



***Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884) equínido de las cuencas sedimentarias del Maestrat y Salou-Garra (península Ibérica)**

***Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884) echinoid from the Maestrat and Salou-Garra sedimentary basins (Iberian Peninsula)**

Fornervalls, Enric^{a,*} ; Moreno-Bedmar, Josep Anton^b ; Segura-Collado, Joaquín^a

^a Ateneu de Natura. Sant Roc, 125 3r 5a 12004 Castelló de la Plana. E. Fornervalls

^b Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica S/N, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, CDMX, México.

* fornervalls@gmail.com

Resumen

Con base en ejemplares bien conservados del equínido *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884), encontrados en un nuevo yacimiento situado en Culla (península Ibérica; cuenca sedimentaria del Maestrat), se plantea la adscripción de la especie al género *Washitaster* Lambert, 1927, en lugar de al género *Heteraster* d'Orbigny, 1855, como se venía considerando por diversos autores. El género *Washitaster* se considera válido en este trabajo y sus dos caracteres diagnósticos principales: 1) presencia de múltiples fasciolas laterales y 2) disponer de unos tubérculos mucho mayores que el resto, crenulados y con las areolas hundidas en los interambulacros de la superficie aboral son evidentes en los ejemplares bien conservados de *W. delgadoi*. Se enmienda la diagnosis de *W. delgadoi*, se confirma su registro en la cuenca sedimentaria del Maestrat y se precisa la datación cronológica de la especie al Albiano. La cual es concordante con la de la cuenca sedimentaria próxima de Salou-Garra, donde también aparece dicho equínido. Se propone la conveniencia de realizar una revisión del género *Washitaster* que incluya todas las especies nominales actuales, tanto las del área mexicano-texana, como las japonesas y la especie estudiadas en este trabajo, para establecer su posible origen, su distribución geográfica y estratigráfica, la validez de todas las especies nominales y la presencia en todas ellas de los caracteres diagnósticos del género.

Palabras clave: Albiano, *Heteraster*, sistemática, Spatangoida, Toxasteridae.

Abstract

Based on well-preserved specimens of the echinoid *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884), found in a new deposit located in Culla (Iberian Peninsula; Maestrat sedimentary basin) the ascription of the species to the genus *Washitaster* Lambert, 1927, instead of the genus *Heteraster* d'Orbigny, 1855, as had been considered by various authors. The genus *Washitaster* is considered valid in this paper and its two main diagnostic characters: 1) the presence of multiple lateral fascioles and 2) much larger tubercles than the rest, crenulated and with areolas sunk in the interambulacles of the apical surface are evident, in the specimens well preserved *W. delgadoi*. The diagnosis of *W. delgadoi* is amended. Its registration in the Maestrat sedimentary basin is confirmed. The chronological dating of the species is established as Albian. This is concordant with that of the nearby sedimentary basin of Salou-Garra, where said echinoid also appears. We suggest to revise the genus *Washitaster* that includes all the registered nominal species, those of the Mexican-Texan area, the Japanese species and the species studied in this work, to establish its possible origin, its geographical and stratigraphic distribution, the validity of all the nominal species and the presence in all of them of the diagnostic characters of the genus.

Keywords: Albian, *Heteraster*, systematics, Spatangoida, Toxasteridae.

Manuscrito recibido: Octubre 23, 2021

Manuscrito corregido recibido: Diciembre 9, 2021

Manuscrito aceptado: Diciembre 10, 2021

1. Introducción

El género *Washitaster* fue descrito por Lambert en 1927, con base en la especie tipo *Hemiaster riovistae* Adkins, 1920, del Albiano de Texas y México. Con anterioridad, en 1884, de Loriol describió y figuró la especie *Enallaster delgadoi* con material de Portugal, según su parecer del Cenomaniano, pero Rey (1972, 1979) revisó la estratigrafía y la citó únicamente en el Aptiano y el Albiano portugués. En una época estaba considerada esta especie como un endemismo ibérico. Para Yavari et al. (2016), la especie se distribuye del Aptiano al Albiano en los márgenes oeste y sur del Tethys: península Ibérica, Egipto, Israel, Líbano, Siria e Irán.

La asignación del género de esa especie es controvertida. En la descripción original y escritos posteriores de de Loriol (1884; 1887; 1888) se incluyó en el género *Enallaster* d'Orbigny, 1855, pág. 181. Este género se ha considerado después sinónimo de *Heteraster* d'Orbigny, 1855, descrito en una página anterior, la 175 (Lambert & Thiéry, 1909-1925; Fischer, 1966; Smith y Kroh, 2021).

La mayoría de los autores recientes que han citado la especie estudiada la han asignado a *Heteraster* (Néraudeau et al., 1998; Villier et al., 2004; Yavari et al., 2016; Smith y Kroh, 2021). Sólo Saura y García-Vives (2012) y Forner y Segura (2017) la han incluido en el género *Washitaster*. La dificultad de situar esta especie en uno de estos dos géneros no ha desaparecido. Como ejemplo de la complejidad de su sistemática, se puede citar el trabajo de Villier et al. (2004) sobre la filogenia de los espatangoides del Cretácico Inferior donde, a pesar de que *Heteraster delgadoi* (de Loriol, 1884) es, con gran diferencia, la especie más figurada en el artículo, para ilustrar los caracteres escogidos para su análisis (Villier et al., 2004: figs. 2-D; 4-B; 4-C; 5-C; 6-C), al final, la han excluido de la muestra definitiva a partir de la cual quieren establecer las relaciones filogenéticas del grupo. En la justificación de la selección de los taxones elegidos para la muestra todavía indican que hay seis *Heteraster*, aunque en la relación que publican solo quedan cinco (Villier et al., 2004: 267-268); concluyen de sus datos (una vez excluido *H. delgadoi*) que, por una parte, se corrobora la posible sinonimia entre *Washitaster* y *Heteraster* propuesta por Cooke (1955) y Devriès (1960) y, por otra parte, que el género *Heteraster* aparece como un grupo monofilético bien definido basado en una forma aplanada, de contorno rectangular y, sobretodo, en la heterogeneidad de los poros del ambulacro III (Villier et al., 2004: 282). Si se toma como buena la primera conclusión, considerar *Washitaster* un sinónimo más reciente de *Heteraster*, se eliminaría el problema de la clasificación genérica de la especie estudiada. Pero esta no es la opinión de otros autores que continúan considerando válido el género *Washitaster* (Fischer, 1966; Markov y Solovjev, 2002; Smith y Kroh, 2021; Kroh y Mooi, 2021) basados en la diferencia substancial que presenta este último género: diversas bandas de fasciolas laterales, que es un carácter derivado. No está de más recordar que las fasciolas han estado consideradas

un elemento diagnóstico fundamental para establecer diferencias genéricas dentro del orden Spatangoida, incluso para distinguir niveles supragenéricos (Mortensen, 1951; Néraudeau et al., 1998; Markov y Solovjev, 2002: 369). La posibilidad de estudiar el material de un nuevo yacimiento permite revisar la asignación genérica.

2. Material y Métodos

2.1. Marco geográfico y geológico

El yacimiento del mas del Raconet se encuentra dentro del término municipal de Culla, en la comarca de l'Alt Maestrat (País Valencià), dentro de la península Ibérica (Figura 1); coordenadas UTM: 30T 0745993/4459124. El área se localiza dentro de la cuenca sedimentaria cretácica inferior del Maestrat, definida por Salas y Guimerà (1996; 1997).

La edad del afloramiento según el IGME (1973) es del Albiano superior – Cenomaniano. No obstante, en este yacimiento, se recogió un ammonoideo (Figura 2), que introduce correcciones en la datación anterior. El ejemplar es un *Beudanticeras* sp. Hitzel, 1902, que es diferente de los Desmocerátidos del Cenomaniano, con lo que en muy alta probabilidad se podría descartar esta edad. Podría ser de la parte baja, marina, de la Formación Escucha, que correspondería a un Albiano inferior.

En la zona de Marmellar, en la cuenca colindante de Salou-Garra (Figura 1), también aparece la especie *W. delgadoi* en niveles bien datados como Albiano inferior (Moreno-Bedmar et al., 2017).

2.2. Material

El yacimiento del mas del Raconet (Culla, cuenca del Maestrat) ha sido visitado un par de veces al año desde el

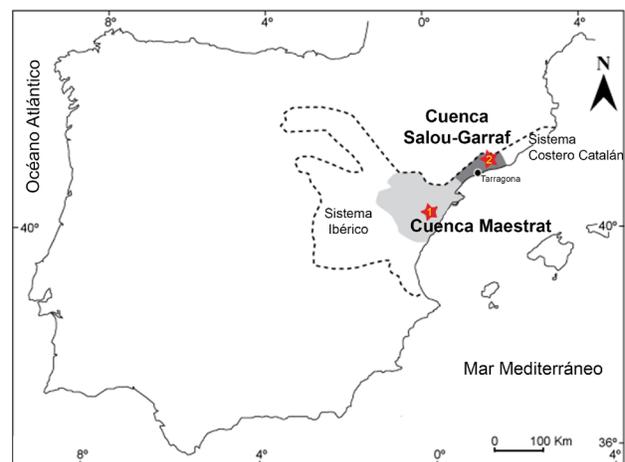


Figura 1. Mapa de localización dentro de la península Ibérica de las cuencas del Maestrat (1) y de Salou-Garra (2) donde se registra *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884). Modificado de Moreno-Bedmar et al., 2017.

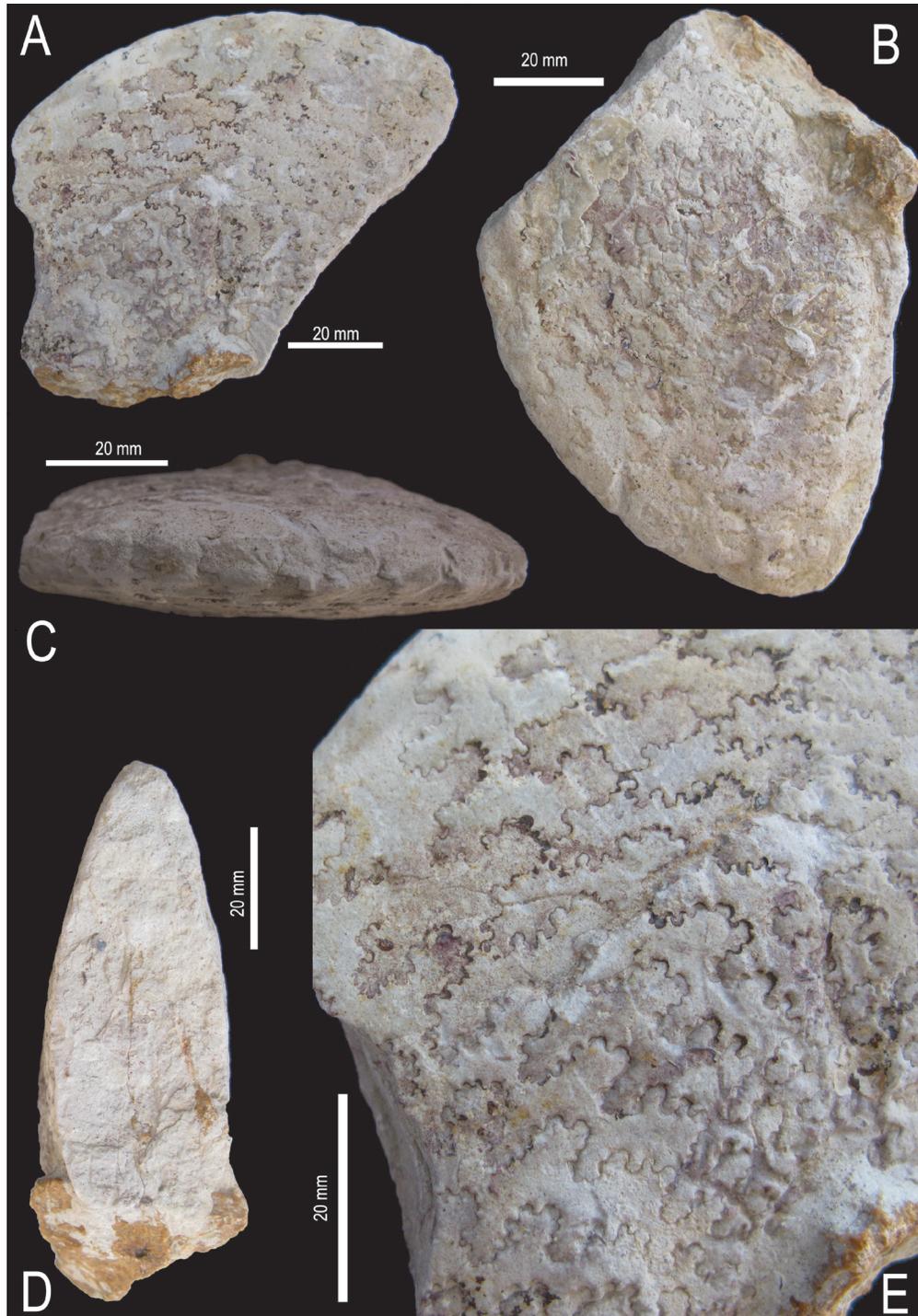


Figura 2. MGUV-39117 *Beudanticeras* sp. del Albiano de Culla (cuenca del Maestrat; península Ibérica). A y B, vistas laterales; C, vista ventral; D, sección de la vuelta; E, ampliación para mostrar las líneas de sutura.

2015 al 2021, pero es de reducidas dimensiones y muy pobre de fauna. Los ejemplares de *W. delgadoi* salen, en general, muy deformados y la mayoría no son aptos para su estudio. Al final se ha podido tomar alguna medida y estudiar 20 ejemplares, algunos en buenas condiciones. Se depositarán en el Museu de la Universitat de València d'Història Natural

(MUVHN) los ejemplares figurados con los números de registro MGUV-39115 y MGUV-39116. En dicho yacimiento solo aparece como fauna de acompañamiento fragmentos de ostras, moldes internos de algún bivalvo y gasterópodo que no se han podido clasificar. Se recogió un equinoideo regular, quizás del género *Tetragramma* Agassiz,

1838, pero tan deteriorado que no se puede precisar más. También se recolectó un único fragmento de amonoideo (Figura 2), que se depositará en el MUVHN con número de registro MGUV-39117.

De la cuenca de Salou-Garraf del yacimiento de Salomó (Tarragona) se han estudiado dos ejemplares de *W. delgadoi* y un *Tetragramma*. De la misma cuenca, del yacimiento de mas d'en Blanc del Catllar (Tarragona), se ha estudiado un ejemplar de *W. delgadoi*.

2.3. Métodos

En la sistemática, se ha seguido a Kroh y Smith (2010), se ha consultado también *The Echinoid Directory* (Smith y Kroh, 2021). 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 on Invertebrate Paleontology* (Melville y Durham, 1966; Durham y Wagner, 1966). Las fotos se han tomado con una cámara Canon, PowerShot G9; para

las fotos de la Figura 7 y la medición de los gonoporos se ha utilizado un microscopio digital, Edge, Dino-Lite. Los dibujos se han realizado calcando ampliaciones fotográficas en una caja de luz Huion model L4S. Las medidas se han tomado con un pie de rey, o vernier, digital, redondeando a décimas de milímetro. Las dimensiones se dan en mm, los ángulos en grados sexagesimales. Las medidas se han tomado como se indican en la Figura 3. Entre otras se han tomado las siete mediciones propuestas por David *et al.* (1987), siguiendo su terminología.

3. Resultados

3.1. Sistemática paleontológica

Familia TOXASTERIDAE Lambert, 1920

Género *Washitaster* Lambert, 1927

Especie tipo *Hemiaster riovistae* (Adkins, 1920), por designación original

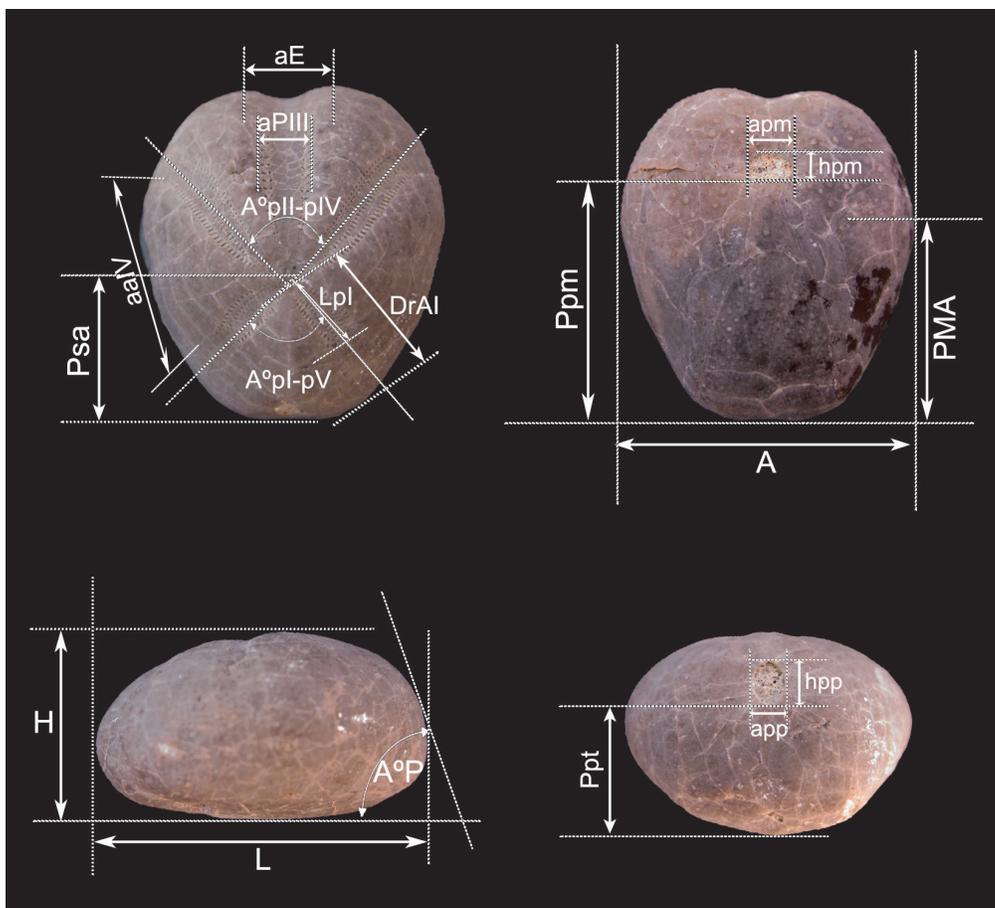


Figura 3. Medidas utilizadas en este estudio. **L**, longitud de la testa o corona; **A**, anchura; **H**, altura; **Ppm**, distancia del borde posterior del peristoma al margen posterior de la testa; **Ppt**, distancia del borde inferior del periprocto a la base; **Psa**, distancia del sistema apical (gonoporos posteriores) al margen posterior; **Pma**, distancia de la máxima anchura respecto el borde posterior; **aaIV**, anchura en el ámbito del interambulacro 4; **aE**, anchura de la escotadura anterior; **A°P**, ángulo, en grados, de la parte posterior con la base; **A°pl-pV**, ángulo, en grados, entre el eje del pétalo I y el V; **Lpl**, 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. Tomado de Forner, 2019.

Especie *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884)

Figuras 4-8 y 9 F.

- 1884 *Enallaster delgadoi* de Loriol: 619, Pl. 34, fig. 1-4.
 1887 *Enallaster delgadoi* de Loriol: 377-378, Pl. 16, fig. 4-5.
 1888 *Enallaster delgadoi* de Loriol: 87, Pl. 16, fig. 1-4.
 1893 *Enallaster delgadoi* de Loriol; Cotteau: 357-358.
 1897 *Enallaster delgadoi* de Loriol: 165-166,
 1902 *Enallaster delgadoi* de Loriol; Lambert: 19-20, Pl. 1, fig. 16.
 1912 *Enallaster delgadoi* de Loriol; Fourtau: 51.
 1921 *Enallaster delgadoi* de Loriol; Fourtau: 79.
 1922 *Heteraster delgadoi* (de Loriol); Lambert, 1922: 16.
 1924 *Heteraster delgadoi* (de Loriol) Lambert y Thiéry: 438.
 1926 *Enallaster delgadoi* de Loriol; Blanckenhorn: 98, Pl. 8, fig. 25.
 1927b *Heteraster delgadoi* (de Loriol); Lambert: 46-47.
 1935 *Heteraster delgadoi* (de Loriol); Lambert: 365.
 1937 *Heteraster delgadoi* (de Loriol); Keller y Vautrin: 160-161.
 1955 *Enallaster delgadoi* de Loriol; Devriès: 316.
 1960 *Heteraster delgadoi* (de Loriol); Devriès: 73.
 1993 *Heteraster delgadoi* (de Loriol); Villalba: 335, lám. 23 fig. 9-11.
 1972 *Heteraster delgadoi* (de Loriol); Rey: 486, fig. 156.
 1998 *Heteraster delgadoi* (de Loriol); Néraudeau *et al.*: 334.
 2003 *Heteraster delgadoi* (de Loriol), Villalba: 123; lám. 4 fig. 5-10.
 2003 *Heteraster delgadoi* (de Loriol); Mouty *et al.*: 432.
 2004 *Heteraster delgadoi* (de Loriol); Villier *et al.*: fig. 2D, 4B, 4C, 5C, 6C.
 2012 *Washitaster delgadoi* (de Loriol); Saura y García-Vives: 76, lám. 9, fig1a-1e.
 2016 *Heteraster delgadoi* (de Loriol); Yavari *et al.*: 618, fig. 38.
 2017 *Washitaster delgadoi* (de Loriol); Forner y Segura: 8, figs. 3-5.

3.1.1. Diagnósis

Testa cordiforme con surco profundo en el ambulacro impar, que escota la parte anterior, con bandas de fasciolas laterales entre el final de los pétalos y el ámbito; y con distintivos tubérculos primarios dispersos sobre los interambulacros de la superficie apical que, a diferencia del resto, son notablemente de mayor tamaño y con una areola excavada. Los tubérculos son perforados, crenulados y con un anillo escrobicular de granulación miliaria. El sistema apical con cuatro gonoporos, posterior al centro y semietmolítico, la placa madreporica, mucho mayor que el resto, separa las placas genitales posteriores, pero no las oculares. El ambulacro III tiene pares de poros heterogéneos, largos y cortos, que siguen cuatro alineaciones en sentido longitudinal. Las dos columnas de pares de poros de

los ambulacros pares anteriores son muy asimétricas: la columna anterior, con muchas menos placas que la posterior, está conformada por un par de isoporos muy pequeños, circulares y próximos entre sí; la columna posterior tiene anisoporos separados entre ellos por una protuberancia interporifera; los interiores son ovalados, un poco diagonales y mucho más cortos que los exteriores, que son alargados y rectos. Las columnas de los ambulacros pares posteriores también son asimétricas. Periprocto transverso, en la parte superior de la parte posterior truncada. Peristoma pentagonal, excéntrico, adelantado.

3.1.2. Descripción

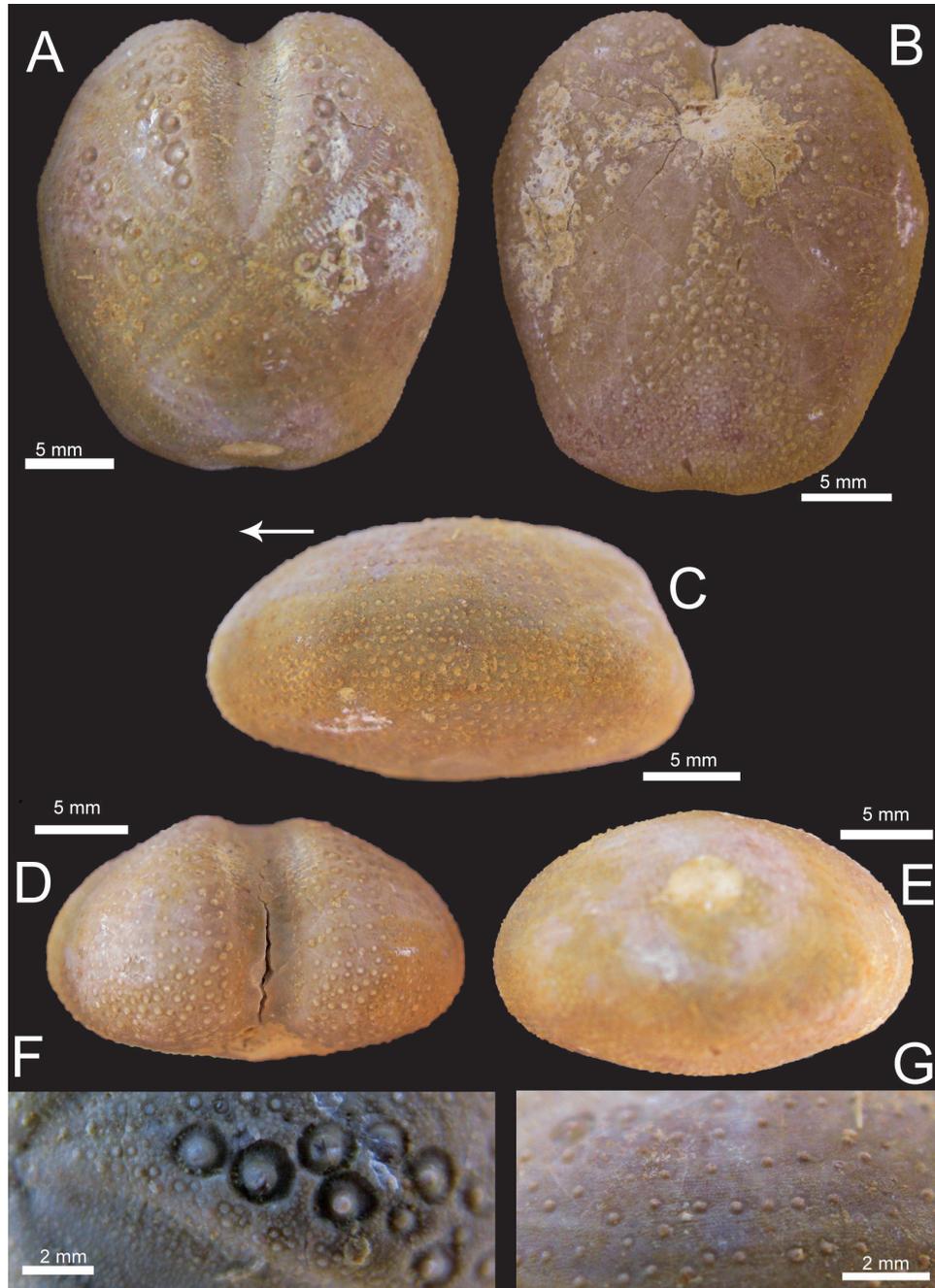
Testa cordiforme, redondeada, escotada por delante y truncada por detrás (Figuras 4 y 5), con un ángulo de unos 75° (Tabla 1). La anchura, que representa de media un 94 % de la longitud (para una muestra de n = 11), tiene su máximo a un 60 % respecto de la longitud respecto del borde posterior. La máxima altura está un poco más atrás del sistema apical, resulta un porcentaje variable respecto a la longitud, entre un 54 y un 65 % (para n = 12, Tabla 1), lo que indica la existencia de ejemplares más deprimidos y ejemplares más inflados. Desde el ápice la testa desciende suavemente hacia delante y con más inclinación hacia atrás en un primer tramo, para después truncar en fuerte inclinación (74,4 % de media; n = 13). El área interambulacral posterior, en la superficie apical, de los ejemplares más inflados esta ligeramente carenada. La superficie oral es ligeramente convexa, un poco deprimida hacia el peristoma y un poco inflada en el plastrón.

El sistema apical es excéntrico, hacia la parte posterior (los gonoporos posteriores están a un 41 % de la longitud respecto del margen posterior), está ligeramente hundido, con la placa madreporica sobre elevada respecto al resto de placas. El sistema apical es semietmolítico (Figura 7 B y 8 A-B), la placa genital G2 separa las dos genitales posteriores, pero no las oculares posteriores. La placa genital G2, que en buena parte de su superficie presenta hidroporos, es dos veces más grande que las otras tres. Las placas oculares son un poco menores de tamaño que las oculares y de contorno vagamente pentagonal. Todas las placas están cubiertas con tuberculación. En algún ejemplar bien conservado se observa un anillo de tubérculos rodeando los gonoporos (Figura 6 D). Hay un gonoporo en cada una de las cuatro placas genitales, que es de contorno circular y bastante grande; ocupa una parte notable de la placa, excepto en la G2. El diámetro de los cuatro gonoporos en un ejemplar de 39.3 mm de longitud de corona varía entre 0.315 y 0.396 mm; en un ejemplar de 22.6 mm de longitud, varía entre 0.195 y 0.215 mm; la placa madreporica de este ejemplar tiene unos 40 hidroporos.

El periprocto está situado en la parte posterior truncada, en la parte más alta, la zona está un poco deprimida (Figuras 4 E; 5 C y 6 G). Su borde inferior queda a un 46 % de la altura respecto de la base. Su contorno es ovalado, situado transversalmente sobre el eje de simetría, su altura

Tabla 1. Medidas en mm de *Washitaster delgadoi* (de Lorient, 1884), del Albiano inferior de Culla (Cuenca del Maestrat; península Ibérica). **DS**, desviación estándar. Ver figura 3 para la referencia de las medidas. **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; **aal1**, anchura en el ámbito del interambulacro I; **aE**, anchura de la escotadura anterior; **A°P**, ángulo, en grados, de la parte posterior con la base; **A°pl-pV**, ángulo, en grados, entre el eje del pétalo I y el V; **Lpl**, longitud del pétalo I; **DrAl**, distancia radial del ambulacro I hasta el ámbito; **aPl**, 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.

Medidas	Media	DE	n	Máx.	Mín.
L	26.23	5.350	17	39.3	13.7
A	23.86	4.034	14	29.7	13.3
H	15.08	2.780	14	18.5	7.7
Ppm	20.19	4.198	10	30.9	15.9
Ppt	7.20	1.072	13	9.3	5.1
Psa	11.57	1.941	11	15	8
PMA	16.68	2.794	12	23	12.1
H/L	0.59	0.035	12	0.65	0.54
A/L	0.94	0.033	11	1.01	0.90
Ppm/L	0.72	0.035	10	0.79	0.68
Ppt/H	0.46	0.061	11	0.57	0.39
Pma/L	0.60	0.056	12	0.68	0.47
Psa/L	0.41	0.043	11	0.47	0.34
aal1	17.66	2.140	11	21.3	14.5
aal2	9.15	1.575	11	12.8	7.3
aal5	15.55	1.861	11	18.9	12.7
aE	6.12	1.558	13	10.6	4.3
A°P	74.07	6.275	13	83.9	58
A° pl-pV	98.76	4.087	11	103	89.1
A° pII-pIV	74.50	6.061	11	84.5	64.9
Lpl	7.23	1.379	13	10.2	5
LplI	13.35	2.932	13	20.4	8.7
LplII	15.01	2.702	11	19.6	11.1
DrAl	12.96	2.564	13	18	8.2
DrAlI	16.62	3.467	13	23.8	10.4
DrAlII	16.61	3.555	12	24.4	11.8
Lpl/DrAl	0.56	0.089	13	0.76	0.45
LplI/DrAlI	0.80	0.061	13	0.92	0.72
LplII/DrAlII	0.89	0.062	11	0.97	0.80
aPl	3.79	0.484	13	4.6	3
aPlI	3.23	0.511	13	3.7	1.9
aPlII	4.99	0.611	11	5.9	3.9
hpp	3.44	0.386	13	3.9	2.8
app	4.22	0.324	13	4.7	3.5
hpp/app	0.81	0.053	13	0.91	0.69
hpm	3.40	0.566	2	3.8	3
apm	4.13	0.404	3	4.6	3.9
hpm/apm	0.80	0.040	2	0.83	0.77
Lpl/LplI	0.56	0.081	12	0.71	0.45



Figuras 4. *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884) del Albiano de Culla (cuenca del Maestrat), ejemplar MGVU-39115. A, vista apical; B, vista oral; C, vista lateral, la flecha indica el sentido de la marcha; D, vista anterior; E, vista posterior; F, detalle de los tubérculos engrandecidos del interambulacro 3 adapical; G, detalle de las bandas de fasciolas laterales.

representa alrededor de un 80% de su anchura. El periprocto es pequeño, en su eje máximo solo representa un 16 % de la longitud; anchura similar a la del peristoma.

Los cinco ambulacros son petaloides pero muy diferentes entre sí. Entre el eje de los dos ambulacros posteriores se forma un ángulo de unos 99° (media para $n = 11$; tabla 1), entre los dos ambulacros anteriores un ángulo de unos 75°.

El ambulacro impar es el más ancho, está situado en un surco que gana profundidad desde el ápice, escota

notablemente el borde anterior de la testa y llega hasta el peristoma. Los pares de poros ambulacrales se alojan en las pendientes del surco. En la parte más adapical son pequeños y redondos, pero a partir del par 10 o 12 empiezan a diferenciarse en pares cortos y largos, formando así cuatro series longitudinales (Figuras 5 H y 6 C). A partir de este momento el modelo más repetido es la sucesión de un par largo y otro corto, aunque puede haber variaciones. Los pares cortos ocupan las dos alineaciones centrales,

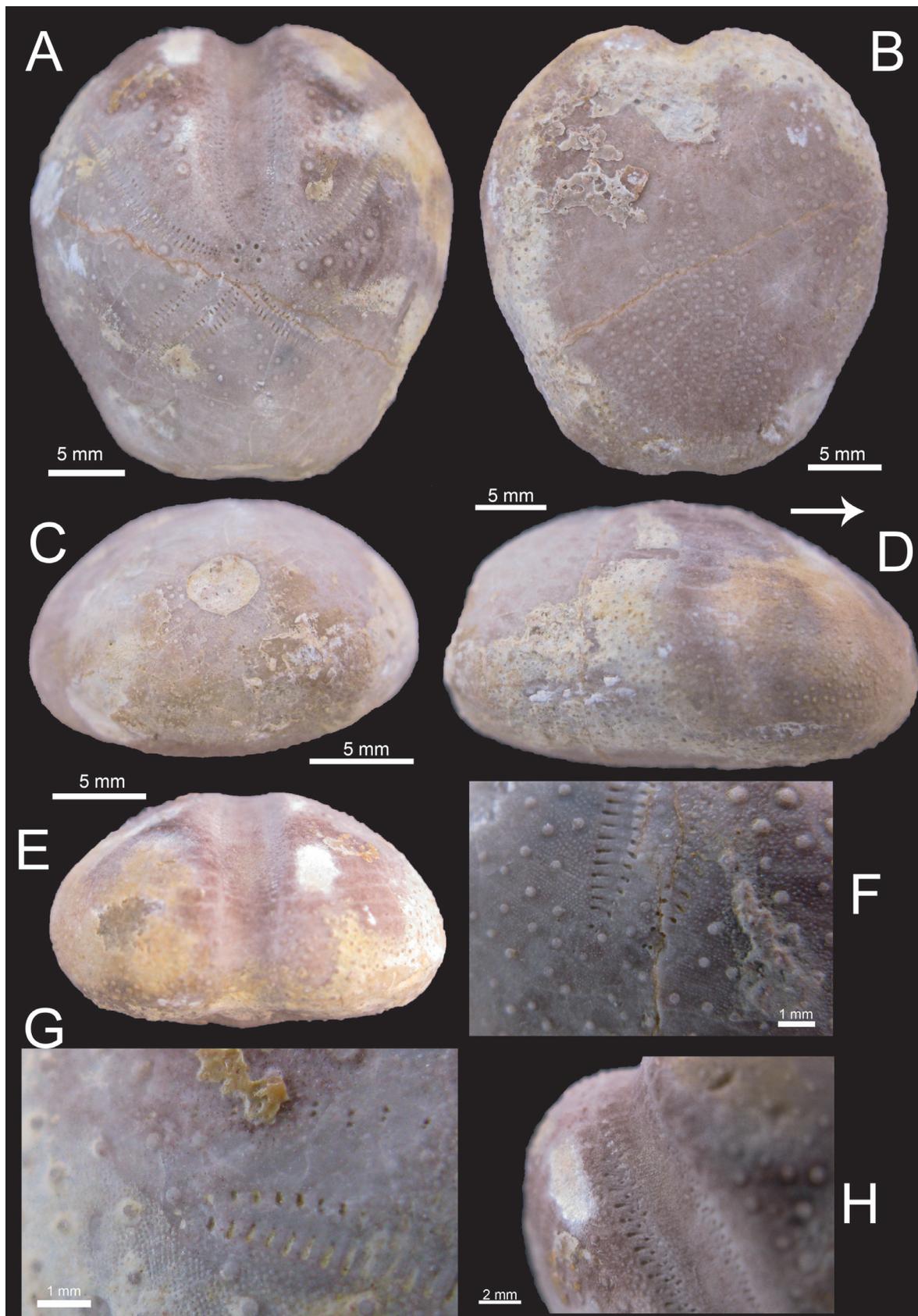


Figura 5. *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884) del Albiano de Culla (cuenca del Maestrat), ejemplar MGUV-39116. A, vista apical; B, vista oral; C, vista posterior; D, vista lateral, la flecha indica el sentido de la marcha; E, vista anterior; F, detalle del final del pétalo I. G, detalle del final del pétalo IV y fasciola lateral; H, detalle del final del pétalo III.

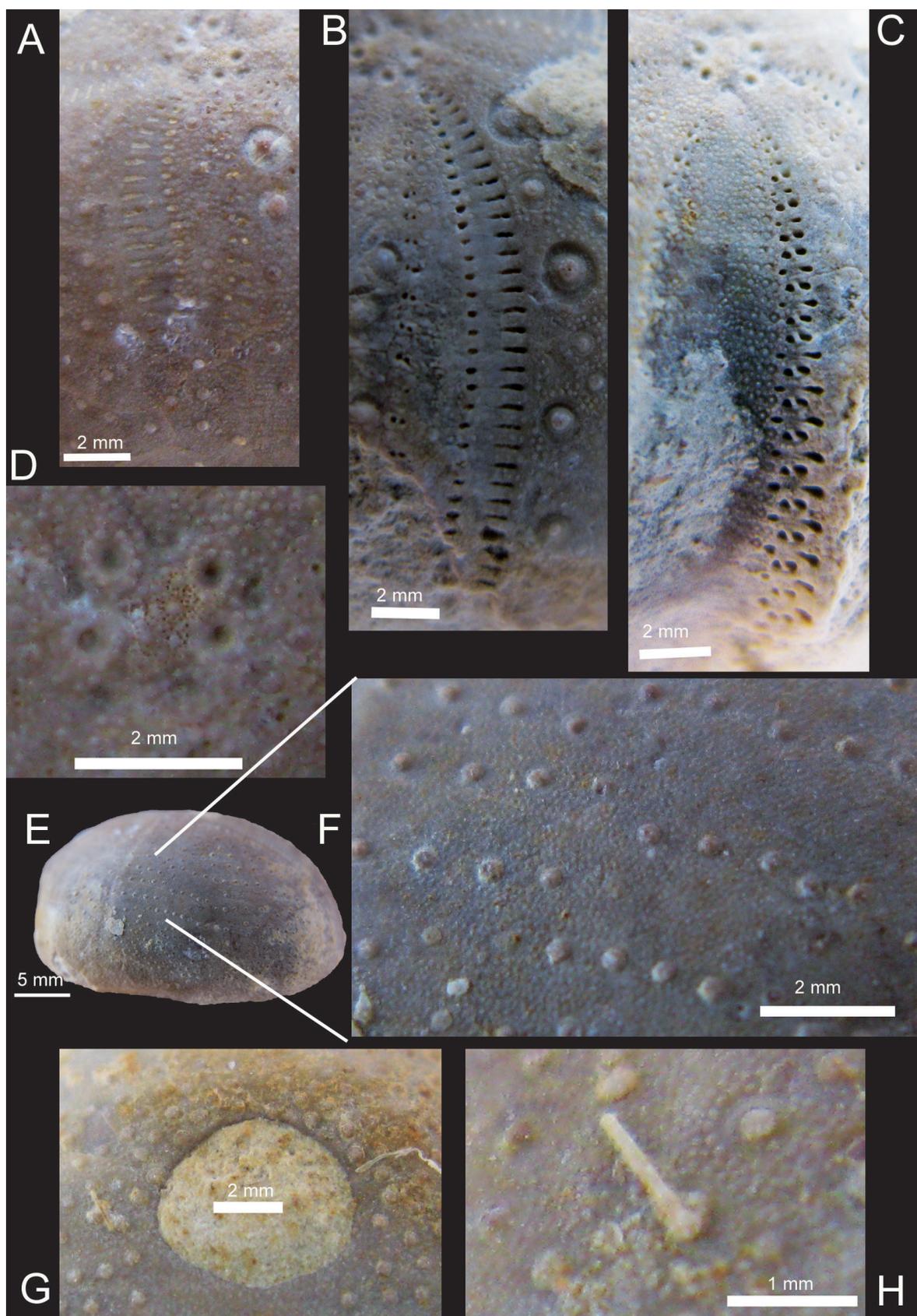


Figura 6. *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884) del Albiano de Culla (cuenca del Maestrat). A, detalle de los poros del pétalo ambulacro I; B, detalle de los poros del AII; C, detalle de los poros del AIII; D, detalle de la tuberculación de las placas del sistema apical; E y F, detalles de las fasciolas laterales; G, detalle del periprocto; H, detalle de un fragmento de espina.

son ovalados, el exterior ligeramente más largo, con una protuberancia rectangular separando los poros (Figuras 6 C; 8 E) Los pares largos se disponen en las alineaciones externas, el interior es ovalado y el exterior es doble de largo y su extremo interno es apuntado; ampliamente separados y subconjugados. En el espacio que queda entre las dos columnas de poros, que discurren paralelamente, no hay tuberculación secundaria, solo una densa granulación. Al final de los ambulacros, cerca ya del peristoma, se observan escasos tubérculos secundarios, en los bordes y entre los poros de los filodios. A la parte distal, el pétalo acaba bruscamente desapareciendo los pares de poros largos y sólo aparecen algunos escasos pares de poros, distantes entre sí y pequeños que desaparecen o se vuelven microscópicos (Figura 5 H). El pétalo III ocupa un 89 % de la distancia radial del ambulacro hasta el ámbito, es el que ocupa mayor proporción y también el más largo (Tabla 1).

Los ambulacros pares anteriores son curvados hacia delante en la zona apical y ligeramente hacia atrás en la zona distal; ocupan de media un 81 % de la distancia radial, el ángulo que forman sus ejes tiene unos 75° de media (Tabla 1) y muestran una notable diferencia entre sus dos columnas (Figuras 6 B; 8 D). La columna posterior está ligeramente hundida, en el espacio que ocupan sus poros externos y el espacio hasta el poro interno que ya queda a la altura de la columna anterior o en la parte superior de la pendiente; los poros son alargados pero los externos tienen entre tres o cuatro veces la longitud de los internos y con el extremo interno afilado; entre ellos queda un espacio liso similar a la longitud del poro corto, el interno. Al final del pétalo se acercan y disminuyen súbitamente su longitud terminando juntos y circulares, cerca del inicio de la fasciola lateral (Figura 5 G). En la columna anterior, los poros son circulares, pequeños y juntos, poco conspicuos, en algún ejemplar resulta un poco difícil advertirlos. No están hundidos y su alineación sufre pequeñas variaciones. La columna anterior, tiene muchos menos pares de poros, es decir, muchas menos placas (Figura 8 D). De media (para una muestra de $n = 7$) la columna anterior tiene 25 pares y la posterior 37. En el estrecho espacio interporal, entre las dos columnas de pares de poros, hay una serie de tubérculos secundarios y abundante granulación miliaria.

Los ambulacros pares posteriores tienen los pétalos rectos, cortos (sólo suponen de media un 56 % de la longitud de los pétalos pares anteriores); ocupan un 57 % de media de la distancia radial: el ángulo que forman sus ejes esta en torno a los 99° de media y también muestran diferencia entre sus dos columnas, aunque menor que la que presentan los ambulacros anteriores (Figuras 6 A y 8 C). La columna anterior de los pétalos posteriores es más estrecha con el contorno del poro interno circular y el externo alargado de doble longitud que el interno, y el espacio entre los dos poros es pequeño, similar al diámetro del poro interno. La columna posterior es más ancha que la anterior, con los dos poros alargados, el externo dos o tres veces más largo que el interno, el espacio entre los dos poros también es más

ancho, como dos veces la longitud del poro interno en el centro del pétalo. En el espacio entre las dos columnas de pares de poros hay unos pocos tubérculos secundarios y granulación miliaria. Final cerrado, no hay pares de poros en el espacio que ocupan las fasciolas laterales (Figura 5 F).

El peristoma es pentagonal (Figuras 5 B y 7 A), más ancho que alto, un 80 %, se sitúa en la parte anterior, (el borde posterior del peristoma está situado de media a un 72 % de la distancia al margen posterior, para $n = 10$), un poco hundido y ligeramente encarado hacia delante, donde llega el surco del ambulacro impar (Figura 4 D).

Tuberculación. Es característico de la especie que, en la cara apical, en los interambulacros 1, 2, 3 y 4 tiene unos tubérculos mayores claramente diferentes del resto por tamaño y profundidad de la areola (Figuras 4 F y 7 F). En un ejemplar de grandes dimensiones también aparecen en el interambulacro 5. Estos tubérculos son perforados, crenulados, con areola hundida y con un anillo escrobicular de gránulos pequeños que están espaciados y no siguen un patrón de distribución regular. En el resto de la superficie apical hay de forma poco densa tubérculos secundarios de mucho menor tamaño y sin presentar la areola claramente hundida. En contacto con los bordes del ambulacro III, hay unas fajas de apretados tubérculos secundarios. En la superficie oral la tuberculación, con areolas pentagonales, es muy densa (con excepción de los ambulacros que solo disponen de granulación miliar), especialmente en el plastrón. Las espinas son muy finas con un anillo ancho (Figuras 6 H y 7 C-D).

Entre el final de los pétalos y el ámbito hay bandas de ortofasciolas (*sensu* Néraudeau *et al.*, 1998 : 326, fig. 3 A), separadas por alineaciones de tubérculos secundarios y densamente tapizadas de granulación miliar (Figuras 4 G, 6 E-F y 7 E).

No se han podido apreciar en ningún ejemplar las líneas de sutura de las placas del plastrón.

3.1.3 Fauna asociada

En la cuenca de Salou-Garraf, *W. delgadoi* (Figura 8 F) aparece asociado con un *Tetragramma* Agassiz, 1838 (Figura 8 A-E) citado por Lambert (1902) como *Diplopodia marticensis* var. *bonfilli* (Lambert, 1902). El género *Diplopodia* McCoy, 1848 se distingue de *Tetragramma* por tener un solo tubérculo principal en cada placa interambulacral mientras que *Tetragramma* dispone de dos o más (Smith y Kroh, 2021). Los ejemplares del Albiano de Montmell disponen de dos tubérculos (Figura 8 C) en cada placa interambulacral. En el yacimiento estudiado de Culla sólo ha aparecido un equínido regular que parecía un *Tetragramma* pero estaba tan deteriorado que no permite precisiones.

3.1.4 Discusión

El nuevo yacimiento confirma la presencia de *W. delgadoi* en la cuenca sedimentaria del Maestrat, donde solo se había citado, con seguridad, un solo ejemplar en

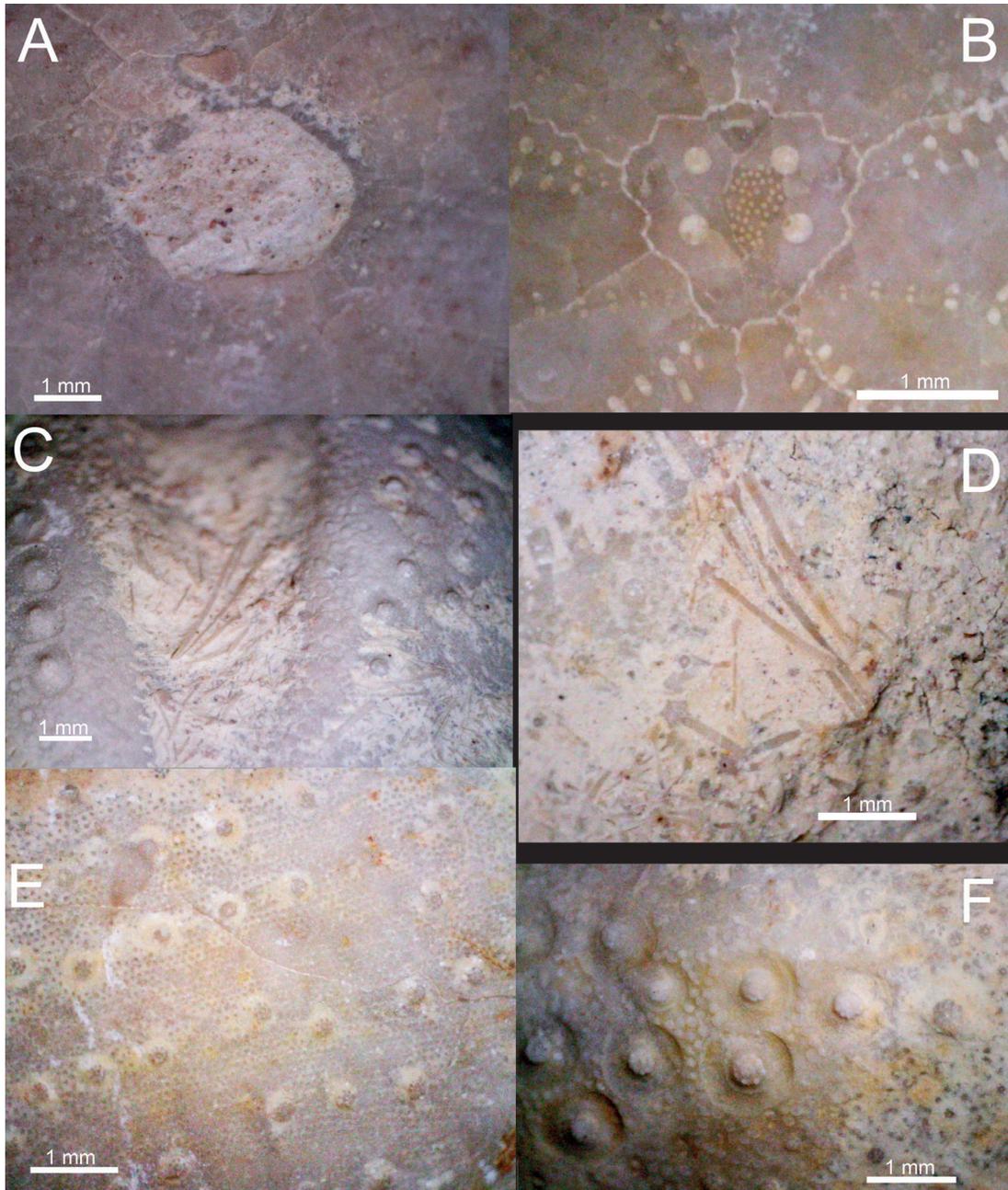


Figura 7. *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884) del Albiano de Culla (cuenca del Maestrat). A, detalle del peristoma; B, detalle del sistema apical; C y D, detalle de espinas; E, detalle de bandas de fasciolas laterales; F, detalle de tubérculos engrandecidos. Fotos hechas con microscopio.

Castelló de la Plana (Forner y Segura, 2017). Las citas en el Aptiano Morella y en otros puntos de la comarca dels Ports de Villalba (1993; 2003), no se han podido confirmar. En la zona no existe Albiano y algunos de los yacimientos que cita dicha autora, como Cap de Vinyet y la Fontanella han sido intensamente prospectados sin ningún resultado. Quizás hubo un error con las etiquetas. Villalba (1993; 2003) tampoco hace mención de las fasciolas laterales. Su presencia en la cuenca próxima de Salou-Garraf (Lambert, 1902; 1927), así como las citas en Cantabria (Lambert, 1922), València (Lambert, 1935) y Portugal, donde se

describió la especie, muestran una amplia distribución en la península Ibérica. Fuera de la península Ibérica se ha citado en Argelia (Devriès, 1960); Palestina (Blanckenhorn, 1926); Líbano (Cotteau, 1893); Siria (Fourteau, 1912); Keller y Vautrin, 1937; Mouty *et al.*, 2003); Egipto (Fourteau, 1921) e Irán (Yavari *et al.*, 2016). No obstante, los ejemplares de Irán presentan diferencias con los de Culla estudiados en este trabajo. La más evidente es que su sistema apical es etmofracto (Yavari *et al.*, 2016: 620, fig. 5-2), la placa madreporica no separa las genitales posteriores, mientras que en los ejemplares de Culla sí (Figura 7 A-B). Los

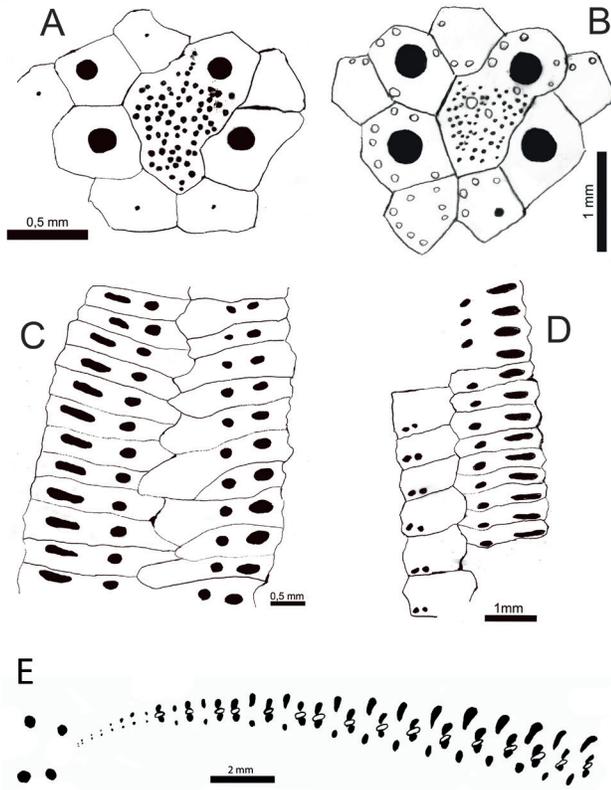


Figura 8. Dibujos de *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884) del Albiano de Culla (cuenca del Maestrat). A y B, placas del sistema apical; C, placas del ambulacro V, parte central del pétalo; D, placas del ambulacro IV, parte central del pétalo; E, poros ambulacrales del AIII.

ejemplares portugueses también son semietmolíticos (de Loriol, 1888, pl. XVI, 1g). En el texto Yavari *et al.* (2016) indican de forma ambigua: “*Apical system of ethmofract type, with madreporite partially or totally separating posterior genital plates*”. Separar parcialmente no es separar, o la G2 no separa totalmente, las placas G1 y G4 lo que supone que el sistema apical es etmofracto o las separa (pero no las oculares posteriores) y es semietmolítico. Si separa ambas: las genitales y oculares posteriores es etmolítico. En las imágenes del trabajo de Yavari *et al.* (2016) no resulta evidente la tuberculación singular más grande en los interambulacros apicales, pero en el texto se indica. Apuntan sin imágenes que: “*Parafasciole developed on test flanks*”, en la diagnosis pero en la descripción explican que la conservación de los ejemplares no permite observar posibles fasciolas (Yavari *et al.*, 2016: 621). Según dichos autores, el patrón predominante de alternancia de los pares de poros en el ambulacro III es uno corto y dos largos (Yavari *et al.*, 2016: 621), mientras que en los ejemplares estudiados de Culla es uno corto, uno largo (Figuras 5 H, 7 E y 8 E). De todo lo cual, se genera una cierta duda que pertenezcan a la misma especie.

La distribución estratigráfica no está claramente consolidada. Las dos citas de este trabajo en las cuencas del Maestrat y Salou-Garraf se dan como Albiano (inferior), con

seguridad en el segundo caso. Pero la especie ha sido citada también tanto por abajo, en el Aptiano, como por arriba en el Cenomaniano, con dataciones que habría que confirmar. Un punto interesante sería establecer el primer representante cronológico del género *Washitaster*.

En cuanto a la asignación genérica de *delgadoi* muchos autores, como se ha indicado en la introducción, se inclinan por su inclusión en el género *Heteraster*. No obstante, aquí se considera que los equínidos estudiados disponen de verdaderas fasciolas (Figuras 5 F y 6 E), *sensu* Néraudeau *et al.* (1998); aunque resulta difícil distinguir la división entre ortofasciolas y parafasciolas de dicho trabajo, en todo caso muy posterior a la descripción del género. Disponer de fasciolas laterales y presentar tubérculos mayores diferenciados del resto de la tuberculación en los interambulacros de la superficie apical, dos caracteres derivados, llevan a incluir la especie dentro del género *Washitaster*, estos dos caracteres no son propios de *Heteraster*. Es cierto que la presencia evidente de heterogeneidad en el ambulacro III, con pares de poros largos y pares de poros cortos, introduce un elemento de duda en la clasificación genérica como se ha apuntado por Markov y Solovjev (2002) y aunque dicho carácter es, efectivamente, el diferencial del género *Heteraster*, también se presenta en otras especies del género *Washitaster*. En todo caso, hay que considerar que *Washitaster* es muy cercano al género *Heteraster* como indican los análisis cladísticos (Villier *et al.*, 2004; Byrum y Lieberman, 2021), del que muy probablemente desciende, por lo que es normal el mantenimiento de un carácter antiguo de su ancestro. Es la aparición de otro carácter moderno, derivado, el desarrollo de fasciolas laterales, la que sustenta la separación del nuevo género *Washitaster* como sostiene Markov y Dolovjev (2002) y Smith y Kroh (2021). De forma inequívoca, si la especie descrita por de Loriol tiene fasciolas laterales es un *Washitaster*. Otro carácter derivado que refuerza la asignación genérica es la presencia en los inteambulacros adapicales de tubérculos especialmente engrandecidos.

Un elemento que puede introducir cierta duda o la conveniencia de ver que ocurre en todos los congéneres, es la arquitectura del sistema apical. En la especie estudiada es claramente semietmolítica (Figuras 6 B; 7 A-B), con la placa madreporica separando las placas genitales posteriores, aunque no las oculares. Para Smith y Kroh (2021) en la diagnosis de la web “The Echinoid Directory” tanto el género *Heteraster* como el *Washitaster* tienen el sistema apical etmofracto, aunque en el dibujo del sistema apical de la especie tipo de este último, *W. riovistae*, se aprecia de forma clara que es semietmolítico, quizás es un mero problema terminológico. En el trabajo de Kroh & Smith (2010: 193) se distingue, inequívocamente, entre un sistema apical etmofracto y otro semietmolítico (también denominado hemilítico).

La comprobación de éste y otros caracteres potencialmente diagnósticos, así como una datación correcta que clarificara su distribución estratigráfica y la

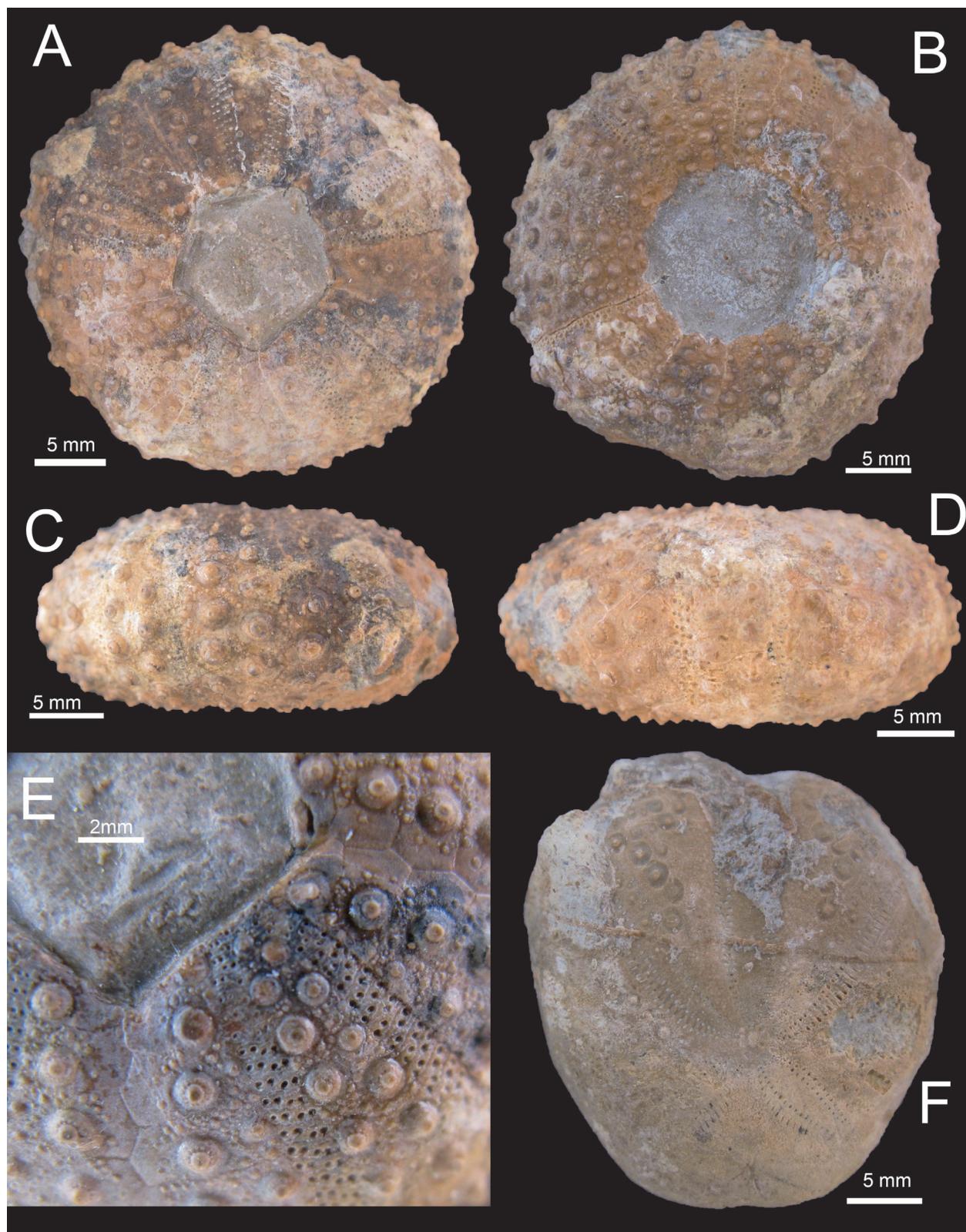


Figura 9. Albiano de la cuenca Salou-Garraf. A-E *Tetragramma* sp. de Salomó (Tarragona), A, vista apical; B, vista oral; C, vista lateral interambulacral; D, vista lateral ambulacral; E, detalle de la parte adapical; F, *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884) del Catllar (Tarragona), vista apical.

probable zona de origen, la consistencia de las especies nominales y una revisión de todas las citas para observar su distribución geográfica aconsejarían una revisión del género *Washitaster*. Algunos autores (Smith y Kroh, 2021) sólo citan dentro del género *Washitaster* cuatro especies mexicano-texas, del Albiano superior: *W. riovistae* (Adkins, 1920); *W. longisulcus* (Adkins y Winton, 1920); *W. wenosensis* (Adkins, 1920) y *W. bravoensis* (Böse, 1910), que le otorgaría una distribución geográfica y estratigráfica coherente y restringida. Markov y Solovjev (2002: 371) también incluyen a *Heteraster texanus* (Roemer, 1849), del Albiano de Texas. Pero en la década de los 50's del siglo XX se describieron tres especies más en el Japón: *W. macroholcus* Nisiyama, 1950; *W. japonicus* Tanaka & Okubo, 1954 y *W. barremicus* Tanaka & Okubo, 1954, con un registro bastante anterior, del Barremiense. Aunque con posterioridad se les ha cambiado la asignación genérica (Nisiyama, 1968; Tanaka y Kozai, 1982). Estas especies japonesas, junto a la especie estudiada en este trabajo, en su caso, alterarían la simplicidad del modelo de distribución anterior del género *Washitaster*.

Agradecimientos

A la Fundació Caixa Castelló por la ayuda en el financiamiento del microscopio digital Edge, Dino-Lite. 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 los revisores anónimos que con sus correcciones y sugerencias han contribuido a la mejora del texto final. Agradecemos el apoyo en la edición técnica recibido por la Mtra. Sandra Ramos

Referencias

- Adkins, W.S., 1920, The Weno and Paw Paw Formation of the Texas Comanchean: University of Texas Bulletin, 1856, 101–117. DOI: <http://dx.doi.org/10.26153/tsw/5805>
- Adkins, W.S., Winton, W.M., 1920, Paleontological correlation of the Fredericksburg and Washita formations in North Texas: University of Texas Bulletin, 1945, 1–128. DOI: <http://dx.doi.org/10.26153/tsw/5170>
- Agassiz, L., 1838, Monographies d'Échinodermes vivants et fossiles. Première monographie: Des Salénies: Neuchâtel, Petitpierre, 32 pp., 5 pls. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.1833>
- Blanckenhorn, A., 1926, Die Seeigelfauna der Kreide Palästinas: Palaeontographica Beitrage zur Naturgeschichte der Vorzeit, Cassel, 67, 113 pp.
- Böse, E., 1910, Monografía geológica y paleontológica del Cerro de Muleros cerca de Ciudad Juárez y descripción de la fauna cretácea de la Encantada, Placer de Guadalupe, Estado de Chihuahua: Boletín del Instituto de Geología México, 25, 1–193.
- Byrum, S., Lieberman, B.S., 2021, Phylogeny and biogeography of some Cretaceous spatangoid echinoids with special emphasis on taxa from the Western Interior Seaway: Journal of Paleontology, 95(3), 613–623. DOI: <https://doi.org/10.1017/jpa.2020.102>
- Cooke, C.W., 1955, Some Cretaceous echinoids from the Americas: United States Geological Survey, Professional Paper, 264-E, 87–112. DOI: <https://doi.org/10.3133/pp264E>
- Cotteau, G., 1893, Sur quelques espèces d'échinides au Liban, in Comptes rendus du Congrès de l'Association française pour l'Avancement des Sciences, 22e. session, Paris, 346–360.
- David, B., Fournier, D., Godet, H., 1987, Variations morphologiques chez *Heteraster oblongus* (Brongniart): exemple de l'Aptien inférieur de Chartreuse (Isère, France): Géologie Méditerranéenne, t. 14(4), 255–260. DOI: <https://doi.org/10.3406/GEOLM.1987.1387>
- de Loriol, P., 1884, Notes pour servir à l'étude des échinodermes I: Recueil Zoologique Suisse, 1, 605–643.
- de Loriol, P., 1887, Notes pour servir à l'étude des échinodermes II: Recueil Zoologique Suisse, 4(3), 365–407.
- de Loriol, P., 1888, Recueil d'études paléontologiques sur la faune crétacique du Portugal, Volume 2, Description des échinodermes: Lisboa, Commission des Travaux géologiques du Portugal, 122 pp. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.15036>
- de Loriol, P., 1897, Notes pour servir à l'étude des échinodermes VI: Revue Suisse de Zoologie et annales du Muséum d'Histoire naturelle de Genève, 5, 141–178.
- Devriès, A., 1955, Description d'une faune échinodermes recueillie par M. Mattauer dans la région de Teniet el Haad (Algérie): Bulletin de la Société Histoire Naturelle Algérie, 461, 1–33.
- Devriès, A., 1960, Contribution à l'étude de quelques groupes d'échinides fossiles d'Algérie: Publications du Service de la Carte Géologique d'Algérie, 3, 279 pp.
- d'Orbigny, A., 1854–60, Paléontologie Française, Terrains Crétacés, Tome 6, Echinodermes, Échinoïdes irréguliers: Paris, G. Masson, 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); 273–352 (Oct. 1856); 353–384 (1857); 385–400 (1858); 401–432 (1858); 433–596 (1860). DOI: <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/50510>
- 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, in 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., 2019, *Platostaster buitronae* especie nueva (Echinoidea) del Aptiano inferior de la Cuenca del Maestrat (Península Ibérica): Paleontología Mexicana, 8(2), 129–146.
- Forner, E., Segura, J., 2017, Presència de *Washitaster delgadoi* (Echinoidea) al Cenomanià de Castelló de la Plana: Butlletí de la Societat Castellonense de Cultura, 93, 5–24.
- Fourtau, R., 1912, Contribution à l'étude des échinides fossiles de la Syrie: Mémoires présentés et lus à l'Institut égyptien, VII(II), 41–68.
- Fourtau, R., 1921, Catalogue des invertébrés fossiles de l'Égypte représentés dans les collections du Musée de Géologie au Caire, Terrains crétacés, Troisième partie: Échinodermes (Supplément): Geological Survey of Egypt, Paleontological Series, 5, 1–101. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.60809>
- Hitzel, E., 1902, Sur les fossiles de l'étage Albien recueillis par M.A. Guébard dans la région d'Escagnolles (A.-M.): Bulletin de la Société Géologique de France 2, 874–880.
- Instituto Geológico y Minero de España (IGME), 1973, Mapa Geológico de España Cuevas de Vinromà Hoja 593: Madrid, servicio de publicaciones del ministerio de Industria, 25 pp.
- Keller, A., Vautrin, H., 1937, Nouvelle contribution à l'étude des échinides de la Syrie et du Liban: Notes et Mémoires du Haut-Commissariat de la République française en Syrie et au Liban, Beyrouth, 2, 137–164.
- Kroh, A., Mooi, R., 2021, World Echinoidea Database. Disponible en [<http://www.marinespecies.org/echinoidea/aphia.php?p=taxdetails&id=512792>], consultado el 21 de octubre de 2021.

- Kroh, A., Smith, A.B., 2010, The phylogeny and classification of post-Paleozoic echinoids: *Journal of Systematic Palaeontology*, 8(2), 147–122. DOI: <https://doi.org/10.1080/14772011003603556>
- Lambert, J., 1902, Description des échinides fossiles de la province de Barcelona: *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie*, 24, reedición, 1966, Amsterdam, Swets y Zeitlinger N.V., 128 pp.
- Lambert, J., 1920, Sur quelques genres nouveaux d'échinides: *Mémoires de la Société Académique d'Agriculture, des Sciences, Arts et Belles-lettres du Département de l'Aube*, 3(55), 145–174.
- Lambert, J., 1922, Sur quelques genres nouveaux d'échinides: *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales (Serie Geológica)*, 28, 7–26.
- Lambert, J., 1927, Considerations sur les Échinides de la Comanche Serie du Texas: *Bulletin de la Société géologique du France*, 26(4), 263–278.
- Lambert, J., 1927b, Révision des échinides fossiles de Catalogne: *Memorias del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona, serie geológica*, 1(1), 1–102.
- Lambert, J., 1935, Sur quelques échinides fossiles de Valence et d'Alicante communiqués par M. le Prof. Darder Pericás: *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural*, 35, 359–371.
- Lambert, J., Thiéry, P., 1909–1925, *Essai de nomenclature raisonnée des Échinides*: Chaumont, Librairie L. Ferrière, 607 pp.
- Markov, A.V., Solovjev, A.N., 2002, Echinoids of the genus *Washitaster* (Spatangoida): morphology and taxonomic position: *Paleontological Journal*, 16(4), 368–379.
- McCoy, F., 1848, On some new Mesozoic Radiata: *Annals and Magazine of Natural History*, (2)2, 409–417.
- 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.
- Moreno-Bedmar, J.A., Robert, E., Matamales-Andreu, R., Bover-Arnal, T., 2017, Review of the early Albian ammonites of the Montmell Formation near Marmellar (Salou-Garraf Basin, Tarragona, Catalonia, Spain): *Carnets de Géologie*, 17(1), 1–10. DOI: <http://dx.doi.org/10.4267/2042/62038>
- Mortensen, T., 1950–1951, *A monograph of the Echinoidea. V: Spatangoida*, Vol. 1 (1950), 432 pp.; Vol. 2 (1951), 593 pp.: Copenhagen, Reitzel.
- Mouty, M., Al-Maleh, A.K., Laban, H.A., 2003, Le Crétacé moyen de la chaîne des Palmyrides (Syrie centrale): *Godiversitas*, 25(3), 429–443.
- Néraudeau, D., David, B., Madon, C., 1998, Tuberculation in spatangoid fascioles: Delineating plausible homologies: *Lethaia*, 31, 323–334. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1998.tb00522.x>
- Nisiyama, S., 1950, Two new species of the Toxasteridae from Japan: *Institute of Geology and Paleontology, Tohoku University, Short Paper*, 1, 42–47.
- Nisiyama, S., 1968, The Echinoid Fauna from Japan and Adjacent Regions: Part II: *Paleontology Society of Japan, Special Paper*, 13, 1–491.
- Rey, J., 1972, Recherches géologiques sur le Crétacé inférieur de l'Extremadura (Portugal): Lisboa, *Mémoires du Service géologique su Portugal*, 21, 477 pp.
- Rey, J., 1979, Le Crétacé Inférieur de la marge atlantique portugaise: biostratigraphie, organisation séquentielle, évolution paléogéographique: *Ciências da Terra*, 5, 97–120.
- Roemer, F., 1849, Texas: Mit besondere Rücksicht auf Deutsche Auswanderung und die Physischen Verhältnisse des Landes nach eigener Beobachtung Geschildert: Bonn, A. Marcus, 464 pp.
- 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.
- Saura, M., García-Vives, J.A., 2012, *Atelostomata II Spatangoida Nomochirus*, 3: Onda, *Associació Paleontològica i Mineralògica d'Onda*, 340 pp.
- Smith, A.B., Kroh, A., 2021, *The Echinoid Directory*: London, Natural History Museum, *disponible en* [<http://www.nhm.ac.uk>], consultado el 09 de abril de 2021.
- Tanaka, K., Okubo, M., 1954, On some echinoids from the Paleo-cretaceous of the Yuasa district in Kyushu: *Journal of the Geological Society of Japan*, 60, 215–227, pl. 7. (In Japanese with English abstract).
- Tanaka, K., Kozai, 1982, Some cretaceous echinoids from the Monolu area, central Shikoku: *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, N.S.*, 126; 341–355.
- 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, Universidad Complutense de Madrid, 568 pp. 33 lám.
- Villalba, M.P., 2003, Los equínidos irregulares de la provincia de Castellón: *Nemus*, 1, 93–156.
- Villier, L., Néraudeau, D., Clavel, B., Neumann, C., David, B., 2004, Phylogeny of early cretaceous spatangoids (Echinodermata: Echinoidea) and taxonomic implications: *Palaeontology*, 47(2), 265–292. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0031-0239.2004.00364.x>
- Yavari, M., Yazdi, M., Gahalavand, H., Kamyabi-Shadan, H., Adabi, M.H., Villier, L., 2016, Early Cretaceous Toxasterid Echinoid *Heteraster* from the high Zagros basin, south of Iran: *Carnets de Géologie*, 16(26), 615–632. DOI: <https://doi.org/10.4267/2042/61883>