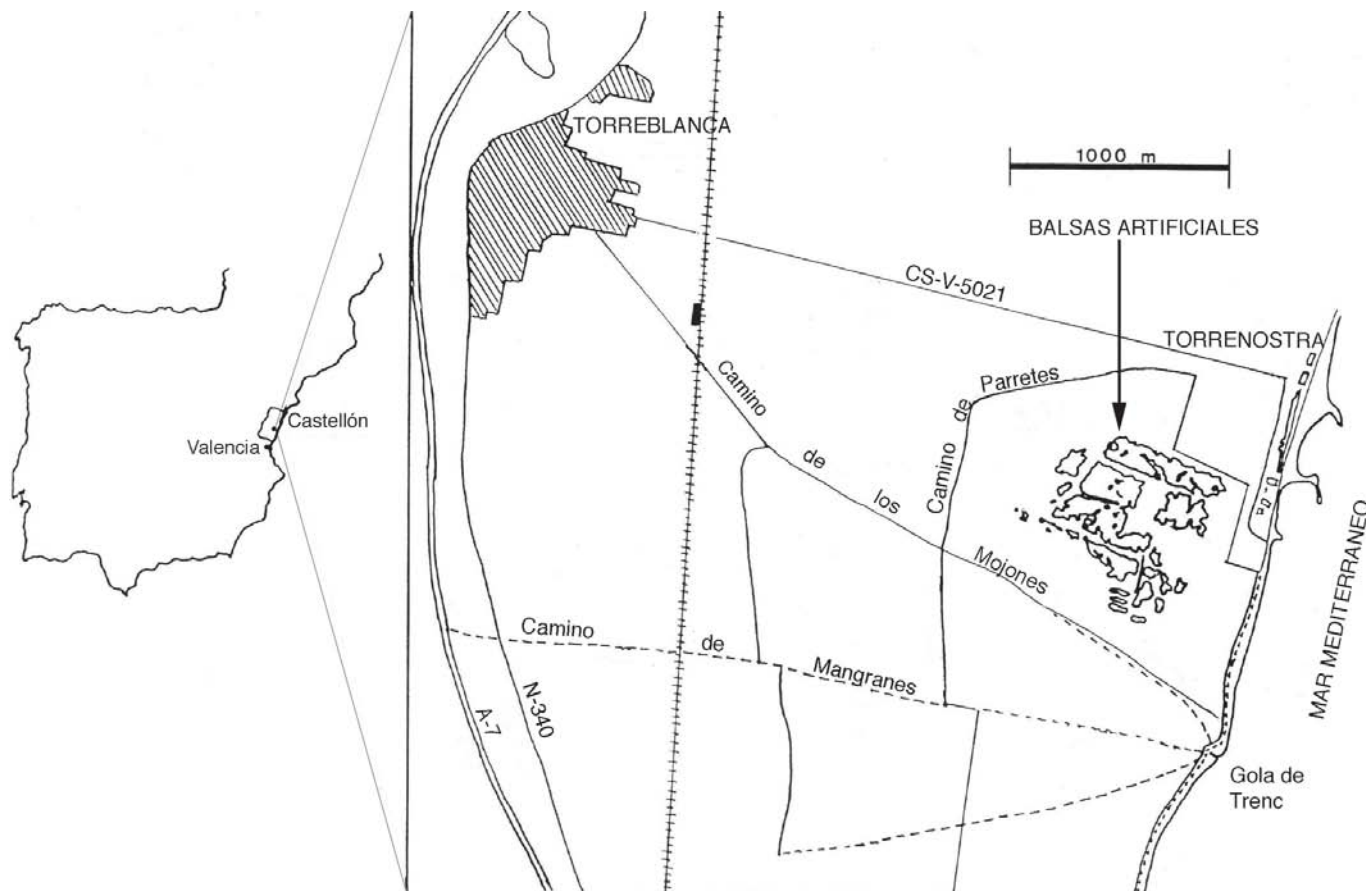


Figura 1. Localización geográfica del marjal de Torreblanca.
Geographic location of the Torreblanca marsh.

En el caso de *Ammonia beccarii tepida*, se distinguieron también los ejemplares microséricos de los megaloséricos con el fin de evaluar la posible influencia de la alternancia de generaciones en el sentido de enrollamiento.

RESULTADOS

Los resultados se resumen en la Tabla 1 (ver también Apéndice). En ella se detalla el número de muestras para las que se rechazó la hipótesis nula, según la cual la proporción dextrógiras : levógiras sería del 50% (ninguna preferencia), utilizando un nivel de significación $\alpha = 0,05$ (nivel de confianza del 95%), tanto considerando la totalidad de las muestras como sólo aquellas en las que la especie en cuestión estuviera presente con más de 100 ejemplares. Asimismo se muestra la suma total de individuos estudiados de cada especie, su proporción de ejemplares dextrógiros y el resultado de aplicar el test χ^2 a este total.

El primer resultado destacable es que ninguna de las siete especies en las cuales se llevó a cabo el estudio muestra un sentido de enrollamiento claramente dominan-

te, hallándose en todos los casos proporciones cercanas al 50%. No obstante, si tenemos en cuenta la significación estadística de las desviaciones de esta proporción, las siete especies pueden distribuirse en tres grupos:

Un primer grupo formado por *Ammonia beccarii tepida* (formas megaloséricas) y *Metarotaliella simplex?*, con predominio dextrógiro en la primera y levógiro en la segunda especie respectivamente, estadísticamente significativos a un nivel de confianza del 99% para el test aplicado al total de ejemplares de cada especie. Se observa que, en 13 de las 46 muestras, *Ammonia beccarii tepida* tiene un predominio significativo de formas dextrógiros por sólo una muestra con predominio de formas levógiros (si consideramos las muestras con más de 100 ejemplares serían 10 y ninguna, respectivamente). En el caso de *Metarotaliella simplex?*, 14 de las 46 muestras (13 muestras de más de 100 individuos) revelan un predominio significativo de formas levógiros y en ninguna predominan significativamente las formas dextrógiros.

Un segundo grupo formado por *Arenoparrella mexicana* y *Trichohyalus aguayoi*, en el que los resultados son mucho más dudosos. Si bien el test aplicado al total de individuos sugiere que ambas especies son predominan-

	n° de muestras en que la especie está presente	Muestras D>L significativas (95%)	Muestras D<L significativas (95%)	n° de muestras >100 individuos	muestras >100 individuos D>L significativas (95%)	muestras >100 individuos D<L significativas (95%)	Número de individuos (total)	% Dextrógiros (total)	Significación (total)
<i>A. beccarii tepida</i> m.	33	1	2	0	0	0	249	54,62	No
<i>A. beccarii tepida</i> M.	46	13	1	27	10	0	14806	53,67	Si 99%
<i>M. simplex</i> ?	46	0	14	40	0	13	47759	47,72	Si 99%
<i>A. mexicana</i>	31	1	1	6	0	1	2706	47,97	Si 95%
<i>T. aguayoi</i>	46	0	4	46	0	4	59962	49,24	Si 99%
<i>J. macrescens</i>	32	2	0	5	1	0	2165	51,59	No
<i>T. inflata</i>	46	0	2	23	0	1	5603	50,87	No
<i>Rubratella</i> sp.	31	0	0	1	0	0	624	48,24	No

Tabla 1. Resumen de los principales resultados. Para *A. beccarii tepida*, m.=microsféricas y M.=megalosféricas
Summary of the main results. For A. beccarii tepida, m.=microspheric and M.=megalospheric.

temente levógiros (con un nivel de confianza del 95% para la primera y del 99% para la segunda), hay que destacar el bajo número de muestras en las que se aprecia una desviación significativa con respecto a una proporción 1:1. Del total de 46 muestras, sólo en dos casos para *Arenoparrella mexicana* y sólo en cuatro en casos para *Trichohyalus aguayoi*.

Por último, el grupo formado por las especies *Trochammina inflata*, *Jadammina macrescens* y *Rubratella* sp., con predominio de formas dextrógiros en las dos primeras y de levógiros en la última, pero cuyas desviaciones con respecto a una proporción 1:1 no son significativas desde el punto de vista estadístico. Para las dos primeras especies, sólo se rechazó la hipótesis nula en dos muestras (en una si tenemos en cuenta exclusivamente las muestras con más de 100 ejemplares de la especie).

En el caso de *Ammonia beccarii tepida* se distinguió además entre las formas megalosféricas y microséricas. En ambos casos predominan las conchas dextrógiros, con un porcentaje muy similar, pero este predominio sólo resulta estadísticamente significativo en el primer caso. El número de conchas microséricas es muy bajo, representando sólo el 1-2% del total.

Por último, aunque se llevó a cabo una serie de mediciones de variables ambientales en los distintos puntos de muestreo como, entre otras, el pH, la temperatura y la salinidad del agua, no se ha encontrado ninguna relación entre éstas y la preferencia en el sentido de enrollamiento de las especies consideradas en el marjal.

DISCUSIÓN

La significativa dominancia de uno de los dos sentidos de enrollamiento en el recuento total de individuos de

4 de las especies es el resultado de la suma acumulativa de una serie de muestras en que este sentido predomina, aunque no de manera significativa. Las especies con un predominio significativo en el sentido de enrollamiento son las más abundantes (con la excepción de *Arenoparrella mexicana* que es superada en abundancia por *Trochammina inflata*). Cabe preguntarse por tanto sobre la influencia que pueda tener el número de ejemplares utilizados. En una especie que no presentara ninguna preferencia en el sentido de enrollamiento, la proporción de ejemplares dextrógiros (o, de igual manera, de levógiros) debería acercarse cada vez más a un 50% a medida que consideráramos un número mayor de ejemplares. Por lo tanto, si el número de ejemplares es grande, pero se mantiene una cierta desviación, ésta será considerada por el test como significativa por muy cercana al 50% que sea la proporción de dextrógiros. Es el caso de *Trichohyalus aguayoi*, con una proporción de dextrógiros cercana al 50% (el 49,24%) pero considerada como significativa al estar basada en casi 60.000 ejemplares. Esto podría explicar que las desviaciones significativas parezcan darse en las especies con mayor número de ejemplares. También explicaría datos aparentemente contradictorios, como que en *Ammonia beccarii tepida* se considere significativo el predominio del 53,67% de formas dextrógiros en las conchas megalosféricas y, sin embargo, en conchas microséricas, un 54,62% de formas dextrógiros no se considere significativo (ver Tabla 1). Además, si una especie presentara una real, aunque poco marcada, desviación de una proporción 1:1, ésta sería indetectable con un bajo número de ejemplares.

La temperatura es el factor ambiental al que con más frecuencia se ha atribuido influencia sobre el sentido de enrollamiento en foraminíferos. Longinelli y Tongiorgi (1960) relacionaron el predominio de formas levógiros en

Ammonia beccarii (Linné, 1758) con temperaturas más frías. Kalia y Chowdhury (1983) utilizaron el sentido de enrollamiento en ceratobulimínidos jurásicos para realizar inferencias paleoclimáticas. Collins (1990) encontró una correlación entre poblaciones de bulimínidos de predominio dextrógiro y aguas cálidas (si bien las poblaciones de predominio levógiro no parecían asociadas a aguas frías). Por último, Galeotti y Coccioni (2002) relacionaron un episodio puntual de fuerte predominio de formas levógiras en la especie *Cibicidoides pseudoacutus* (Nakkady, 1950), en muestras del límite K/T de Túnez, con un corto periodo de enfriamiento de las aguas superficiales y profundas que habría tenido lugar en el mismo límite. Otros trabajos, sin embargo, no muestran relación aparente entre el sentido de enrollamiento y la temperatura. Así, Bornmalm y Malmgren (1993) encontraron episodios de predominio significativo de formas dextrógiras en las especies *Oridorsalis umbonatus* (Reuss, 1851) y *Epistominella exigua* (Brady, 1884) procedentes de muestras miopliocenas de un sondeo en el Mar Caribe, pero no pudieron relacionarlos claramente con los datos de paleotemperaturas. Asimismo, Malmgren (1984) tampoco halló relación aparente alguna entre el sentido de enrollamiento en *Ammonia beccarii* y otro parámetro ambiental como es la salinidad.

El modo de reproducción y la alternancia de generaciones macro y microféricas también se ha asociado con el sentido de enrollamiento. Lee *et al.* (1963) hallaron que los gamontes de *Rosalina floridana* (Cushman, 1922) eran predominantemente dextrógiros mientras que los agamontes eran preferentemente levógiros. Nigam y Khare (1992) en un estudio sobre la especie *Rotalidium annectens* (Parker y Jones, 1865) encontraron una relación entre el predominio de formas dextrógiras y la generación microférica.

Por otra parte, Hallock y Larsen (1979) llevaron a cabo un amplio estudio biogeográfico sobre los patrones de enrollamiento de seis especies del género *Amphistegina* proponiendo como explicación una compleja combinación de factores ambientales, historia biogeográfica y factores genéticos, algunos de los cuales ligados también a la alternancia de las generaciones microférica y megalosférica (Hallock, 1988).

Para cinco de las siete especies consideradas en este trabajo no se ha podido encontrar, a efectos de llevar a cabo comparaciones, ninguna referencia sobre el sentido de enrollamiento. Esto podría ser una muestra del escaso interés hacia este tema en los foraminíferos bentónicos. Tufesco (1969), en un estudio biométrico sobre *Trichohyalus aguayoi* del Mar Negro, halló un predominio de formas levógiras mayor que el que se da en Torreblanca, si bien el número de ejemplares empleados sólo era del orden de 40. Existen sin embargo bastantes más referencias sobre el sentido de enrollamiento en *Ammonia beccarii*. Longinelli y Tongiorgi (1960) estudiaron el sentido de enrollamiento en ejemplares de esta es-

pecie procedentes de muestras miocenas, pleistocenas y actuales de distintos puntos de Italia. Los más bajos porcentajes de formas dextrógiras (hasta 5,5 %) se daban en ambientes claramente marinos, en muestras actuales de relativa profundidad (-146 m en La Spezia) o en las correspondientes a periodos fríos durante el Pleistoceno. Por el contrario, la frecuencia de formas dextrógiras se incrementaba a medida que el ambiente era más somero, alcanzándose los valores más altos (hasta 43%) en muestras procedentes de lagunas costeras, si bien nunca llegaban a ser mayoritarias. Estos datos llevaron a los autores a considerar la temperatura como uno de los factores principales que influían en la preferencia en el sentido de enrollamiento, siendo las bajas temperaturas más desfavorables al desarrollo de formas dextrógiras. Todo esto en relación a los individuos macrosféricos ya que los individuos microféricos eran demasiado pocos (del 2 al 7%) como para sacar conclusiones seguras, si bien el porcentaje de formas dextrógiras parecía ser incluso mayor en estos últimos. Malmgren (1984) no encontró relación alguna entre la salinidad y el sentido de enrollamiento de *Ammonia beccarii* en dos salinas: Noirmoutier en la costa atlántica francesa y Santa Pola en el sur de la Comunidad Valenciana. Todos los ejemplares eran macrosféricos y mostraban un leve predominio levógiro (58% en Noirmoutier y 61% en Santa Pola) no significativo dado el bajo número de individuos empleados (una media de 30 individuos por muestra). Usera *et al.* (1990), en muestras procedentes de sondeos en la antigua albufera cuaternaria de Pego, hallaron también un significativo predominio de formas levógiras en una proporción de 2/3 bastante constante entre las diferentes muestras, utilizando esta vez más de 43.000 ejemplares de la especie *Ammonia beccarii*, si bien aquí no se distinguió entre formas macro y microféricas. Otros datos sobre el sentido de enrollamiento en esta especie son los recogidos por Blázquez (1995) y Usera y Blázquez (1997) en muestras procedentes de la plataforma continental interna del sector de la costa valenciana comprendido entre el marjal de Oliva-Pego y La Vila Joiosa. En este caso el predominio de formas levógiras era más marcado todavía y superaba el 80 % de un total de más de 1.400 ejemplares. Tampoco aquí, sin embargo, se hizo la distinción entre caparzones microféricos y macrosféricos. En otro trabajo sobre la dinámica poblacional de *Ammonia beccarii* de la antigua albufera pleistocena de Villena, basado en el estudio de unos 3.500 individuos, Usera y Blázquez (1998) señalaban de nuevo un ligero predominio de las formas levógiras (55% de media) que sólo resultaba significativo en una de las seis muestras estudiadas. Las formas microféricas oscilaban entre el 7% y el 45% del total, si bien no se daban datos sobre la posible relación con el sentido de enrollamiento. Por último, en un trabajo basado en casi 16.000 ejemplares de *Ammonia beccarii* procedentes de sondeos realizados en la albufera holocena de

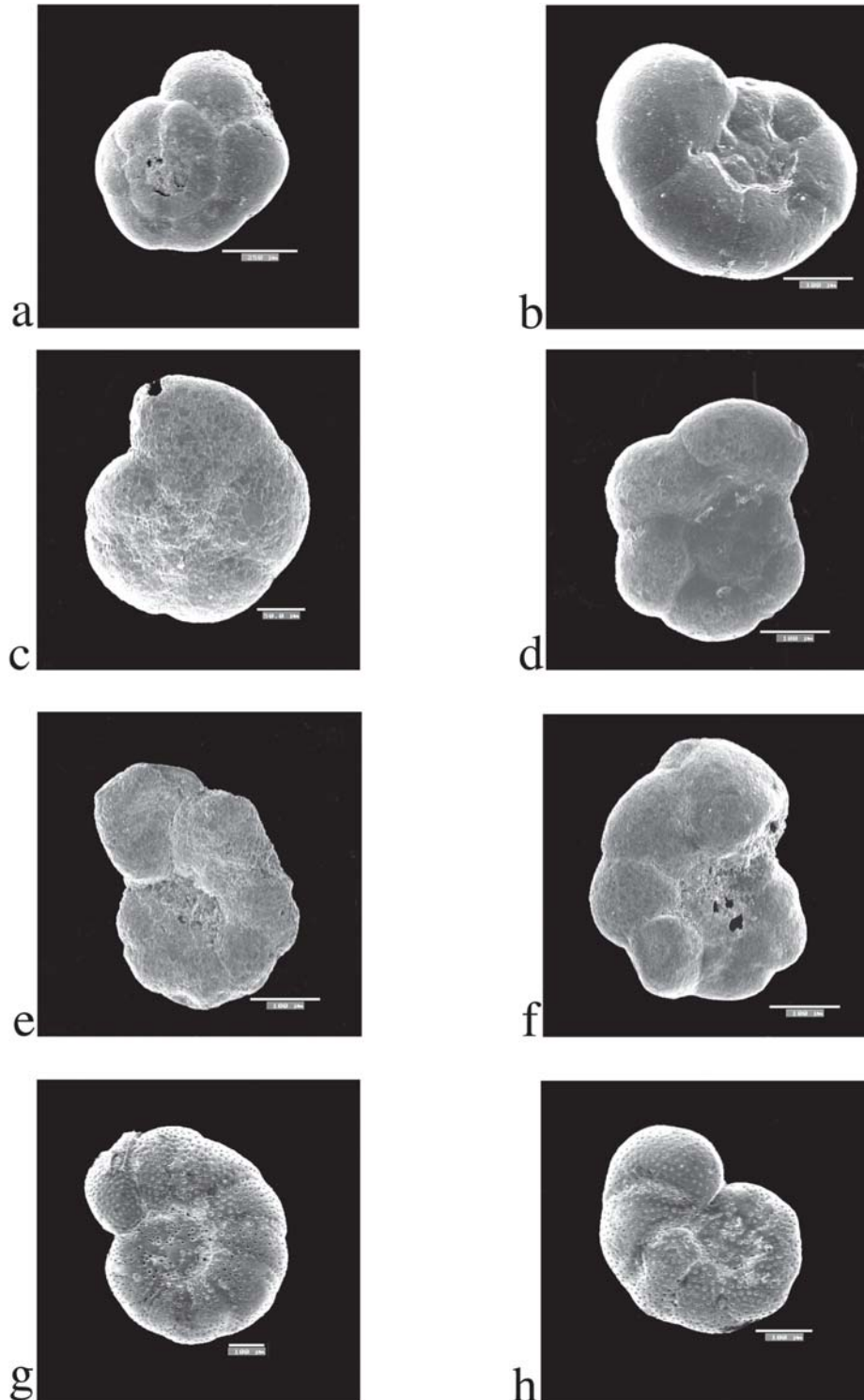


Figura 2. **a-b**, *Trochammina inflata* (Montagu, 1808), **a**: levógira (MGUV-11532), **b**: dextrógira (MGUV-11533). **c-d**, *Arenoparrella mexicana* (Kornfeld, 1931), **c**: levógira (MGUV-11534), **d**: dextrógira (MGUV-11535). **e-f**, *Jadammina macrescens* (Brady, 1870), **e**: levógira (MGUV-11536), **f**: dextrógira (MGUV-11537). **g-h**, *Trichohyalus aguayoi* (Bermúdez, 1935), **g**: levógira (MGUV-11538), **h**: dextrógira (MGUV-11539). La barra equivale a 250 μm en la figura **a**, a 100 μm en las figuras **b**, **d**, **e**, **f**, **g** y **h**, y a 50 μm en la figura **c**.

a-b, *Trochammina inflata* (Montagu, 1808), **a**: sinistral (MGUV-11532), **b**: dextral (MGUV-11533). **c-d**, *Arenoparrella mexicana* (Kornfeld, 1931), **c**: sinistral (MGUV-11534), **d**: dextral (MGUV-11535). **e-f**, *Jadammina macrescens* (Brady, 1870), **e**: sinistral (MGUV-11536), **f**: dextral (MGUV-11537). **g-h**, *Trichohyalus aguayoi* (Bermúdez, 1935), **g**: sinistral (MGUV-11538), **h**: dextral (MGUV-11539). Bar corresponds to 250 μm in figure **a**, 100 μm in figures **b**, **d**, **e**, **f**, **g** and **h**, and 50 μm in figure **c**.

Peníscola, Usera *et al.* (2002) mencionaban un leve pero constante predominio de formas dextrógiras de entre el 50% y el 60%, presente en las 29 muestras estudiadas. Las formas microséricas oscilaban entre un máximo del 45% y un mínimo inferior al 1%. En éstas, la proporción de conchas dextrógiras y levógiras no se distinguía de la existente en las formas macroséricas por lo que no parecía existir ninguna relación entre la proporción de formas micro y macroséricas y el sentido de enrollamiento.

Los datos sobre esta especie en el marjal de Torreblanca coinciden totalmente con los de Peníscola: existe un ligero predominio de formas dextrógiras sin que ésto parezca estar relacionado con la fase del ciclo reproductivo. El resto de trabajos mencionados muestra en cambio un predominio más o menos marcado de formas levógiras. Además, la aparente falta de relación entre parámetros ambientales como la salinidad y la temperatura y el sentido de enrollamiento en las siete especies estudiadas en Torreblanca coincide con los resultados obtenidos por Malmgren (1984) en *Ammonia beccarii* de las salinas de Noirmoutier y Santa Pola. De todas formas hay que apuntar que el rango de variación de dichos parámetros entre los distintos puntos de muestreo en el marjal de Torreblanca es muy bajo, y en lo concerniente a la salinidad, muy inferior al rango de variación medido en Santa Pola (6,6-13,8 ‰ en Torreblanca por 7,4-92 ‰ en Santa Pola).

En cualquier caso, al margen de posibles controles no detectados aquí, de factores ambientales o de la posible influencia de la alternancia de generaciones micro y megalosérica, existe otra explicación para los datos contradictorios sobre el sentido de enrollamiento en *Ammonia beccarii*. El género *Ammonia* es considerado por algunos autores (e.g. Schnitker, 1974; Walton y Sloan, 1990) como constituido en la actualidad básicamente por una especie *Ammonia beccarii*, de distribución cosmopolita y gran variabilidad morfológica, de manera que pueden distinguirse distintas formas o variedades ecofenotípicas correspondientes a diferentes condiciones ecológicas. Otros autores, sin embargo, rechazan esta interpretación y tienden a considerar estas variedades como especies distintas (Haynes, 1992; Debenay *et al.*, 1998).

Los ejemplares procedentes de Peníscola y Torreblanca, que muestran un leve aunque discernible predominio de caparazones dextrógiros, y los de la albufera cuaternaria de Villena con una tendencia, también muy poco marcada, a favor de las conchas levógiras, corresponden todos ellos a la variedad *tepida* de *Ammonia beccarii* (o a la especie *Ammonia tepida* si se sigue el enfoque multiespecífico) que es la que suele encontrarse en ambientes de albuferas y lagunas costeras hipohalinas o al menos con salinidad diferente de la marina. Por el contrario, los ejemplares de la plataforma continental interna entre Pego y La Vila Joiosa, estudiados por Blázquez (1995) y Usera y Blázquez (1997), y que muestran un

marcado dominio superior al 80% de conchas levógiras, corresponden a la variedad *Ammonia beccarii beccarii*, la habitual en medios marinos de salinidad normal. Por su parte, Malmgren (1984) señala que en Noirmoutier y Santa Pola encuentra una mezcla de distintas variedades que incluye las formas *beccarii*, *tepida* y *limbatobeccarii*. Otro tanto ocurre en las muestras de sedimentos cuaternarios de la antigua albufera de Pego estudiadas por Usera *et al.* (1990) con ejemplares de *Ammonia beccarii tepida*, que vivían en la laguna, mezclados con *Ammonia beccarii beccarii* de origen marino y traídos por temporales o durante episodios de rotura de la barra litoral y consiguiente comunicación con el mar abierto. Aunque no podemos tener confirmación de ello, es muy posible que el estudio de Longinelli y Tongiorgi (1960) esté basado también en una mezcla de diferentes variedades de *Ammonia beccarii*. En este sentido, es significativo que, aunque las formas levógiras son siempre dominantes, el predominio es mucho más marcado en muestras de ambiente claramente marino (94,5%), presumiblemente dominadas o constituidas en su totalidad por la forma *Ammonia beccarii beccarii*, y por otra parte, el porcentaje máximo de formas dextrógiras (43%) se da precisamente en ambientes de laguna costera con una probable mayor presencia de la variedad *Ammonia beccarii tepida*. Así pues, los datos disponibles hasta ahora coinciden con la hipótesis según la cual el sentido de enrollamiento estaría ligado a la variedad morfológica. *Ammonia beccarii beccarii* estaría caracterizada por un marcado dominio de formas levógiras. Por otro lado, *Ammonia beccarii tepida* no tendría una preferencia marcada por ningún sentido de enrollamiento y podría mostrar un leve predominio levógiro o dextrógiro dependiendo quizás de las condiciones ambientales. Precisamente, las condiciones reinantes en los marjales costeros de Peníscola y Torreblanca (con un ligero predominio dextrógiro) son probablemente muy similares entre sí y bastante diferentes de las que reinarían en la laguna continental de Villena (donde se da un ligero predominio levógiro).

Si este patrón se confirmara, en el marco de la interpretación multiespecífica del género *Ammonia*, habría "especies" como *Ammonia beccarii* y *Ammonia tepida* caracterizadas, la primera, por un sentido de enrollamiento levógiro marcadamente dominante y, la segunda, sin enrollamiento preferente o sólo levemente dominante en uno u otro sentido dependiendo de condiciones ambientales. El sentido de enrollamiento se explicaría como una compleja combinación de factores ambientales y genéticos, como ocurre en el género *Amphistegina* (Hallock, 1988). Un ejemplo paradigmático en este sentido lo ilustra el caso ya mencionado de la especie *Neogloboquadrina pachyderma*. En un principio, el sentido de enrollamiento en esta especie se consideró que estaba controlado fundamentalmente por la temperatura del agua (Ericson, 1959) si bien no se excluyeron los fac-

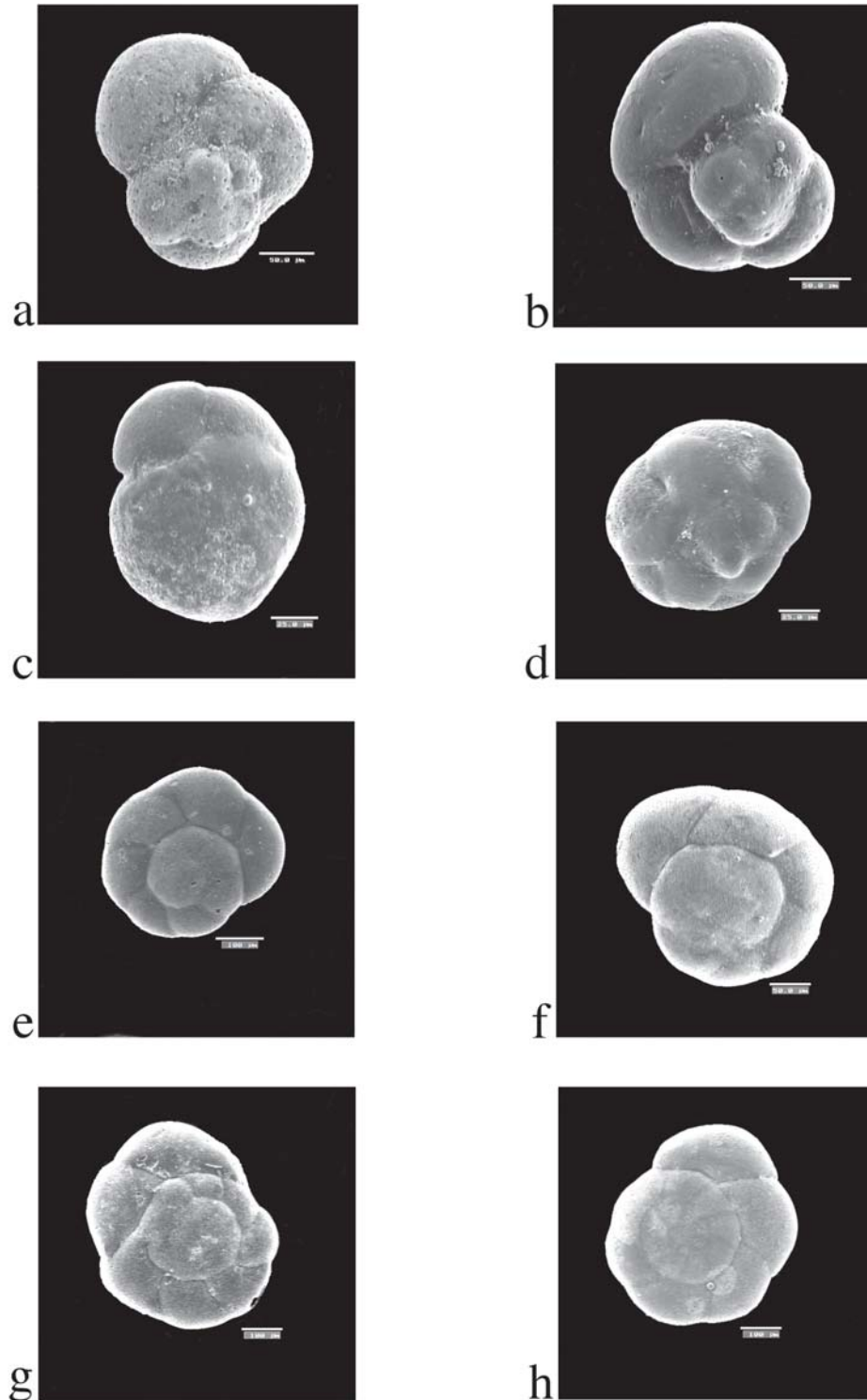


Figura 3. **a-b**, *Metarotaliella simplex?* Grell, 1979, **a**: levógira (MGUV-11540), **b**: dextrógira (MGUV-11541). **c-d**, *Rubratella* sp., **c**: levógira (MGUV-11542), **d**: dextrógira (MGUV-11543). **e-h**, *Ammonia beccarii tepida* (Cushman, 1926), **e**: forma megalosférica levógira (MGUV-11544), **f**: forma megalosférica dextrógira (MGUV-11545), **g**: forma microsférica levógira (MGUV-11546), **h**: forma microsférica dextrógira (MGUV-11547). La barra equivale a 50 μm en las figuras **a**, **b** y **f**, a 25 μm en las figuras **c** y **d**, y a 100 μm en las figuras **e**, **g** y **h**.

a-b, *Metarotaliella simplex?* Grell, 1979, **a**: sinistral (MGUV-11540), **b**: dextral (MGUV-11541). **c-d**, *Rubratella* sp., **c**: sinistral (MGUV-11542), **d**: dextral (MGUV-11543). **e-h**, *Ammonia beccarii tepida* (Cushman, 1926), **e**: megalospheric sinistral form (MGUV-11544), **f**: megalospheric dextral form (MGUV-11545), **g**: microspheric sinistral form (MGUV-11546), **h**: microspheric dextral form (MGUV-11547). Bar corresponds to 50 μm in figures **a**, **b** and **f**, 25 μm in figures **c** and **d**, and 100 μm in figures **e**, **g** and **h**.

tores genéticos. Otros autores lo relacionaron directamente con ellos, considerando las variantes dextrógira y levógira como especies distintas (Cifelli, 1973). Posteriormente se cuestionó la relación entre el sentido de enrollamiento y la temperatura, ligándose más a los requerimientos alimenticios y al tiempo de reproducción (Ufkes y Zachariasse, 1993). Más recientemente, análisis genéticos han revelado que ésta y otras especies de foraminíferos planctónicos incluyen de hecho diferentes genotipos, lo bastante divergentes entre sí como para ser considerados especies distintas (Darling *et al.*, 2000). Sólo en el Atlántico Norte, *Neogloboquadrina pachyderma* consistiría realmente en 2 especies, una totalmente dextrógira que viviría en aguas subpolares al sur de una franja situada hacia 64-70° N y otra de aguas polares al norte de la anterior con menos del 5% de formas dextrógiras. En lo que se refiere a la concha, las dos especies sólo se distinguirían por su preferencia en el sentido de enrollamiento y en una diferencia isotópica (Bauch *et al.*, 2003). Este ejemplo es interesante porque también en el género *Ammonia* los análisis genéticos han puesto en evidencia una gran variabilidad de genotipos considerados como especies distintas, si bien en este caso no tenemos constancia de que se hayan intentado relacionar con preferencias en el sentido de enrollamiento (Pawlowski *et al.*, 1995; Holzmann y Pawlowski, 1997; Holzmann *et al.*, 1998; Holzmann, 2000; Holzmann y Pawlowski, 2000). De todas formas, serán necesarios muchos más datos para confirmar o desmentir en *Ammonia beccarii* la existencia de patrones que ligan las variantes morfológicas (o bien especies genéticamente diferenciadas) al sentido de enrollamiento. La falta de datos para establecer comparaciones es incluso mayor para el resto de las especies aquí consideradas.

CONCLUSIONES

De las siete especies estudiadas en el marjal de Torreblanca, sólo *Metarotaliella simplex?* y *Ammonia beccarii tepida* (formas macrosféricas) muestran un sentido de enrollamiento predominante y estadísticamente significativo, levógiro en el primer caso y dextrógiro en el segundo, aunque muy poco marcado ya que las frecuencias son cercanas a una proporción 1:1. *Arenoparrella mexicana* y *Trichohyalus aguayoi* parecen mostrar un ligero predominio del sentido de enrollamiento levógiro aunque los resultados son más dudosos. *Trochammina inflata*, *Jadammina macrescens* y *Rubratella* sp. no muestran ninguna preferencia en el sentido de enrollamiento.

De acuerdo con los datos disponibles, el sentido de enrollamiento en *Ammonia beccarii* no tendría relación con la fase del ciclo reproductivo y estaría más relacionado con la variedad morfológica. *Ammonia beccarii beccarii* se caracterizaría por un predominio netamente

levógiro mientras que *Ammonia beccarii tepida* mostraría proporciones cercanas al 50% con predominios poco marcados, bien de formas dextrógiras, bien de formas levógiras.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los Drs. Guillem Mateu y Alejandro Cearreta la revisión del manuscrito. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por el Proyecto REN 2002-03272 de la DGI.

REFERENCIAS

- Bauch, D., Darling, K., Simstich, J., Bauch, H.A., Erlenkeuser, H. and Kroon, D. 2003. Palaeoceanographic implications of genetic variation in living North Atlantic *Neogloboquadrina pachyderma*. *Nature*, **424**, 299-302.
- Bermúdez, J. 1935. Foraminíferos de la costa norte de Cuba. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural, "Felipe Poey"*, **9**, 129-224.
- Blázquez, A.M. 1995. *Facies sedimentarias y asociaciones de foraminíferos bentónicos actuales en la plataforma submarina interna situada entre la Marjal de Oliva-Pego y la Vila Joiosa*. Tesis de licenciatura inédita. València, 144 pp.
- Bornmalm, L. and Malmgren, B. 1993. Coiling Patterns in Four Benthic Foraminiferal Species Through the Terminal Miocene and Pliocene in the Caribbean Sea. *Journal of Foraminiferal Research*, **23**, 118-122.
- Brady, H.B. 1870. Analysis and descriptions of the foraminifera. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 4, **6**, 273-309.
- Brady, H.B. 1884. Report on the foraminifera dredged by H. M. S. Challenger, during the years 1873-1876. *Reports of the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-1876, Zoology*, **9**, 814 pp.
- Cifelli, R. 1973. Observations on *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg) and *Globigerina incompta* Cifelli from the North Atlantic. *Journal of Foraminiferal Research*, **3**, 157-166.
- Collins, L.S. 1990. The correspondence between water temperature and coiling direction in *Bulimina*. *Paleoceanography*, **5**, 289-294.
- Cushman, J.A. 1922. Shallow-water foraminifera of the Tortugas Region. *Publications of the Carnegie Institution of Washington n°311, Department of Marine Biology*, **17**, 1-85.
- Cushman, J.A. 1926. Recent foraminifera from Porto Rico. *Carnegie Institution Publications 344, Department of Marine Biology, Papers*, **34**, 73-84.
- Darling, K.F., Wade, C.M., Stewart, I.A., Kroon, D., Dingle, R. and Leigh Brown, A.J. 2000. Molecular evidence for genetic mixing of Arctic and Antarctic subpolar populations of planktonic foraminifers. *Nature*, **405**, 43-47.
- Debenay, J.P., Bénétou, E., Zhang, J., Stouff, V., Geslin, E.,

- Redois, F. and Fernández-González, M. 1998. *Ammonia beccarii* and *Ammonia tepida* (Foraminifera): morpho-functional arguments for their distinction. *Marine Micropaleontology*, **33**, 235-244.
- Ehrenberg, C.G. 1861. Über die Tiefgrund-Verhältnisse des Ozeans am Eingange der Davisstrasse und bei Island. *Monatsberichte der Königlichen Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, **1861**, 275-315.
- Ericson, D.B. 1959. Coiling direction of *Globigerina pachyderma* as a Climatic Index. *Science*, **130**, 219-220.
- Galeotti, S. and Coccioni, R. 2002. Changes in coiling direction of *Cibicides pseudoacutus* (Nakkady) across the Cretaceous-Tertiary boundary of Tunisia: palaeoecological and biostratigraphic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **178**, 197-210.
- Grell, K.G. 1979. Cytogenetic systems and evolution in foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research*, **9**, 1-13.
- Hallock, P. 1988. Notes on coiling direction in trochospiral benthic foraminifera. *Revue de Paléobiologie*, vol. spéc. **2**, 799-802.
- Hallock, P. and Larsen, A.R. 1979. Coiling direction in *Amphistegina*. *Marine Micropaleontology*, **4**, 33-44.
- Haynes, J.R. 1992. Supposed pronounced ecophenotypy in foraminifera. *Journal of Micropaleontology*, **11**, 59-63.
- Hemleben, C., Spindler, M. and Anderson, O.R. 1989. *Modern Planktonic Foraminifera*. Springer-Verlag, New York, 363 pp.
- Holzmann, M. 2000. Species concept in foraminifera: *Ammonia* as a case study. *Micropaleontology*, **46**, supplement 1, 21-37.
- Holzmann, M. and Pawlowski, J. 1997. Molecular, morphological and ecological evidence for species recognition in *Ammonia* (Foraminifera). *Journal of Foraminiferal Research*, **27**, 311-318.
- Holzmann, M. and Pawlowski, J. 2000. Taxonomic relationships in the genus *Ammonia* (Foraminifera) based on ribosomal DNA sequences. *Journal of Micropaleontology*, **19**, 85-95.
- Holzmann, M., Piller, W.E., Zaninetti, L., Fenner, R., Martín, R., Serandrei Barbero, R. and Pawlowski, J. 1998. Molecular versus morphologic variability in *Ammonia* spp. (Foraminifera, Protozoa) from the lagoon of Venice, Italy. *Revue de Micropaléontologie*, **41**, 59-69.
- Kalia, P. and Chowdhury, S. 1983. The coiling direction in ceratobuliminid foraminifera as climatic index – a proposition. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **41**, 165-170.
- Kornfeld, M.M. 1931. Recent littoral foraminifera from Texas and Louisiana. *Contributions from the Department of Geology of Stanford University*, **1**, 77-101.
- Lee, J.J., Freudenthal, H.D., Muller, W.A., Kossoy, V., Pierce, S. and Grossman, R. 1963. Growth and physiology of foraminifera in the laboratory. Part 3. Initial studies of *Rosalina floridana*. *Micropaleontology*, **9**, 449-466.
- Linné, C. 1758. *Systema Naturae per regna, tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* **1**, 10^a ed. Holmiae Stockholm, L. Salvii, 824 pp
- Longinelli, A. e Tongiorgi, E. 1960. Frequenza degli individui destrogiri in diverse popolazioni di *Rotalia beccarii* Linneo. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **1**, 5-16.
- Malmgren, B.A. 1984. Analysis of the environmental influence on the morphology of *Ammonia beccarii* (Linné) in southern European salinas. *Geobios*, **17**, 737-746.
- Montagu, G. 1808. *Testacea Britannica*, supplement. Exeter, England, S. Woolmer., 184 pp.
- Nakkady, S.F. 1950. A new foraminiferal fauna from the Esna shales and upper Cretaceous Chalk of Egypt. *Journal of Paleontology*, **24**, 675-692.
- Nigam, R. and Khare, N. 1992. The reciprocity between coiling direction and dimorphic reproduction in benthic foraminifera. *Journal of Micropaleontology*, **11**, 221-228.
- Parker, W.K. and Jones, T.R. 1865. On some foraminifera from the North Atlantic and Arctic Oceans, including Davis Straits and Baffin's Bay. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **155**, 325-441.
- Pawlowski, J., Bolívar, I., Farhni, J. and Zaninetti, L. 1995. DNA analysis of "*Ammonia beccarii*" morphotypes: one or more species? *Marine Micropaleontology*, **26**, 171-178.
- Reuss, A.E. 1851. Über die fossilen Foraminiferen und Entomostraceen der Septarienthonen der Umgegend von Berlin. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **3**, 49-91.
- Rosselló, V.M. 1979. Els espais albuferencs del País Valencià. *Acta Geológica Hispánica*, **14**, 487-493.
- Schnitker, D. 1974. Ecotypic variation in *Ammonia beccarii* (Linné). *Journal of Foraminiferal Research*, **4**, 217-223.
- Tufesco, M. 1969. Sur la présence de *Trichohyalus aguayoi* (Bermúdez) dans la Mer Noire. *Revue de Micropaléontologie*, **12**, 46-52.
- Ufkes, E. and Zachariasse, W.J. 1993. Origin of coiling differences in living neogloboquadrinids in the Walvis Bay Region, off Namibia, southwest Africa. *Micropaleontology*, **39**, 283-287.
- Usera, J. y Blázquez, A.M. 1997. Influencia del substrato en la distribución de los foraminíferos bentónicos de la plataforma continental interna entre Valencia y Alicante (España). *Revista Española de Micropaleontología*, **29**, 85-104.
- Usera, J. y Blázquez, A.M. 1998. Interpretación de la dinámica poblacional de *Ammonia beccarii* (Linné, 1758) (Foraminiferida, Protoctista) en el Cuaternario continental de la laguna de Villena (Alicante, España). *Coloquios de Paleontología*, **49**, 145-167.
- Usera, J., De Renzi, M., García-Forner, A. y Alberola, C. 1990. Retención o pérdida de información paleobiológica a través de los procesos tafonómicos: una discusión basada en las proporciones de dos tafones de *Ammonia beccarii* (Linné) (Foraminiferida). *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización* (Coord. S. Fernández López). Universidad Complutense de Madrid, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 369-378.
- Usera, J., Alberola, C. y Brito, J.M. 2002. Dinámica poblacional de *Ammonia beccarii* (Linné) (Foraminiferida)

- en el Cuaternario de Peñíscola (Castellón). *XVIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, II Congreso Ibérico de Paleontología, Libro de Resúmenes* (Eds. J. Civiş y J.A. González-Delgado). Universidad de Salamanca, Salamanca, 146-147.
- Walton, W.R. 1952. Techniques for recognition of living foraminifera. *Contribution from the Cushman Foundation for Foraminiferal Research*, **3**, 56-60.
- Walton, W.R. and Sloan, B.J. 1990. The genus *Ammonia* Brünnich, 1772: its geographic distribution and morphologic variability. *Journal of Foraminiferal Research*, **20**, 128-156.

Manuscrito recibido: 18 de diciembre, 2003

Manuscrito aceptado: 16 de febrero, 2004

APÉNDICE

Número de ejemplares utilizados en este trabajo en cada muestra y para cada especie. D=dextrógiros, L=levógiros. Para *Ammonia beccarii tepida* M.=megalosféricas, m.=microsféricas.

Number of specimens used in this work for each sample and species. D=dextral, L=sinistral. For *Ammonia beccarii tepida* M.=megalospheric, m.=microspheric.

Muestras	<i>T. inflata</i>		<i>J. macroscens</i>		<i>A. mexicana</i>		<i>Rubratella</i> sp.		<i>T. aguayoi</i>		<i>M. simplex</i> ?		<i>A. beccarii tepida</i>		<i>M. A. beccarii tepida</i>		<i>M. A. beccarii tepida</i>	
	D	L	D	L	D	L	D	L	D	L	D	L	D	L	D	L	D	L
TB 1.1.1	8	8	13	12	0	0	0	0	77	92	18	14	19	13	0	0	0	0
TB 2.1.1	207	198	136	142	102	88	48	1228	1286	521	621	28	21	0	0	0	0	
TB 3.1.1	168	182	164	127	139	149	15	994	952	438	552	56	48	0	0	0	0	
TB 4.1.1	72	72	38	45	3	8	57	586	588	235	267	18	18	3	3	1	1	
TB 5.1.1	95	70	39	36	62	63	15	641	673	107	142	40	24	1	2	2	2	
TB 6.1.1	62	52	22	21	31	35	4	424	408	85	98	101	84	1	3	3	3	
TB 7.1.1	293	305	45	33	1	2	1	222	227	399	447	9	9	0	0	0	0	
TB 8.1.1	18	31	5	13	0	0	0	1116	1203	790	892	79	75	0	0	0	4	
TB 9.1.1	48	38	0	0	0	0	0	311	297	26	16	2	3	0	0	0	0	
TB 10.1.1	54	64	0	0	1	0	0	395	409	14	7	2	0	0	0	0	0	
TB 11.1.1	60	70	0	0	0	0	0	452	491	189	184	5	5	0	0	0	0	
TB 12.1.1	56	47	3	0	0	0	0	777	793	362	385	17	7	0	0	0	0	
TB 1.2.1	6	3	11	12	0	0	1	283	293	40	65	10	104	1	1	0	0	
TB 2.2.1	132	109	37	32	23	18	6	798	838	760	856	493	426	11	5	5	5	
TB 3.2.1	35	31	0	2	0	0	0	267	244	23	26	216	199	2	2	5	5	
TB 4.2.1	89	80	75	65	88	108	0	365	374	237	261	1	7	0	0	0	0	
TB 5.2.1	71	75	73	68	5	8	13	1052	1010	382	372	10	12	0	0	0	1	
TB 6.2.1	97	82	197	175	224	236	5	1144	1203	1280	1445	8	10	0	0	0	0	
TB 7.2.1	6	1	6	0	0	1	0	617	678	568	623	21	15	0	0	0	1	
TB 8.2.1	57	57	27	32	18	16	5	959	1037	1471	1544	55	65	1	1	0	0	
TB 9.2.1	41	31	2	0	0	0	0	656	656	2655	2796	25	18	1	1	0	0	
TB 10.2.1	17	14	0	1	0	2	0	145	157	26	48	17	7	0	0	0	0	
TB 11.2.1	48	51	6	5	4	6	?	165	164	72	71	15	13	0	0	0	0	
TB 12.2.1	75	60	2	3	0	0	0	280	322	632	674	23	25	2	2	1	1	
TB 1.3.1	34	24	21	28	0	1	0	375	361	218	234	184	157	7	7	5	5	
TB 2.3.1	35	24	23	16	0	0	0	898	861	577	588	392	319	8	8	5	5	
TB 3.3.1	48	37	36	33	0	0	22	1067	1068	554	627	451	378	10	8	8	8	
TB 4.3.1	10	10	9	14	1	1	3	1805	1850	1100	1257	504	398	4	4	7	7	
TB 5.3.1	2	1	0	4	0	0	2	1320	1451	2248	2422	117	83	1	1	4	4	
TB 6.3.1	55	58	43	41	23	13	35	511	501	638	686	188	185	4	4	4	4	
TB 7.3.1	15	13	3	3	2	3	0	1833	1881	1173	1345	412	331	10	10	5	5	
TB 8.3.1	4	15	4	3	3	3	0	215	204	68	65	374	325	5	5	5	5	
TB 9.3.1	114	91	24	20	494	573	11	103	142	34	34	561	491	11	13	13	13	
TB 10.3.1	79	70	0	1	4	8	1	1244	1183	798	932	11	6	0	0	0	0	
TB 11.3.1	32	30	4	3	10	15	3	636	784	443	453	109	83	3	3	1	1	
TB 12.3.1	58	48	10	16	26	12	7	449	397	165	154	363	323	8	8	5	5	
TB 1.4.1	98	101	4	3	0	0	0	795	810	475	545	630	511	4	4	11	11	
TB 2.4.1	125	122	3	3	2	2	0	258	266	119	108	333	284	4	4	1	1	
TB 3.4.1	134	136	1	5	0	0	1	388	459	296	336	202	201	2	2	2	2	
TB 4.4.1	53	85	3	4	0	0	0	411	451	386	417	300	285	3	3	2	2	
TB 5.4.1	77	78	8	6	1	0	0	439	467	375	403	351	312	3	4	4	4	
TB 6.4.1	30	38	8	10	33	29	3	456	503	211	208	193	151	2	2	1	1	
TB 7.4.1	12	14	3	4	0	0	0	442	428	178	189	628	620	15	5	5	5	
TB 8.4.1	7	7	3	5	0	0	0	996	1047	850	916	91	70	2	2	0	0	
TB 9.4.1	4	4	1	2	0	0	0	660	668	379	420	161	137	2	2	0	0	
TB 10.4.1	4	7	1	2	0	0	0	271	259	196	195	25	21	2	2	0	0	