

Dinàmica poblacional d'*Hemidiadema forcallensis* (Echinoidea) de l'Aptià inferior de la subconca de Morella

Carme Castany i Àlvaro¹, Enric Forner i Valls², & Joan Castany i Àlvaro¹

1. Associació Paleontològica i Mineralògica d'Onda. paleonda@hotmail.com

2. Ateneu de Natura. Sant Roc, 125 3r 5a 12004 Castelló de la Plana. fornervalls@gmail.com

Dins del marc general de l'estudi de les poblacions d'equinoïdeus de la conca del Maestrat, es realitza un estudi biomètric de l'espècie *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015, del jaciment del mas de Morella la Vella (Morella, els Ports; conca del Maestrat). S'analitza l'estructura d'edat de la població al morir, mitjançant la freqüència del diàmetre de la corona, com indicador aproximat de l'estadi de desenvolupament atès el creixement al llarg de tota la vida dels Echinodermata. Es fa un estudi ontogènic de les variables alçada i diàmetre de la corona, al llarg de vuit estadis de desenvolupament establerts. Els treballs actuals de la paleontologia estan molt enfocats a la sistemàtica i són relativament escassos els estudis que analitzen comunitats i/o poblacions. Aquests estudis requereixen d'unes condicions tafonòmiques especials del jaciment investigat, com ara que la població no haja estat transportada, ni alterada, després de la mort. I també cal mostres grans. Per això són tan importants i escassos els estudis sobre dinàmica poblacional.

L'estudi conclou que es tracta d'una població ben adaptada al seu hàbitat en condicions normals, que assoleix altes densitats i té una estructura d'edat al morir semblant a les actuals. Té una distribució unimodal. Presenta un biaix tafonòmic: els exemplars més menuts tenen menys probabilitats de fossilitzar, per la qual cosa els estadis inicials de desenvolupament estan més subrepresentats que els de més edat. Per altra banda s'ha constatat que hi ha una bona correlació entre l'alçada i el diàmetre de la corona, estable al llarg de tota la vida, al voltant del 50%. Per això es considera que es pot utilitzar com caràcter diagnòstic davant l'espècie molt semblant *H. batalleri* Clément, 2015, present a la subconca del Perelló, amb una raó del 59%. La mostra de la localitat tipus del Forcall, utilitzada de contrast, ha permès subministrar topotips a diferents museus, dins el projecte de catalogació, revisió i dotació de topotips de les espècies descrites a les comarques de Castelló.

Aquest és el primer estudi de dinàmica poblacional que s'ha fet amb un equínid regular. S'ha esmenat la diagnòsi d'*H. forcallensis* i proposat un altre caràcter diagnòstic: la raó entre l'alçada i el diàmetre de la corona.

Mots clau: Diagrama de freqüències de grandària, estructura d'edat, dinàmica poblacional, Camarodonta, *Hemidiadema*, Aptià, formació Margues del Forcall, conca del Maestrat.

Population dynamics of *Hemidiadema forcallensis* (Echinoidea) from the Aptian of the Morella sub-basin.

As part of the general investigation of the equinoïdeus populations in the Maestrat basin, we carried out a biometric study of the species *Hemidiadema forcallensis* Clement, 2015, found at the site of the Mas de Morella la Vella (Morella, els Ports; Maestrat Basin). We analysed the age structure of the population at death by the frequency of the variable diameter of the test, giving us a rough indicator of the stage of growth development of Echinodermata. An ontogenic study of the height and diameter variables was carried out, following the eight established stages of development. Much of the current work in paleontology is focused on systematic aspects and there are relatively few studies that analyze communities and / or populations as a whole. Such studies require special taphonomic conditions at the investigated site, in which the population has not been transported or altered after death. They must also, and herein lies and additional level of difficulty, have a statistically significant number of samples, chosen at random and all

from the same site, from just a few centimetres of the selected strata and with a very significant amount of measurable units to achieve high enough levels of precision and confidence in the data. This is why studies on population dynamics are both so important and also rare.

The study concludes that this was a population well adapted to its habitat under normal conditions, which reached high densities and had a similar age structure at death as is found in current populations. Statistically, it is unimodal. It shows, as a taphonomical bias, that the smallest examples within the sample are less likely to fossilize and, as a result, those in the initial stages of development are under-represented when compared with those of greater age. On the other hand, it has been found that there is a good correlation between the height and diameter of the crown. This index (height / diameter) remains stable throughout life, around 50%, so it can be also considered as a diagnostic characteristic for the very similar species, *H. batalleri* Clément, 2015, found in the Perelló subbasin. A smaller, contrasting sample, taken from area around Forcall, has allowed us to supply topotypes to different museums in the cataloguing and review project of topotype species described in the province of Castellón.

This is the first study of population dynamics that has been carried out on a regular equinid. *H. forcallensis* has an amended diagnosis and another diagnostic characteristic is proposed: the ratio between the height and diameter of the test.

Key words: Size-frequency distribution, age structure, Population dynamics, Camarodonta, Hemidiadema, Aptian, Forcall formation, Maestrat Basin.

Introducció

Els últims anys s'han elaborat diversos estudis de poblacions sobre equinoïdeus del Cretaci Inferior a la conca del Maestrat (Forner & Castany, 2010; Forner et al. 2012a, 2012b, 2015), on s'analitzen les característiques biomètriques i l'estructura d'edat de la població al morir, mitjançant els diagrames de freqüència de longitud i també, les variacions ontogèniques. Un tret comú a tots els treballs citats és que avaluen poblacions d'equinoïdeus irregulars. No es coneix, però, cap estudi sobre equinoïdeus regulars d'enlloc. La causa d'aquesta manca d'estudis és, pot ser, que per obtenir dades estadístiques significatives calen mostres importants. Això és difícil d'aconseguir en el registre fòssil que és relativament pobre en regulars, respecte, als irregulars, com va indicar Kier (1977), a conseqüència del biaix tafonòmic; la forma de vida epifaunica dels regulars fa que queden exposats al morir mentre que els irregulars, infàunics, quan moren ja estan enterrats i fossilitzen millor. La tesi de Kier ha estat confirmada per Greenstein (1993) de l'estudi de biocenosi i tafocenosi d'equinoïdeus regulars i irregulars actuals, amb algunes matisacions. El present treball vol fer un primer intent per començar a solucionar aquesta mancança amb

l'espècie *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015, al nostre parer bastant singular. Singularitat que li dóna la relativa abundància, atesa la seua condició de regular, la seua conservació en pirita i les seues reduïdes dimensions.

La publicació d'aquest treball es va endarrerir després l'anunci de Clément *et al.* (2012) de la descripció de la nova espècie d'*Hemidiadema* de la subconca de Morella, que anteriorment s'havia assignat a *H. rugosum* Agassiz, 1846, i que no ha estat publicada fins al desembre de 2015.

Va ser Lambert (1928) el primer en trobar l'espècie estudiada, a la Mola de Miró (o de la Garumba, com se l'anomena amb més freqüència ara), al terme municipal de Morella, i la va assignar a *H. rugosum* Agassiz, 1846. Tots els autors posteriors repetiran l'assignació (Villalba, 1993, 2003; Saura & García, 2000, 2015; Saura *et al.*, 2007; Richter, 2008; Saura & Castany, 2011) fins que Clément, ha estudiat el gènere (Clément *et al.*, 2012, Clément, 2013). Investigacions que han constatat que sota l'etiqueta de l'espècie *rugosum* s'assignava un conjunt d'espècies del mateix gènere. De fet, de l'espècie *H. rugosum* no s'ha trobat cap exemplar dins la conca del Maestrat. Per contra s'han descrit tres espècies noves (Clément, 2015), entre les quals hi ha *H.*

forcallensis, de l'Aptià inferior del Forcall, l'espècie objecte d'aquest treball, a la subconca de Morella; *H. batalleri* de l'Aptià inferior del Perelló (el Baix Ebre), a la subconca homònima; i *H. malladai* de l'Aptià inferior d'Allepuz (Terol), a la subconca de Galbe, i, encara, un altra espècie, que s'ha deixat en nomenclatura oberta, també de l'Aptià inferior del Forcall.

Material i mètode

Marc geogràfic i geològic

El jaciment on s'ha recollit la mostra per fer l'estudi biomètric és el mas de Morella la Vella, situat al nord oest del municipi de Morella, comarca dels Ports, al nord del País Valencià (Figura 1). Es localitza a la part més oriental de la serralada Ibèrica i al sud de la serralada Costanera Catalana, que correspon a la Zona d'Enllaç entre ambdues serralades (Guimerà, 1984). Salas i Guimerà (1996) l'han definit com a conca cretàcia inferior del Maestrat i l'han dividit en set subconques. El jaciment pertany a la subconca de Morella. Estratigràficament correspon a l'Aptià inferior; dins la formació Margues del Forcall (Canérot, 1974; Canérot *et al.*, 1982). A la subconca de Morella aquesta formació ha estat subdividida en tres trams (Salas, 1986, 1987; Salas *et al.*, 2003) i el jaciment estudiat pertany al membre superior anomenat Margues de Morella la Vella (MMV). Precisament es va definir aquesta unitat a la zona estudiada. El membre MMV inclouria la part superior de la biozona *Deshayesites forbesi*, tota la zona *Deshayesites*

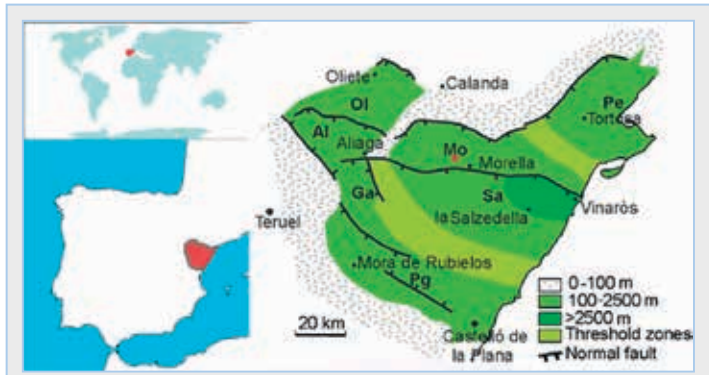


FIGURA 1. Localització del jaciment del mas de Morella la Vella a la conca del Maestrat. Modificat de Salas *et al.*, 2001).

FIGURE 1. Morella la Vella outcrop location in the Maestrat basin. After Salas *et al.*, 2001, modified.

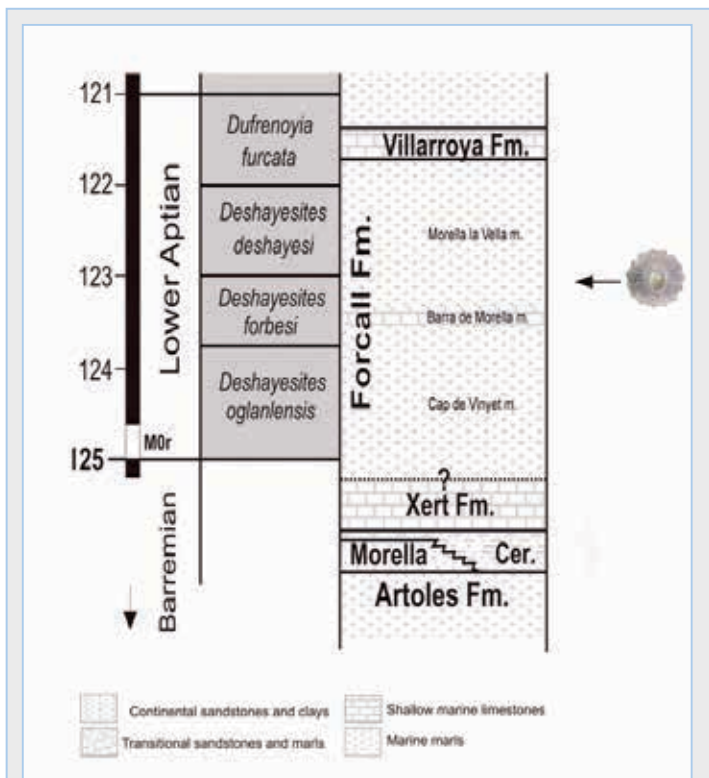


FIGURA 2. Posició estratigràfica de les formacions a la conca del Maestrat. La fletxa indica el nivell on s'ha recollit *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015. Extret de Bover-Arnal *et al.* 2016, modificat.

FIGURE 2. Stratigraphic position of the Maestrat Basin formations. Arrow indicates slevel where *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015 occurs. After García *et al.* 2014, modified.

deshayesi i la part inferior *D. furcata* (Fig. 2), segons els treballs de Moreno-Bedmar *et al.* (2009, 2014) i Bover-Arnal *et al.* (2014, 2016). Clément (2015) va precisar que només havia trobat l'espècie en la part superior de la biozona *D. forbesi* i a la base de *D. deshayesi*. El jaciment on s'ha recollit la mostra ocupa la mateixa posició estratigràfica que els jaciments de la localitat tipus, el del mas de Roc i el de la mola d'en Camaràs al Forcall. Els materials que conformen el membre MMV són de colors ocres, beixos, esgrogueïts. El constitueixen margues amb paquets de *wackestones* nodulosos intercalats i puntualment argiles. Les margues de Morella la Vella corresponen a una fase de transgressió marina; representen ambients oberts i distals d'una plataforma de carbonats, plenament marins, tot i que d'aigües somes i d'una certa proximitat al continent, com indica l'entrada d'argiles. En el lloc on s'ha fet la recol·lecció (Fig. 3A) els materials estan compostats d'argiles i margues grogues amb abundants materials ferruginosos, hi ha molts nuclis d'ammonits, gasteròpodes i bivalves de reduïdes dimensions, pirititzats, amb els fòssils característics del nivell: *Plicatula placunea* Lamarck, 1819; *Burryrhynchia miliani* (Calzada, 1971) i *Trapezium nucleus* (Coquand, 1865) que a la subconca de Morella només ha estat citada al membre MMV (Forner & Castany, 2013).

L'edat del jaciment s'assigna a l'Aptià inferior atès que recentment ha estat precisat a la conca el límit entre el Barremià i l'Aptià (García *et al.*, 2014; Villanueva-Amadoz *et al.*, 2014), aquest s'ha fixat a la part baixa del membre margues de Cap de Vinyet, que és el membre inferior dels tres de la formació Margues de Forcall, i on el membre MMV nés el superior (Fig. 2). Per altra banda els ammonits de la Fm. del Forcall han estat intensament estudiats en els darrers anys (Moreno-Bedmar *et al.* 2009, 2010, 2012, 2014; Martín-Martín *et al.* 2013; García *et al.*,

2014) la qual cosa permet una precisió bioestratigràfica (Fig. 2). El jaciment del mas de Morella la Vella on s'ha recollit la mostra, igual que la localitat tipus, se situa entre la biozona *Deshayesites forbesi*, part superior, i la *Deshayesites deshayesi*.

L'edat absoluta de la Fm. Forcall segons la datació per estronci $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ és de 123,60 milions d'anys (+0.53 / -0.57) segons es desprèn del treball de Bover-Arnal *et al.* (2016).

Al jaciment de Mola d'en Camaràs, citat per Clément (2015) dins la localitat tipus, (el Forcall, els Ports), s'han recollit un quants topotips per comparar-los amb la mostra de l'estudi. El jaciment és de la mateix subconca, edat, formació i biozona.

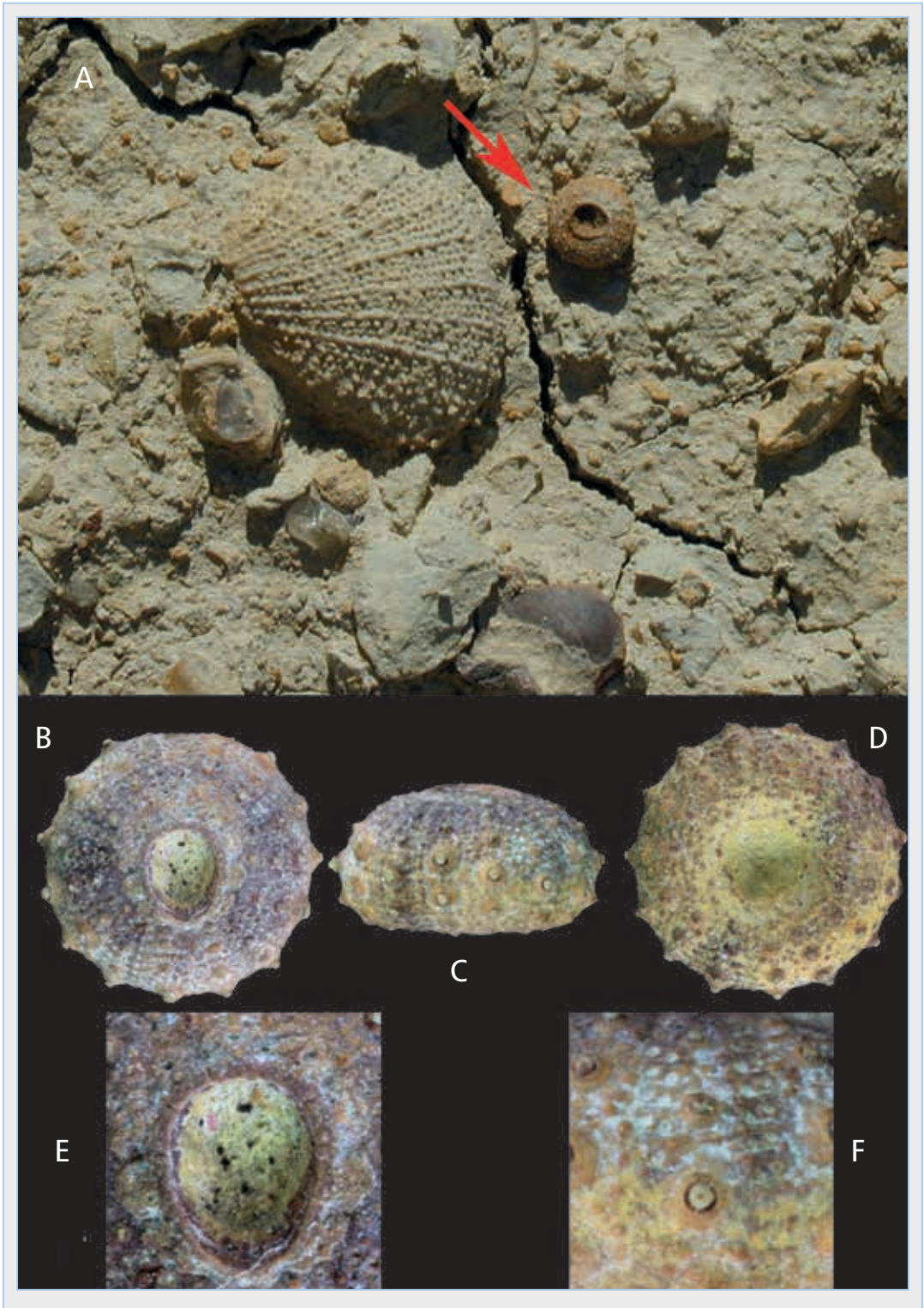
Material

S'han recollit de forma exhaustiva tots els exemplars d'*H. forcallensis* en una petita àrea delimitada prèviament, de pocs cm de potència. També s'ha recollit del mateix lloc i de forma superficial substrat que ha estat garbellat en laboratori. Del total de la mostra recollida ha estat possible mesurar 693 exemplars. No s'han mesurat els exemplars quan patien deformacions, hi havia matriu agregada que impedia la mesura o quan estaven trencats. El material es disposa a la Col·lecció Municipal de Paleontologia i Mineralogia (CMMPMO) de l'Ajuntament d'Onda (la Plana Baixa) amb la sigla CMMPMO-P475.

Per contrastar la mostra amb exemplars de la localitat tipus, s'han recollit 31 exemplars de la mola d'en Camaràs (el Forcall), un dels dos llocs on Clément (2015: 281) va recollir els exemplars per descriure la nova espècie, del quals se n'han pogut mesurar 23, recollits el 8/02/2016. D'aquests topotips se'n disposen exemplars a diferents museus. Al Museu de Geologia-Museu de Ciències Naturals de Barcelona (MGB-MCNB), es disposa un exemplar amb número de registre MGB 79806; un altre exemplar

FIGURA 3. *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015 de l'Aptià inferior de Morella la Vella (Morella, conca del Maestrat). A: imatge del jaciment, la fletxa indica un exemplar d'*H. forcallensis*; a la seua esquerra hi ha un exemplar de *Plicatula placunea* Lamarck, 1819; B: vista apical; C: vista lateral; D: vista oral; E: detall del periprocte i sistema apical; F: detall de l'ambulacre. Fotos: M. Saura. Muntatge: V. Gual.

FIGURE 3. *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015 from the Early Aptian of Morella la Vella (Morella, Maestrat Basin). A: image of the outcrop, the arrow indicates a specimen of *H. forcallensis*; to its left is a specimen of *Plicatula placunea* Lamarck, 1819; B: apical view; C: side view; D: oral view; E: periprocte and apical system detail; F: ambulacrum detail. Photos: M. Saura. Assembly: V. Gual.



s'ingressa a la CMMPMO amb la sigla CMMPMO-P476; es diposita un topotip al Museu de Geologia de la Universitat de València (MGUV), registrat com MGUV-36103; es desa un exemplar al Museu de la Valltorta (MV) que portarà el número 9756; i finalment es cedirà un exemplar a la col·lecció d'Ateneu de Natura (ADN) a Castelló de la Plana, enregistrat amb el núm. ADN-012.

Aquestes cessions formen part del projecte de dotar als museus pròxims de col·leccions de topotips de les espècies descrites a les comarques de Castelló (Forner, 2011; Forner & Gual, 2013; Forner *et al.*, 2015). Aquesta iniciativa està recolzada per les associacions Ateneu de Natura (ADN) i Associació Paleontològica i Mineralògica d'Onda (APMO) i ha rebut ajudes de la Fundació Caixa Castelló.

Mètode

D'acord amb el criteri de Martinell, Domènech & Marquina (1980: 134) es considera que un estudi paleoecològic ha de basar-se en les premisses d'un estudi tafonòmic del jaciment i una mostra establerta amb mètodes estadístics i aconseguida mitjançant tècniques que assegurin l'atzar en la recollida dels exemplars. Per a l'obtenció d'una mostra significativa es va triar a l'atzar una zona dins el jaciment i es van recollir tots els exemplars dins l'àrea prèviament delimitada; per a $n=693$ i un risc del 5% la precisió és de $\pm 3.8\%$ (Domènech (1982). Només es van descartar en laboratori aquells exemplars que no podien ser mesurats, que al cap i a la fi n'eren relativament pocs. Cada un dels exemplars de *H. forcallensis* s'ha identificat, numerat i conservat en un bossa independent. S'han mesurat amb peu de rei digital; les mesures es donen en mm arrodonides a dècimes de mm.

Partint de la característica que els equinoïdeus tenen un creixement al llarg de tota la vida, s'ha considerat la dimensió màxima, el diàmetre, com un indicador aproximat de l'edat. De fet, la utilització de la longitud de la conquilla (*size-frequency diagram*) en invertebrats que no tenen una parada de creixement ha estat usada generalment per analitzar l'estructura d'edat d'una població. I quan ha estat possible fer una comparança de la utilització de la longitud de la conquilla amb altres procediments més directament relacionats amb estadis de creixement com ara el número de voltes en

gasteròpodes, ha donat corbes de creixement molt semblants en ambdós procediments (Porta, 1981: 50-51). El diàmetre, en un equinoïdeu regular, és la dimensió màxima. S'han establert vuit estadis de creixement. Per l'obtenció de la longitud dels intervals de classe s'ha seguit a Domènech (1982: 240). S'analitza, en conseqüència, l'estructura d'edat de l'espècie a partir del moment en què van morir; es representa mitjançant un diagrama de freqüència del diàmetre.

En la sistemàtica s'ha seguit a Kroh & Smith (2010), i s'ha consultat la web del NHM (Smith & Kroh, 2016) i els recents treballs per al gènere de Clément (2013; 2015). En nomenclatura i ecologia s'ha seguit el *Treatise on Invertebrate Paleontology* de Moore (Durham, 1966); i en la terminologia tafonòmica a Kidwell, Fürsich i Aigner (1986) i De Renzi, Martinell i Reguant (1975). En la litoestratigrafia s'ha seguit a García *et al.* (2014). En la biozonació per ammonits a Reboulet *et al.* (2014). Per a la l'escala del temps geològic s'ha seguit a Gradstein *et al.* (2004). I per als topònims s'ha seguit a l'Acadèmia Valenciana de la Llengua (AVL, 2016).

Abreviatures emprades. D: diàmetre màxim; H: alçada màxima assolida entre la superfície oral i l'apical.

Resultats

Sistemàtica paleontològica

Classe ECHINOIDEA Leske, 1778

Subclasse EUECHINOIDEA Bronn, 1860

Infraclasse ACROECHINOIDEA Smith, 1981

ECHINACEA Klaus, 1876

Ordre CAMARODONTA Jackson, 1912

Família GLYPHOCYPHIDAE Duncan, 1889

Gènere *Hemidiadema* Agassiz, 1846

Espècie tipus *Hemidiadema rugosum* Agassiz, 1846, per designació original.

***Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015**

Fig. 3,4,5

1928 *Hemidiadema rugosum* Agassiz, Lambert, p. 149.

1993 *Hemidiadema rugosum* Agassiz, Villalba: 183, lám. 11, Fig. 4-6.

2000 *Hemidiadema rugosum* Agassiz, Saura & García, 18, lám. III, Fig. 23-24.

2003 *Hemidiadema rugosum* Agassiz, Villalba, p. 76-77, lám. 2, Fig. 14-16.

2007 *Hemidiadema rugosum* Agassiz, Saura, García & Castany, pòster amb Fig.

2008 *Hemidiadema rugosum* Agassiz, Richter, p. 6, 21, fotos 35-36.

2011 *Hemidiadema rugosum* Agassiz, Saura & Castany, p. 33, Fig. 3 (1).

2012 *Hemidiadema* sp. 4 Clément *et al.*, p 3, Fig. 3-5.

2015 *Hemidiadema* sp. Saura & García, p. 74, lám. 5, Fig. 1a-1e.

2015 *Hemidiadema forcallensis* Clément, p. 288-290, pls. 10-11 i 15 Fig. 7.

2016 *Hemidiadema forcallensis* Clément, Saura & García, Fig. s/n.

Localitat tipus: el Forcall (els Ports).

Estrat tipus: margues ferruginoses de l'Aptià inferior. Formació Margues del Forcall (Canerot *et al.*, 1982), membre margues de Morella la Vella. Biozona: des de la part superior de *Deshayesites forbesi* fins la part inferior de la biozona de *Deshayesites deshaysi*.

Holotip: MNHN.F. A50417, Muséum Nationale d'Histoire Naturelle, domaine Sciences de la Terre, Paris (França).

Diagnosi esmenada: *Hemidiadema* molt menuda que rarament passa de 6 mm de diàmetre; un nombre de tubercles principals ambulacrals i interambulacrals, supraambital, per sèrie molt escàs (1, 2 o rarament 3); la vora interna del disc apical és elevada; àrea del periprocte ampla (Clément, 2015). El periprocte, de forma ovalada, és més gran que el peristoma. L'alçada és la meitat del diàmetre H/D: 49%)

Distribució: el Forcall, la localitat tipus, Clément, 2015), Morella (aquest treball).

Resultats biomètrics de la població

La taula 1 mostra la informació global de les dues mesures bàsiques, diàmetre i alçada de la corona, tant de la mostra estudiada del mas de Morella la Vella com del seu contrast amb dues mostres de

la localitat tipus (el Forcall), corresponents als dos jaciments citats per Clément (2015); les pròpies dades de l'autor de l'espècie en el cas del mas de Roc i una petita mostra recollida per nosaltres, en el cas de la mola d'en Camaràs. L'alçada és quasi la meitat justa del diàmetre a les tres mostres. Amb aquest índex rellevant la mostra de la població estudiada no es diferencia molt de les petites mostres de referència de la localitat tipus.

L'estudi del diagrama de freqüència pel diàmetre de la corona de la població d'*H. forcallensis*, que és una aproximació per tenir una imatge de l'estructura d'edat al morir, ha donat els resultats que es presenten a la Taula 2 i la Fig. 4.

Les dades més significatives que se'n desprenen són les següents:

- És una distribució unimodal.
- Els 2 estadis més joves tenen una baixa representació.
- El màxim s'assoleix al quart estadi.
- A partir del màxim, els següents estadis són progressivament decreixents.

Hi ha una bona correlació entre les variables longitud i diàmetre (Fig. 5). Aquesta raó roman estable al llarg de tots els estadis de creixement (Fig. 6).

Els fòssils estudiats no presenten incrustacions. Al jaciment no s'han apreciat signes d'arrossegament. S'han conservat elements molt menuts i, per exemple, espines fines en *P. placunea*. Al jaciment no s'han conservat les conques que originalment eren d'aragonita.

Discussió i conclusions

De les dades resultants es pot interpretar que l'ambient on es va dipositar la població estudiada era de baixa energia, no s'han produït arrossegaments i s'han conservat estructures fines. De tot això se'n pot deduir-se que la població estudiada estava *in situ*. El fet que no hi hagen incrustacions en els fòssils estudiats i, també, que en els de major grandària d'altres espècies del jaciment el percentatge d'incrustacions siga baix, ens informa que, amb molta probabilitat, van quedar enterrats molt prompte al morir i no van ser desenterrats posteriorment.

L'estudi de l'edat al morir d'aquesta població d'*H. forcallensis*, utilitzant com aproximació per al seu

coneixement el diagrama de freqüències del diferents trams de la mesura del diàmetre de la corona, que interpretem com els diferents estadis de creixement, presenta, com a primera dada rellevant, una distribució unimodal. Segons Cummins *et al.*, (1986) una distribució amb només un màxim es correspon amb una distribució natural en situació de normalitat, d'equilibri; les distribucions bimodals o plurimodals són representatives de desequilibris produïts per causes ecològiques o tafonòmiques. Per la qual cosa poden interpretar-se les dades de la mostra com pertanyents a una població natural ben distribuïda, amb una piràmide d'edat sense perturbacions; una espècie que viu, suposadament, ben adaptada al medi i que ha prosperat si

es considera l'alta densitat assolida. Podria, també, interpretar-se d'aquesta última dada un comportament gregari. La segona dada evident és que precisament aquest màxim no s'assoleix al primer estadi de creixement, com ocorreria a qualsevol població natural en condicions d'equilibri, sinó al quart estadi. De la qual cosa se'n desprèn que hi ha una forta subrepresentació del primers estadis, els més joves, aquells que haurien de ser més nombrosos i que sempre presenten l'índex de mortalitat més alt. Aquesta subrepresentació és molt forta en el primer interval i va minvant segons s'avança en l'edat (els estadis amb més diàmetre de corona).

En diferents treballs ja s'han exposat (Forner & Castany, 2010; Forner *et al.*, 2012, 5, 2012b, 2015) els possibles motius d'aquesta subrepresentació. D'una banda, hi ha la predació: a aquestes edats la que actua sobre els subadults no deixa restes. I d'altra, les causes tafonòmiques: als primers estadis de creixement la conquilla pot no haver assolit la duresa que li permetria fossilitzar. El biaix en el registre fòssil dels equinoïdeus lligat al *modus* de vida ha estat assenyalat per Greenstein (1993), qui afirma que els infàunics, que sovint moren ja enterrats, es conserven millor que els epifaunics. Un recent estudi indica que la grandària per si sola no és un element que incremente la probabilitat de la preservació (Behrensmeier *et al.*, 2005: 614-615). Podria ser que el grau de duresa de la corona, més que no la dimensió absoluta, haja facilitat la fossilització.

<i>H. forcallensis</i> Clément, 2015			
Mas de Morella la Vella (Morella)			
	Diàmetre: D (Diameter)	Alçada: H (Height)	% H/D
Mitjana (Mean)	5.33	2.61	0.49
Desviació estàndar (Stàndar dev.)	0.76	0.45	0.05
Màxim (Maximum)	9.26	4.7	0.64
Mínim (Minimum)	2.69	1.08	0.30
n	693	693	693
Mola d'en Camaràs (el Forcall)			
Mitjana (Mean)	5.65	2.74	0.48
Desviació estàndar (Stàndar dev.)	0.72	0.31	0.03
Màxim (Maximum)	7	3.5	0.54
Mínim (Minimum)	4.3	2	0.43
n	23	21	21
Mas de Roc (el Forcall)			
Mitjana (Mean)	5.44	2.63	0.48
Desviació estàndar (Stàndar dev.)	0.66	0.37	0.03
Màxim (Maximum)	6.54	3.25	0.54
Mínim (Minimum)	4.11	1.92	0.42
n	16	16	16

TAULA 1. Mesures de *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015 de l'Aptià inferior de la conca del Maestrat.

TABLE 1. Dimensions of *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015 from the Aptian of the Maestrat Basin.

Estadi	Tram D	Núm.	%
1	< 4.10	24	3.46
2	4.10 a 4.59	70	10.10
3	4.60 a 5.09	186	26.84
4	5.10 a 5.59	189	27.27
5	5.60 a 6.09	129	18.62
6	6.10 a 6.59	56	8.08
7	6.60 a 7.09	24	3.46
8	> = 7.10	15	2.17
	Total	693	100.00

TAULA 2. Freqüència per estadis de desenvolupament de la mostra d'*Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015 de l'Aptià inferior de Morella la Vella (Morella, conca del Maestrat).

TABLE 2. Frequency stages of development of the sample *Hemidiadema forcallensis* Clément, the 2015 from Lower Aptian of the Morella la Vella (Morella, Maestrat Basin).

Per altra banda el màxim s'assoleix a l'estadi 4 (edat mitjana) i partir d'aquest els altres estadis de més edat van minvant de la forma esperada, segons el que es coneix de les poblacions actuals.

Aquest estudi, és el primer que analitza l'estructura d'edat al morir d'un equinid regular mitjançant un

diagrama de freqüències de grandària. Els resultats són molt semblants als ja existents (Forner & Castany, 2010; Forner et. al. 2012a, 2012b, 2015) realitzats amb equinids irregulars. En aquestos es pren com indicador indirecte de l'edat la mesura de la longitud de la corona i els resultats bàsics són similars: distribució unimodal, subrepresentació dels primers estadis d'edat (juvenils), màxim a l'estadi 4 o 5 (edats mitjanes), i la part de la dreta del diagrama (edats majors) sense subrepresentació

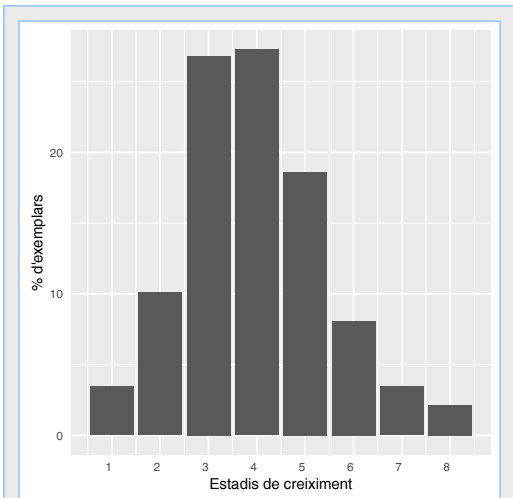


FIGURA 4. *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015 de l'Aptià inferior de Morella la Vella (Morella, Conca del Maestrat). Diagrama de freqüència per estadis de creixement (diàmetre de la corona).

FIGURE 4. *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015 from the Early Aptian of Morella la Vella (Morella, Maestrat Basin). Diagram frequency for stages of growth (diameter of the test)

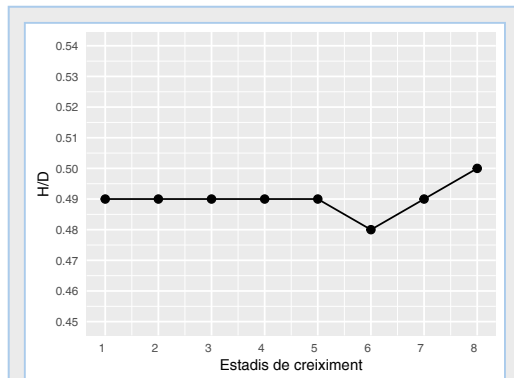


FIGURA 6. *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015 de l'Aptià inferior de Morella la Vella (Morella, Conca del Maestrat). Ontogenia: evolució de la relació H/D (alçada/diàmetre) al llarg dels estadis de creixement.

FIGURE 6. *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015 from the Early Aptian of Morella la Vella (Morella, Maestrat Basin). Ontogeny: evolution of the ratio H/D (height / diameter) throughout the stages of growth.

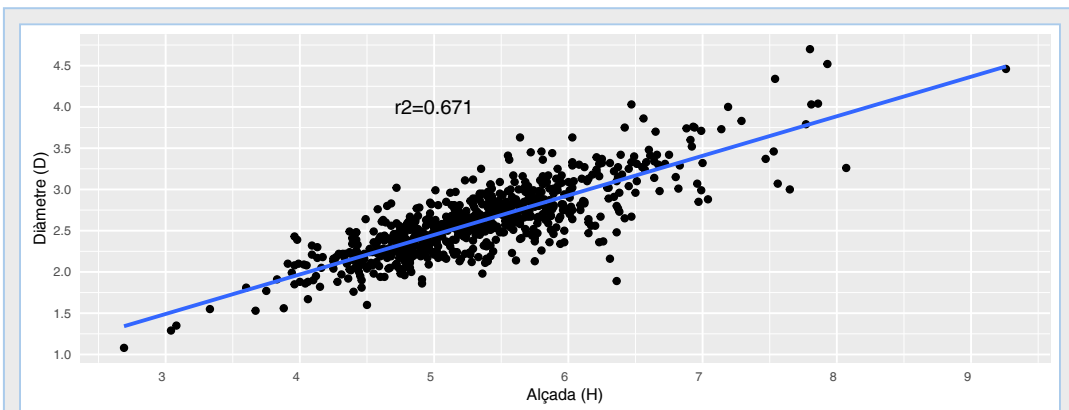


FIGURA 5. *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015 de l'Aptià inferior de Morella la Vella (Morella, Conca del Maestrat). Relació entre diàmetre (D) i alçada (H).

FIGURE 5. *Hemidiadema forcallensis* Clément, 2015 from the Early Aptian of Morella la Vella (Morella, Maestrat Basin). Relationship between diameter (D) and high (H).

aparent o, per dir-ho d'altra manera, amb el comportament que es pot esperar d'una estructura d'edat d'una població natural sense alteracions importants. Sempre que la variable escollida represente la dimensió màxima del fòssil estudiat, el fet d'emprar diferents variables de les dimensions corporals, longitud en els irregulars, diàmetre en els regulars, no pareix alterar els resultats. Així, doncs, considerar el creixement continuat d'aquests invertebrats al llarg de tota la seua vida es pot utilitzar com un indicador, imperfecte si es vol, però la millor aproximació possible amb la informació disponible, de l'edat dels individus.

S'ha constatat una bona correlació entre l'alçada i el diàmetre (Fig. 5). A més a més, l'índex H/L roman estable en tots els estadis de creixement; no té variacions ontogèniques (Fig. 6). Es podria utilitzar aquest caràcter constant com diagnòstic davant altres espècies com ara *H. batalleri* que presenta un índex més elevat, essent significativament més altes de corona (Clément, 2015). La qual cosa resulta interessant si es considera que les diferències entre les espècies del gènere, en el sistema apical (Fig. 7), especialment, periprocte i decoració interambulacral, no sempre resulten fàcils d'observar en tots els exemplars pel seu estat de conservació i, precisament, les dues més semblants *H. batalleri* i *H. forcallensis*, dins la conca del Maestrat, es poden distingir per aquest caràcter.

Els estudis ontogènics mitjançant aquesta metodologia, que ens han dut a concloure en

l'estabilitat d'una variable, poden aportar interpretacions suggeridores del comportament d'una espècie. Per exemple, i de signe contrari, és el cas de la relació entre alçada i longitud al llarg de la vida d'*Heteraster oblongus* (Brongniart, 1821), que varia significativament i uniforme al llarg del seu desenvolupament, en el sentit de d'aplanar-se la corona, com ha estat constatat en dos estudis diferents (David *et al.*, 1987; Forner & Castany, 2010). A més a més, s'ha interpretat, en l'últim estudi citat, que l'espècie

s'enfonsa més profundament en el substrat tal com va creixent i per la qual cosa en trau avantatge d'un corona més aplanada que li permet desplaçar-se amb menys resistència a través del substrat. A menys alçada, menys superfície frontal i més facilitat per tal de penetrar en el sediment.

Agraïments

A Manuel Saura per les fotos de la Fig. 3. A Ximo Segura i Florencio Barreda per l'ajuda en el treball de camp de recol·lecció d'una mostra a la Mola d'en Camaràs, el 9/01/2016. A Vicent Gual per la configuració de les

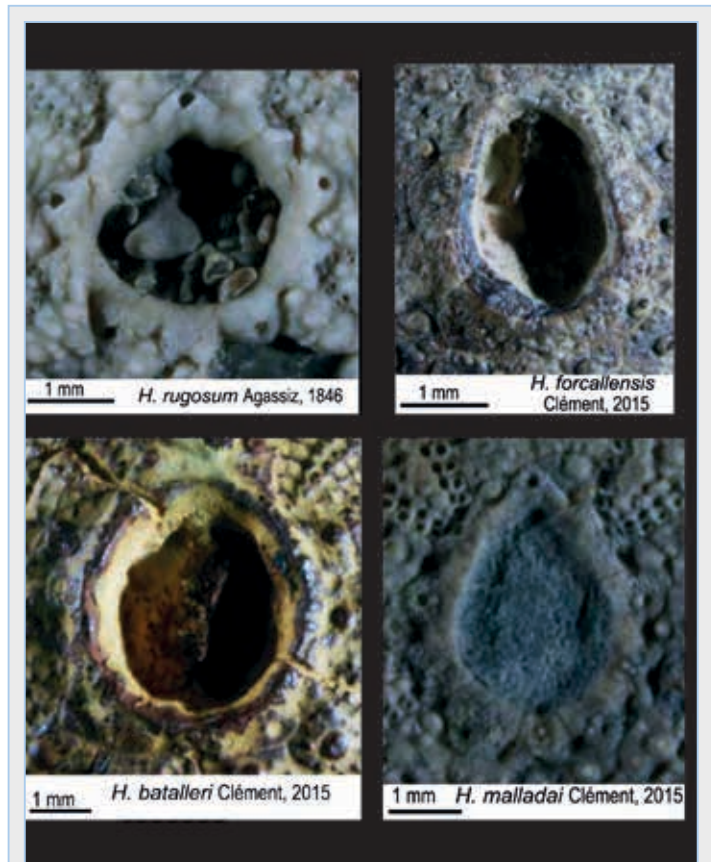


FIGURA 7. Diferències en el sistema apical i periprocte de les hemidiademes. Pres de Clément (2015), modificat.

FIGURE 7. Differences in the apical system and periprocte of hemidiademas. After Clément (2015), modified.

imatges, per l'ajuda en el treball de camp a la Mola d'en Camaràs el 8/02/2016. Una part d'aquest treball va ser presentat, en forma de comunicació al "2n. congrés paleontològic vila d'Onda", celebrat de l'11 al 13 de novembre de 2016 amb el patrocini de la regidoria de Cultura de l'ajuntament d'Onda. A la Fundació Caixa Castelló pel seu recolzament a la recerca dels topotips de les espècies descrites a les comarques de Castelló. A tots els correctors i revisors que amb les seues contribucions han millorat el resultat final de l'article.

Bibliografia

Acadèmia Valenciana de la Llengua (AVL). 2016. Corpus toponímic. <http://www.avl.gva.es> (consultada el 09/02/2016).

Agassiz, L. & Desor, E. 1846-1847. Catalogue raisonné des familles, des genres et des espèces de la classe des Echinodermes. *Annales des Sciences Naturelles, Série, 3*; tom VI (1846), p. 306-374, pls. 15-16; VII (1847), p. 129-168; VIII (1847), p. 5-35 i 355-380. Paris.

Behrensmeyer, A.K., Fürsich, F.T., Gastaldo, R.A., Kidwell, S.M., Kosnik, M.A., Kowalewsky, M. Plotnick, R.E., Rogers, R.R. i Alroy, J. 2005. Are the most durable shelly taxa also the most common in the marine fossil record? *Paleobiology*, 31 (4): 607-623.

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

Bover-Arnal, T., Salas, R., Guimerà J. & Moreno-Bedmar, J.A. 2014. Deep incision in an Aptian carbonate succession indicates major sea-level fall in the Cretaceous. *Sedimentology*, vol. 61 (6): 1558-1593.

Canérot, J. 1974. *Recherches géologiques aux confins des chaînes Iberiques et Catalane (Espagne)*. Thèse doct. Toulouse, 1974. Enadimsa, Trab. De Tesis, nº 4: 517 pp.

Canérot, J, Cuny, P., Pardo, G. Salas, R., & Villena, J. 1982. Ibérico Central Maestrazgo. In A. García Ed.: *El Cretácico en España*: 273-344. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.

Clément, A. 2013. Révision des espèces *Hemidiadema rugosum* Agassiz, 1846 et *H. noecomense* (Cotteau, 1869) (Euechinoidea, Camarodonta, Glyphocyphidae) du Crétacé inférieur du Bassin parisien (France). *Carnets Geol., Madrid*, vol 13, núm. M01 (CG2013 M01): 57 p.

Clément, A. 2015. Révision des espèces du genre *Hemidiadema* Agassiz, 1846 (Euechinoidea, Camarodonta, Glyphocyphidae), de l'Aptien (Crétacé inférieur) d'Espagne. *Carnets Geol., Madrid*, vol. 15, núm., 20: 279-329.

Clément, A., Ferrer, O. & Moreno-Bedmar, J.A. 2012. El registro de especies de *Hemidiadema* (Echinoidea) durante el Aptiense (Cretácico Inferior) en las cuencas del Maestrazgo, Salou Garraf y Organyà. *GeoTemas*, 13: 1-4.

Cummins, E.N., Powell, R. Stanton, R.J. and Staff, G.

1986. The size-frequency distribution in palaeoecology: effects of taphonomic processes during formation of molluscan death assemblages in Texas Bays. *Palaeeontology*, vol.29, part, 3: 495-518.

David, B., Fournier, D. & Godet, H. 1987. Variations morphologiques chez *Heteraster oblongus* (Brongniart): exemple de l'Aptien inférieur de Chartreuse (Isère, France). *Géologie Méditerranéenne*, tome XIV (4): 225-260.

De Renzi, M., Martinell, J. i Reguant, S. 1975. Bioestratigrafia, tafonomia i paleoecologia. *Acta Geològica Hispànica*, t. X, n. 2: 80-86.

Domènech i Massons, J. 1982. Bioestadística. Métodos estadísticos para investigadores. Editorial Herder. Barcelona.

Durham, J. W. 1966. Ecology and Paleocology. In: Moore, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part U. Echinodermata 3, Volume 1: U257-U265. The Geological Society of America and the University of Kansas. New York.

Forner, E. 2011. Espècies fòssils castellonenques. Butlletí de la Societat Castellonenca de Cultura, Tom LXXXVII: 5-26.

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

Forner, E., Castany, C. & Castany, J. 2015. Dinàmica poblacional de *Discoides decoratus* (Desor, 1842) (Echinoidea) de l'Aptià del pantà de Maria Cristina. Butlletí d'Estudis d'Onda, 3a. etapa, núm. 2: 8-24.

Forner, E. & Castany J. 2010. Dinàmica poblacional d'*Heteraster oblongus* (Brongniart, 1821) (Echinoidea; Spatangoida, Toxasteridae) de l'Aptià de la conca del Maestrat (País Valencià, Mediterrània occidental). *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 53: 71-86.

Forner, E. & Castany, J. 2013. Revisió de *Trapezium nucleus* (Coquand, 1865) (Mollusca, Bivalvia) de l'Aptià de la conca del Maestrat. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 19: 49-57.

Forner, E., Castany, J. & Juez, L. 2015. Aprovechamiento didáctico de un proyecto patrimonial: la colección de los topotipos de la provincia de Castelló. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural Sección Aula, Museos y Colecciones*, 2: 101-110.

Forner, E., Castany, J., Sansano, P., Jurado, D. & Gual, V. 2012 b. Dinàmica poblacional de dos equinoideus de l'Aptià de Cinctorres (Conca del Maestrat). *Nemus*, 2: 29-39.

Forner, E. & Gual, V. 2013. Primera addenda al catàleg de fòssils castellonencs. *Nemus*, 3: 13-57.

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.

Greenstein, B. J. 1993. Is the fossil record of regular Echinoids really so poor? A comparison of living and subfossil assemblages. *Palaiois*, vol. 8: 587-601.

- Guimerà, Joan. 1984.** Paleogene evolution of deformation in north eastern Iberian peninsula. *Geol. Mag.*, 121: 413-420.
- Kier, P.M. 1977.** The poor record of the regular echinoid. *Paleobiology*, v. 3: 168-174.
- Kidwell, S.M., Fürsich, F.T. i Aigner, T. 1986.** Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, vol. 1: 228-238.
- Kroh, A. & Smith, A.B. 2010.** The phylogeny and classification of post-Paleozoic echinoids. *Journal of Systematic Palaeontology*, Vol. 8 (2): 147-122.
- Lambert, J. 1928.** Note sur quelques Echinides du Crétacé d'Espagne communiqués par M. le Prof. Royo y Gómez. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 28: 147-157.
- Martín-Martín, J.D., Gómez-Rivas, E., Bover-Arnal, T., Tomás S., Crbella, M., Teixell, A., Vergés, J. & Stafford, S.L. 2013.** The Upper Aptian to Lower Albian syn-rift carbonate succession of the southern Maestrat Basin (Spain): Facies architecture and fault-controlled stratabound dolostones. *Cretaceous Research*, 41: 217-236.
- Martinell, J., Doménech, R. i Marquina, M.J. 1980.** Premisas para el análisis paleoecológico. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.)*, 78: 133-140.
- Moreno-Bedmar, J.A., Barragán, R. Delanoy, G., Company, M. & Salas, R. 2014.** Review of the early Aptian (Early Cretaceous) ammonoid species *Deshayesites deshayesi* (d'Orbigny, 1841). *Cretaceous Research*, 51: 341-360.
- Moreno-Bedmar, J.A., Bover-Arnal, T., Barragán, R. & Salas, R. 2012.** Uppermost Lower Aptian transgressive records in Mexico and Spain: chronostratigraphic implications for the Tethyan sequences. *Terra Nova*, vol. 24, núm. 4: 333-338.
- Moreno-Bedmar, J. A., Company, M., Bover-Arnal, T., Salas, R., Delanoy, G., Martín, R. & Grauges, A. 2009.** Biostratigraphic characterization by means of ammonoids of the Lower Aptian Oceanic Anoxic Event (OAE 1a) in the eastern Iberian Chain (Maestrat Basin, eastern Spain). *Cretaceous Research*, 30: 864-872.
- Moreno-Bedmar, J. A., Company, M., Bover-Arnal, T., Salas, R., Delanoy, G., Maurrasse, F.J. & Grauges, A. 2010.** Lower Aptian ammonite biostratigraphy in the Maestrat Basin (Eastern Iberian Chain, Eastern Spain). A Tethyan transgressive record enhanced by synrift subsidence. *Geologica Acta*, 8 (3): 281-299.
- Porta, J de. 1981.** Some fundamental aspects of paleontological methodology: its problems and incidence. *Acta Geológica Hispánica*, 16, n.1-2: 45-53.
- Reboulet, S., Szives, O. Aguirre-Urreta, M. B., Barragán, R., Company, M., Idakieva, V., Ivanov, M., Kakabadze, M., Moreno-Bedmar, J.A., Sandoval, J., Baraboshkin E. J., Çağlar M.K., Fözy, I., González-Arreola, C., Kenjo, S., Lukeneder, A. Raisossadat, S. N., Rawson, P-F. & Tavera, J.M. 2014.** Report on the 5th International Meeting of the IUGS Lower Cretaceous Working Group, the "Kilian Group" (Ankara, Turkey, 31st August 2013). *Cretaceous Research*, 50: 126-137.
- Richter, A. E. 2008.** Unterkreide-Lokalitäten im Maestrazgo Nordost-Spanien. *Fundstellen*, www.leitfossil.de, 47 p.
- Salas, R. 1986.** El ciclo cretaci inferior al marge oriental d'Ibèria. Dins Folch i Guillèn, R. et al. *Història natural dels Països Catalans*. 1 Geologia I. 439 pp. Fundació Enciclopèdia Catalana. Barcelona.
- Salas, R. 1987.** El Malm i el Cretaci inferior entre el Massís de Garraf i la Serra d'Espadà. Anàlisi de la Conca. 345 pp. Tesi doctoral. Universitat de Barcelona. Barcelona.
- Salas, R., Colombo, F., Gàmez, D., Gómez, B., Gasulla, J.M., Martín-Closas, C., Moratalla, J., Panciotti, P., Querol, X. i Solé de Porta, N. 2003.** Guía de la Excursión. XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Morella, 31 pp.
- 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). In: Ziegler, P.A., Cavazza, W., Robertson, A.H.F., Crasquin-Soleau, S. (Eds.), *Peri-Tethys Memoir*, 6: Pery-Tethyan Rift/Wrench Basins and passive Margins. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, 186: 145-186. Paris.
- Saura, M. & Castany, J. 2011.** Fauna equínida (Equinodermata: Echinoidea) en el Cretàcico del Maestrazgo. In M. Tirado & J. Castany (Eds.), *Actes del 1r congrés sobre la fauna castellonenca*: 31-36. Grup Au d'Ornitologia. Castelló de la Plana.
- Saura, M. & García, J.A. 2000.** Equínidos del Aptiense de Maestrazgo y zonas limítrofes. *Cidarís*, núm. 17-18: 10-33.
- Saura, M. & García, J.A. 2015.** Carínacea II: Echinare II – Calycina. *Nomochirus*, núm. 6. 330 p., 106 lám. Associació Paleontològica i Mineralògica d'Onda. Onda.
- Saura, M. & García, J.A. 2016.** Equínids regulars del Maestrat. *Pòster. Associació Paleontològica i Mineralògica d'Onda*. Onda.
- Saura, M., García, J.A. & Castany, J. 2007.** Fauna equínida del Maestrat, Cretaci inferior. 1 pòster 70 x 50 cm. Associació Paleontològica i Mineralògica d'Onda. Onda.
- Smith, A. B. & Kroh, A. 2016.** The Echinoid Directory. Natural History Museum. <http://www.nhm.ac.uk> (consultada el 23/12/2016).
- Villalba, M.P. 1993.** Revisión de los equínidos del Cretácico Inferior y Medio Español. Tesi doctoral. Llegida en 1991. Facsímil autoritzat i reproduït pel Servei de Reprografia de l'Editorial de la Universidad Complutense de Madrid. 568 pp. 33 lám. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Villalba, M. P. 2003.** Los equínidos regulares de la provincia de Castellón. *Nemus*, 1: 37-91.
- Villanueva-Amadoz, U., Santisteban, C. & Santos-Cubedo, A. 2014.** Age determination of the Arcillas de Morella Formation (Maestrazgo Basin, Spain). 2014. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2013.874422>

Rebut el 19 de juny de 2017. Acceptat el 17 d'agost de 2017.