

# Marques de depredació sobre *Camerogalerus cylindricus* (Echinoidea) del Cenomanià de la conca Basco-cantàbrica

Enric Forner i Valls<sup>1</sup>, Txema Moreno Alcalde<sup>1</sup>, Rosario Nomdedeu Moreno<sup>1</sup> & José Kruz Arbilla Karasatorre<sup>1</sup>

1. Ateneu de Natura. Sant Roc, 125 3<sup>a</sup>. 5<sup>a</sup>. 12004 Castelló de la Plana. E-mail: ateneudenatura@gmail.com.

Els forats a les conquilles produïts per depredadors perforadors és l'evidència millor preservada en el registre fòssil, i la més fàcil de quantificar, de les interrelacions caçador-presa de què disposem. Tot i això, el registre fòssil és sempre parcial, incomplet i sovint esbiaixat, característiques que s'agreugen tal com ens allunyem en el temps. Obtenir mostres estadísticament significatives d'una comunitat d'equínids fòssils és rar. Aquesta és la causa que siguin molt escassos els treballs sobre depredació en equínids més enllà del Miocè.

L'interès del treball és aportar dades sobre la depredació d'Echinoidea a l'inici del Cretaci Superior (Cenomanià), període del qual quasi no existeix informació, i explorar una metodologia nova per extraure conclusions probables de mostres reduïdes.

En l'estudi, es conclou que, en una comunitat fòssil d'Echinoidea del Cenomanià de la conca Basco-cantàbrica, s'ha constatat un índex alt de depredació sobre *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816). Hi ha evidències que el caçador selecciona l'espècie que vol atacar. S'apunten algunes preferències sobre la selecció del lloc on perforar. Es formula hipòtesi sobre la possibilitat que el caçador fóra un gasteròpode de la superfamília Tonnoidea Suter, 1913 (1825).

Aquest és el primer treball publicat sobre una comunitat fòssil d'equínids sotmesa a la depredació per la tècnica de la perforació de la conquilla del Cenomanià. Es constata, per primera vegada, la depredació per *Oichnus* sobre *C. cylindricus*. És l'estudi quantitatiu d'edat estratigràfica més antiga que s'ha publicat mai i, per tant, eixampla el coneixement sobre la interrelació caçador-presa entre gasteròpodes i equínids. S'aporta un nou mètode per poder avaluar dades obtingudes de mostres reduïdes mitjançant el càlcul de les probabilitats del ventall d'alternatives diferents de la hipòtesi explorada.

*Mots clau:* Echinoidea, *Camerogalerus cylindricus*, *Oichnus*, depredació per perforació, interrelació caçador – presa, Cenomanià, conca Basco-cantàbrica.

## Predation marks on *Camerogalerus cylindricus* (Echinoidea) from the Cenomanian of the Basque-Cantabrian basin

The holes in the shells produced by drilling predators are the best preserved evidence in the fossil record and also the easiest to quantify predator-prey interactions that we have. However, the fossil record is always partial, incomplete and often biased, characteristics that are aggravated as we move back in time. Obtaining statistically significant samples of a fossil echinoid community is rare. This is the reason why work on depredation in echinoids beyond the Miocene is very scarce.

The aim of the work is to provide data on the depredation of Echinoidea at the beginning of the Upper Cretaceous (Cenomanian), a period for which there is almost no information, and to explore a new methodology to extract probable conclusions from reduced samples.

In the study it is concluded that in a fossil community of Echinoidea from the Cenomanian of the Basque-Cantabrian basin a high predation index has been found on *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816). There is evidence that the predator selects the species that it wants to attack. It is noted that there are preferences on the selection of the place to drill. It is hypothesised that the hunter was possibly a gastropod of the superfamily Tonnoidea Suter, 1913 (1825).

This is the first work published on a fossil community of echinoids subjected to predation by the technique of shell drilling in the Cenomanian. The predation by *Oichnus* on *C. cylindricus* is shown for the first time.

It is the oldest quantitative study by stratigraphic age ever published and therefore widens the knowledge about predator-prey interaction between gastropods and echinoids. A new method is provided to evaluate data obtained from reduced samples by calculating the probabilities of the range of alternatives other than the explored hypothesis.

*Keywords:* Echinoidea, *Camerogalerus cylindricus*, *Oichnus*, drilling predation, Predatory-prey interactions, Cenomanian, Basque-Cantabrian Basin.

La interrelació caçador-presa és un aspecte molt interessant per estudiar la coevolució, i el millor exemple de què es disposa en el registre fòssil és el de les perforacions en les conquilles de les víctimes perquè contenen informació sobre tots dos i la seua relació. De la presa, en sabem la identitat, les mesures, la causa de la seua mort, l'ecosistema on habitava, etc. Del caçador, en sabem l'ecosistema on habitava i podem estimar que les seues mides estan en relació a les dimensions de la perforació que ha practicat; per les característiques d'aquesta i en comparació amb els perforadors actuals, podem suposar el grup al qual pertany, i es pot interpretar, si disposem de mostres suficients, si selecciona l'espècie que vol caçar, la mida d'aquesta en funció de la seua pròpia grandària, si tria el lloc de la corona on fer la perforació, l'èxit dels intents de cacera, l'índex de depredació sobre una presa concreta, etc. Tot condicionat, com s'ha dit, a si es poden aconseguir mostres estadísticament significatives d'una comunitat fòssil. El registre d'equínids perforats segons Kowalewsky & Nebelsick (2003) s'estén fins al Cretaci Inferior i aquests mateixos autors suggereixen que la intensitat s'incrementa a través del temps.

Tot i això, l'interès de la matèria i l'existència d'un tram estratigràfic ample on ha quedat enregistrat, els treballs sobre les perforacions dels equínids del registre fòssil són poc comuns, especialment els anteriors al Miocè, com ja han indicat alguns autors (Nebelsick & Kowalewsky, 1999; Meadows et al., 2015). Aquesta escassetat d'estudis és un poc sorprenent si es té en compte que els equínids actuals són sovint objecte de depredació mitjançant perforacions per gasteròpodes i en tenim referents que utilitzen la ràdula i injecten àcid. Per exemple, en condicions de laboratori, ho ha documentat el treball de Pequeno & Matthews-Cascon, (2001) i també diverses publicacions que se n'ocupen del fet en condicions naturals (p. ex. Kroh & Nebelsick, 2006; Grun et al., 2013). Per contra, són

bastant més freqüents els estudis sobre mol·luscs o braquiòpodes que presenten *Oichnus*.

Pot ser, la causa principal que podria explicar la manca d'estudis d'aquesta matèria especialment per a períodes relativament antics (més enllà del Miocè) és la dificultat d'aconseguir mostres suficients d'equinoïdeus. És a dir que aconsegueixen tots els requisits: recollida en un únic jaciment i nivell (que representa, per tant, una sola comunitat fòssil, amb identitat d'espai i temps); que no estiguen tafonòmicament alterades i que la quantitat d'exemplars assoleixi un nombre estadísticament significatiu.

En tot cas, l'existència d'equínids fòssils que presenten perforacions atribuïbles a gasteròpodes han estat citats en diferents treballs (Gibson & Watson, 1989; McNamara, 1994; Kowalewsky & Nebelsick, 2003). Beu et al. (1971) citen perforacions atribuïdes a gasteròpodes (de la família Tonnidae Peile, 1926) sobre Spatangoids del Terciari de Nova Zelanda; no estava encara formalment descrit, però atenent a les figures i la descripció (Beu et al., 1971: 283, fig. 1-5) es podrien assignar les perforacions a *Oichnus simplex* (Bromley, 1981). De la superfamília Tonnoidea Suter, 1913 (1825), que, seguint a WoRMS (2019), inclou a les famílies Tonnidae i Cassidae Latreille, 1825, en formen part actualment depredadors d'equínids. Comparteixen l'ordre Littorinimorpha Golikov & Starobogatov, 1975 amb la família Naticidae, que són caçadors eficients amb la tècnica de perforar les conquilles que depreden, especialment, sobre mol·luscs. Perforacions sobre equínids assignades a gasteròpodes de la família Cassidae Latreille, 1825, segons Ceranka & Zlotnik (2003), han estat registrades en el Cretaci Superior i el Terciari. Els treballs sobre perforacions sobre equínids d'edat més antiga han estat enregistrats al Coniacià (Smith, 1984) i al Santonià (Rose & Cross, 1993). L'assignació del producteur dels *Oichnus* fòssils sempre comporta un grau d'incertesa. Els representants actuals de la superfamília Tonnoidea són gasteròpodes depredadors que

poden fer perforacions a la corona dels equínids i consumir les seues parts internes (Hughes & Hughes, 1971, 1981; Kowalewski & Nebelsick, 2003). Sobre el treball de Ceranka & Zlotnik (2003), que apunta la possibilitat que el depredador sobre els equínids del gènere *Echinocyamus*, del Miocè Mitjà de Polònia, fos un caragol de la família Cassidae hi ha la replica de Donovan & Pickerill (2004), que afirmen que els forats també podien ser atribuïts a caragols paràsits de la família Eulimidae Philippi, 1853. Aquestos últims autorts consideren, seguint a Kowalewski & Nebelsick (2003), que no es poden diferenciar les perforacions fetes per eulímids de les dels càssids, per tant podien ser fets tant per uns com pels altres. Resulta evident que, treballant amb el registre fòssil sempre incomplet i amb biaixos, sovint no es pot assolir la certesa. Això és un fet, que no és només inherent a la paleontologia, però no ha de ser impediment per continuar investigant i plantejant interpretacions fonamentades de les dades enregistrades, que sempre són parcials, i assumir el risc. No hi ha altra manera d'avançar en el coneixement.

D'altra banda, l'única cita que es coneix, dins la conca Basco-cantàbrica (CBC) sobre *Oichnus* en equínids, és la d'Smith et al. (1999: 124; Pl., 9 fig. 18), en la qual s'indica que un 25% (n=71) dels exemplars d'*Isaster aquitanicus* (de Grateloup, 1836), del Tanetià, han estat perforats per gasteròpodes i es figura un exemplar perforat.

## Material i mètode

### Marc geogràfic i geològic

El jaciment d'on s'ha extret la mostra està situat a la part sud de l'embassament d'Urrunaga (Fig. 1), municipi de Legutio (Araba, Euskadi), dins la conca sedimentària Basco-cantàbrica (CBC). L'embassament

està sobre materials sedimentaris cretàcis que abasten de l'Albià mitjà fins al Cenomanià superior. Els substrats de la part nord estan formats per limolites, gresos blancs i argiles arenoses de l'Albià mitjà i superior. La part sud de l'embassament, on s'ha recollit el material d'estudi, està formada per una alternança regular de calcàries argiloses i margues del Cenomanià mitjà i superior (IGME, 1991; Garrote et al., 1994).

### Material

S'han estudiat 31 exemplars de *C. cylindricus* (Figs. 2, 3, 4E-J i 5), de la col·lecció Txema Moreno - Carmen Aranguren (TM), que es conserven a Getxo (Biscaia), i que van estar recollits, durant anys, al jaciment de l'embassament de Urrunaga (Legutio, Araba, Euskadi), que actualment està sota el nivell de les aigües. D'ells, s'han descartat 3 exemplars de la mostra definitiva (28) perquè les seues condicions de conservació no permetien comprovar si tenien *Oichnus* o no. Cada exemplar ha estat estudiat individualment, mesurat i identificat amb una numeració de treball composta de les dues inicials de gènere i espècie, dues lletres per la col·lecció i un ordinal. Exemple: CCTM14.

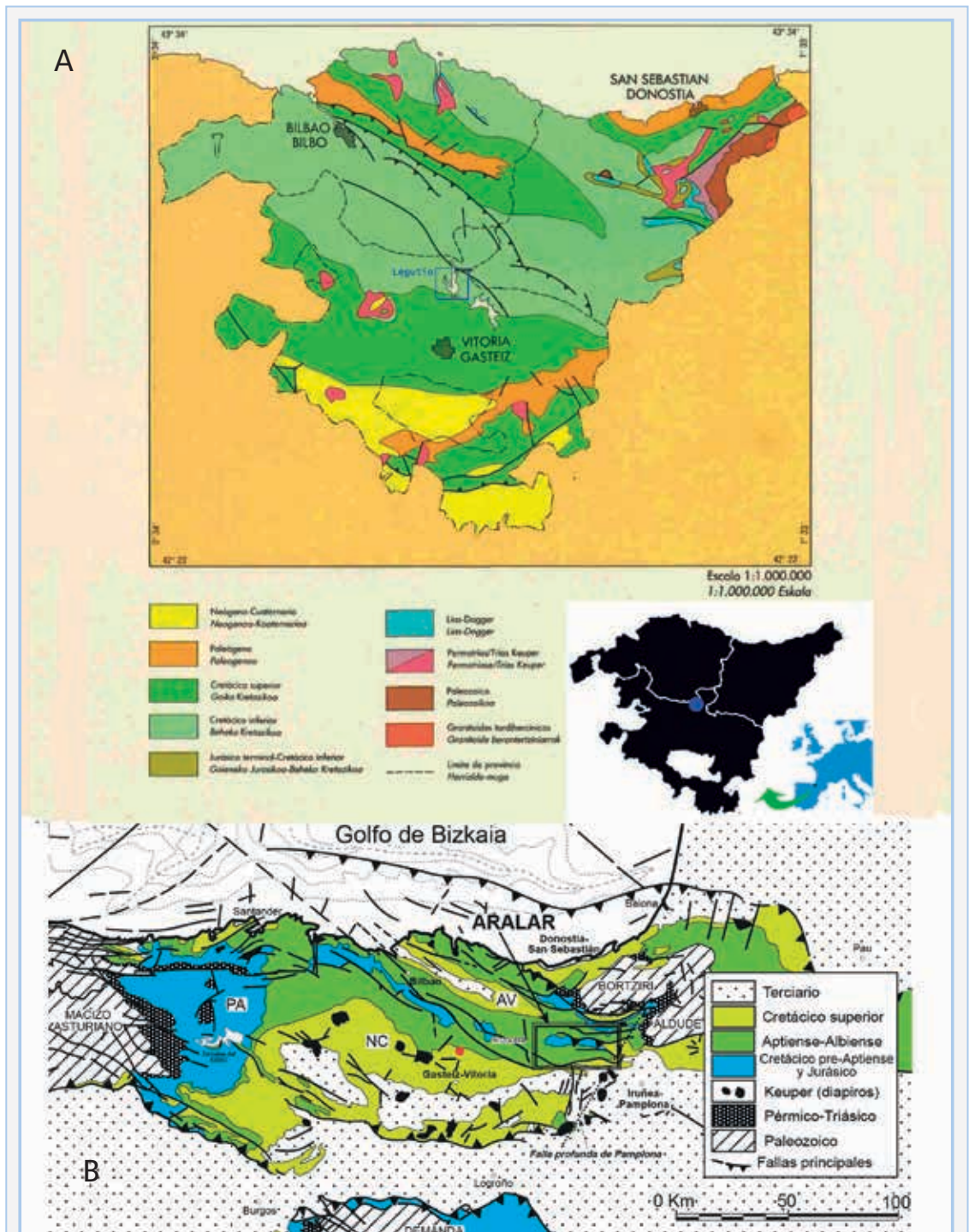
També s'han revisat tots els exemplars d'equínids del mateix jaciment de la CTM, comprovant si tenien marques de predació. En concret 38 exemplars d'*Hemiaster aragonensis* Lambert, 1910, núm. HATM01-38 (Fig. 6A-E); 3 ex. d'*Holaster trecensis* Leymerie, 1842, HTTM01-03 (Fig. 4A-D); 2 ex. de *Crassiholaster subglobosus* Leske, 1778, núm., CSTM01-02 (Fig. 6K-P), i 1 ex. d'*Holaster* sp., núm. HsTM01 (Fig. 6F-J). Les dades globals es recullen a la Taula 1.

Tots els exemplars s'han recollit en el mateix jaciment, que és de dimensions reduïdes, de superfície plana i d'uns pocs centímetres de potència, sense cap indicatiu d'arrossegament, per la qual cosa es podria presuposar que corresponen a una mateixa comunitat

Espècie	<i>Oichnus</i>	NO	Total	O/Total %
<i>Camerogalerus cylindricus</i> (Lamarck, 1816)	16	12	28	57,14
<i>Hemiaster aragonensis</i> Lambert, 1910	0	38	38	0,00
<i>Holaster trecensis</i> Leymerie, 1842	1	2	3	33,33
<i>Crassiholaster subglobosus</i> Leske, 1778	1	1	2	50,00
<i>Holaster</i> sp.	0	1	1	0,00

**TAULA 1.** Echinoidea recol·lectats en el jaciment d'Urrunaga (conca Basco-cantàbrica: CBC), espècies, nombre d'exemplars de la mostra i presència d'*Oichnus*.

Echinoidea collected at the outcrop of Urrunaga (Basque-Cantabrian Basin: CBC), species, number of specimens of the sample and presence of *Oichnus*.



**FIGURA 1.** Localització del jaciment a Urrunaga (Legutio, Euskadi; conca Basco-cantàbrica: CBC). **A:** Al mapa geològic d'Euskadi, Garrote et al. (1994), modificat. **B:** Dins de la CBC, pres de López-Horgue (2004), modificat.

Location of the outcrop to Urrunaga (Legutio, Euskadi; Basque-Cantabrian Basin: CBC). **A:** To the geological map of the Euskadi, after Garrido et al. (1994), modified. **B:** In the Basque-Cantabrian Basin (CBC), after López-Horgue (2004), modified.

fòssil. Al jaciment no s'han trobat fòssils de gasteròpodes. No s'han conservat conquilles d'aragonita.

## Mètode

En la sistemàtica, s'ha seguit Kroh & Smith (2010); s'han consultat també el "Treatise on Invertebrate Paleontology" (Wagner & Durham, 1966); "British Cretaceous Echinoids" (Smith & Wright, 1999) i "The Echinoid Directoy" (Smith & Kroh, 2019). Pel que fa a la terminologia descriptiva i a l'orientació espacial dels exemplars, s'ha seguit allò establert, respectivament, als capítols corresponents del "Treatise" (Melville & Durham, 1966; Durham & Wagner, 1966) i de la "Història Natural dels Països Catalans" (Gallemí, 1988), per als termes en català. Per la denominació de la perforació s'ha seguit a Bromley (1981). En la sistemàtica dels gasteròpodes actuals s'ha seguit a WoRMS (2019).

Les abreviacions usades a la llista de sinònims segueixen les propostes de Matthews (1973): per exemple, l'ús del prefix "v" antecedint l'any d'una sinònimia evidencia que l'exemplar ha estat estudiat pels autors. Els dibuixos s'han fet calcant ampliacions fotogràfiques en una caixa de llum Huion model L4S. Les mesures s'han pres amb un peu de rei digital, arrodonint-se a dècimes de mil·límetre. Les dimensions es donen en mm.

Davant d'una mostra tan reduïda, i a l'objecte d'assolir la convicció d'un valor altament probable de l'índex de depredació, s'han explorat les probabilitats d'obtenir els resultats a través del càlcul de totes les altres possibilitats diferents a l'obtinguda. Per exemple, els resultats de l'índex de depredació per *Oichnus* sobre *C. cylindricus* ha estat del 57 % (16/28), valor que no s'ha donat per bo, inicialment. S'ha calculat quina era la probabilitat d'obtenir aquests resultats (16 equínids perforats de 28 exemplars disponibles) si l'índex real de depredació hagués estat del 5 %, del 10 %, del 15 %, etc. Dades que s'han recollit en una taula i que han servit per fer una interpretació sobre quin hauria estat l'índex de depredació més probable. Aquesta anàlisi matemàtica pretén aportar una metodologia aplicable a l'estudi amb una mostra reduïda. Per calcular la probabilitat, atès que cada extracció d'un exemplar del jaciments és un succés independent, s'ha aplicat la fórmula de la distribució binomial o de Bernoulli:

$$\binom{n}{k} = \frac{n!}{k!(n-k)!}$$

## Resultats

### Sistemàtica paleontològica

Classe ECHINOIDEA Leske, 1778

Cohort IRREGULARIA Latreille, 1825

Ordre HOLECTYPOIDA Duncan, 1889

Família HOLECTYPIDAE Lambert, 1900

Subfamília DISCOIDINAE Lambert, 1900, p.49

Gènere *Camerogalerus* Quenstedt, 1873, p.411

Espècie tipus: *Galerites cylindricus*

Lamarck, 1816, per monotip.

Diagnosi del gènere (de Smith & Wright, 1999 i Smith et al., 1999).

Holotipoids amb contraforts al llarg dels marges adradials de les plaques dels interambulacres que van des de l'anell perignàtic fins a l'àmbit. Cinc plaques genitals d'una mida semblant, totes amb hidroporus.

*Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816)

Figs. 2, 3, 4E-J, 5.

1816 *Galerites cylindricus* Lamarck: 23.

1999 *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck); Smith & Wright: 354-358; Pl. 116-118;

Fig. 129-133. Amb ampla sinònimia.

v2017 *Camerogalerus cylindricus* Lamarck; Saura & Garcia: 130 fig. 37.2a-c.

**Holotip.** Smith & Wright (1999) indiquen que no han pogut trobar el material tipus descrit per Lamarck.

**Estrat tipus.** Cenomanià. Hi ha registres des de l'Albià superior fins al Cenomanià superior.

**Distribució geogràfica.** França, Gran Bretanya, Espanya.

**Raó del nom.** Presumptament per la forma, seria un morfònim en la terminologia de Forner (2014), perquè la forma li va semblar al descriptor més cilíndrica que la d'altres *Galerites*.

**Diagnosi.** És un *Camerogalerus*, que pot assolir d'adult una mida gran (>60 mm de diàmetre de corona). La granulació aboral és esparsa i generalment distribuïda irregularment. Tant el periprocte com el peristoma són relativament menuts. El periprocte està situat prop del peristoma en individus menuts, però arriba a separar-se fins per vuit o nou plaques interambulacrals durant el creixement. Els contraforts interns són de vora afilada com una fulla (Smith & Wright, 1999).

**Descripció:** El màxim diàmetre de la corona de la població estudiada de l'embassament d'Urrunaga és de 45 mm (mitjana 31,9 mm, mínim 19,4 mm; n = 27).

La corona és lleugerament pentagonal, de contorn a la base, i en forma de cúpula un poc aplanada al cim, de perfil. Encara que alguns exemplars tenen un aspecte subcircular de contorn, la mesura de l'eix antero-posterior, que és lleugerament inferior al transvers (Taula 2), denota el caràcter pentagonal. L'alçada representa un 67% de la longitud de mitjana encara que varia bastant (57-75%; n=27). Amb l'edat, tendeixen a fer-se més alts, com ja havien apuntat Smith & Wright (1999), segons s'aprecia en la Fig. 7, que mostra una correlació significativa entre l'alçada i la longitud de la corona. L'àmbit està situat molt prop de la base.

El disc apical està situat al centre i les plaques genitals, que tenen totes hidroporus, sobresurten del nivell de la corona, fins al punt que en algun cas el gonoporus s'obri pel lateral just al marge de la placa (Fig. 4E). Les plaques genitals tenen una mida semblant i la placa posterior (G5) no disposa de gonoporus. Les plaques oculars són menudes en relació a les genitals; tenen contorn subtriangular i estan incloses quasi completament entre les dues genitals que les confronten; disposen d'un porus, circular, que s'obre desplaçat lleugerament cap a la part externa (Fig. 5A). Per contra, en

la descripció d'Smith & Wright, (1999: 349, fig. 129H), es dibuixen uns porus de les plaques oculars allargats i estrets, però en un exemplar s'han pogut comprovar que són circulars. Sovint, les plaques oculars estan trencades per aquest punt i no es pot apreciar la forma dels porus.

Els ambulacres són estrets, representen a l'àmbit un 17% del diàmetre antero-posterior de la corona (una tercera part de l'amplada de l'interambulacre a l'àmbit), i tenen els porus ambulacrals idèntics a tot el llarg. Les plaques ambulacrals adapicals són simples (Figs. 4G i 5A), però des de l'àmbit fins el peristoma formen triades seguint l'estil de la família Discoidea, amb una placa central dominant i dues molt menudes, per dalt i per baix, ocluses contra el marge adradial (Figs. 4H i 5B). Els parells de porus estan organitzats uniserialment a la part apical, però poden esdevindre amb sèries dobles a l'àmbit i la superfície oral, sobretot en els individus més grans.

Les plaques interambulacrals són baixes i amples, fins a vuit vegades més amples que altes. Per baix de l'àmbit, les plaques tenen un collar de tubercles primaris relativament grans que dominen la placa. A la

Mesures	Mitjana	Des.E.	Màxim	Mínim	n
Dimensions	Mean	St.Dev.	Maximum	Minimum	n
Longitud: L (màxima antero-posterior)	31,87	5,921	45,1	19,4	27
Amplada: W (màxima perpendicular a L)	32,77	5,518	45,2	19,8	24
Alçada: H (màxima apical-oral)	21,54	3,956	28,7	12,6	28
Diàmetre peristoma dpt	4,30	0,698	5,6	2,9	20
Longitud periprocte antero-posterior lpp	4,45	0,509	5,4	3,6	20
Amplada periprocte transversa wpp	3,03	0,467	4	2,3	20
Distància peristoma periprocte: dptpp	5,90	1,820	9,7	3,1	22
Distància vora anterior peristoma anterior corona: dvaptac	13,64	2,536	17,8	7,8	22
Distància posterior periprocte posterior corona: dpppc	3,89	0,836	5,2	2,5	21
Nombre de plaques entre peristoma i periprocte. Np pt.pp	4,46	0,660	6	4	13
Distància porus genitals posteriora al marge posterior: sgp-pc	13,55	2,396	18,8	9,6	23
Ample Ambulacre I a l'Àmbit wA	5,30	1,028	7,9	3,4	24
Ample Interambulacren I a l'Àmbit wI	14,68	2,704	18,5	8,7	23
Índex / Ratio					
W/L	1,01	0,014	1,042	0,980	23
H/L	0,67	0,049	0,752	0,557	27
dpt/L	0,14	0,019	0,179	0,121	20
wpp/lpp	0,68	0,074	0,826	0,537	20
lpp/L	0,15	0,020	0,192	0,106	20
wA/wI	0,36	0,039	0,437	0,298	23

TAULA 2. Dades biomètriques de *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816).

Biometric data on *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816).

part més adoral, els tubercles interradians desapareixen i acaba amb una zona relativament despullada. A la part apical, el tubercles primaris són molt reduïts (fins a només un per placa) i els tubercles secundaris es presenten esparsos.

El peristoma és subcircular i invaginat; és menut, el diàmetre només representa, de mitjana, un 14% de la longitud de la corona (Fig. 8), i és de mida semblant al periprocte. Els solcs o ranures braquials estan poc desenvolupats.

El periprocte és ovalat amb els extrems lleugerament apuntats amb la distància màxima seguint l'eix de l'interambulacre 5 (ocupa 4 plaques interambulacral, Fig. 5B). És menut (Figs. 4F i 9) i està situat a la superfície oral, separat del peristoma per entre 4 i 6 plaques interambulacral (Fig. 10), i a curta distància del marge posterior (4 mm de mitjana, entre 5,2-2,5 mm; n=21). Una característica del gènere són els contraforts a la base, als marges adradials (Fig. 4F).

En la mostra del jaciment de l'embassament d'Urrunaga no s'han pogut observar ni les espines, ni l'anell perignàtic ni la llanterna d'Aristòtil. Es pot trobar informació al respecte en Hawkins (1911; 1919) i Smith & Wright (1999).

Ichnogènere *Oichnus* Bromley, 1981

Espècie tipus: *Oichnus simplex* Bromley,

1981 per designació original.

*Oichnus simplex* Bromley, 1981

Figs. 2, 3, 4C, 4I, 4J, 6L, 6O.

**Diagnosi:** *Oichnus* de forma simple cilíndrica o subcilíndrica, eix més o menys perpendicular al substrat. On el substrat no penetra recte el final distal és esfèric aplanat (Bromley, 1981).

**Holotip:** Geological Museum, University of Copenhagen, Denmark, núm. MGUH 15351.

**Interaccions caçador-presa.** Alguns exemplars de quírids de la mostra presenten perforacions circulars, de parets rectes, del tipus *Oichnus simplex* Bromley, 1981 (Figs. 2, 3, 4C, 4I, 4J, 6L i 6O), en les quantitats que s'indiquen en la Taula 1. Les perforacions tenen un diàmetre d'1,8 mm de mitjana, i varien entre 2,3 i 1,3 mm. La mostra és de 16 exemplars. En tres de les cinc espècies presents al jaciment s'ha comprovat l'existència de perforacions de depredació. Però fora de *C. cylindricus* i *Hemiaster aragonensis* Lambert, 1910, les mostres són molt reduïdes. D'*Holaster trecensis* Leymerie, 1842 només es disposa de 3 exemplars, un dels quals és un exemplar de 55,6 mm

de corona que presenta un *Oichnus* de 1,4 mm de diàmetre en l'interambulacre 2. De *Crassiholaster subglobosus* Leske, 1778, només s'ha pogut disposar de 2 exemplars, un dels quals -de 48,5 mm de longitud de corona- té una perforació de 2,1 mm de diàmetre a l'interambulacre. En *Holaster* sp. i *Hemiaster aragonensis* no hi ha cap *Oichnus* tot i que d'aquesta última espècie, la més freqüent al jaciment, es disposa d'una mostra de 38 exemplars.

Dels 16 exemplars amb marques de perforació sobre *C. cylindricus* (Taula 3), n'hi ha 4 que presenten més d'una marca. Dos exemplars presenten dues marques (Fig. 2C); en un cas, el diàmetre de les dues perforacions és idèntic (1,8 mm); en l'altre, varia un poc (1,5 i 1,9 mm). Els altres dos casos són diferents perquè presenten marques múltiples. L'exemplar CCTM05 (Fig. 3) presenta un *Oichnus* complet de la mesura normal (1,8 mm) i 32 perforacions de mida inferior a 0,8 mm, la majoria incompletes. En l'exemplar CCTM22, s'observen 8 marques, agrupades en dos grups de 4, amb un diàmetre inferior a 0,8 mm i totes incompletes, sense arribar a perforar la conquilla de l'equímid.

**Estereotipicitat.** No hi ha cap perforació a la superfície oral. Totes són supraambientals i amb tendència a localitzar-se en la meitat superior. L'índex de la distància del centre de l'*Oichnus* al sistema apical respecte a l'alçada és de 47% de mitjana (varia entre el 0% - 73%; per n=17). La localització concreta presenta un predomini de les perforacions sobre els interambulacres (15 dels 17), amb una freqüència diferent entre ells. Hi ha localitzats en l'interambulacre 1 set perforacions; en l'I2, quatre; en l'I3 i I4, només una; i en l'I5, dues (Fig. 12). Les dues perforacions restants, una apareix en el sistema apical afectant la placa ocular II i l'altra a l'ambulacre I. (Figs. 2A-B; 2E-F).

Al gràfic de la Fig. 11 s'aporten les dades de la possible correlació entre la mida del caçador (diàmetre de l'*Oichnus*) i la mida de la presa (longitud antero-posterior).

## Discussió

Dels resultats obtinguts en el jaciment de l'embassament d'Urrunaga es generen, immediatament, un seguit de qüestions.

La primera: qui és el caçador que perfora i es menja els *C. cylindricus*?

No només els gasteròpodes poden practicar perforacions tipus *Oichnus*, els cefalòpodes també poden fer-les. Tot i això, en l'actualitat coneixem el cas dels polps,

que practiquen una perforació, amb una espina de la papil·la de la saliva, que resulta molt més menuda i de contorn no circular i a través de la qual inoculen una substància narcotitzant (Nixon, 1980; Bromley, 1981). Les característiques de la perforació són diferents, tant per la mida com pel contorn del forat. De fet es van assignar per Bromley (1993) a un altre ichnotàxon: *Oichnus ovalis*.

Per tant, la hipòtesi més probable és que els causants dels atacs eren membres de la classe Gastropoda. Actualment, hi ha grups de gasteròpodes que depreden sobre equinoideüs perforant les carcasses, que són de la superfamília Tonnoidea, que inclou Cassidae i Tonnidae, i la seua evolució no pareix recent. Els gasteròpodes perforadors de conquilles de mol·luscs (sobretot de les famílies Naticidae, amb qui comparteixen l'ordre Littorinimorpha) tenen un èxit evolutiu important almenys des de l'Albià, i podria haver anat en paral·lel a l'especialització d'altres gasteròpodes del mateix ordre en caçar sobre Echinida.

Donovan & Pickerill (2004) sostenen, però, seguint a Kowalewski & Nebelsick (2003), que les perforacions que de vegades s'assignen a membres de la família Cassidae també podien ser atribuïdes a caragols paràsits de la família Eulimidae Philippi, 1853, i consideren, per tant, que no es poden diferenciar les perforacions fetes per eulímids de les dels càssids. Morfològicament, no es poden distingir, tenen raó. Però es poden fer dues matisacions a l'afirmació. La primera té relació amb el comportament diferent dels dos grups. Els membres de la família Eulimidae són paràsits, viuen sobre els equínids i se'nprofiten, però no els maten, no els devoren completament, per tant les seues perforacions no requereixen arribar a les parts internes, traspasar totalment la corona, encara que ho poden fer. I, a més a més, sovint diferents individus s'hostatgen damunt un sol exemplar d'equínid. En canvi, els membres de la família Cassidae maten i devoren les parts interiors dels equínids, i un sol exemplar, de normal, es menja completament la seua presa. D'això se'n desprèn que, si ens trobem davant d'una mostra en la qual la majoria de les perforacions són completes, escasses les que no s'han completat i que el més corrent és que només hi haja una perforació completa en cada una de les víctimes, hauríem de descartar els eulímids i pensar en els càssids (o un membre de Tonnoidea). Per contra, si en una mostra trobem la majoria de marques no completades i n'hi ha diverses en un sol exemplar, es faria més raonable la hipòtesi que els autors foren de la família

Eulimidae. La segona matisació té a veure amb la mida. Els eulímids, paràsits que viuen damunt dels equínids, entre les espines són per força menuts, a diferència dels càssids i tònnids depredadors, que són grans o molt grans. Per exemple, a la Mediterrània actual hi viuen 32 espècies d'Eulimidae, segons Arduino et al. (1995), tots de cos menut, allargat i prim; les seues mesures màximes varien entre 1,5 i 19 mm d'alçada; l'amplada de l'obertura és en totes les espècies molt més menuda que les perforacions grans que hem trobat en la nostra mostra (mínim 1,3 mm). És raonable pensar que les perforacions estan en funció de la ràdula i, senzillament, una ràdula capaç de fer perforacions grans no passaria per l'obertura de les 32 espècies actuals. Per contra, hi viuen actualment en la Mediterrània 7 membres de les famílies Tonnidae i Cassidae que tenen unes dimensions màximes entre 60 i 250 mm i conquilles més esfèrics i dotades de grans obertures. Són caçadors d'equinoideüs i totes aquestes espècies podrien fer perforacions del diàmetre de la mostra i més grans. Per tant hem de concloure que les perforacions individuals i que hem considerat grans (de 1,3 mm en avant) apunten, com a cas més probable, que podrien haver estat produïdes per un gasteròpode de les famílies Cassidae/Tonnidae, un membre de la superfamília Tonnoidea. Naturalment, els components juvenils dels grans depredadors sí que poden fer perforacions similars en grandària als eulímids adults (aquest punt es tractarà en un paràgraf posterior). Les condicions tafonòmiques del jaciment, que no han permès conservar gasteròpodes, ni encara com a motlle intern, ens priven d'informació addicional que podria ser valuosa.

La segona pregunta és la següent: hi ha algun procés de selecció de l'espècie a atacar per part del caçador o es depreda sobre qualsevol equínid?

Al jaciment s'han recollit exemplars de cinc espècies, de tres de les quals, però, la mostra és molt menuda. D'aquestes tres amb pocs exemplars recol·lectats en dues espècies s'ha comprovat, també, l'existència d'*Oichnus* (*Holasater trecensis* Leymerie, 1842 i *Crassiholaster subglobosus* Leske, 1778). Per tant, hi ha altres opcions: es cacen diferents espècies, no només *C. cylindricus*. Tanmateix, les mostres són tan menudes (3 i 2 exemplars respectivament, Taula 1) que no tenen significació estadística. Tot i que, el fet que, en tres mostres tan menudes, ja en dues s'observa un exemplar amb perforació, fa pensar, a nivell purament especulatiu, que també aquestes espècies podrien patir una depredació freqüent de caçadors perforadors. El



contrari (que en dues mostres de 2 i 3 exemplars amb un baix percentatge de depredació hi apareguen en totes dues un exemplar perforat) és altament improbable (p: 0,01 per una depredació del 5%; i d'una p: 0,04 per una depredació del 10%).

Per contra, sí que resulta més significatiu, des del punt estadístic, que cap dels elements de l'espècie més freqüent del jaciment, *Hemaster aragonensis* Lambert, 1910 amb 38 exemplars de mostra, presente cap perforació. La probabilitat, suposant una depredació d'almenys el 10%, d'obtenir 0 exemplars perforats d'una mostra de 38 unitats seria només del 1,8%), com es pot observar a la Taula 4. Podem assumir que, amb una alta probabilitat, no es caçava amb la tècnica de la perforació de la conquilla l'espècie *H. aragonensis* o era caçada en molt baixa intensitat. Tots els equínids del jaciment són de mida gran, per la qual cosa podem rebutjar que aquesta era la causa de la no depredació d'aquesta espècie. La hipòtesi més intuïtiva és que els exemplars d'aquest gènere, *Hemaster*, viuen colgats a

una certa profunditat; mentre que els holastèrids es colguen molt superficialment, sense cobrir tot el cos, i encara el *C. cylindricus* és plenament epifauníc, de la qual cosa podríem inferir que la fondària a la qual s'enterren els equínids podria representar un factor de protecció per aquests respecte als atacs dels depredadors perforadors. Tot i que els caçadors poden detectar les espècies infaunals per l'olor de les dejeccions (Hughes & Hughes, 1981).

La tercera pregunta que es pot plantejar és la següent: quin percentatge de depredació hi ha sobre la població de *C. cylindricus*?

Les condicions tafonòmiques que han permès la conservació de les carcasses de calcita dels equínids (però no de les conquilles d'aragonita dels possibles caragols depredadors) i el procés de recollida en un jaciment menut, pla, d'una potència de pocs centímetres i on s'han arplegat tots els exemplars, sense excloure'n cap, fan possible extraure informació sobre la població. Les dades directes ofereixen un percentatge molt alt: del 57%. Però només comptem amb 28 exemplars, un nombre molt allunyat del que la teoria de la mostra requereix per obtenir resultat significatiu. S'ha calculat quina hauria estat la probabilitat d'obtenir aquest resultat en funció de l'índex real de depredació que existia. Com que no se sap el real, s'ha calculat per a tots els trams. Les dades es mostren a les Taules 4 i 5. Les màximes probabilitats d'obtenir aquests resultats (16 exemplars de *C. cylindricus* amb *Oichnus* d'una mostra de 28) estan en l'interval en què l'índex de depredació estaria entre el 50 i el 65% (Taula 5). Si l'índex de depredació real fóra inferior al 30%, la probabilitat d'haver obtingut aquests resultats estaria per baix del 2 per mil, la qual cosa ens porta a considerar com a molt probable una depredació molt alta sobre *C. cylindricus* per gasteròpodes perforadors: superior al 30% amb una probabilitat del 99,80%.

Una quarta pregunta que és legítim plantejar-se és si els caçadors seleccionen les preses per la mida, en funció de la seua pròpia. Hi ha algun treball que ha constatat aquesta selecció amb els nàticids que utilitzen la tècnica de la perforació sobre mol·luscs (p. ex. Mayoral, 1990; Lorenzo & Verde, 2004; González de la Lastra et al., 2012). Aquesta qüestió es pot plantejar partint de la suposició que la mida de la perforació (el seu diàmetre) que practica el caçador està en funció de les pròpies dimensions (Hughes & Hughes, 1981), de la presa es pot mesurar directament. Malgrat això, en la nostra mostra, no hem trobat cap relació entre

Ex. C. <i>cylindricus</i>	<i>Oichnus</i>	Nombre d'O.	DO <sub>1</sub>	DO <sub>2</sub>	Posició O1
CCTM01	1	1	2,0		A
CCTM02	1	1	1,3		A
CCTM03	1	2	1,5	1,9	A
CCTM04	1	1	1,7		A
CCTM05	1	33	1,8	<0,8	A
CCTM06	1	2	1,8	1,8	A
CCTM07	1	1	1,8		A
CCTM08	1	1	1,5		A
CCTM09	1	1	1,7		A
CCTM10	1	1	2,2		A
CCTM11	1	1	1,7		A
CCTM12	1	1	1,8		A
CCTM13	1	1	2,3		A
CCTM14	1	1	1,9		A
CCTM15	1	1	2,0		A
CCTM22	1	8	<0,8	<0,8	A
Total	16	57	0	0	A: 17; O: 0

**TAULA 3.** Dades sobre els *Oichnus simplex* Bromley, 1981, present en els *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816) del Cenomanià de la CBC. DO<sub>1</sub>: diàmetre en mm del primer *Oichnus*. DO<sub>2</sub>: diàmetre en mm del segon *Oichnus*. Posició del *Oichnus*, supraambiental: A; infraambiental: O.

Data on the *Oichnus simplex* Bromley, 1981, present in the *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816) from the Cenomanian of the CBC. DO<sub>1</sub>: diameter in mm of the first *Oichnus*. DO<sub>2</sub>: diameter in mm of the second *Oichnus*. Position of *Oichnus*, supraambiental: A; infraambiental: O.

ambdues variables ( $R^2 = 0,018$ ) (Fig. 11).

Una cinquena qüestió que sovint s'analitza en els treballs d'interrelació caçador-presa d'aquest tipus és si existeix una elecció per part del caçador del lloc de la conquilla de la presa on practicarà la perforació. Si hi ha esterotipicitat, si es repeteix el lloc on perforar. Com la mostra és tan limitada (17 perforacions grans), només es pot apuntar alguna tendència. No hi ha cap perforació en la superfície oral i sembla haver-hi una preferència pels interambulacres amb una aparent prioritat per l'1 i el 2 (Fig. 12). En l'estudi de Zlotnik & Ceranka (2005), amb un mostra gran, dona un resultat indiferent per perforar la superfície oral o aboral i una preferència per foradar el sistema apical i els ambulacres. En el treball de Pequeño & Matthews-Cascon (2001), s'observa (en una mostra de  $n=63$ ) una preferència per la superfície oral (79%) a l'hora de triar el lloc on perforar. Nebelsick & Kowalewski (1999) suggereixen que els càssids prefereixen atacar la superfície aboral perquè les gònades i altres òrgans nutrittius estan situats aquí. Aquesta aparent discordança podria obeir, en el fons, a una major esterotipicitat. Podria ocórrer que els caçadors estudiats, com fan els nàticids actuals, hagueren triat un lloc per a perforar diferent per a cada espècie distinta, que es modificaria segons l'espècie atacada, en funció de l'arquitectura de la conquilla de la presa, d'on té les parts més suculentas i/o accessibles, etc. En els casos citats on es preferia la superfície oral les preses són de corones planes. En el cas del *C. cylindricus* es tracta d'un equínid alt i

gran i cal recordar que té uns contraforts a l'interior de la superfície oral que fa aquesta zona poc apta per a ser perforada, per la qual cosa sembla coherent que el caçador opte per perforar en la part apical. Però les interpretacions han de ser, per força, molt provisionals, ja que són molt minses les dades de què es disposa actualment.

Queda per interpretar una qüestió, en sisè i, de moment, últim lloc. En la mostra hi ha dos exemplars que presenten múltiples *Oichnus*, de dimensions reduïdes ( $<0,8$  mm), en un cas 32 (Fig. 3) i en altre 8, majoritàriament incomplets (en el segon cas, tots), que no han travessat la corona. Zlotnik & Ceranka (2005) interpreten en el seu treball que els joves cacen en grup. Tot i que és cert que els joves fan perforacions en relació a la seua mida i que el risc de fallar un atac, de no completar-lo, pot ser invers a l'edat, aquesta hipòtesi no ens pareix plausible per als nostres casos. En primer lloc, perquè caçar en grup a la joventut no pareix un sistema d'entrenament esperable per a una espècie de caçadors solitaris. En segon lloc, no poden ser tan poc eficients amb multituds de perforacions errades: és un consum energètic que posaria

Índex de depredació	Probabilitat de 0 de 38
0,00	1
0,01	0,683
0,03	0,314
0,05	0,142
0,10	0,018
0,15	0,002
0,20	2,077E-04
0,25	1,788E-05
0,30	1,299E-06
0,35	7,775E-08
0,40	3,713E-09

**TAULA 4.** Probabilitat d'obtenir 0 individus amb *Oichnus* de 38 exemplars de la mostra d'*Hemiasiter aragonensis* Lambert, 1910, segons les diferents hipòtesis sobre l'índex de depredació.

Probability of obtaining 0 individuals with *Oichnus* of 38 specimens from the sample of *Hemiasiter aragonensis* Lambert, 1910, according to different hypotheses on the depredation index.

Índex de depredació	Probabilitat de 16 de 28
0,05	2,508E-14
0,10	8,592E-10
0,15	2,842E-07
0,20	1,370E-05
0,25	2,243E-04
0,30	0,002
0,35	0,009
0,40	0,028
0,45	0,066
0,50	0,113
0,55	0,147
0,60	0,144
0,65	0,104
0,70	0,054
0,75	0,018
0,80	0,004
0,85	2,931E-04
0,90	5,637E-06
0,95	3,269E-09

**TAULA 5.** Probabilitat d'obtenir 16 individus amb *Oichnus* de 28 exemplars de la mostra de *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), segons les diferents hipòtesis sobre l'índex de depredació.

Probability of obtaining 16 individuals with *Oichnus* of 28 specimens from the sample of *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), according to different hypotheses on the depredation index.

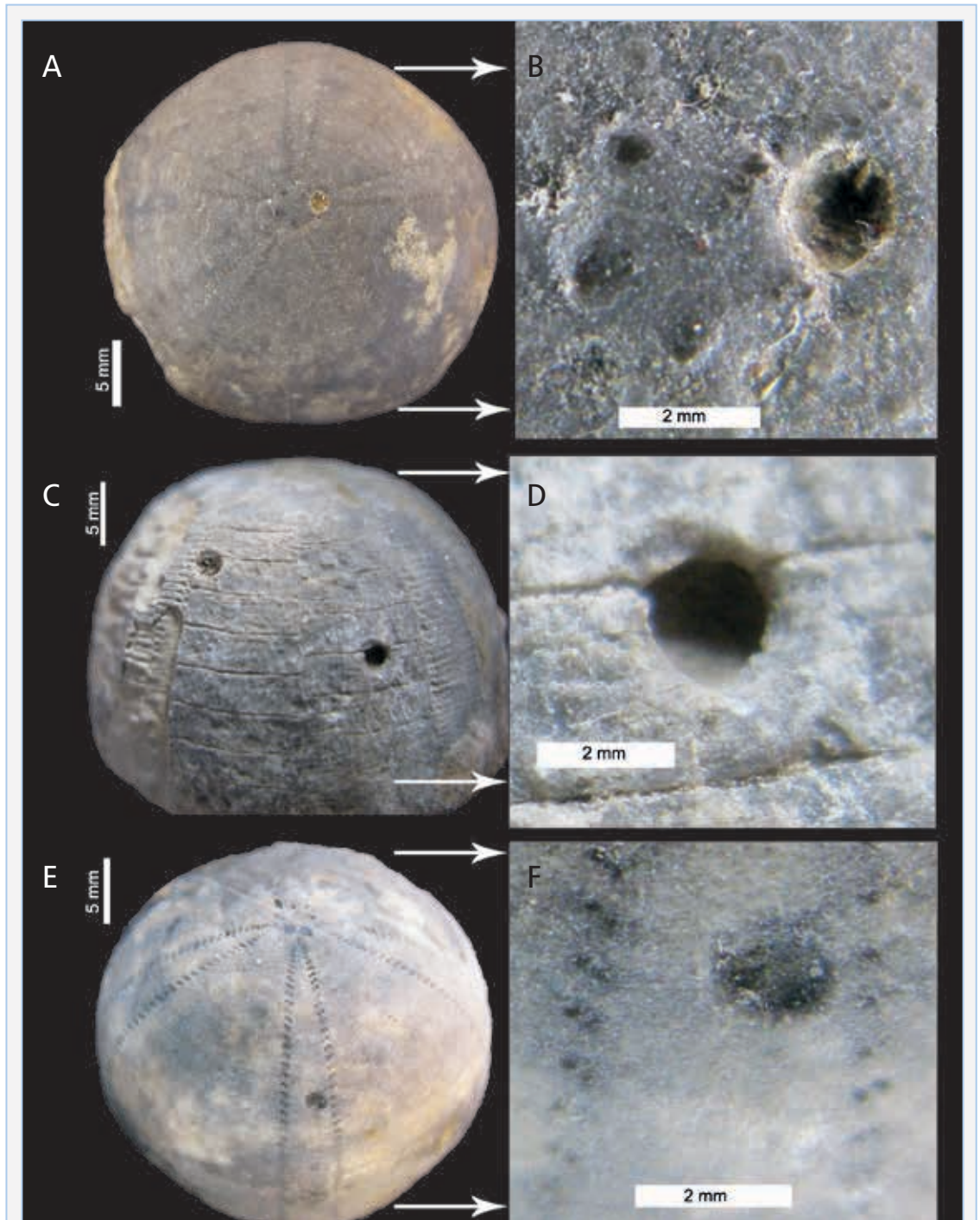
en perill la viabilitat de l'individu, la selecció natural els hagués eliminat. Tenim exemples, si més no en els naticíds que són perforadors eficients des de menuts i caçadors individuals. Això sí, cacen peces de la seua mida, no ataquen exemplars fora de les seues possibilitats (un altre element que no encaixa amb el nostre cas, de perforacions menudes sobre grans exemplars). Encara es pot afegir un quart factor, si aquestes perforacions hagueren estat fetes per joves de la mateixa espècie, ens hauríem de preguntar on estan les generacions que hi ha entre els que fan *Oichnus* de menys de 0,8 mm i els que superen els de 1,3 mm: hi ha un buit que resta sense explicar. Tot això ens porta a considerar la possibilitat que les múltiples perforacions, sovint incompletes, sempre col·lectives, siguen produïdes per una altra espècie: un paràsit de la família Eulimidae seria un bon candidat. En el cas representat en la Fig. 3, s'interpreta que l'exemplar, que patia un abundant grup de paràsits eulímids, va acabar morint per l'atac d'un gasteròpode de la família Tonnoidea.

## Bibliografia

- Arduino, G., Locatelli, B., Orlando, F. & Repetto, G. 1995.** Catalogo illustrato delle conchiglie marine del Mediterraneo. Associazione amici del museo Federico Eusebio. Alba (Itàlia).
- Beu, A. G., Henderson, R. A. & Nelson, C. S. 1972.** Notes on the taphonomy and paleoecology of New Zealand tertiary spatangoida, New Zealand Journal of Geology and Geophysics, 15(2): 275-286. DOI: 10.1080/00288306.1972.10421961
- Bromley, R. G. 1981.** Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. Acta Geològica Hispànica, 16 (1-2): 55-64.
- Bromley, R. G., 1993.** Predation habits of octopus past and present and a new ichnospecies, *Oichnus ovalis*. Bulletin of the Geological Society of Denmark, 40: 167-173.
- Ceranka, T. & Zlotnik, M. 2003.** Traces of cassid snails predation upon the echinoids from the Middle Miocene of Poland, Acta Palaeontologica Polonica, 48 (3): 491-496.
- Donovan, S. K. & Pickerill, R. K. 2004.** Traces of cassid snails predation upon the echinoids from the Middle Miocene of Poland: Comments on Ceranka and Zlotnik (2003). Acta Paleontologica Polonica, 49 (3): 483-484.
- Durham, J. W. & Wagner, C. D. 1966.** Glossary of morphological terms applied to echinoids. In R.C. Moore (Ed.) Treatise on invertebrate paleontology, Part U, Echinodermata 3: U251-U256. The Geological Society of America and University of Kansas. Lawrence (EUA).
- Forner, E. 2014.** Una onomàstica singular: antropònims i topònims en els noms científics dels fòssils castel·lonencs. In Actes de la VII Jornada d'Onomàstica, Xèrica, 2013: 143-159. Acadèmia Valenciana de la Llengua. València.
- Gallemit, J. 1988.** 9 Els Equinoderms. In R. Folch i Guillèn (Ed.) Història natural dels Països Catalans, Vol. 15, Registre fòssil: 357-380. Fundació Enciclopèdia Catalana, Barcelona.
- Garrote, A., Muñoz, L., Arriola, A., Eguiguren, E. & García, I. 1994.** Euskal Herriko Mapa Geologikoa. Legutiano : 112-II. Ente Vasco de la Energía (EVE).
- Gibson, M. A. & Watson, J. B. 1989.** Predatory and non-predatory borings in echinoids from the upper Ocala Formation (Eocene), north-central Florida, U.S.A. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 71: 309-321.
- González de la Lastra, A., Forner, E. & González de la Lastra, P. 2012.** Estudi de la depredació de Naticidae (Gasteropoda) sobre *Spisula subtruncata* (Bivalvia) al litoral de la serra d'Irta (Peníscola, Mediterrània occidental). Nemos, 2: 83-92.
- Grun, T., Sievers, D. & Nebelsick, J. H. 2013.** Drilling predation on the Clypeasteroid echinoid *Echinocyamus pusillus* from the Mediterranean Sea (Giglio, Italy). An International Journal of Paleobiology, V. 26: 745-757.
- Hawkins, H. L. 1911.** Teeth and buccal structures in *Conulus*. Geological Magazine, decade V8: 70-74.
- Hawkins, H. L. 1919.** Morphological studies on the Echinoidea Holectypoida and their allies. IX, *Pyrina*, *Conulus* and *Echinoneus*. Geological Magazine, decade VI, 6: 442-452.
- Hughes, R. N. & Hughes, P. I. 1971.** A study on the gastropod *Cassid tuberosa* (L.) preying upon sea urchins. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 7: 305-314.
- Hughes, R. N. & Hughes, P. I. 1981.** Morphological and behavioral aspects of feeding in the Casidae (Tonnoidea, Mesogastropoda). Malacologia, 20: 385-402.
- IGME (Instituto Geológico y Minero de España). 1991.** Mapa Geológico de España Escala 1:50.000, Vitoria 112 MAGNA. IGME. Madrid.
- Kowalewski, M. & Nebelsick, J. H. 2003.** Predation on recent and fossils echinoids. In: P.H. Kelley, M.M. Kowalewski & T. A. Hansen (Eds.), Predatory-Prey Interactions in the Fossil Record: Topics in Geobiology Series, 20: 279-302. Plenum Press/Kluwer. New York.
- Kroh, A. & Nebelsick, J. H. 2006.** Stachelige Leckerbissen. Natur und Museum, 136 (1/2) : 6-14.
- Kroh, A. & Smith, A. B. 2010.** The filogeny and classification of post-Paleozoic echinoids. Journal of Systematic Palaeontology, Vol. 8 (2): 147-122.
- López-Horgue, M. A. 2004.** Geología de Aralar. UPV/EHU. Disponible en: <http://aralar-natura.org/lanak/geologia.pdf>
- Lorenzo, N. & Verde, M. 2004.** Estructuras de bioerosión en moluscos marinos de la formación Villa Soriano (Pleistoceno Tardío-Holoceno) de Uruguay. Revista Brasileira de Paleontología, 7 (3): 319-328.
- McNamara, K. J. 1994.** The significance of gastropod predation to patterns of evolution and extinction in Australian tertiary echinoids. In B. David, A. Guille, J. P. Féral & M. Roux (Eds.), Echinoderms Through Time: 785-793. Balkema. Rotterdam.
- Matthews, S. C. 1973.** Notes on open nomenclature and synonymy lists. Palaeontology, 16(4): 713-719.
- Mayoral, E. 1990.** Implicaciones etológicas y significado de la estereotipicidad de *Oichnus Bromley* durante el Plioceno de la cuenca del Bajo Guadalquivir (SO España). Estudios Geológicos, 46: 347-354.
- Meadows, C. A., Fordyce, R. E. & Baumiller, T. K. 2015.** Drill holes in the irregular echinoid, *Fibularia*, from the Oligocene of New Zealand. Palaios, 30: 810-817.
- Melville, R. V. & Durham, J. W. 1966.** Skeletal morphology. In: R. C. Moore (Ed.) Treatise on invertebrate paleontology. Part U. Echinodermata 3: U220-U257. The Geological Society of America and University of Kansas. Lawrence (EUA).

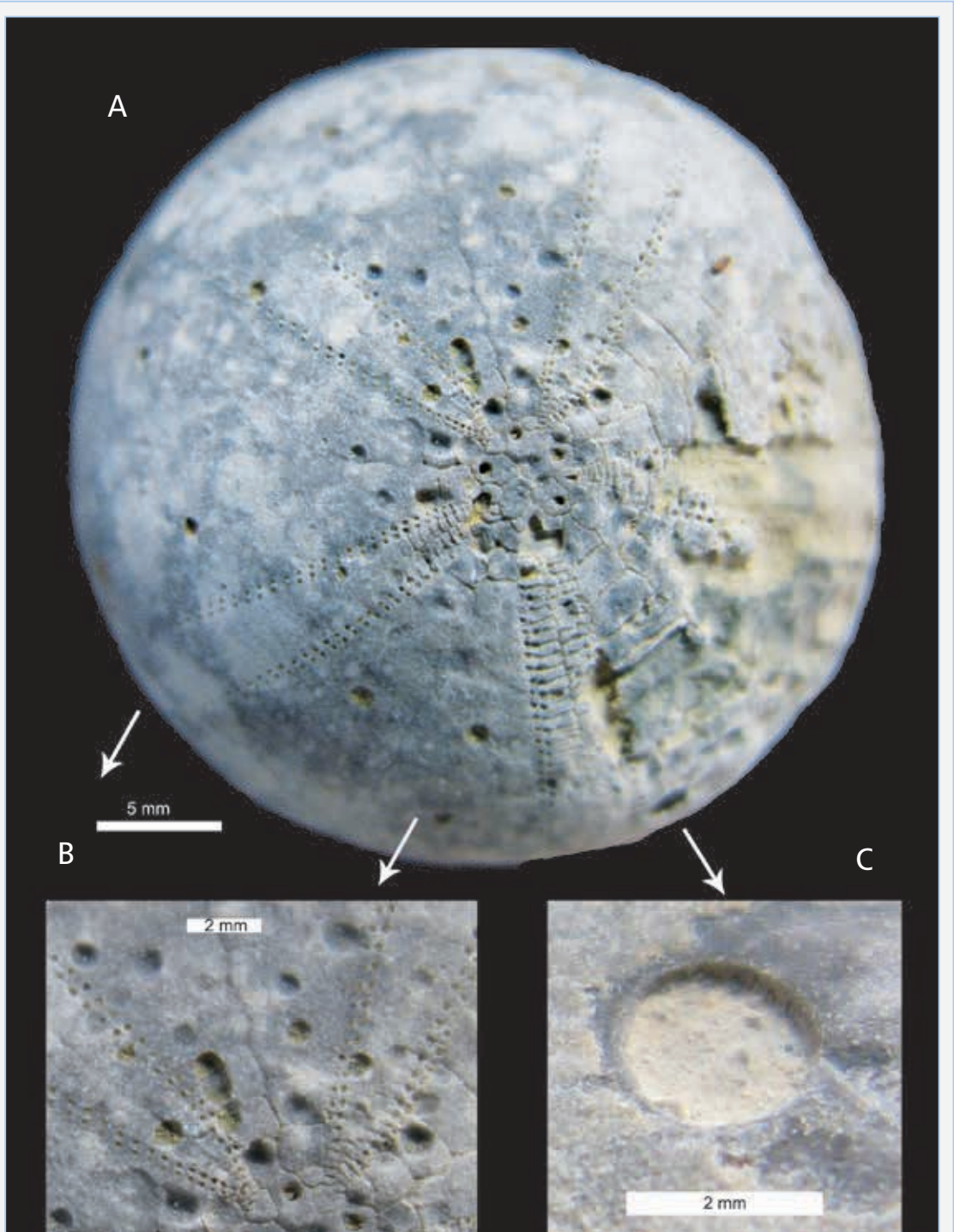
- Nebelsick, J. H. & Kowalewski, M. 1999.** Drilling predation on recent clypeasteroid echinoids from the Red Sea. *Palaos*, 14: 127-144.
- Nixon, M. 1980.** The salivary papilla of Octopus as an accessory radula for drilling shells. *Journal of Zoology*, 190: 53-57.
- Pequeno, A. P. L. C. & Matthews-Cascon, H. 2001.** Predation by young *Cassia tuberosa* Linnaeus, 1758 (Mollusca: Gastropoda) on *Mellita quinquesperforata* (Clarck, 1940) (Echinodermata: Echinoidea), under laboratory conditions. *Arq. Cièn. Mar, Fortaleza*, 34: 83-85.
- Rose, E. P. F. & Cross, N. F. 1993.** The Chalk sea-urchin *Micraster*: Microevolution, adaptation and predation. *Geology Today*, 5: 179-186.
- Saura, M. & García, J. A. 2017.** Irregularia Holoctypoida – Echinoneoidea 323 pp., 106 lám. *Nomochirus*, núm. 8. Associació Paleontològica i Mineralògica d'Onda. Onda.
- Smith, A. B. 1984.** Echinoid Palaeobiology. 190 pp. George Allen and Unwin. London.
- Smith, A. B., Gallemí, J., Jeffery, C. H., Ernst, G. & Ward, P. D. 1999.** Late Cretaceous-early Tertiary echinoids from northern Spain: implications for the Cretaceous-Tertiary extinction event. *Bull. Nat. Hist. Mus. Lond. (Geol.* 9, 55829): 81-137.
- Smith, A. B. & Kroh, A. 2019.** The Echinoid Directory. Natural History Museum. <http://www.nhm.ac.uk> (consultada el 17/07/2019).
- Smith, A. B. & Wright, C. W. 1999.** British Cretaceous echinoids. Part 5. Holoctypoida, Echinoneoidea. Monograph of the Palaeontographical Society London, 612; 343-390.
- Wagner, C. D. & Durham, J. W. 1966.** Holoctypoids. In R.C. Moore (Ed.) *Treatise on invertebrate paleontology, Part U, Echinodermata* 3, volume 2: U440-U450. The Geological Society of America and University of Kansas, Lawrence (EUA).
- WoRMS. 2019.** World Register of Marine Species. <http://marinespecies.org>. (consultada: 24/07/2019).
- Zlotnik, M. & Ceranka, T. 2005.** Patterns of drilling predation of cassid gastropods preying on echinoids from the middle Miocene of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 50 (3): 409–428.
- Agraïments.** A Vicent Gual per l'ajuda en la confecció de les figures. A Carl Nugent per la correcció dels textos en anglès. A tots els revisors que amb les seues contribucions han millorat el text final.

**Rebut el 06.08.19. Acceptat el 26.08.19.**



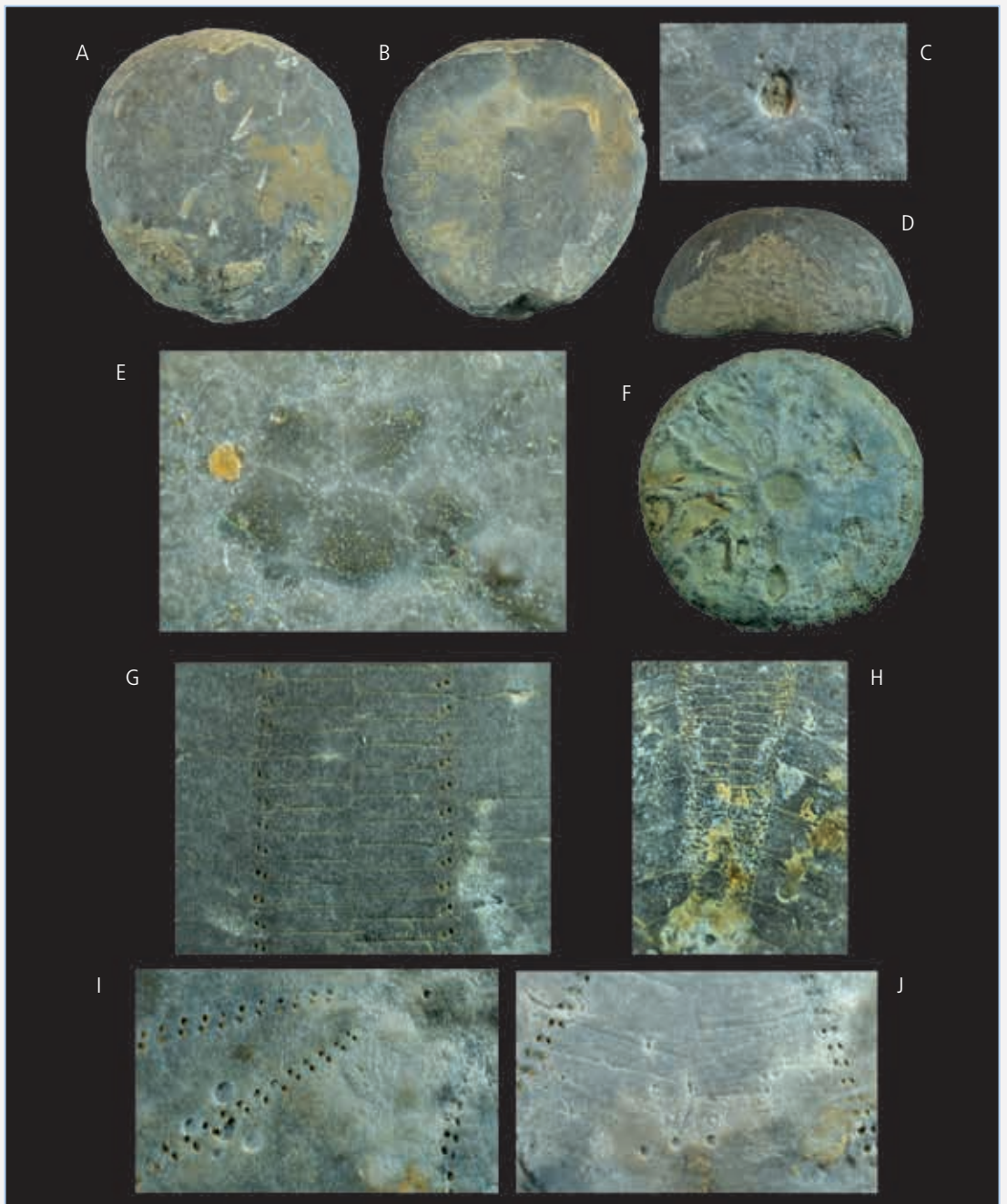
**FIGURA 2.** *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), del Cenomanià de la CBC. Exempler CCTM02. **A:** vista apical; **B:** detall del *Oichnus simplex* Bromley, 1981. Ex. CCTM03; **C:** vista lateral; **D:** detall d'un dels dos *O. simplex*. Ex. CCTM08; **E:** vista angular ambulacre; **F:** detall del *O. simplex*.

*Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), from the Cenomanian of the CBC. Specimen CCTM02. **A:** apical view; **B:** detail of *Oichnus simplex* Bromley, 1981. Ex. CCTM03; **C:** lateral view; **D:** detail of one of the two *O. simplex*. Spec. CCTM08. **E:** angular ambulacral view; **F:** detail of *O. simplex*.



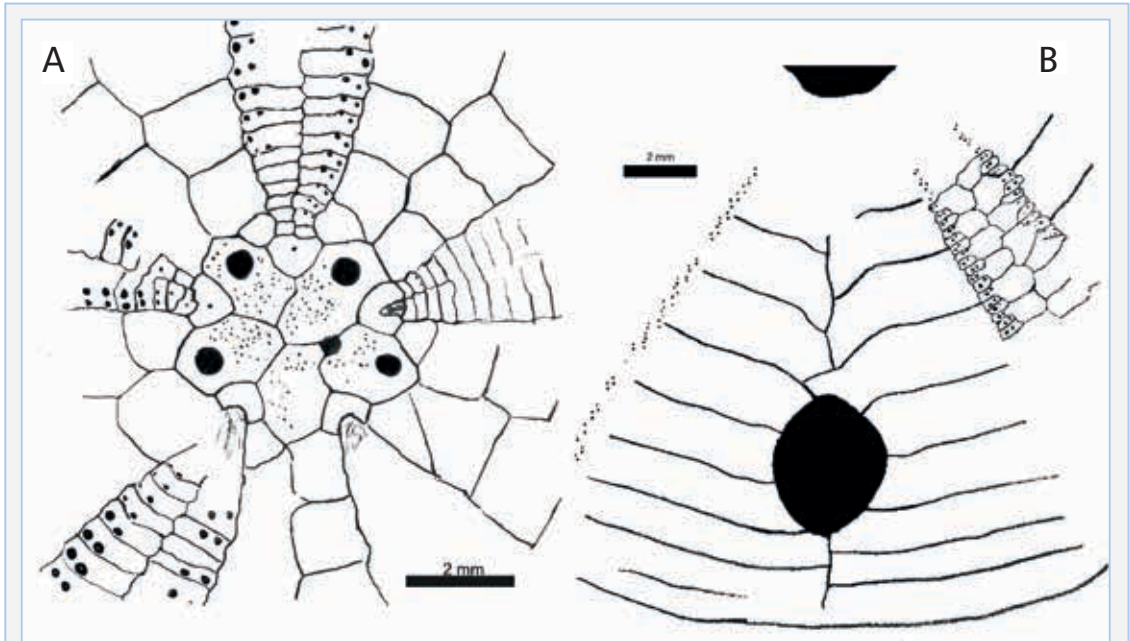
**FIGURA 3.** *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), del Cenomanià de la CBC. Exemplar CCTM05. **A:** vista apical; **B:** detall de diversos *Oichnus simplex* Bromley, 1981, menuts de la zona apical; **C:** Detall de l'únic *O. simplex* gran.

*Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), from the Cenomanian of the CBC. Specimen CCTM05. **A:** apical view; **B:** detail of several small *Oichnus simplex* Bromley, 1981, on the apical zone; **C:** Detail of the single big *O. simplex*.



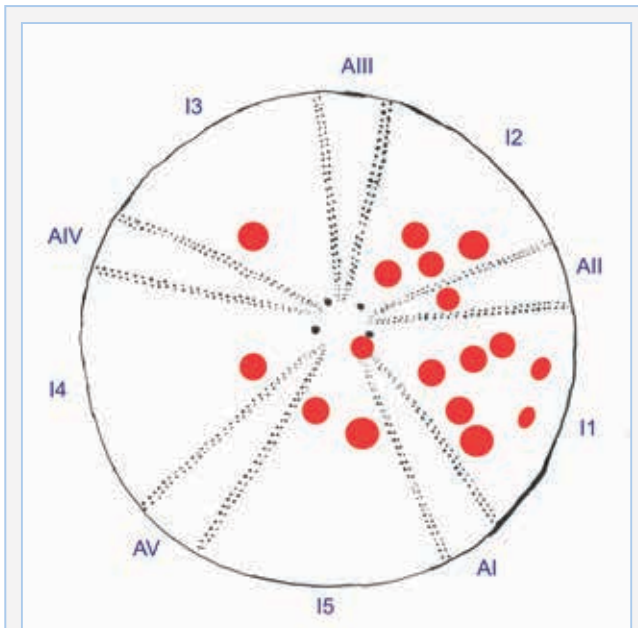
**FIGURA 4.** *Holaster trecensis* Leymerie, 1842, exemplar HTTM01, de 55 mm de longitud. **A:** apical; **B:** oral; **C:** detall *Oichnus simplex* (Lamarck, 1816); **D:** anterior. *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816). **E:** exemplar CCTM16, detall del sistema apical; **F:** ex. CCTM14, vista oral contraforts; **I:** CCTM22, detall ambulacrum V, tres *O. simplex* menuts i incomplets; **J:** CCTM22 detall interambulacrum 1, amb 3 *O. simplex* menuts i incomplets; **G:** CCTM18 detall de les plaques ambulacrals apicals; **H:** CCTM03, detall de les plaques ambulacrals orals.

*Holaster trecensis* Leymerie, 1842, specimen HTTM01, 55 mm in length. **A:** apical; **B:** oral; **C:** *Oichnus simplex* detail (Lamarck, 1816); **D:** anterior. *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816). **E:** specimen CCTM16, detail of the apical system; **F:** spc. CCTM14, oral buttresses; **I:** CCTM22, ambulacrum V detail, three *O. simplex* small and incomplete; **J:** CCTM22 interambulacrum 1 detail, with 3 *O. simplex* small and incomplete; **G:** CCTM18 apical ambulacral plates detail; **H:** CCTM03, oral ambulacral plates detail.



**FIGURA 5.** Dibuixos *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), del Cenomanià de la CBC. **A:** exemplar CCTM05, detall del sistema apical i plaques aborals ambulacrals; **B:** ex. CCTM07, detall del periprocte i les plaques orals del ambulacre V.

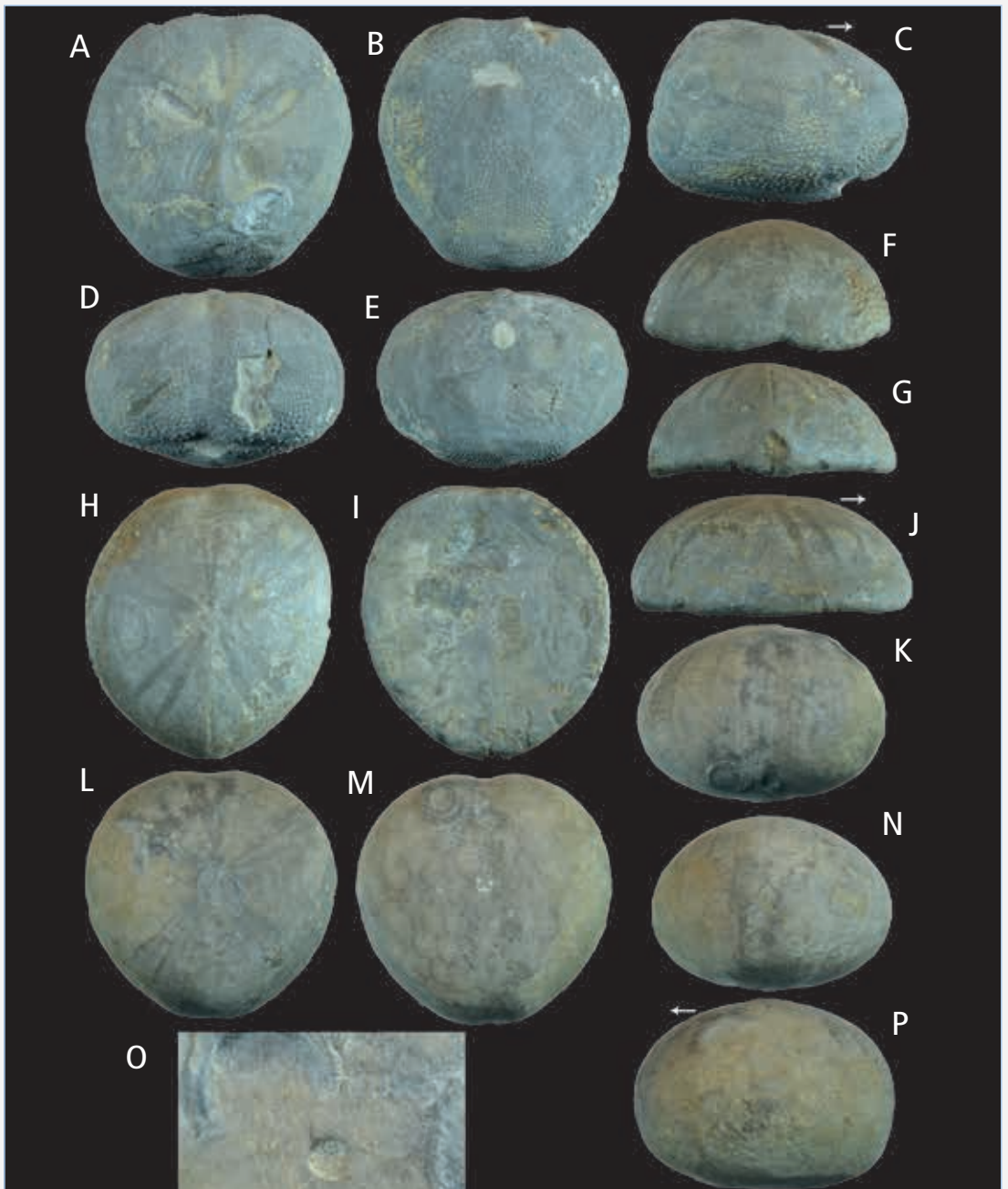
Drawings of *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), from the Cenomanian of the CBC. **A:** specimen CCTM05, detail of the apical system and ambulacral aboral plates; **B:** ex. CCTM07, detail of periproct and oral plaques of the ambulacrum V.



**FIGURA 12.** Localització dels *Oichnus simplex* Bromley, 1981, grans, sobre *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), del Cenomanià de la CBC.

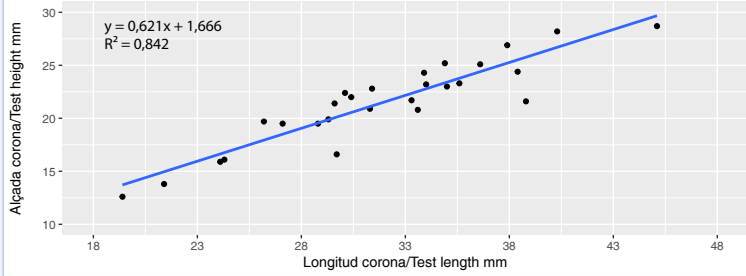
Location of the *Oichnus simplex* Bromley, 1981, large, on *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), from the Cenomanian of the CBC.





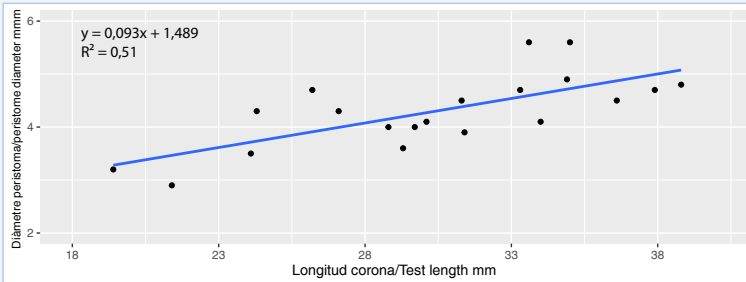
**FIGURA 6.** Echinoidea del Cenomanià de la CBC. **A-E:** *Hemiaster aragonensis* Lambert, 1910, exemplar HATM01, de 36 mm de longitud. **A:** vista apical; **B:** vista oral; **C:** vista lateral; **D:** vista anterior; **E:** vista posterior. **F-J:** *Holaster* sp., exemplar HSTM01, de 37 mm de longitud. **F:** vista anterior; **G:** vista posterior; **H:** vista apical; **I:** vista oral; **J:** vista lateral. **K-P:** *Crassiholaster subglobosus* Leske, 1778, exemplar CSTM01, de 49 mm de longitud. **K:** vista anterior; **L:** vista apical; **M:** vista oral; **N:** vista posterior; **O:** detall de l'*Oichnus simplex*; **P:** vista lateral. Les fletxes indiquen el sentit del moviment.

Echinoidea from Cenomanian of the CBC. **A-E:** *Hemiaster aragonensis* Lambert, 1910, HATM01 specimen, 36 mm in length. **A:** apical view; **B:** oral view; **C:** lateral view; **D:** anterior view; **E:** posterior view. **F-J:** *Holaster* sp., HSTM01 unit, 37 mm in length. **F:** anterior view; **G:** posterior view; **H:** apical view; **I:** oral view; **J:** lateral view. **K-P:** *Crassiholaster subglobosus* Leske, 1778, specimen CSTM01, 49 mm long. **K:** anterior view; **L:** apical view; **M:** oral view; **N:** posterior view; **O:** detail of the *Oichnus simplex*; **P:** lateral view. Arrows indicate the direction of movement.



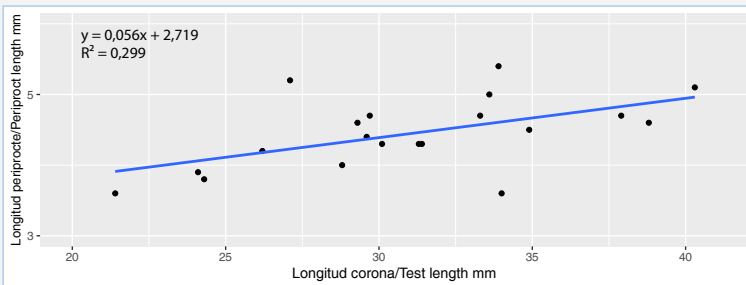
**FIGURA 7.** Relació entre l'alçada i la longitud de la corona de *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), del Cenomanià de la CBC.

Relationship between the height and length of the test of *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), from the Cenomanian of the CBC.



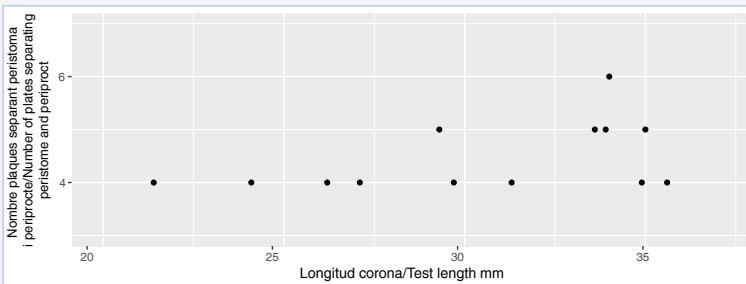
**FIGURA 8.** Relació entre el diàmetre del peristoma i la longitud de la corona de *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), del Cenomanià de la CBC.

Relationship between the diameter of the peristome and the length of the test of *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), from the Cenomanian of the CBC.



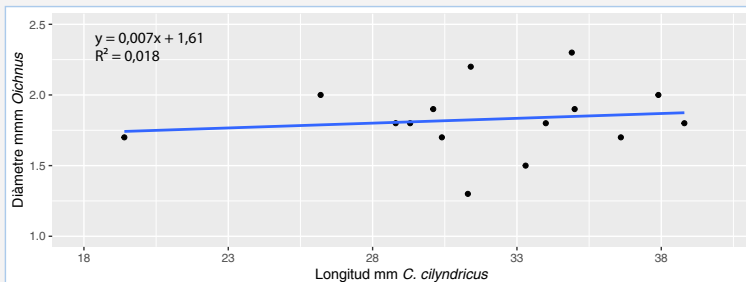
**FIGURA 9.** Relació entre la longitud del periprocte i la longitud de la corona de *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), del Cenomanià de la CBC.

Relationship between the length of the periprocte and the length of the test of *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), from the Cenomanian of the CBC.



**FIGURA 10.** Relació del nombre de plaques separant el peristoma del periprocte i la longitud de la corona de *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), del Cenomanià de la CBC.

Relationship between the number of plates separating the peristome from the periprocte and the length of the test of *Camerogalerus cylindricus* (Lamarck, 1816), from the Cenomanian of the CBC.



**FIGURA 11.** Relació entre la mida del caçador (diàmetre del *Oichnus* en mm) i la mida del presa (longitud antero-posterior, en mm), de *C. cylindricus* (Lamarck, 1816) del Cenomanià de la CBC.

Relationship between the size of the predator (*Oichnus* diameter in mm) and the size of the prey (anterior-posterior length, in mm), of *C. cylindricus* (Lamarck, 1816) from the Cenomanian of the CBC.