Paleontología Mexicana
Volumen 8, núm. 2, 2019, p. 129 – 146

Pliotoxaster buitronae especie nueva (Echinoidea) del Aptiense inferior de la Cuenca del Maestrat (Península Ibérica)

Forner i Valls, Enric [a,*]

[a] Ateneu de Natura, Sant Roc, 125 3r. 5a., 12004, Castelló de la Plana, España.

[*] fornervalls@gmail.com

Resumen

El orden Spatangoida es actualmente, dentro de Echinoidea, el grupo más diverso, con unas 350 especies vivientes y unas 1700 especies fósiles descritas. En el Aptiense el orden se diversificó. La Cuenca del Maestrat (Península Ibérica) está en el área de influencia de las placas europea, africana y la pequeña ibérica; estuvo activa desde el Jurásico Superior hasta el Cretácico Inferior, una fase de *rifting* relacionada con la abertura del centro y del norte del océano Atlántico. Los sedimentos depositados en la cuenca fueron elevados y plegados en el Terciario. La Cuenca del Maestrat tiene una gran riqueza de Echinoidea del orden Spatangoida, que no ha sido estudiada suficientemente. El estudio del orden Spatangoida en el Aptiense resulta especialmente interesante porqué es el momento que coincide con el declinar del género *Toxaster*, que se extiende desde el Valanginiense hasta el Aptiense, justo cuando emerge el género *Pliotoxaster* (Aptiense-Cenomaniense). Quizás se produjera una sustitución entre los dos géneros y la Cuenca del Maestrat es un buen escenario para intentar comprobarlo. El objetivo inmediato de este estudio es mejorar el conocimiento de la fauna fósil de Echinoidea de la Cuenca del Maestrat. Forma parte de unos objetivos a más largo plazo. Por una parte, comprobar la sustitución del género *Toxaster* por *Pliotoxaster* y, por otra, elaborar una biozonación para la cuenca con Echinoidea, donde los Spatangoida, por su abundancia, pueden jugar un papel importante. Esta investigación es parte de un trabajo cuantitativo previo con una muestra importante (de 1.871 ejemplares), que ha permitido conocer la variabilidad intraespecífica y el comportamiento de las medidas básicas (longitud, anchura y altura) a lo largo de la ontogenia de esta especie. Disponer de muchos ejemplares con buena conservación ha posibilitado estudiar todos los caracteres significativos para la clasificación de la especie. En este trabajo se describe una especie nueva: *Pliotoxaster buitronae*, del Aptiense inferior; Formación Margas del Forcall, de Fuentes de Rubielos (Aragón, España). Se avanza en el conocimiento de la fauna de Echinoidea de la Cuenca sedimentaria del Maestrat. Se mejora el conocimiento del género *Pliotoxaster* y de los cambios que se producen dentro del orden Spatangoida en el Aptiense. Se dedica una especie a la eminente paleontóloga mexicana Blanca Estela Buitrón Sánchez, que tanto ha contribuido al conocimiento de la clase Echinoidea en México y zonas colindantes. El trabajo se ha limitado al estudio de una sola especie de Spatangoida de la Cuenca del Maestrat, pero tiene implicaciones sobre la precisión de la definición del propio género *Pliotoxaster*, y confirma la existencia de este género en la Cuenca del Maestrat durante el Aptiense inferior, en el momento que está iniciando su expansión. El estudio concluye que se considera válido el género *Pliotoxaster* y se apunta la conveniencia de hacer una corrección en su diagnosis. El sistema apical de *Pliotoxaster* puede ser tanto semietmolítico, con la placa madrepórica separando las dos placas genitales posteriores (según se consideraba hasta ahora), como etmofracto, con las placas G1 y G4 en contacto, como ocurre en la especie nueva aquí descrita.

Palabras clave: Aptiense, Cuenca del Maestrat, especie nueva, *Pliotoxaster*, Spatangoida, Toxasteridae.

Abstract

Within Echinoidea, the order Spatangoida is currently the most diverse group with about 350 living species and about 1700 fossil species having been described. In the Aptian the order is diversifying. The Maestrat Basin (Iberian Peninsula) is in the area of influence of the European, African and the small Iberian plates. It was active from the Upper Jurassic to the Lower Cretaceous, a rifting phase related to the central and northern opening of the Atlantic Ocean. The sediments deposited in the basin were elevated and folded during the Tertiary. The Maestrat Basin has a great wealth of Echinoidea of the order Spatangoida, which has not been studied sufficiently. The study of the order Spatangoida in the Aptian is especially interesting because it coincides with the decline of the genus Toxaster, which

extends from the Valanginian to the Aptian, and just when the genus Pliotoxaster (Aptian-Cenomanian) emerges. Perhaps there is a substitution between the two genera and the Maestrat Basin is a good location to try to verify this hypothesis. The immediate objective of this study is to improve our knowledge of the fossil fauna of Echinoidea in the Maestrat Basin. There are also some longer-term objectives. Firstly, to investigate the replacement of the genus Toxaster by Pliotoxaster and, secondly, to develop a biozone for the Echinoidea basin, where the Spatangoids, due to their abundance, can play an important role. This research is based on a previous quantitative work with an important sample size (1871 specimens) that has allowed us to understand the intraspecific variability and the behaviour of the basic measures (length, width and height) along the ontogeny of the individual. Having many specimens with good conservation has made it possible to study all the significant characters for the classification of the species. This paper describes a new species: Pliotoxaster buitronae, from the lower Aptian, Margas del Forcall Formation, from Fuentes de Rubielos (Aragon, Spain). It advances the knowledge of the fauna of Echinoidea in the sedimentary basin of the Maestrat. Knowledge of the genus Pliotoxaster and the changes that occur within the order Spatangoida in the Aptian is improved. The species is dedicated to the eminent mexican paleontologist Blanca Estela Buitrón Sánchez who has contributed so much to our understanding of the Echinoidea class in Mexico and surrounding areas. Although this work has been limited to the study of a single species of Spatangoida from the Maestrat Basin, it has implications on the accuracy of the definition of the genus Pliotoxaster itself; and confirms the existence of this genus in the basin in the lower Aptian, at the beginning of its expansion. The study concludes that the genus Pliotoxaster is considered valid and the convenience of making a correction in its diagnosis is pointed out. The apical system of Pliotoxaster can be both hemilytic (semi-ethmolytic), with the madreporite plate separating the two posterior genital plates (as considered so far) and ethmophract, with the G1 and G4 plates in contact, as occurs in the new species herein described.

Keywords: Aptian, Maestrat Basin, new species, Pliotoxaster, Spatangoida, Toxasteridae.

1. Introducción

El orden Spatangoida L. Agassiz, 1840, considerado un grupo monofilético (Villier *et al.*, 2004), es actualmente, dentro de los echinoideos, el grupo más diverso, con unas 350 especies vivientes y, también, unas 1700 especies fósiles descritas (Villier y Navarro, 2004). Este grupo, a partir del Cretácico Inferior, se diversifica rápidamente y permanece, más o menos, estable hasta la actualidad, mientras otros grupos de equinoideos irregulares, como Holasteroida, Holectypoida y Cassiduloida, de hábitos predominantemente epibentónicos, declinan. Casi todos los espatangoides viven enterrados en la arena o el fango y son detritívoros: ingieren el sedimento y filtran la materia orgánica que contiene. Se ha interpretado que esta innovación, la adopción de un modo de vida enterrado, es la clave del éxito del orden Spatangoida (Kier, 1974). También para Smith (1984), el hábito de vivir siempre enterrados les da acceso a nuevos recursos alimentarios y protección frente a los depredadores. La irradiación que han seguido los espatangoides durante el Cretácico se puede observar en la figura 1, donde, a partir de los datos de Villier y Navarro (2004), se han calculado los

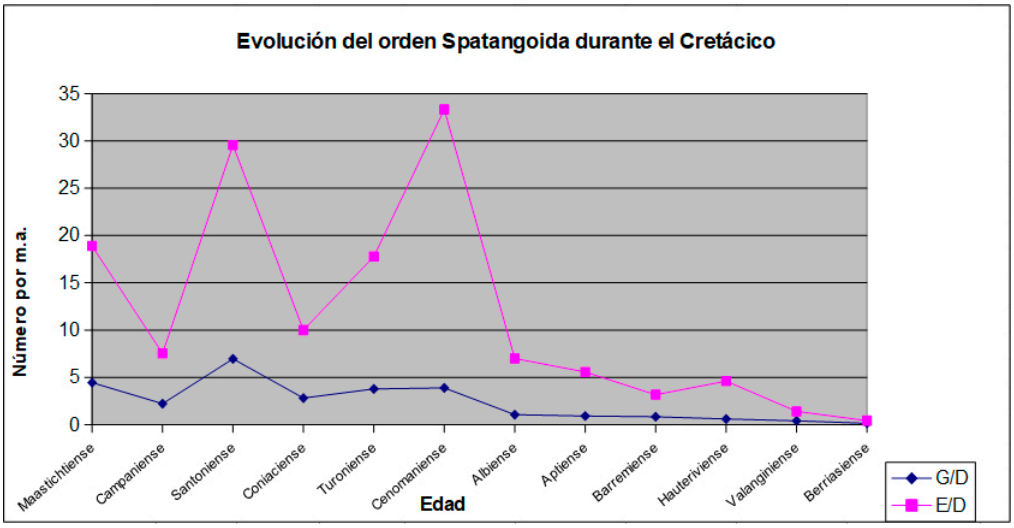

Figura 1. Diversidad de géneros y especies del orden Spatangoida durante el Cretácico. Índice G/D: número de géneros para cada edad dividido por su duración en millones de años. Índice E/D: número de especies para cada edad dividido por su duración en millones de años. Índices elaborados a partir de los datos de Villier y Navarro (2004: 267, tab. 1).

índices de género y especie por millón de años para evitar el sesgo de la distinta duración de las diferentes edades estratigráficas. Se aprecia de forma nítida un uniforme y moderado proceso de expansión durante todo el Cretácico Inferior, seguido de la explosión del Cenomaniense y de dos crisis posteriores durante el Turoniense-Coniaciense y el Campaniense. A pesar de ellas, han mantenido una alta diversidad que ha llegado hasta la actualidad.

Al género *Pliotoxaster* Fourteau, 1907, se han asignado un total de 14 especies (Lambert y Thiéry, 1909-1925; Kier y Lawson, 1978; Kroh, 2010; Fouquet *et al.*, 2018; Smith y Kroh, 2019; Zoobanc, 2019; WoRMS, 2019), distribuidas geográficamente por Europa, Oriente Medio, norte de África, América del Norte y América del Sur. Smith y Kroh (2019) indican una distribución temporal que va del Aptiense al Cenomaniense. Sin embargo, Lambert (1920) asignaba al Barremiense su especie *P. paquieri*; Fouquet *et al.* (2018) también dan como Barremiense superior a *P. wayensis* (Larraín, 1985) y *P. andinus* Fouquet *et al.* (2018), y añaden, en la distribución geográfica, a América del Sur. Sólo dos especies del total se han citado en el Aptiense: *P. brunieri* (Merian, en Desor, 1858) y *P. collignii* (Sismonda, 1843). La primera de ellas está descrita insuficientemente y la segunda ofrece dudas, tanto en la edad como en la asignación genérica. Originalmente, se incluye *P. collignii* dentro del género *Toxaster* Agassiz, 1840. La sistemática de la especie tiene una historia convulsa. Lambert (1917) creó con ella el género *Mengaudia*, para después sinonimizarlo con el género *Pliotoxaster* (Lambert y Thiéry, 1921). Smith y Kroh (2019), de forma simultánea y contradictoria, la incluyen tanto en el género *Toxaster* como en *Pliotoxaster*. Y lo cierto es que su inclusión ofrece dudas en cualquiera de los dos géneros, porque tiene los ambulacros pares poco hundidos para incluirlo en *Pliotoxaster* y, sin embargo, los poros del ambulacro III, circunflejos, claramente diferentes de los ambulacros pares, lo que complica su inclusión en *Toxaster*. Por todo ello, sería muy conveniente revisar la especie a partir del material tipo o con nuevo material de la localidad tipo o su entorno. Quizás es posible que bajo el nombre de esta especie se haya incluido y citado material de otras especies (Lambert, 1928; Villalba, 1993, 2003; Saura y García-Vives, 2012; Forner *et al.*, 2012a).

Dentro de la Cuenca del Maestrat, se da la paradoja de que, a pesar de ser el orden Spatangoida el que, con diferencia, presenta en el campo más ejemplares y, muy probablemente, mayor biodiversidad, es al que menos atención se ha prestado. En el aspecto sistemático, solo cabe apuntar un reciente trabajo en el que se describe una nueva especie del género *Heteraster* (Forner, 2018). Lambert le dedicó parte de una página (1028, p. 154) donde citaba *Toxaster collignii* (Sismonda, 1843), aunque indicaba su polimorfismo, citando hasta 5 variedades en el mismo yacimiento: Cap de Vinyet (Morella). Ello ya apunta que bajo este nombre se han englobado distintas especies. El mismo Lambert (1928) indica de una de ellas: "*...un individu plus allongé, subcylindrique, à petals pairs peu déprimes appartient à la Variété dite Toxaster Leymeriei Cotteau (non de Loriol), dont on pourrait faire une espèce distincte*", pero no la hizo. También informa de la existencia de un individuo con los pétalos pares más deprimidos, como es característico de *Pliotoxaster*, que, sin embargo, tiene tubérculos en las zonas interporales. Hay que indicar, a partir del conocimiento de que se dispone actualmente, que, en el yacimiento del mas del Cap de Vinyet, hay fuertes pendientes, la estratigrafía se inicia en la Formación Xert (Barremiense superior) y termina en la parte superior del miembro Margas de Cap de Vinyet (Aptiense inferior), y se suceden diversas especies de Spatangoida a lo largo de todas las capas expuestas. Villalba (1993, 2003) considera *Pliotoxaster* sinónimo posterior de *Toxaster*. Dicha autora cita para la Cuenca del Maestrat *T. collignii* y también a *T. brunneri* Mérian en Desor, 1858, que considera sinónimo del anterior. Hay que resaltar que, entre el material que estudió Mérian (Desor, 1865: 354-355) cuando describió la especie, cita dos localidades de la Cuenca del Maestrat: Fredes y un lugar indeterminado entre Alcora y Onda. Saura y García-Vives (2012) citan *Pliotoxaster collignii* del Aptiense de Allepuz (Cuenca del Maestrat), *P. amplus* (Desor, 1858), de la misma edad y localidad, y un *Pliotoxaster* sp. de la sierra de Gudar (Cuenca del Maestrat), ninguno de los cuales es la especie estudiada en este trabajo. En un estudio previo sobre la comunidad fósil del yacimiento del Río Morrón (Forner *et al.*, 2012b), donde se estudió la dinámica de la población del *Pliotoxaster* estudiado en este trabajo, ya se apuntaba la posibilidad de que pudiera tratarse de una especie nueva.

El estudio del orden Spatangoida en el Aptiense resulta especialmente interesante porqué es el momento en que coincide el declinar del género *Toxaster*, que se extiende desde el Valanginiense hasta el Aptiense (Smith y Kroh, 2019), con la emergencia del género *Pliotoxaster* (Aptiense-Cenomaniense). Quizás se produjera una sustitución entre los dos géneros y la Cuenca del Maestrat es un buen escenario para intentar comprobarlo. Pero para ello se requerirá de estudios bioestratigráficos más generales. De momento, hay que completar los estudios taxonómicos sobre la fauna de Spatangoida, compleja e insuficientemente conocida. La pequeña contribución de este trabajo es en este sentido.

2. Materiales y métodos

2.1. Marco geográfico y geológico

El yacimiento de los Morronicos, en el margen derecho del Rio Morrón, está situado a 5 km al sur oeste del municipio de Cortes de Arenoso (Castelló) (Figura 2), dentro del término municipal de Fuentes de Rubielos (Teruel), y queda a unos 4 km al este del núcleo de dicho pueblo. Para más precisiones sobre la localización hay que dirigirse a la dirección general de Patrimonio Cultural de

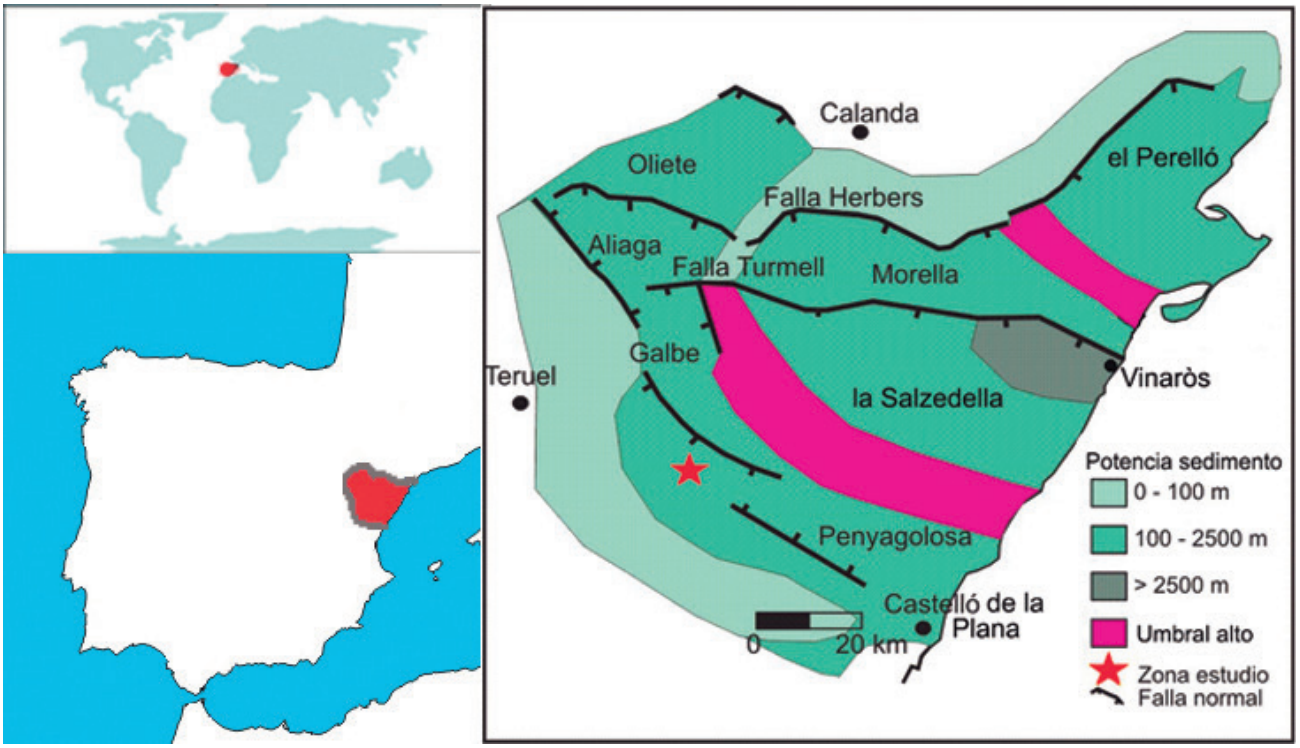

Figura 2. Localización del yacimiento de Fuentes de Rubielos dentro de la Cuenca del Maestrat, donde se ha encontrado *Pliotoxaster buitronae* sp. nov. Tomado y modificado de Salas *et al.* (2001).

Aragón (patrimoniocultural@aragon.es). La zona estudiada se sitúa en la parte oriental de la cordillera Ibérica. Salas y Guimerà (1996, 1997) han definido la Cuenca sedimentaria del Cretácico Inferior del Maestrat y la han dividido en siete subcuencas. El yacimiento donde se ha recogido el material pertenece a la subcuenca del Penyagolosa. La Cuenca del Maestrat está en el área de influencia de las placas europea, africana y la pequeña placa ibérica; estuvo activa desde el Jurásico Superior hasta el Cretácico Inferior, una fase de rifting relacionada con la abertura del centro y del norte del océano Atlántico (Salas y Casas, 1993; Salas *et al.*, 2001). Fue plegada en el Paleógeno-Neógeno por la orogenia alpina (Guimerà, 1984).

Los materiales donde se han encontrado los equínidos corresponden a la parte superior de la Formación Margas del Forcall (Canérot *et al.*, 1982), al miembro superior Margas de Morella la Vella. Las formaciones de esta área fueron inicialmente apuntadas en la tesis doctoral de Canérot (1974), formalmente descritas en el trabajo de Canérot *et al.* (1982) y completadas por Salas (1987). Se puede consultar una visión completa y ilustrada de todo el ciclo Cretácico Inferior de la Cuenca del Maestrat en la publicación de Salas (1986). La edad del afloramiento corresponde al Aptiense inferior (Bover- Arnal *et al.*, 2016). Los estudios recientes (García *et al.*, 2014; Villanueva *et al.*, 2014) han fijado el límite del contacto entre el Barremiense y el Aptiense en la Cuenca del Maestrat en la parte más inferior de la Fm. Margas del Forcall, de manera que la posición estratigráfica de la parte superior de la Fm. Forcall (el miembro Margas de Morella la Vella), corresponde al Aptiense inferior (Figura 3). La edad absoluta de la Fm. Forcall, según la datación por isótopos de estroncio 87Sr/86Sr, es de 123,6 millones de años (123,03-124,13), tal como se desprende del trabajo de Bover-Arnal *et al.* (2016). En el nivel prospectado, donde se recogieron los equínidos (Forner *et al.*, 2012b), se recuperó también el braquiópodo *Burrirhynchia miliani* (Calzada, 1971) y el bivalvo *Plicatula placunea* Lamarck, 1819, especie que, precisamente, fue utilizada por los paleontólogos franceses (Canérot, 1974) como fósil guía para la formación, que identificaban como "Margas con *Plicatulas*" por analogía con las "Marnes a *Plicatules*" de la Cuenca de París. Estas dos especies solo se han encontrado, en la Cuenca del Maestrat, en el miembro Margas de Morella la Vella (MMV).

2.2. Material

El material se recogió en las prospecciones realizadas los días 13/07/2011 y 17/11/2012, que contaban con las autorizaciones de la dirección general de Patrimonio Cultural del Gobierno de Aragón (expediente 132/2011 y renovación). La mayor parte del material está ya depositado en el Museo Aragonés de Paleontología (MAP) de Teruel (depósitos 118/11 y 134/14). Se recogieron un total de 1.871 ejemplares del *Pliotoxaster* aquí estudiado (Forner *et al.*, 2012a y b), en 731 de los cuales se pudieron medir las tres

dimensiones básicas (longitud, anchura y altura), datos que figuran en la tabla 1. La serie tipo utilizada para su descripción está constituida por 22 ejemplares. El holotipo y los paratipos tienen los siguientes números provisionales de trabajo: 348 (holotipo); M185; M195; M182; 449; 478; M183; M193; M189; M175; M191; M188; M184; 426; M194; 316; M179; 388; 399; M179; M180; M104 y se depositarán, también, en el MAP, institución que no reserva número de registro hasta la efectiva entrada en el museo, por lo que no se pueden indicar los números de registro definitivos.

2.3. Métodos

En la sistemática, se ha seguido a Kroh y Smith (2010); se han consultado también el Treatise on Invertebrate Paleontology (Fischer, 1966) y The Echinoid Directoy (Smith y Kroh, 2019). Por lo que se refiere a la terminología descriptiva y a la orientación espacial de los ejemplares, se ha seguido lo establecido en los capítulos correspondientes del Treatise (Melville y Durham, 1966; Durham y Wagner, 1966). En algún aspecto, como la denominación del tipo de plastrón y los tipos de terminación de los pétalos se ha seguido a Villier *et al.* (2004); mientras que, en la denominación del tipo de poros de los ambulacros, se han tenido en cuenta a Smith (1980) y Villier *et al.* (2001). Los dibujos se han hecho calcando ampliaciones fotográficas en una caja de luz Huion modelo L4S. Las medidas se han tomado con un pie de rey digital, redondeando a décimas de milímetro. Las dimensiones se dan en mm. Para medir los gonoporos y los poros ambulacrales se ha utilizado un microscopio digital, Edge, Dino-Lite. Las dimensiones de los poros ambulacrales se han tomado en la parte central de los pétalos. Las medidas se han tomado como se indica en la Figura 4. Entre otras, se han tomado las siete mediciones básicas que postulan David *et al*. (1987) y François y David (2006) y las 17 que propugna Villier (2001). Además, se han medido los ángulos entre la parte posterior y la base de la testa; entre los pétalos I y V; y entre los pétalos II y III. Para establecer los ángulos entre los pétalos, se ha tomado como referencia el eje central de cada pétalo. También se ha tomado la distancia radial de los ambulacros entre la placa ocular y el ámbito; y la longitud y la anchura tanto del periprocto como del peristoma.

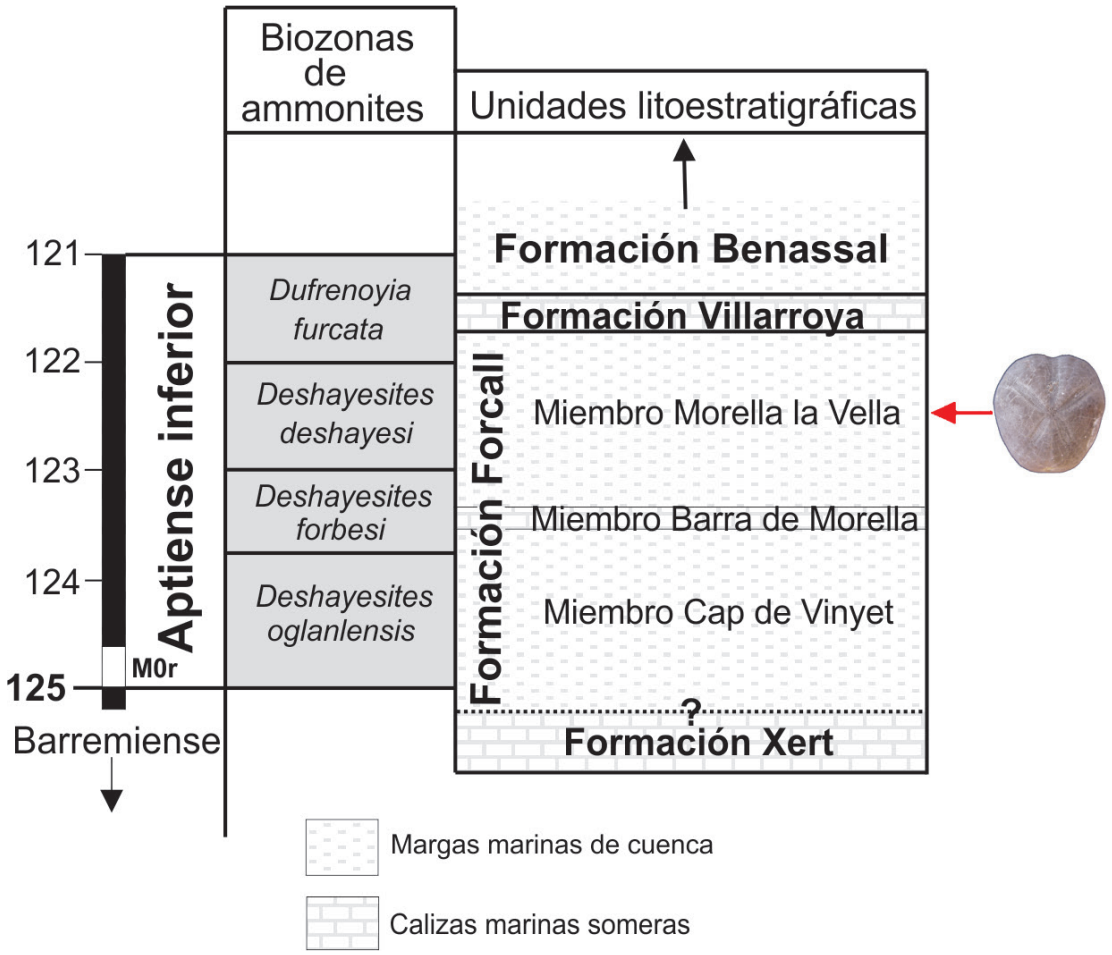

Figura 3. Posición estratigráfica del yacimiento donde se ha encontrado *Pliotoxaster buitronae* sp. nov., en la Cuenca del Maestrat. Tomado y modificado de García *et al.* (2014).

Tabla 1. Relación entre las dimensiones de la población y evolución ontogénica de *Pliotoxaster buitronae* sp. nov., del Aptiense inferior de Fuentes de Rubielos (Cuenca del Maestrat). Tomado de Forner *et al.* (2012).

Estadio	Intervalos L mm	n	A/L	H/L	H/A
1	< 12	26	0.9	0.62	0.69
2	12 a 14.9	76	0.9	0.61	0.67
3	15 a 17.9	121	0.9	0.6	0.66
4	18 a 20.9	152	0.9	0.58	0.64
5	21 a 23.9	149	0.9	0.57	0.64
6	24 a 2,9	105	0.9	0.56	0.62
7	27 a 29,9	69	0.9	0.56	0.62
8	>29.9	33	0.91	0.53	0.58
	Total	731	0.9	0.57	0.64

3. Resultados

Sistemática paleontológica

Familia TOXASTERIDAE Lambert, 1920
Género *Pliotoxaster* Fourtau, 1907
Especie tipo *Pliotoxaster lyonsi* Fourtau, 1907
(= *Toxaster dinieri* de Loriol, 1887) por designación original.

Pliotoxaster buitronae sp. nov.
Figs. 5-11.
ZooBank LSID: urn:lsid:zoobank.org:act:9DC99706-9767-4D5B-8912-97C3E313A974

Sinonimia. *Pliotoxaster* sp. Forner *et al.*, 2012, p. 51, fig. 2.

Medidas. Las dimensiones y los índices entre ellas se recogen en la tabla 2 (para su correcta comprensión ver la figura 4).

Diagnosis. *Pliotoxaster* de talla mediana (máxima longitud 38.7 mm, para n: 827), bajo H/L: 0.57; más largo que ancho A/L: 0.90; con el sistema apical ligeramente posterior y etmofracto, las placas genitales 1 y 4 están en contacto. Ambulacros pares posteriores con pétalos de final cerrado, mucho más cortos que los anteriores (índice LpI/LpII: 60%). Ambulacros pares anteriores subpetaloides con final divergente y asimétrico: la rama anterior con los poros más cortos y redondos cerca del ápice, mientras que en la rama posterior siempre son alargados y de mayor longitud. Plastrón protamfisterno con esternales alargadas, asimétricas y con sutura oblicua; el labrum triangular acabado en cuello de botella cerca del peristoma.

Diagnosis. Medium-sized *Pliotoxaster* (maximum length 38.7 mm, for n: 827), under H / L: 0.57; longer than A / L width: 0.90; with the slightly posterior apical system and etmofract, genital plates 1 and 4 are in contact. Ambulacra posterior pairs with closed-end petals; much shorter than the anterior ones (LpI / LpII index: 60%). Ambulatory anterior pairs subpetaloid with divergent and asymmetric end: the anterior branch with the shortest pores and near the apex round, while in the posterior branch they are always elongated and longer. Protamphisternous plastron with elongated, asymmetric and oblique suture sternal plates; the triangular labrum finished in a bottleneck near the peristome.

Descripción. La corona o testa es de tamaño medio (Tabla 1): la máxima longitud registrada fue de 38.7 mm en una muestra de n: 827 (Forner *et al.*, 2012b); la base es convexa, porqué sobresale el plastrón. El contorno de la corona es cordiforme (Figura 4) y, en algunos ejemplares, ligeramente poligonal, con un surco frontal bien desarrollado que genera una escotadura con un ancho medio de 8 mm, que representa el 32% del ancho total de la testa (Tabla 2); en la vista lateral, la testa se presenta truncada en la parte posterior (con un ángulo de 70º), es más larga que ancha (A/L: 0.90), carácter que se mantiene estable a lo largo de todo el desarrollo ontogénico (Tabla 1). En cambio, la altura, que es baja para el género, va evolucionando con el crecimiento del individuo tendiendo a disminuir, de manera que la testa cada vez es más plana (Tabla 1). En la media de la muestra, el índice H/L es de 0.57 (para n: 731). La parte más ancha es anterior y situada a un tercio de dicho borde (Tabla 1). La parte más alta es posterior al sistema apical, que está hundido, y está en la dorsal del interambulacro 5. El ámbito redondeado está en la parte baja, a un cuarto de la base.

El sistema apical está ligeramente retrasado, situado a un 43% de la longitud respecto al margen posterior, tetrabasal, etmofracto: hay contacto entre las placas genitales G1 y G4. Dispone de cuatro gonoporos circulares (de unos 0.2 mm de diámetro), que presentan mayor separación entre el 1-2 y el 3-4 que entre los anteriores y los posteriores; los anteriores están ligeramente más cerca entre sí que los posteriores (Figura 8D). La placa genital 2, un poco más grande que el resto, está cubierta de hidroporos. Las placas oculares son, de forma clara, más pequeñas que las genitales; la OII, la OIII y la OIV tienen un contorno subtriangular que en cambio es subrectangular en las placas OI y OV; todas las placas oculares tienen un poro circular, de diámetro mucho menor que los gonoporos (Figura 7C). Tienen tubérculos secundarios sobre las placas del sistema apical (Figura 9B).

El ambulacro anterior está hundido desde el ápice hasta el peristoma, formando una clara escotadura en el ámbito. Sobre la superficie apical, las dos ramas son casi paralelas, y aumentan muy ligeramente en anchura entre ellas en la zona distal, con una columna uniserial de pares de poros en cada lado, idénticos. Estos poros son circunflejos, con el poro externo alargado (unos 0.3 mm de longitud, Fig. 10B) y situado de forma paralela a la sutura apical y el poro interno de forma similar, ovalada, pero inclinado respecto a la sutura horizontal (formando un ángulo de unos 110/120 grados entre ellos) y más corto de longitud (Figuras 6C; 10B). Estos dos poros están separados por una protuberancia interporal prominente (Fig. 9A). La distancia interporal es más corta que la longitud del poro interno. La zona de poros de pares circunflejos se extiende un 75% de la longitud radial entre el extremo de la placa ocular y el ámbito. El ambulacro anterior es subpetaloide y, al final, los poros pierden la

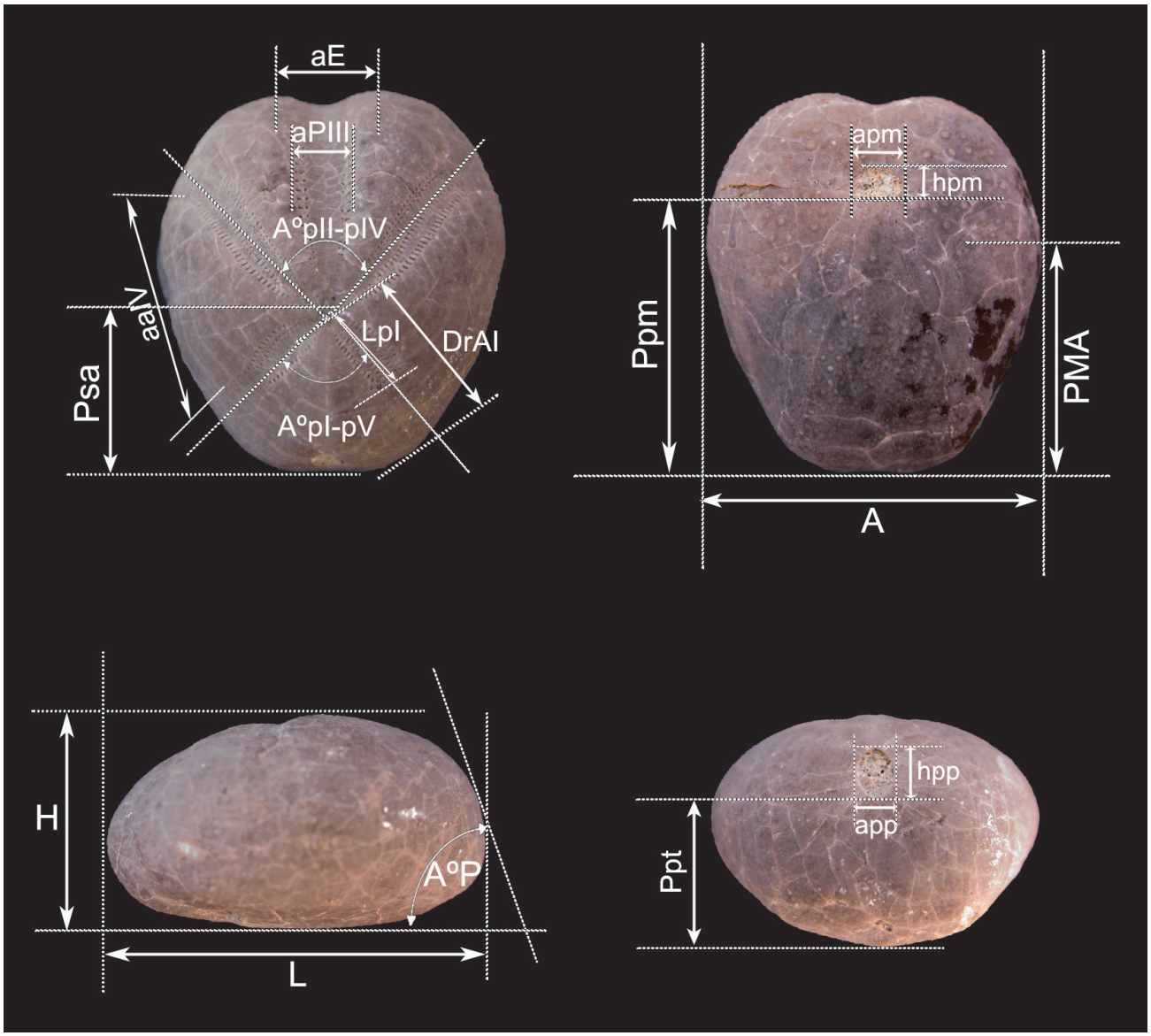

Figura 4. Medidas utilizadas en este estudio. **L:** longitud de la testa o corona; **A:** anchura; **H:** altura; **Ppm:** distancia del borde posterior del peristoma al margen posterior de la testa; **Ppt:** distancia del borde inferior del periprocto a la base; **Psa:** distancia del sistema apical (gonoporus posteriores) al margen posterior; **PMa:** distancia de la máxima anchura respecto el borde posterior; **aaI1:** anchura en el ámbito del interambulacro 1; **aE:** anchura de la escotadura anterior; **AºP:** ángulo, en grados, de la parte posterior con la base; **AºpI-pV:** ángulo, en grados, entre el eje del pétalo I y el V; **LpI:** longitud del pétalo I; **DrAI:** distancia radial del ambulacro I hasta el ámbito; **aPI:** anchura máxima del pétalo I; **hpp:** altura del periprocto (vertical); **app:** anchura del periprocto; **hpm:** altura del peristoma (eje de simetría); **apm:** anchura del peristoma.

protuberancia y se convierten en un par de poros redondos, muy pequeños, casi verticales entre sí respecto al eje de simetría y más distantes entre un par y otro, y se sitúan en el ángulo adradial-adoral de la placa (Figura 6F). En el holotipo, que mide 27.3 mm de longitud, hay 23 pares de poros circunflejos. Las dos columnas de pares de poros están separadas por una zona perirradial de unos 2 mm, tan ancha como tres o cuatro veces el ancho de un par de poros, que presenta granulación secundaria y algún tubérculo primario ocasional; los tubérculos secundarios forman alineaciones horizontales perpendiculares al eje de simetría (Figura 9A).

Los ambulacros pares están hundidos en la superficie adapical. Los ambulacros anteriores son petaloides con final divergente (Figura 6E). Los pétalos se abren en un ángulo de 90 grados entre ellos y se extienden alrededor de un 78% de la distancia radial (Tabla 2); están muy ligeramente flexionados, hacia delante, en el inicio, y hacia atrás en la zona distal; son más largos, un 70%, que los pétalos posteriores, y de longitud similar al pétalo del ambulacro III. Las dos ramas son asimétricas (Figuras 6B y G; 11A y B), la anterior presenta unos poros más cortos; esto resulta más evidente cerca del ápice, donde los poros de la rama anterior

Tabla 2. Medidas en mm de *Pliotoxaster buitronae* sp. nov., del Aptiense inferior de Fuentes de Rubielos (Cuenca del Maestrat). DE. Desviación estándar. Ver figura 4 para la comprensión de las medidas.

Medidas	Holotipo	Media	DE	n	Máx.	Mín.
L	27.3	27.42	3.18	22	33.9	21.2
A	24.5	25.28	2.79	22	30.4	19
H	16.2	16.72	1.82	22	19.9	13.1
Ppm	19.4	19.60	2.48	22	24.4	14.9
Ppt	9.3	9.18	1.40	20	10.9	4.3
Psa	9.6	11.73	1.55	22	14.3	9.6
PMA	18.1	17.59	2.27	22	23.1	14.1
H/L	0.5934	0.61	0.03	22	0.6770	0.5627
W/L	0.8974	0.92	0.02	22	0.9605	0.8886
Ppm/L	0.7106	0.71	0.02	22	0.7533	0.6853
Ppt/H	0.5741	0.54	0.06	20	0.6154	0.3162
PMa/L	0.6630	0.64	0.03	22	0.6910	0.6063
Psa/L	0.3516	0.43	0.05	22	0.4983	0.3516
aaI1	17.3	16.20	2.33	20	22.2	11.3
aaI2	8.5	9.80	1.21	21	12.5	7.6
aaI3	12	11.91	1.56	20	14.7	8
aE	8.1	8.06	1.26	21	9.6	4.5
AºP	72.3	70.17	3.57	22	79.8	64.1
Aº pI-pV	78.7	67.85	7.57	22	84.6	55.6
Aº pII-pIV	79.5	90.22	7.23	22	101.2	78.6
LpI	6.1	6.38	0.95	22	7.8	4.8
LpII	12.2	10.94	1.71	22	14.8	7
LpIII	12.9	11.35	1.99	22	15	7.3
DrAI	12.6	12.24	1.69	22	16.5	9.5
DrAII	16.3	14.04	2.05	22	18.8	10.6
DrAIII	17	15.13	2.30	22	19.5	10.6
LpI/DrAI	0.4841	0.52	0.05	22	0.6142	0.4200
LpII/DrAII	0.7485	0.78	0.07	22	0.9767	0.6604
LpIII/DrAIII	0.7588	0.75	0.06	22	0.8487	0.6393
aPI	2.7	2.84	0.29	22	3.5	2.4
aPII	3.2	3.30	0.40	22	4.1	2.6
aPIII	4.2	3.95	0.51	22	5.1	3.2
hpp	4.2	4.16	0.52	16	5.6	3.4
app	2.8	2.88	0.27	16	3.6	2.5
hpp/app	1.5	1.45	0.11	16	1.6	1.2
hpm	3	2.83	0.40	18	3.8	2.1
apm	4.1	3.69	0.45	18	4.8	3
hpm/apm	0.7317	0.77	0.06	18	0.8684	0.6190
LpI/LpII	0.5	0.59	0.08	22	0.7429	0.4530

acaban siendo redondos y pequeños, mientras que los de la rama posterior, aún cuando disminuyen de tamaño al acercarse al sistema apical, siempre son alargados (Figuras 6G; 11B). Esta tendencia de ambas ramas a volver a igualarse por el alargamiento de los poros de la rama anterior, es lo que Villier *et al.* (2004: 273) llaman simetría secundaria. La rama posterior tiene dos poros iguales, estrechos, en hendidura (de unos 0,4 mm en la parte central), separados por una partición interporal lisa que es aproximadamente del mismo ancho que un poro. La rama anterior comienza con unos 10 pares de poros redondos pequeños que luego van alargándose, siendo similares en el centro del pétalo a los de la rama posterior, pero siempre más cortos que los del par equivalente de la rama posterior, como mucho la mitad. El espacio interporífero también es más estrecho en la rama anterior que en la posterior. Entre las dos ramas, la zona perirradial es lisa, desprovista de tuberculación, y de una anchura ligeramente inferior al par de poros de la

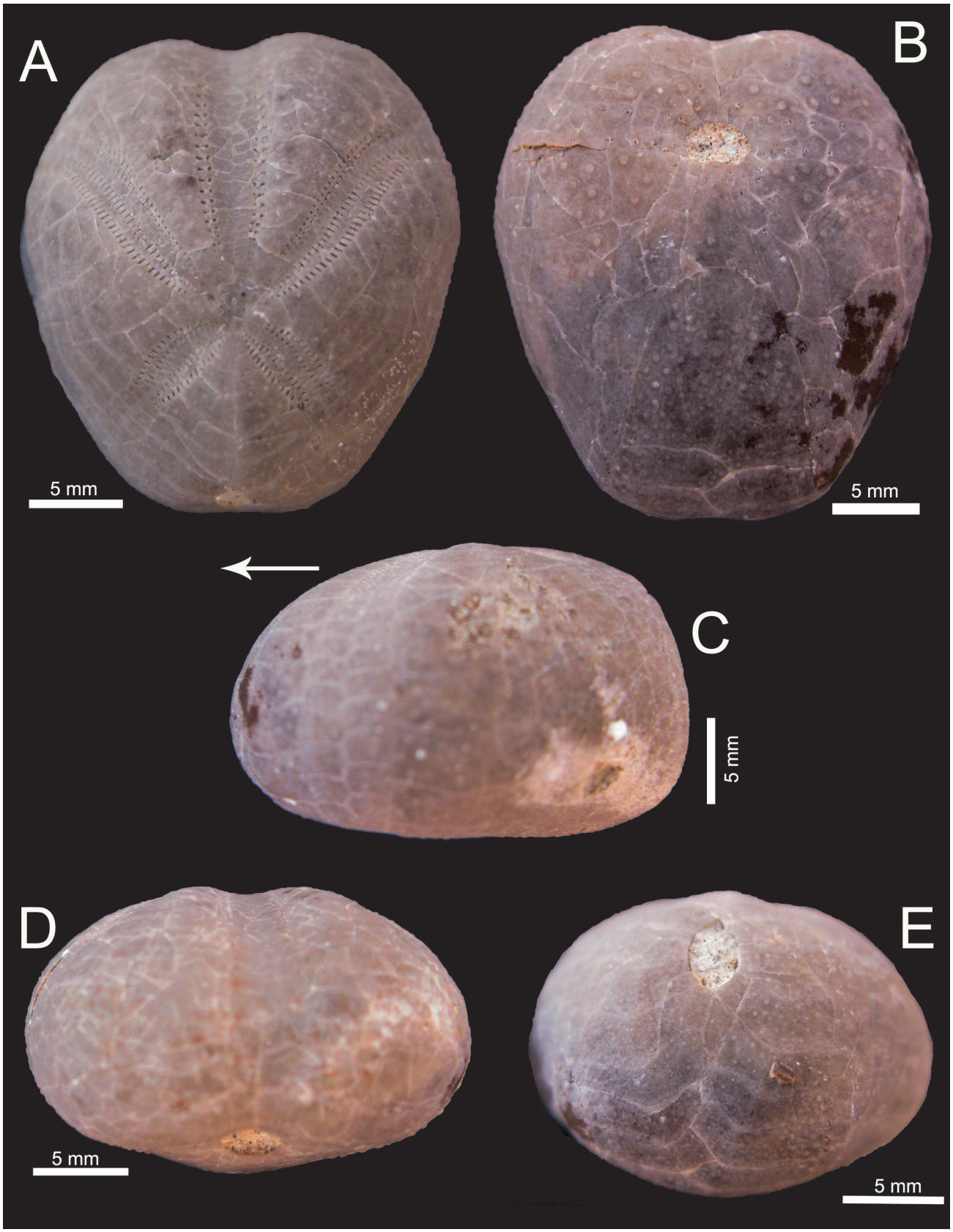

Figura 5. *Pliotoxaster buitronae* sp. nov. del Aptiense inferior de Fuentes de Rubielos (Cuenca del Maestrat). Holotipo (MAP np 348). A: vista apical; B: vista oral; C: vista lateral; la flecha indica el sentido de la marcha; D: vista anterior; E: vista posterior.

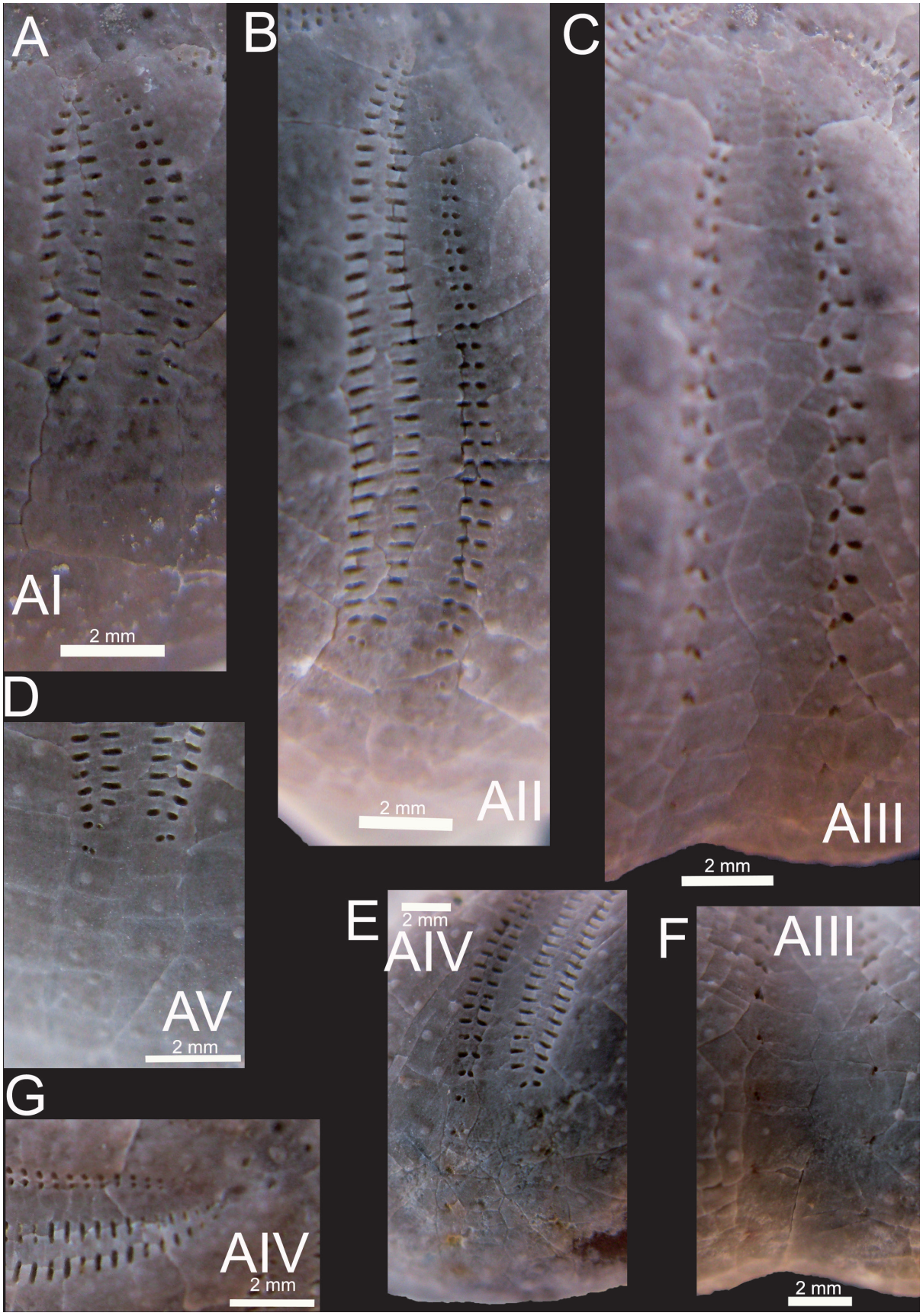

Figura 6. *Pliotoxaster buitronae* sp. nov. del Aptiense inferior de Fuentes de Rubielos (Cuenca del Maestrat). Holotipo (MAP np 348). A: detalle del pétalo I; B: detalle del pétalo II; C: detalle del pétalo III. D: detalle final pétalo V; E: final pétalo IV; F: detalle final pétalo III; G: inicio pétalo IV.

rama posterior. Al final de los pétalos, los poros decrecen rápidamente de longitud convirtiéndose en un punto y se van inclinando oblicuamente hasta quedar casi verticales, y se alojan en la esquina adradial-adoral de la placa. Hay 34 pares de poros en el ambulacro II del holotipo.

Los pétalos posteriores divergen entre ellos en un ángulo de unos 68 grados y se extienden en un 52% de la distancia radial hasta el ámbito (Tabla 2). Están hundidos de forma clara y acaban de una forma cerrada, bruscamente, con uno o dos pares de poros más cortos y luego desaparecen totalmente (Figura 6D). La profundidad a la cual se hunden es ligeramente menor que la de los pétalos anteriores y notablemente menor que la del ambulacro anterior; hacia el ámbito, esta decrece y, en este punto, ya no se aprecia hundimiento. Las dos ramas son similares, con poros estrechos en hendidura y los externos ligeramente más cortos que los internos, separados por un espacio plano equivalente al poro más largo; el espacio entre las dos ramas es liso, sin tuberculación y casi equivalente a un par de poros (Figuras 5A; 10A). Los poros, que miden en el centro de los pétalos unos 0.3 mm, son más cortos que los de la rama posterior de los pétalos anteriores. Hay 18 pares de poros en los pétalos posteriores del holotipo.

Los interambulacros, en la superficie adapical, están un poco elevados, pero solo el 5 apunta una débil cresta. En la superficie oral, el plastrón es protamfisterno con placas esternales alargadas (H/A: 1,80), asimétricas (notablemente más grande la 5b2, rectangular, que la 5a2, triangular) y con la línea de sutura oblicua. El labrum tiene forma general triangular y la base cóncava, que contacta con las dos placas esternales. En el vértice superior, cerca del peristoma, el labio se ve constreñido por dos placas adicionales de los ambulacros I y V, en forma de media luna, que le confieren una forma en cuello de botella (Figura 7A y B). Las placas epiesternales son de tamaño similar a las preanales, que son sólo dos (Figura 7D) y el doble de anchas que de altas.

El labio presenta unos pocos tubérculos dispersos, a diferencia de las placas esternales, que están densamente tuberculadas, con areolas ligeramente hundidas. En el interambulacro 5, en la parte posterior y llegando en algún caso a la oral, se aprecian unas pequeñas protuberancias poco evidentes y que aparecen de forma asimétrica en la parte derecha en la posición de vida.

El peristoma es pequeño (unos 4 mm de ancho, que representan el 15% de la anchura de la testa), pentagonal, con las aristas redondeadas que le acaban dando un aspecto de D recostada, más ancho que alto (h/a: 0.77; Tabla 2) y con un reborde bien marcado y un poco hundido. Está ligeramente inclinado hacia delante, como se puede ver en la vista anterior (Figs. 5D; 8E), y está situado en la parte anterior, a un 27% de la longitud respecto a la parte frontal (Figs. 5B; 8B). En los filodios, hay isoporos partidos axialmente, con una protuberancia interporal en forma de puente, y que corresponden a pies ambulacrales con funciones sensoriales y de recogida de comida, según la interpretación de Smith (1980). Hay 2 pares de ellos en el ambulacro III y 3 o 4 en el resto (Fig. 7E).

El periprocto es pequeño (el ancho solo representa, de media, el 11% de la testa), ovalado, más alto que ancho, casi un 50% (de media hpp/app: 1.45, para n: 16), apuntado en los extremos y situado en la parte alta de la superficie truncada posterior (Figs. 5E, 7D y 8F), que es aplanada o muy ligeramente deprimida, por lo que conforma un contorno posterior recto (Figs. 5C y 7C). Es visible en la vista cenital (Figs. 5A y 8A). El borde inferior del periprocto se encuentra situado, de media, a unos 9.2 mm de la base (para n: 20); el cociente Ppt/H es del 54% (Tabla 2).

La tuberculación en la superficie apical es escasa, dispersa y sin areolas por encima del ámbito. El tamaño también es menor que el de los tubérculos de la superficie oral. En los bordes de los interambulacros colindantes, pegados al ambulacro III, se observan dos franjas estrechas con mayor densidad de tubérculos. En algún ejemplar bien conservado, se observa en vista lateral, debajo de los pétalos, cierta granulación fina que no llega a conformar parafasciolas. En la superficie oral, los ambulacros posteriores no presentan tubérculos y en los tres anteriores los tubérculos son escasos y dispersos.

Diferencia con otras especies. *Pliotoxaster buitronae* sp. nov. se distingue de *P. dinieri* (de Loriol, 1887), la especie tipo del Cenomaniense de Egipto y Oriente Medio, porque esta especie es más ancha, tiene el periprocto redondeado, los ambulacros anteriores más rectos y la placa G2 separa las placas genitales posteriores (Smith y Kroh, 2019), mientras que la nueva especie tiene una forma más estrecha, un periprocto alargado en el sentido del eje de simetría, los pétalos anteriores ligeramente flexionados hacia atrás en la zona distal y las placas genitales posteriores en contacto.

Se puede separar de *P. brunneri* (Merian, en Desor, 1858: 354), del Aptiense de Suiza y de la Cuenca del Maestrat (Fredes y entre Alcora y Onda), porqué esta, según su autor, tiene la testa inflada y las zonas poríferas de los pétalos sensiblemente iguales, mientras que la especie nueva es baja y con los poros pares anteriores asimétricos.

La especie *P. wayensis* (Larraín, 1985), del Barremiense superior-Aptiense inferior de la Cuenca del Coloso (N Chile) es muy similar a la especie nueva, pero se puede diferenciar porqué la especie americana no tiene tuberculación en la zona perirradial del ambulacro III, tiene los ambulacros pares menos deprimidos, el ángulo de los pétalos anteriores es menor, no tiene una clara asimetría entre las ramas de los ambulacros anteriores (como ocurre en *P. buitronae*) y el sistema apical es central (Fouquet *et al.*, 2018).

P. *buitronaee* se separa de *P. andinus* Fouquet *et al.* (2018) del Barremiense superior de la Cuenca del Coloso (N Chile) porque esta especie es más grande (53.7 mm), más aplanada (H/L: 0.41 frente al 0.61 en *P. buitronae*), no tiene tuberculación ni granulación en la zona perirradial del ambulacro III y el ángulo de la parte posterior con la base

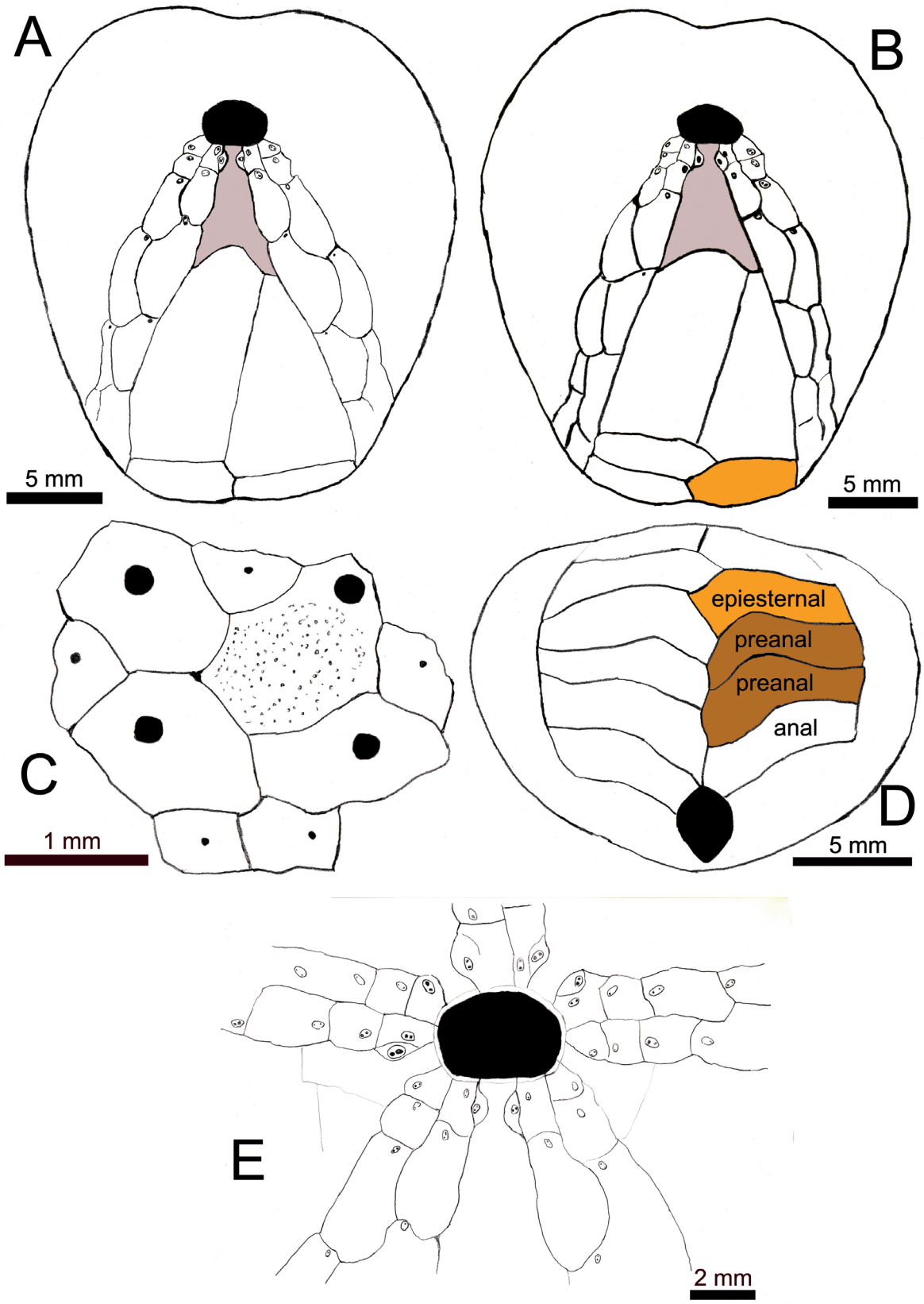

Figura 7. Dibujos de *Pliotoxaster buitronae* sp. nov. del Aptiense inferior de Fuentes de Rubielos (Cuenca del Maestrat). A. Plastrón del paratipo MAP np 179, en gris el labrum en cuello de botella; B: Plastrón del holotipo, MAP np 348; en gris el labrum; en color calabaza la placa epiesternal; C: sistema apical del paratipo MAP np M188. D: dibujo de las placas del interambulacro 5 en vista posterior invertida del holotipo, MAP np 348; en color naranja la placa epiesternal, la misma pintada en B; en marrón las dos preanales. E: peristoma del paratipo MAP np 179.

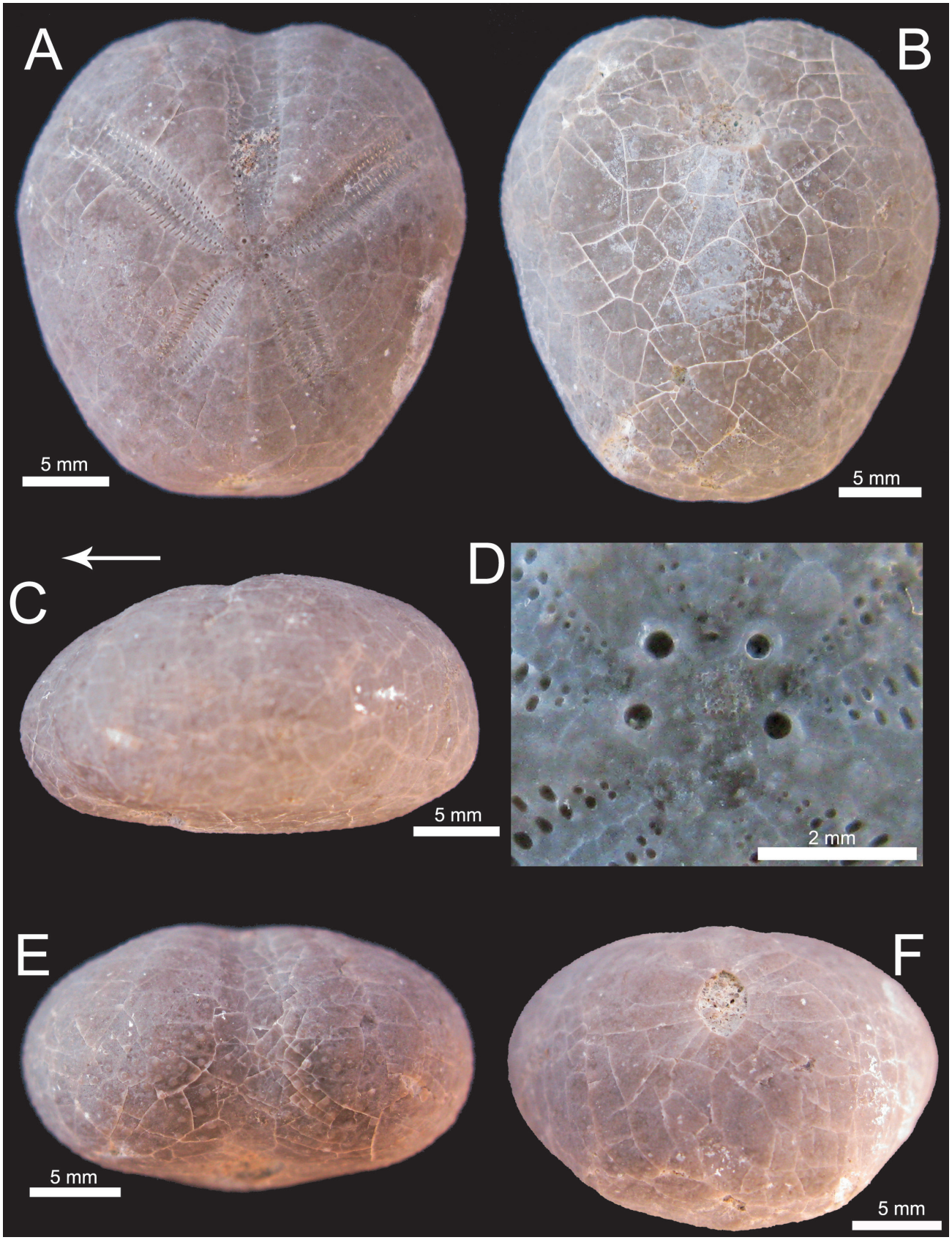

Figura 8. *Pliotoxaster buitronae* sp. nov. del Aptiense inferior de Fuentes de Rubielos (Cuenca del Maestrat). Paratipo MAP np M185. A: vista apical; B: vista oral; C: vista lateral; la flecha indica el sentido de la marcha; D: detalle del sistema apical; E: vista anterior; F: vista posterior.

es de 90º (mientras que, en *P. buitronae*, el ángulo en que trunca es de 70º) (Fouquet *et al.*, 2018).

P. paquieri, Lambert, 1920 del Barremiense/Aptiense de Santander, difiere de *P. buitronae* ya que aquella presenta una testa más pequeña (máxima longitud 24 mm), más ancha (A/L: 0.96) y más alta (H/L: 0.67); tiene cinco carenas interambulacrales, las zonas perradiales de los pétalos pares granuladas y unos pétalos posteriores apenas deprimidos y arqueados (Lambert, 1920).

P. comanchei (Clark, en Clark y Twitchell, 1915), del Albiense inferior de Texas, aunque tiene un aspecto muy similar, se distancia de *P. buitronae* porque aquella especie es más grande y alta, tiene parafasciola (inexistente en *P. buitronae*) y la zona perradial del AIII es dos veces el ancho del par de poros, cuando en la nueva especie es de tres a cuatro veces; además, aquella no presenta asimetría en las ramas de los pétalos anteriores (Smith y Rader, 2009).

Toxaster collignii Sismonda, 1843 se diferencia de la nueva especie porque es más alta, más ancha, más globosa, tiene los ambulacros pares muy suavemente deprimidos y el sistema apical está en el centro. Se establecen diferencias con *T. collignii* porque Lambert (1917) creó con ella el género *Mengaudia*, aunque posteriormente lo sinonimizó con *Pliotoxaster* (Lambert y Thiery, 1921). Además, ha sido reiteradamente citada en la Cuenca del Maestrat por el propio Lambert (1928) y por otros autores, que la han continuado citando como *Pliotoxaster* (Saura y García-Vives, 2012; Forner *et al.*, 2012a). Sobre el uso correcto del nombre de la especie según el ICZN (2003) se puede ver Forner *et al.* (2012a).

Etimología. Dedicado a la palentóloga la Dra. Blanca Estela Buitrón Sánchez en reconocimiento a su trabajo sobre equinodermos de México.

Tipos. Holotipo: en el Museo Aragonés de Paleontología (MAP) de Teruel, MAP np 348. Los números de los restantes 21 paratipos, que también serán depositados en el MAP, ya se han indicado en el apartado de material.

Localidad tipo. Yacimiento de los Morronicos en el término municipal de Fuentes de Rubielos (Teruel; España); Cuenca sedimentaria del Maestrat.

Distribución. Estratigráfica: Aptiense inferior; Formación Margas del Forcall, miembro Margas de Morella la Vella. Geográfica: únicamente se conoce la localidad tipo.

4. Discusión

Atendiendo a que la especie nueva tiene los pétalos pares hundidos, sin tubérculos en la zona perirradial de los mismos y el pétalo impar con poros circunflejos claramente diferentes de los que se encuentran en los pétalos pares, se la ha asignado al género *Pliotoxaster* sin dudas. A pesar de ello, se quiere indicar que Smith y Kroh (2019), en la diagnosis de este género, incluyen como característica que en el sistema apical la placa madrepórica (G2) separa las placas genitales posteriores (G1 y G4) aunque no las oculares posteriores, es decir que es semietmolítico. En cambio, *P. buitronae* tiene un sistema apical etmofracto puro: las placas genitales posteriores están en contacto (Fig. 7C). No sé da importancia a este carácter, que quizás

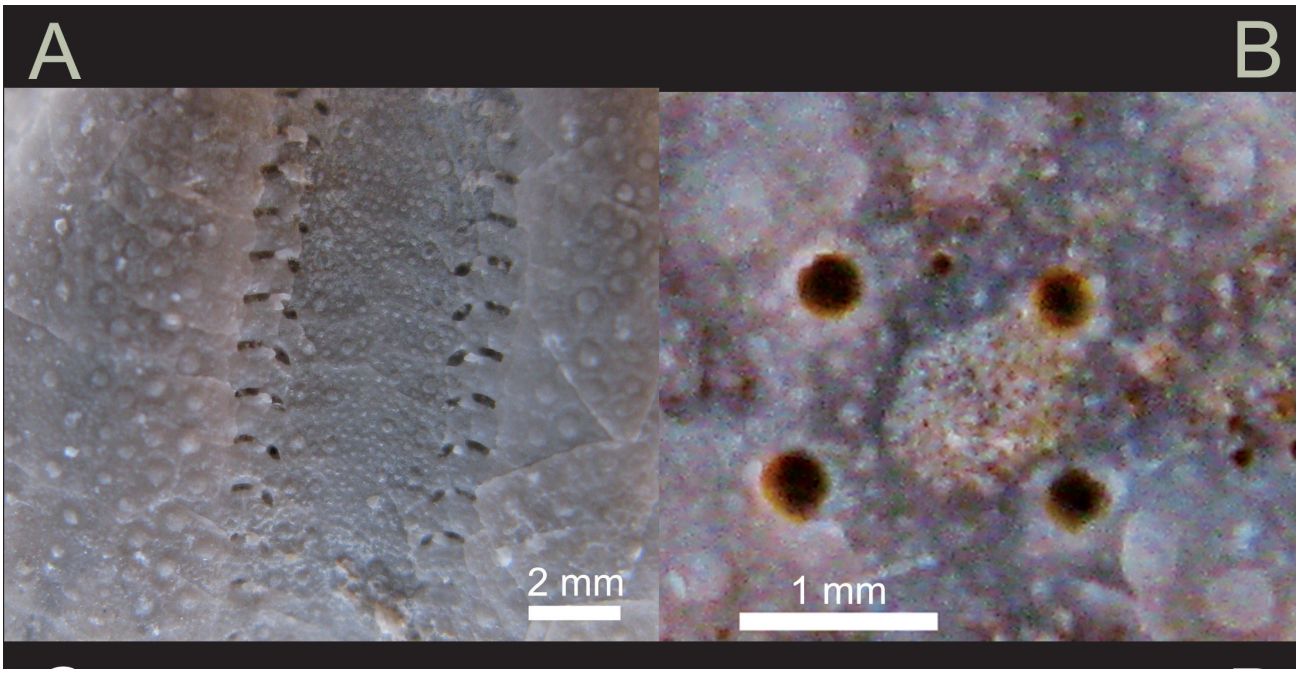

Figura 9. *Pliotoxaster buitronae* sp. nov. del Aptiense inferior de Fuentes de Rubielos (Cuenca del Maestrat). A: detalle de la tuberculación del ambulacro III del paratipo MAP np 195. B: detalle de la tuberculación del sistema apical del paratipo MAP np M183.

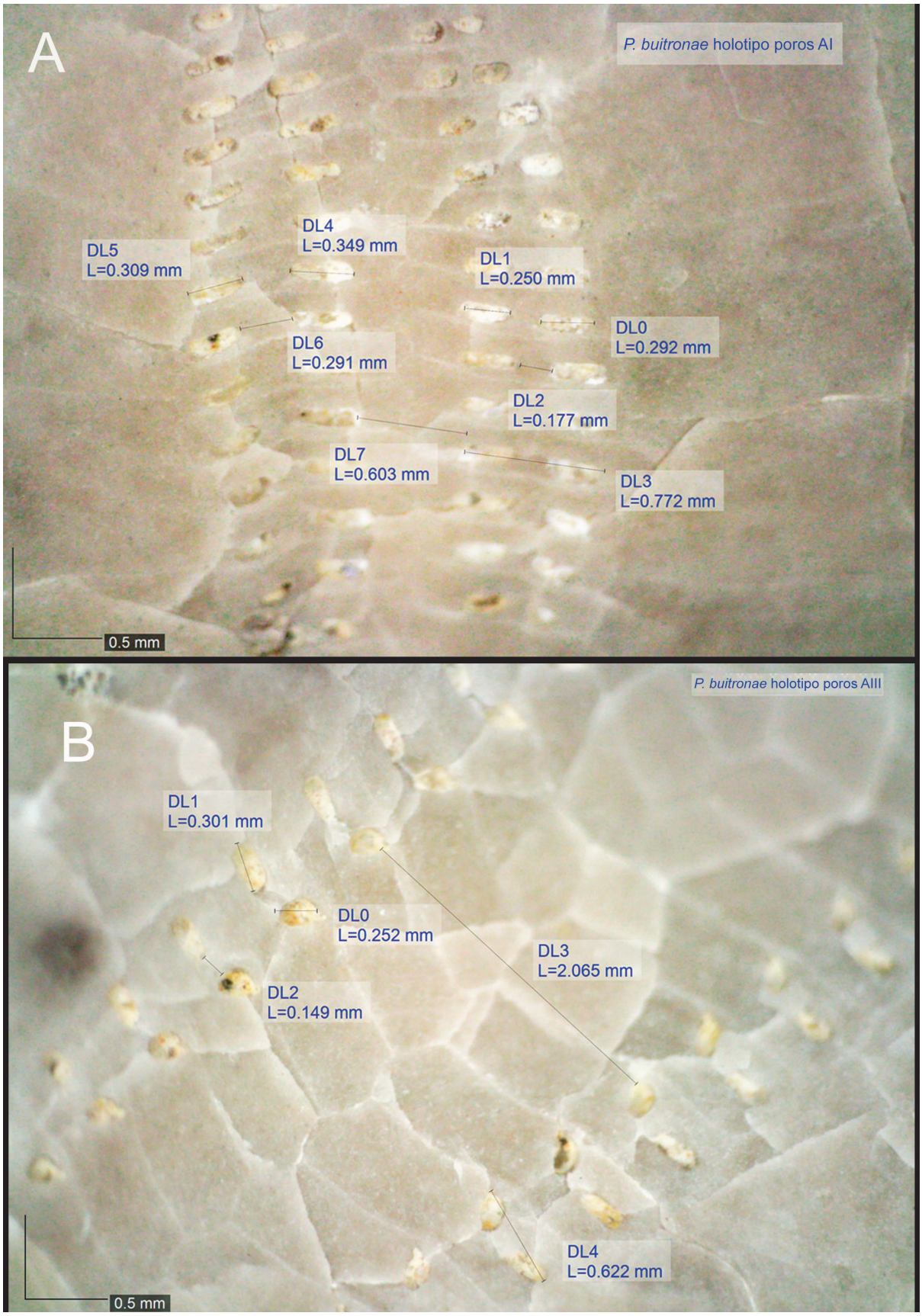

Figura 10. *Pliotoxaster buitronae* sp. nov. del Aptiense inferior de Fuentes de Rubielos (Cuenca del Maestrat). Holotipo MAP np 348. A: detalle y medidas ambulacro I. B: detalle y medidas AIII.

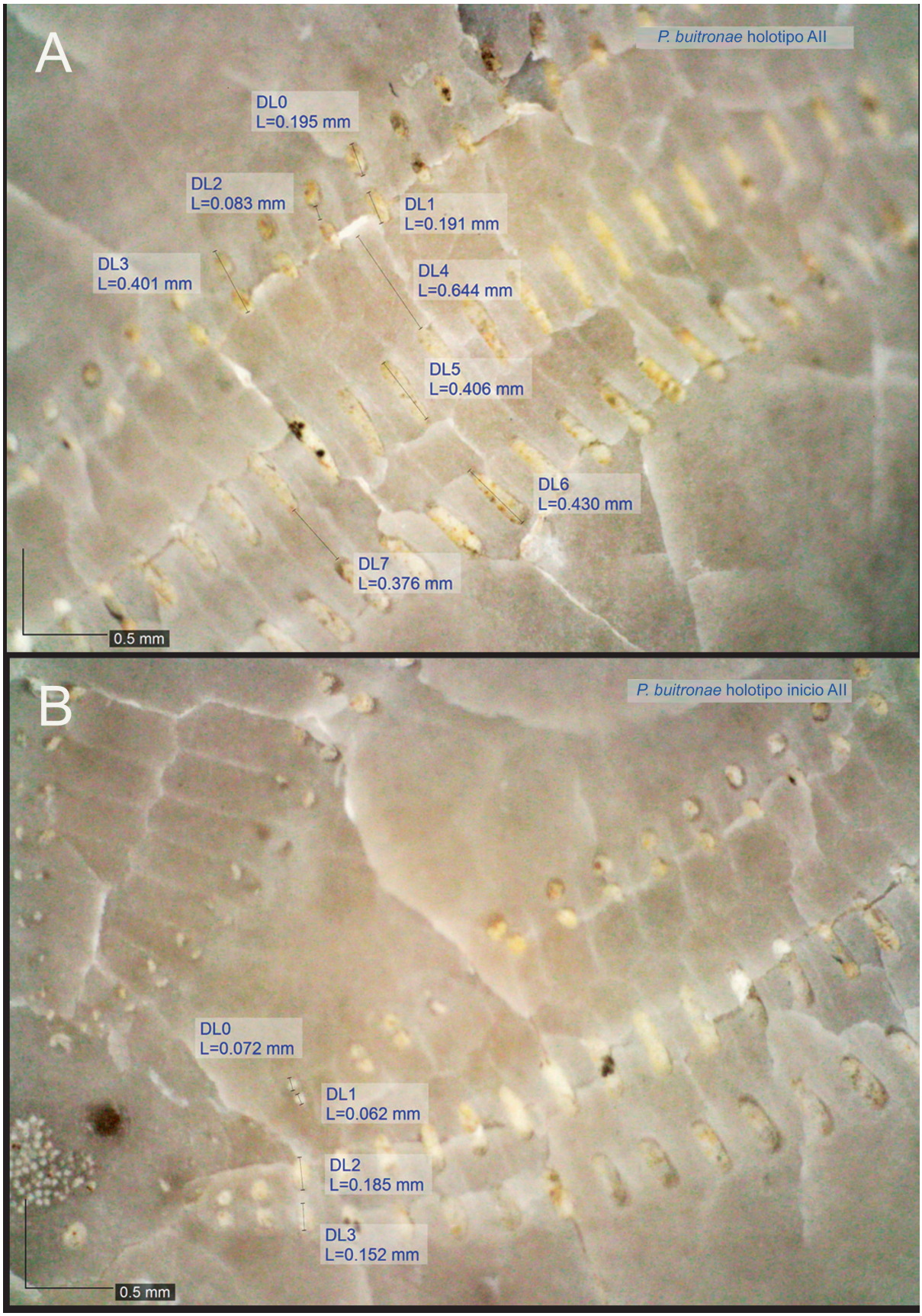

Figura 11. *Pliotoxaster buitronae* sp. nov. del Aptiense inferior de Fuentes de Rubielos (Cuenca del Maestrat). Holotipo MAP np 348. A: detalles y medidas AII. B: detalle y medidas AII en la zona próxima al sistema apical.I. B: detalle y medidas AIII.

debiera modificarse en la diagnosis de *Pliotoxaster*, porque esta información de las especies incluidas en el género no está siempre disponible, sobre todo en las descripciones antiguas y, tal vez, el género alberga tanto especies con sistema apical etmofracto puro como semietmolítico. Los poros circunflejos de su pétalo III, claramente diferente de los pétalos pares, lo alejan de *Toxaster*; y los pétalos pares claramente hundidos y las placas genitales posteriores en contacto lo separan de *Epiaster* d'Orbigny, 1853.

Fischer (1966, p.U551) en el Treatise, considera *Pliotoxaster* un sinónimo subjetivo de *Toxaster*, pero a su vez señala que *Toxaster* es un género muy diverso y requiere subdivisiones. Villier *et al.* (2004), siguiendo a Fischer, tampoco lo consideran entre los géneros del orden Spatangoide que aparecen en el Cretácico Inferior. Para Smith y Kroh (2019), en cambio, el género es válido, posición que se sigue en este trabajo.

Ciertos caracteres de *P. buitronae*, como el sistema apical posterior y la asimetría en las ramas de los pétalos anteriores, que ya están presentes (o se apuntan de forma clara) en esta especie, son característicos del género *Heteraster* d'Orbigny, 1855.

Agradecimientos

A la dirección general de Patrimonio Cultural, del Gobierno de Aragón por las facilidades para poder hacer la prospección y recoger el material; en especial, a Juan Carlos García Pimienta, jefe del servicio de Investigación y Difusión del Patrimonio Cultural, por su paciencia y comprensión con las vicisitudes de este investigador. A la Fundació Caixa Castelló por la ayuda en el financiamiento del microscopio digital. A Vicent Gual i Ortí por su ayuda en la confección de las figuras. A Carl Nugent por la corrección de los textos en inglés. A todos los revisores que con sus correcciones y sugerencias han contribuido a la mejora del texto final.

Referencias

Agassiz, L., 1840, Catalogus systematicus Ectyporum echinodermatum fossilium: Musei Neocomiensis secundum ordinem zoologicum, Helvetia, 20 pp.

Bover-Arnal, T., Moreno-Bedmar, J.A., Frijia, G., Pasqual-Cebrian, E., Salas, R., 2016, Chonostratigraphy of the Barremian-Early Albian of the Maestrat Basin (E Iberian Peninsula): integrated strontium-isotope stratigraphy and ammonoid biostratigraphy: Newsletters on Stratigraphy, 49 (1), 41–68.

Calzada, S., 1971, *Rhynchonella lata* var. *miliani*, Bataller 1947, *Sulcirhynchia miliani* (Bataller, 1947): Acta Geològica Hispànica, 6(5), 143–146.

Canérot, J., 1974, Recherches géologiques aux confines des chaînes Iberíques et Catalane (Espagne), Thèse doct.: Toulouse, Enadimsa, Trab. de Tesis, núm. 4, 517 pp.

Canérot, J., Cuny, P., Pardo, G. Salas, R., Villena, J., 1982, Ibérico Central Maestrazgo, en Garcia, A. (ed.), El Cretácico en España: Madrid, Universidad Complutense de Madrid, 273–344.

Clark, W.B., Twitchell, M.T., 1915, The Mesozoic and Cenozoic Echinodermata of the United States: Monographs of the United States Geological Survey, 54, 1–341.

David, B., Fournier, D., Godet, H., 1987, Variations morphologiques chez Heteraster oblongus (Brongniart): exemple de l'Aptien inferieur de Chartreuse (Isère, France): Géolgie Méditerranéenne, 14(4), 255–260.

d'Orbigny, A., 1854-60, Paléontologie Française. Terrains Crétacés. Tome 6. Echinodermes, Échinoides irréguliers: G. Masson, Paris, 596 pp, pls. 801-1006. 1-32 (July 1854); 33-64 (Oct. 1854); 65-96 (Nov. 1854); 97-128 (Jan. 1855); 129-192 (Mar. 1855); 193-208 (May 1855); 209-224 (Aug. 1855); 225-272 (Nov. 1855); 273-320 (Oct. 1856) pp. 273-352 (Oct. 1856), pp. 353-384 (1857), pp. 385-400 (1858), pp. 401-432 (1858), pp. 433-596 (1860).

Desor, E., 1855-1858, Synopsis des échinides fossiles: Paris, Reinwald, lxviii+490 pp.

Desor, E., 1865, Synopsis des Echinides fossiles: París, Wiesbade, Chez Ch., Reinwald editeur, XX + 490 pp.

Durham, J.W., Wagner, C.D., 1966, Glossary of morphological terms applied to echinoids, en Moore, R.C. (Ed.), Treatise on invertebrate paleontology, Part U, Echinodermata 3: Lawrence (EUA), The Geological Society of America and University of Kansas, U251–U256.

Fischer, A.G., 1966, Spatangoids, en Moore, R.C. (ed.), Treatise on invertebrate paleontology, Part U, Echinodermata 3: Lawrence (USA), The Geological Society of America and University of Kansas, U543–U628.

Forner, E., 2018, *Heteraster guali* sp. nov. (Echinodermata: Echinoidea) de l'Aptià de la conca del Maestrat: Nemus, 8, 33–53.

Forner, E., Castany, J., Sansano, J.P., Jurado, D., Gual, V., 2012a, Dinàmica poblacional de dos equinoideüs irregulars de l'Aptià de Cinctorres (conca del Maestrat): Nemus, 2, 29–39.

Forner, E., Adelantado, J., Castany, J., Castany, C., 2012b, Estudi de la població d'un equïnoideu irregular de l'Aptià de la subconca del Penyagolosa (serralada Ibèrica Oriental): Nemus, 2, 47–58.

Fouquet, N., Roney, R., Wilke, H.G., 2018, Echinoid fauna from the Coloso Basin, Lower Cretaceous, and northern Chile: Ameghiniana, 55(4), 380–406.

Fourteau, R., 1907, Contribution à l'etude des échinides fossiles de la Craie Supérieure: Bulletin de l'Institut Egyptien, Serie 4, 6(3), 140–175..

François, É., David, B., 2006, Variations morphologiques des *Toxaster* (Echinoida: Spatangoida) en regard des fluctuations spatiales (Arc de Castellane, SE France) et temporelles (Valanginien-Hauterivien) du milieu sédimentaire: expression d'un potentiel adaptatif restreint: Geobios, 39, 355–371.

García, R., Moreno-Bedmar, J.A., Bover-Arnal, T., Company, M., Salas, R., Latil, J.L., Martín-Marín, J.D., Gomez-Rivas, E., Bulot, L.G., Delanoy, G., Martínez, R., Grauges, A., 2014, Lower Cretaceous (Hauterivian-Albian) ammonite biostratigraphy in the Maestrat Basin (E Spain): Journal of Iberian Geology, 40(1), 99–112.

Guimerà, J., 1984, Paleogene evolution of deformation in northeastern Iberian Peninsula: Geological Magazine, 121, 413–420.

ICZN (International Comission on Zoological Nomenclature), 2003, Codi Internacional de Nomenclatura Zoològica: Barcelona, Institut d'Estudis Catalans, 166 pp.

Kier, P.M., 1974, Evolutionay trends and their functional significance in the post- Paleozoic echinoids: Journal of Paleontology, 48(Suppl. 3), 1-95.

Kier, P.M., Lawson, M.H., 1978, Index of Living and Fossil Echinoids 1924–1970, Washington, Smithsonian Institution Pres, 182 pp.

Kroh, A., 2010, Index of Living and Fossil Echinoids: Annalen des Naturhistorischen Mueseums in Wien, serie A 112, 195–470.

Kroh, A., Smith, A.B., 2010, The filogeny and classification of post-Paleozoic echinoids: Journal of Systematic Palaeontology, 8(2), 147–122.

Lamarck, J.B., 1819, Histoire naturelle des animaux san vertebres. Volume 6: Paris, 232 pp.

Lambert, J., 1917, Echinodermes: Revue critique de Paleozoologie 3, 21 annee, 104–106.

Lambert, J., 1920, Echinides des environs de Santander recueillis par M.L. Mengaud: Annales de la Société linnéenne de Lyon, tome 66, année, 1919, 1-32.

Lambert, J., 1928, Note sur quelques Echinides du Crétacé d'Espagne comuniqués par M. le Prof. Royo y Gómez: Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 28, 147–157.

Lambert, J., Thiéry, P., 1909–1925, Essai de nomenclature raisonnée des Échinides: Chaumont, Librairie L. Ferriére, 607 pp.

Larraín, A.P., 1985, A new, early *Hemiaster* (Echinodermata: Echinoidea) from the Lower Cretaceous of Antofagasta, northern Chile: Journal of Paleontology, 59, 1401–1408.

Loriol, P. de, 1887, Notes pour servir à l'Etude des Echinodermes, 1re. Série, fasc. II.

Melville, R.V., Durham, J.W., 1966, Skeletal morphology, en Moore, R.C. (Ed.), Treatise on invertebrate paleontology. Part U. Echinodermata 3. Volume 1: Lawrence (USA). The Geological Society of America and University of Kansas, U220–U257.

Salas, R., 1986, El cicle Cretaci inferior al marge oriental d'Ibèria, en Folch i Guillèn,R. (ed.), Història Natural dels Països Catalans, Geologia I. Vol. 1: Barcelona, Fundació Enciclopèdia Catalana, 333–349.

Salas, R., 1987, El Malm i el Cretaci inferior entre el Massís de Garraf i la serra d'Espadà. Anàlisi de conca: Barcelona, Universitat de Barcelona, tesis doctoral, 345 pp.

Salas, R., Casas, A., 1993, Mesozoic extensional tectonics, stratigraphy, and crustal evolution during the Alpine cycle of the eastern Iberian basin: Tectonophysics, 228, 150–158.

Salas, R., Guimerà, J., 1996, Rasgos estructurales principales de la Cuenca cretácica inferior del Maestrazgo (Cordillera Ibérica oriental): Geogaceta, 20(7), 1704–1706.

Salas, R., Guimerà, J., 1997, Estructura y estratigrafía secuencial de la Cuenca del Maestrazgo durante la etapa de Rift Jurásica superior–Cretácica inferior (Cordillera Iberica Oriental): Boletín Geológico y Minero, 108(4 y 5), 393–402.

Salas, R., Guimerà, J., Mas, R., Martín-Closas, C., Meléndez, A., Alonso, A., 2001, Evolution of the Mesozoic Central Iberian Rift System and its Cainozoic inversion (Iberian Chain), en: Ziegler, P. A., Cavazza, W., Roberston, A. H. F., Crasquin-Soleau, S. (eds.), Peri-Tethys Memoir 6: Peri-Tethyan Rift/Wrench Basins and Passive Margins, París, Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, 186, 145–186.

Saura, M., García-Vives, J.A., 2012, Atelostomata II Spatangoida Nomochirus, 3: Onda, Associació Paleontològica i Mineralògica d'Onda, 340 pp.

Sismonda, E., 1843, Memoria geo-zoologica sugly Echinidi fossili del Contado di Nizza, Memoria della Reale Accademia delle Sciense di Torino, 6, ser. 2, 1–71.

Smith, A.B., 1980, The structure, function and evolution of tube feet and ambulacral pores in irregular echinoids: Palaeontology, 23, 39–48.

Smith, A.B., 1984, Echinoid Paleobiology: London, Allen and Unwin, 190 pp.

Smith, A.B., Rader, W., 2009, Echinoid diversity, preservation potential and sequence stratigraphical cycles in the Glen Rose Formation (early Albian, Early Cretaceous), Texas, USA: Palaeobio Palaeoenv, 89,7–52.

Smith, A.B., Kroh, A., 2019, The Echinoid Directory (en línea): Londres, Natural History Museum, disponible en http://www.nhm.ac.uk, consultada el 17 de julio de 2019.

Villalba, M.P., 1993, Revisión de los equínidos del Cretácico Inferior y Medio Español, Tesis doctoral 1991, Facsímil autorizado y reproducido por el Servicio de Reprografía de la Editorial de la Universidad Complutense de Madrid en 1993: Madrid, Universitat Complutense de Madrid, 568 pp.

Villalba, M.P., 2003, Los equínidos irregulares de la provincia de Castellón: Nemus, 1, 93–156.

Villanueva-Amadoz, U., Santisteban, C., Santos-Cubedo, A., 2014, Age determination of the Arcillas de Morella Formation (Maestrazgo Basin, Spain), Historical Biology: An Internacional Journal of Paleobiology, DOI: http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2013.874422

Villier, L., 2001, Evolution du genre *Heteraster* dans le contexte de la radiation de l'ordre des Spatangoida (Echinoidea, Echinodermata) au Crétacé Inférieur: Dijon, Université de Bourgogne, Thèse, 248 pp.

Villier, L., David, B., Neraudeau, D., 2001, Ontogenetic and morphological evolution of the ambulacral pores in *Heteraster* (early spatangoids), en M. Barker (ed.), Echinoderms 2000: Lisse, Swets & Zeitlinger, 563–567.

Villier, L., Navarro, N., 2004, Biodiversity dynamics and their driving factors during the Cretaceous diversification of Spatangoida (Echinoidea, Echinodermata): Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoeecology, 214, 265–282.

Villier, L., Néradeau, D., Clavel, B., Neumann, C., David, B., 2004, Phylogeny of Early Cretaceous spatangoids (Echinodermata: Echinoidea) and taxonomic implications: Paleontology, 47(2), 265–292.

WoRMS, 2019, World Register of Marine Species. http://marinespecies.org., consultada el 24 de julio de 2019.

ZooBank, 2019, International Commission on Zoological Nomenclature, disponible en http://www.zoobank.org/., consultada el 21 de julio de 2019.

Manuscript received: Octubre 25, 2019.
Corrected manuscript received: Noviembre 29, 2019.
Manuscript accepted: Diciembre 2, 2019.