

Parasitisme en equinoïdeus de l'Albià (Cretaci Inferior) de la serralada Ibèrica

Enric Forner¹ , Rosa Domènech²  & Jordi Martinell³ 

1. Ateneu de Natura. Sant Roc, 125 3r 5a 12005 Castelló de la Plana. Correu-e: fornervalls@gmail.com.

2. IRBio UB. Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. Correu-e: rosa.domenech@ub.edu.

3. IRBio UB i Departament de Dinàmica de la Terra i de l'Oceà, Facultat de Ciències de la Terra, Universitat de Barcelona. jmartinell@ub.edu.

Les comunitats biològiques estan constituïdes per poblacions de diferents espècies que interactuen entre elles, sovint formant complexes estructures ecològiques. Si bé és relativament elevat el nombre de treballs que han estudiat en el registre fòssil la depredació i la relació caçador-presa, mitjançant les marques que queden en les conques de la víctima, són menys freqüents els estudis sobre les relacions simbiòtiques en el passat.

Es descriu el gènere nou *Paleothyca* per la família Eulimidae i una espècie nova, *Paleothyca quinonarii* del Cretaci Inferior. Un segon exemplar de gasteròpode no ha pogut ser identificat a nivell taxonòmic baix, tot i que temptativament s'atribueix a la família dels eulímids.

És molt rar trobar una parella simbiòtica en el registre fòssil del Cretaci Inferior. Aquest treball permet estudiar-ne dos exemples, en els quals coincideixen l'edat (Albià) i l'hoste, *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884), un equinoïdeu irregular. És també extraordinària la troballa de conques fines de petits gasteròpodes cretacs, per la qual cosa resulta molt interessant el seu estudi.

S'ha identificat per primera vegada l'existència de gasteròpodes de la família dels eulímids a l'Albià inferior i es proposa que ja presentaven aquest hàbit de vida ectoparasit sobre equinoïdeus, similar a l'actual. Per tant, aquest estudi permet endarrerir fins al Cretaci Inferior el coneixement de relacions simbiòtiques entre equínids i gasteròpodes eulímids i es constata que la família ja estava representada a l'Albià.

Mots clau: *Ectoparasitisme, simbiosi, taxonomia, Gastropoda, Echinoidea, Albià, conca del Maestrat, conca Sud Ibèrica.*

Parasitism in echinoids from the Albian (Lower Cretaceous) of the Iberian mountains

Biological communities are made up of populations of different species that interact with each other, often forming complex ecological structures. Although studies of predation and the hunter-prey relationship in the fossil record, using the marks left on the victim's shells, is relatively abundant, investigation into symbiotic relationships in the past is less frequent. The new genus *Paleothyca* of the Eulimidae family and a new species, *Paleothyca quinonarii* from the Early Cretaceous, are described. A second gastropod specimen has not been identified at the low taxonomic level, although it is tentatively attributed to the Eulimidae family.

It is very rare to find a symbiotic pair in the Lower Cretaceous fossil record. This work allows us to study two examples, in which age (Albian) and the host *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884), an irregular echinoid, coincide. The discovery of such fine shells of small Cretaceous gastropods is also extraordinary and which makes this study so interesting.

The existence of gastropods of the eulimid family has been identified in the lower Albian for the first time and it is proposed that they already had an ectoparasitic echinoid life cycle, similar to the current one. Therefore, this study allows us to push back the presence of symbiotic relationships between echinoids and eulimid gastropods to the Lower Cretaceous and it is additionally confirmed that the Eulimidae family was already present during the Albian.

Keywords: *Ectoparasitism, symbiosis, taxonomy, Gastropoda, Echinoidea, Albian, Maestrat basin, South Iberian basin.*

En aquest treball s'estudien dos fòssils constituïts per dues parelles simbiòtiques amb la mateixa espècie-hoste, recol·lectats en dos jaciments diferents d'edat albiana (Cretaci Superior), a la part de llevant de la serralada Ibèrica, i separats 171 Km en línia recta. En concret, es tracta de dos espècimens de l'equinoideu *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884) cadascun dels quals presenta adherida la conquilla d'un gasteròpode, ambdues atribuïdes en principi a la família dels eulímids.

La identificació de parelles simbiòtiques a partir del seus esquelets no és freqüent en el registre paleontològic. El present estudi s'ha enfocat en la descripció dels fòssils, però en especial en la interpretació d'aquesta associació, tot tenint en compte les relacions simbiòtiques d'equinoderms i gasteròpodes conegudes en el passat (tant a partir de fòssils corporals com de bioerosives) i en l'actualitat.

Consideracions paleoecològiques

Les relacions interespecífiques en paleontologia

Les comunitats biològiques estan constituïdes per poblacions de diferents espècies que interactuen entre elles, sovint formant complexes estructures ecològiques. Aquestes interaccions són molt diverses i poden reportar beneficis a tots els individus implicats, o només als d'una espècie mentre que els de l'altra no es veuen afectats, o beneficis per a uns i perjudicis per als altres. La relació rep el nom general de simbiosi i els actors s'anomenen simbiòtics, si bé es parla d'hoste i simbiòtic quan hi ha una diferència notable de dimensions entre l'un i l'altre. La simbiosi pot ser obligada (quan una o les dues espècies de la parella no poden viure d'una altra manera) o facultativa. A més, es diferencia l'endosimbiosi (el simbiòtic viu a l'interior del cos de l'hoste) de l'ectosimbiosi (el simbiòtic viu o actua a l'exterior de l'hoste).

Els processos simbiòtics reben noms diferents (mutualisme, comensalisme, parasitisme) segons els guanys o les pèrdues que representen per als actors. Tanmateix, no sempre són completament independents i no sempre queden clars els guanys o perjudicis que reporten. D'aquesta manera, sovint resulta complex distingir entre comensalisme i parasitisme; per exemple, quan no podem assegurar el perjudici per l'hoste. Finalment, un altre tipus d'interacció seria la

depredació, on la relació entre individus és puntual, però fatal per a un dels implicats.

Aquestes diverses interaccions que es donen entre espècies que habiten un mateix ecosistema han estat molt estudiades tant en l'actualitat com en el registre fòssil. Tanmateix, l'oportunitat de la seua identificació en el passat geològic ha estat qüestionada (Zapalski, 2011). Certament, si en organismes vius no sempre es pot reconèixer amb seguretat el tipus de simbiosi que es presenta, encara resulta més difícil quan només s'hi disposa de fòssils. Els processos de fossilització, per exemple, impedeixen en general l'observació directa dels organismes que haurien compartit una relació simbiòtica en vida.

Cal disposar d'evidències conjuntes dels simbiòtics per poder concloure l'existència d'una relació simbiòtica entre organismes a partir del registre fòssil, siga en forma de fòssils corporals o de traces clares de l'activitat d'un simbiòtic associades a l'esquelet o a les parts preservades de l'altre.

Molts simbiòtics (la majoria de paràsits, per exemple) es caracteritzen per no posseir esquelet, de manera que no és freqüent trobar registre directe (corporal) de tots dos elements de la parella simbiòtica.

En el cas concret del registre fòssil, els processos tafonòmics dificulten la conservació de l'hoste i el paràsit junts. Tot i ser rars, des del Paleozoic s'han identificat casos de relacions simbiòtiques en què les restes d'ambdós simbiòtics han estat preservades conjuntament (per a referències bibliogràfiques, vegeu Boucot, 1990; Boucot & Poinar, 2010).

Als ecosistemes actuals, s'ha observat en molts casos que l'activitat simbiòtica deixa senyals a l'esquelet de l'hoste en forma de rascades, depressions, forats, solcs, etc., i n'hi ha alguns amb morfologies molt característiques (Martinell, 1989) pel que fa als ectosimbionts, o quistos en el cas dels endosimbionts. Aplicant de forma raonable els principis de l'actualisme i de l'uniformitarisme, aquestes estructures permeten deduir-ne el possible productor quan s'identifiquen en el registre fòssil (Harries & Ozanne, 1998). Així, Martinell & Domènech (2009) van poder atribuir els solcs observats en teques de coralls ahermatípics del Pliocè de la Mediterrània a l'activitat comensal de poliquets similars a l'espècie actual *Lumbrineris flabellicola*, tal com la descriuen Zibrovius et al. (1975). Algunes espècies actuals del gènere dels gasteròpodes marins *Thyca* poden deixar

traces sobre l'esquelet dels equinoderms, que Neumann & Wisshak (2009) van identificar en el registre fòssil, i descriure com la icnoespècie *Oichnus halo*, un orifici localitzat a la corona d'holasteroïdeus des del Campanià (Cretaci Superior) fins al Paleocè inferior. Recentment, Breton et al. (2017) han inclòs *O. halo* en l'icnogènere *Loxolenichnus*. Altres tipus d'estructures s'han interpretat com a evidències de parasitisme en invertebrats (Smith et al., 1988; Lezouet & Renard, 1998; Wisshak Neumann, 2006; Zapalski, 2007).

A part de posar en evidència la relació ecològica entre espècies, la presència de simbionts pot informar també dels hàbits de vida en el passat. Així per exemple, s'havia assumit generalment que la valva còncava de braquiòpodes del Paleozoic era la que estava en contacte amb el sediment (Lamont, 1934). Tanmateix, a partir de la presència de restes d'ectoparàsits en més de 500 braquiòpodes d'entre l'Ordovicià i el Devonià, Lescinsky (1995) va concloure que els braquiòpodes productíds vivien amb la valva convexa en contacte amb el sediment, contràriament al que s'havia dit fins aleshores.

Molts paràsits secreten quistos en els esquelets dels seus hostes, com per exemple alguns crustacis copèpodes. Radwańska & Radwański (2005) comparen els quistos produïts en l'hidrocorall *Stylaster* de l'illa de Tagula (Papua Nova Guinea) amb estructures similars descrites en el registre fòssil sobre closques majoritàriament d'equinoderms, i conclouen que els copèpodes paràsits ja existirien en el Juràssic Inferior.

Altres simbionts produeixen estructures de sobrecreixement i proporcionen així una evidència directa en el cas de la simbiosi d'organismes sèssils (Kleemann, 1994; Tapanila, 2008; Wilson et al., 2014).

També hi ha treballs sobre incrustacions *post mortem* (Zamora et al., 2018).

Finalment, la interacció ecològica més ben estudiada en el registre fòssil és la depredació, que molt sovint deixa rastres evidents en els esquelets de les preses. En ambients marins, per exemple, són clàssics els forats circulars (*Oichnus*) produïts per gasteròpodes carnívors, molt freqüents en conquilles de mol·luscs i d'altres invertebrats del registre fòssil (Bromley, 1981; Carriker, 1981; Kowalewski, 2004; Martinell et al., 2010; Nützel, 2021).

Relacions simbiòtiques amb equinoderms

Les diverses relacions simbiòtiques entre equinoderms i altres tàxons han estat estudiades a bastament

tant en l'actualitat com en el registre fòssil. En aquest darrer àmbit, s'han descrit interaccions amb grups tan diversos com foraminífers, anèl·lids, anemones de mar o gasteròpodes (per referències bibliogràfiques, vegeu Tapanila, 2008; Deline, 2008; Boucot & Poinar, 2010; Belaústegui et al., 2017). En tots els casos, les interaccions s'han pogut inferir a partir de les traces bioerosives o els sobrecreixements (quistos, per exemple) causats pels simbionts.

Pel que fa a la depredació, és ben sabut que alguns equinoderms (les estrelles de mar, per exemple) s'alimenten de gran varietat d'invertebrats (mol·luscs, altres equinoderms, etc.). Els equinoderms, però, també són presa habitual de crustacis, gasteròpodes i vertebrats. Estructures de depredació similars a *Oichnus* s'han citat àmpliament en les corones d'equínids del registre fòssil, i s'han atribuït principalment a l'activitat de gasteròpodes càssids (Gibson & Watson, 1989; Grun et al., 2013; Meadows et al., 2015; Forner et al., 2019).

Entre els vertebrats, els peixos són els principals depredadors actuals dels equinoderms (Meyer & Ausich, 1983; Smith, 1984; Baumiller & Gahn, 2002; Grun, 2016; Sievers & Nebelsick, 2018), però n'hi ha d'altres, com ara les tortugues, els ocells o les llúdriques marines (Nebelsick, 1998; Nebelsick & Kowalewski, 1999; Kowalewski & Nebelsick, 2003; Sievers et al., 2014). El registre de la depredació -tant actual com del passat- de peixos i altres vertebrats en crinoïdeus i ofiuroïdeus és identificable per la regeneració dels braços, en el cas que l'atac no haja estat letal (Baumiller & Stevenson, 2018), o bé si el depredador ha deixat marques prou clares de la seua activitat en les parts esquelètiques de la presa: teca, espines, braços, etc. (Wilson et al., 2016).

Parasitisme / comensalisme entre equinoderms i gasteròpodes

Les espècies de gasteròpodes paràsits actuals pertanyen principalment a les famílies Capulidae, Hipponicidae, Eulimidae, Epitonidae, Coralliophilidae, Pyramidellidae, Triphoridae i Cerithiopsidae (Nützel, 2021). En el cas dels paràsits d'equinoderms en general, però, es limiten bàsicament a la família Eulimidae (Caenogastropoda) (Fretter & Graham, 1982; Warén, 1984; Bouchet & Warén, 1986; Jangoux, 1987; Warén & Mifsud, 1990; Delongueville et al. 2011; Nützel, 2021),

amb algunes poques espècies de la família Pyramide-llidae (Roberston & Mau-Lastovicka, 1979). De fet, els eulímids són majoritàriament ectoparàsits que viuen a expenses dels equinoderms (holotúries, eriçons de mar, estrelles de mar). Els individus es fixen amb la probòscide al seu hoste de manera més o menys permanent. La majoria d'espècies d'eulímids són de conquilla petita i d'espira alta, brillant i extremadament llisa (*Vitreolina*, *Melanella*). Tanmateix, hi ha una variació considerable pel que fa a la morfologia de la closca: algunes espècies la presenten en forma de gorra (*Thyca*) mentre que en d'altres és turbiniforme (*Pelseeneria*), i també existeixen formes força ornamentades (*Goriella*). En concret, el gènere *Thyca* es caracteritza per les seues espècies ectoparàsites d'estrelles de mar. Les femelles adultes de *Thyca* spp. han reduït el peu ventral a un disc -permanentment fusionat amb els teixits de l'hoste- amb la boca en posició central i proveïda d'una probòscide que succiona l'aliment directament dels teixits de l'hoste (Combes, 2005; Neumann & Wisshak, 2009).

No es coneix amb certesa el nombre total d'espècies vivents d'eulímids, però segurament sobrepasa el miler (Souza et al. 2021). Existeix una extensa bibliografia amb descripcions de les relacions de parasitisme d'eulímids sobre equinoderms actuals, pràcticament tan nombrosa com espècies conegudes d'aquesta família (Warén, 1984; Nützel, 2021).

La primera relació simbiòtica entre gasteròpodes i equinoderms actuals fou descrita per Sarasin el 1887 (a Franc, 1968) qui va assenyalar el petit gasteròpode

Thyca (considerat per l'autor com un capúlid) com un ectoparàsit d'estrelles de mar (*Linckia* i *Stellaster*).

Les espècies d'eulímids *Pelseeneria minor*, *Vitreolina vitrea*, *Nanobalcis nana* i *Sabinella bonifacie* han estat descrites com a paràsits dels equinoïdeus *Arbacia lixula*, *Paracentrotus lividus*, *Psammechinus miliaris*, *Sphaerochinus granularis* i *Cidaris cidaris*, presents tant al Mediterrani com a la costa atlàntica de la península Ibèrica (Warén & Mifsud, 1990; Rodríguez et al., 2001; Delongueville et al., 2011; Gofas, 2011).

Tanmateix, les observacions directes de simbiosi de gasteròpodes i equinoderms en el registre fòssil són rares. Un dels exemples més ben coneguts i documentats és la interacció de gasteròpodes platiceràtids amb crinoïdeus del Paleozoic. Els platiceràtids són gasteròpodes de conquilla amb forma de casquet o lleugerament enrotllada que apareixen a corones de crinoïdeus des de l'Ordovicià fins al Permià. Aquests caragols es troben sobre o prop del periprocte del crinoïdeu, i tradicionalment s'ha interpretat com un cas de coprofàgia sense perjudici per a l'hoste (comensalisme) (Baumiller 2003; Nützel, 2021; Baumiller & Gahn, 2018). Per la seua part, Arendt (2012) va interpretar que gasteròpodes paràsits haurien estat els productors de les concentracions de petites depressions ovals (ovoides) observades en teques de crinoïdeus del Permià Inferior dels Cis-Urals (Rússia), ja que aquestes traces estan situades sempre a les vores de les plaques de la corona, dels braços i de la tija, on els teixits tous eren més accessibles.



FIGURA 1. Localització dels jaciments.

Outcrop locations.

Marc s geogràfic i geològic

El material estudiat procedeix de dos jaciments (Mas del Raconet i Barranquet del Cossi) d’edat albiana (Cretaci Superior), situats a la part de llevant de la serralada Ibèrica i separats per 171 Km en línia recta (Fig. 1).

El jaciment del Mas del Raconet es troba al terme municipal de Culla (l’Alt Maestrat, País Valencià). Els nivells de procedència de l’exemplar afloren dins de la subconca de la Salzedella, a la conca sedimentària del Maestrat, descrita per Salas & Guimerà (1996, 1997) i Salas et al. (2019). Aquesta part més oriental de la serralada Ibèrica, d’orientació NO-SE, entra en contacte amb la part sud de la serralada Costera Catalana, d’orientació NE-SO, per la qual cosa va estar definida com a “zona d’enllaç” per Guimerà (1984). Segons Forner et al. (2021), el nivell de recollecció pertany a la Fm. Escucha (Albià inferior). Dins de la mateixa subconca de la Salzedella, a 44 Km de distància, a Traiguera, la troballa d’ammonoïdeus va permetre assignar els nivells fòssilífers

marins a la biozona *Leymeriella tardefurcata* i a la part basal de *Douvilleiceras mammillatum* (Moreno-Bedmar et al., 2008), la qual cosa ha permès establir l’edat com Albià inferior.

El jaciment del Barranquet del Cossi està situat dins del terme de la Font de la Figuera (la Costera, País Valencià). S’inclou en la conca sedimentària Sud Ibèrica (Salas et al., 2001; 2010). Els sediments es dipositaren en un ambient marí costaner i formen part de la formació Calcàries, margues i gresos de Sàcaras (Salas et al., 2001: 164). Aquesta formació és concordant, des del punt de vista estratigràfic, amb la Fm. Escucha de la conca del Maestrat i la Fm. Montmell de la conca del Garraf (Moreno-Bedmar et al., 2017) (Fig. 2).

Material i mètodes

Material

L’estudi s’ha basat en dos espècimens exempts de matriu de l’equinoïdeu *Washitaster delgadoi* i els seus respectius gasteròpodes epibionts. Els fòssils es dipositen al Museu de la Universitat de València d’Història Natural (MUVHN), amb els números de registre MGVU - 39228 l’exemplar de Culla, i MGVU - 39229, el de la Font de la Figuera.

Tots dos jaciments es presenten en uns nivells de margues blanquinoses amb els fòssils alterats tafonòmicament i sense restes de les conques d’aragonita.

Al jaciment de Culla la diversitat taxonòmica és baixa. *W. delgadoi* és l’espècie dominant; se n’han obtingut una vintena d’exemplars mesurables al llarg de diverses visites. De tots ells, solament s’ha detectat la presència de gasteròpodes ectoparàsits en un únic exemplar. Com a fauna d’acompanyament, només es poden indicar fragments d’ostres i motlles interns d’alguns bivalves i gasteròpodes que no s’han pogut identificar. A més, s’hi va recollir un equinoïdeu regular, potser del gènere *Tetragramma* Agassiz, 1838, però l’estat de preservació no permet precisar més. També es va recol·lectar un únic fragment d’amonoïdeu (MGUV-39117) atribuïble al gènere *Beudanticeras* Hitzel, 1902, que assenyalava de forma significativa una edat de l’Albià inferior (Forner et al., 2021).

Al jaciment de la Font de la Figuera, que només ha estat prospectat en una única ocasió, la diversitat taxonòmica és una mica major. Entre els equinoïdeus, s’hi han identificat *Coenholectipus* sp. i *Tetragramma* sp. i

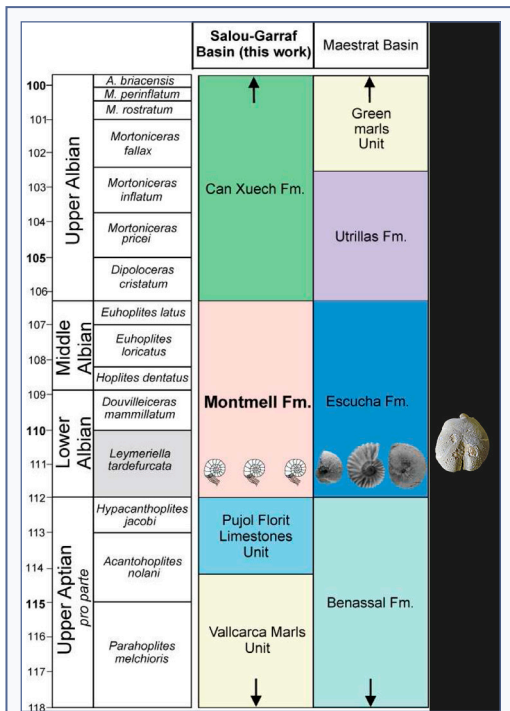


FIGURA 2. Columna estratigràfica per al jaciment de Culla (conca del Maestrat). Modificat de Moreno-Bedmar et al. (2017).

Stratigraphic column for the Culla outcrop (Maestrat basin). Modified from Moreno-Bedmar et al. (2017).

més varietat de motlles interns de mol·luscs que no pas al jaciment de Culla. Un dels motlles indeterminats de bivalve, que és el més freqüent, sembla el mateix que apareix a Culla.

Com que la conquilla de l'hoste de la parella simbiòtica de Culla (MGUV-39228) presentava signes de feblesa, trencament i abundants fissures, se li ha fet un procés de consolidació amb una dissolució al 2% de paraloid B72 en acetona. No ha estat necessari per al gasteròpode.

Mètodes

En la sistemàtica de l'hoste (Echinoidea) s'ha seguit a Kroh & Smith (2010) i també s'ha consultat Markov & Solovjev, 2002; Forner et al., 2021 i Smith & Kroh, 2022. Per a la identificació i sistemàtica dels simbiòtics (Gastropoda), s'ha seguit Bouchet & Warén (1985) i Souza et al. (2021).

Pel que fa als topònims, s'ha seguit l'Acadèmia Valenciana de la Llengua (2021). Les mesures s'han pres amb un peu de rei digital i totes les dimensions es donen en mm, i s'han arrodonit a dècimes de mil·límetre. Els angles s'han pres amb un transportador d'angles *Powerfix* i es donen en graus sexagesimals. Les mesures dels simbiòtics i les fotos de la Fig. 4D i E s'han pres amb un microscopi digital, Edge, Dino-Lite. La resta de fotografies s'han pres amb una càmera digital Olympus TG-6.

Descriptiva i Sistemàtica

Fílum ECHINODERMATA

Classe ECHINOIDEA Leske, 1778

Cohort IRREGULARIA Latreille, 1825

Superordre ATELOSTOMATA Zittel, 1879

Ordre SPATANGOIDA L. Agassiz, 1840

Família TOXASTERIDAE Lambert, 1920

Gènere *Washitaster* Lambert, 1927

Espècie tipus *Hemiaster riovostae* (Adkins, 1920), per designació original

Espècie *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884)

Fig. 3 i 4.

1884 *Enallaster delgadoi* de Loriol: 619, Pl. 34, fig. 1-4.

1887 *Enallaster delgadoi* de Loriol: 377-378, Pl. 16, fig. 4-5.

1888 *Enallaster delgadoi* de Loriol: 87, Pl. 16, fig. 1-4.

2001 *Heteraster delgadoi* (de Loriol); Villier: 136, fig. 3.26 (amb extensa sinonímia).

2021 *Washitaster delgadoi* (de Loriol); Forner et al.: 133, figs. 4-8 i 9F (amb extensa sinonímia).

2022 *Washitaster delgadoi* (de Loriol); Navarro et al.: fig 2.

Holotip: segons Villier (2001) el lectotip designat per Rey (1972) com l'exemplar figurat per de Loriol (1888: pl. 16-1) es conserva a la col·lecció del Servei Geològic de Portugal, a Lisboa.

Localitat tipus: Varzea, Sintra (Portugal).

Distribució estratigràfica: Albià amb certesa.

Distribució geogràfica: península Ibèrica, Egipte i Àsia Menor.

Diagnosi: Corona en forma de cor amb un solc profund en l'ambulacre imparell, que escota la part anterior (Fig. 3A i 4A-B). Diverses feixes de parafascioles i ortofascioles laterals entre el final dels pètals i l'àmbit. Distintius tubercles primaris dispersos sobre els interambulacres de la superfície apical que, a diferència de la resta, són notablement de major mida i amb arèola excavada (Fig. 4A). Aquests tubercles majors són perforats, crenulats i amb un anell escrobicular de granulació mil·liària. Sistema apical amb quatre gonoporus, posterior al centre i semietmolític; la placa madrepòrica té ocupada tota la superfície per hidroporus, és molt major que la resta de plaques genitals i sobre elevada respecte al nivell d'aquestes, separa les plaques posteriors genitals però no les oculars (Fig. 3B). L'ambulacre III té parells de porus heterogenis, llargs i curts, que segueixen quatre alineacions en sentit longitudinal. Les dues branques de parells de porus dels ambulacres anteriors són molt asimètriques entre elles. La columna anterior, que presenta moltes menys plaques que la posterior, està conformada per un parell d'isoporus molt menuts, circulars i pròxims entre si; la columna posterior té anisoporus separats entre ells per més distància, subconjugats; els porus interiors són ovalats i molt més curts que els exteriors, que són allargats i rectes. Les branques dels ambulacres parells posteriors també són asimètriques entre elles. Periprocte transvers, situat a la part posterior al cap d'amunt de la zona truncada. Peristoma pentagonal, excèntric, cap endavant.

Descripció: es remet als treballs originals de de Loriol (1884; 1887; 1888) i a la revisió recent de Forner et al. (2021) (Fig. 3, Taula 1).

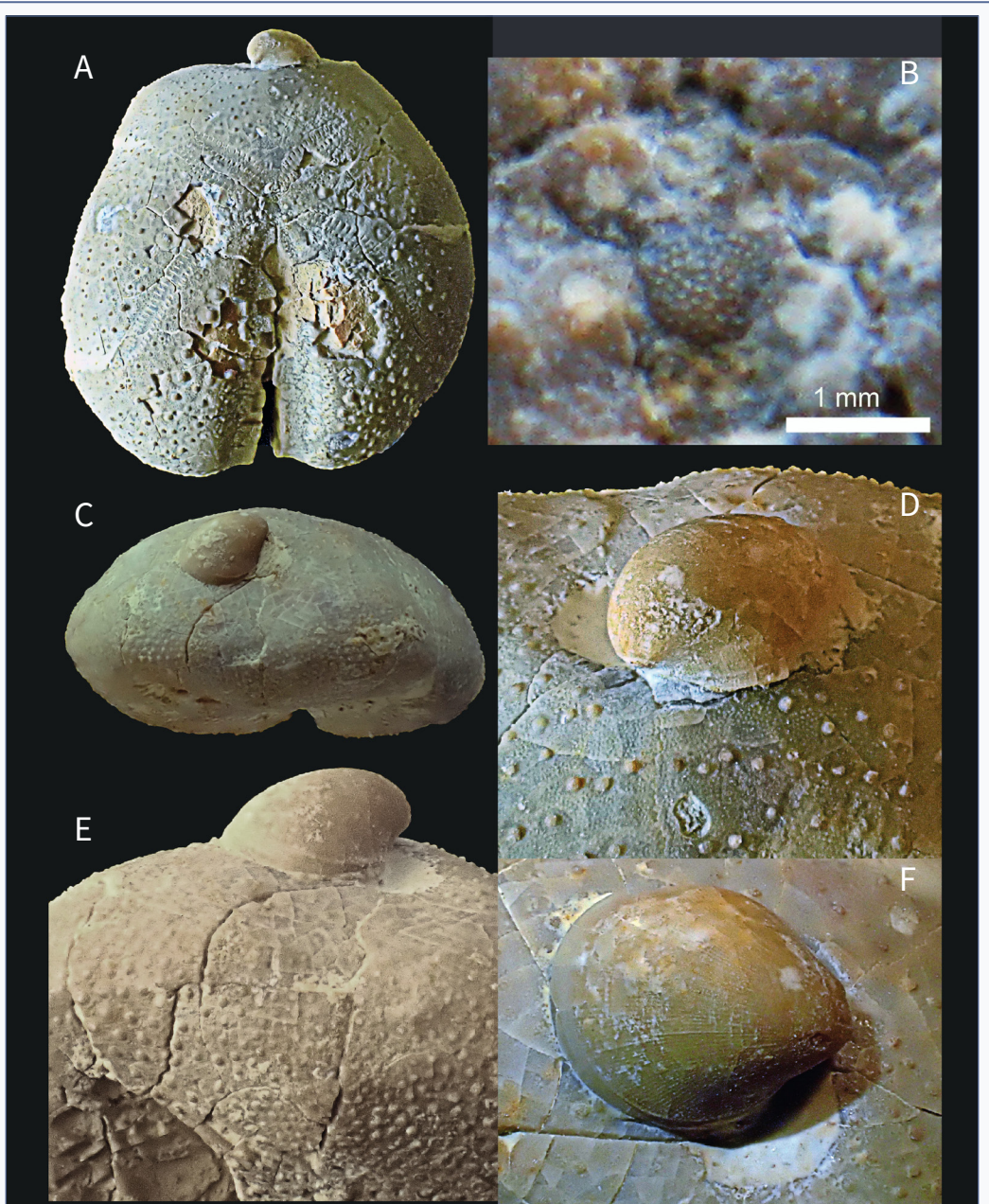


FIGURA 3. Parella simbiòtica MGUV-39228 de l'Albià de Culla (conca del Maestrat). Hoste: *Washitaster delgadoi* (de Loriol. 1884); L: 26,8 mm (Echinoidea). Simbiont: *Paleothyca quinionarii* sp. nov., L: 5 mm (Gastropoda) **A:** Vista apical (invertida) de l'hoste i lateral esquerra del simbiont. **B:** detall del sistema apical de *W. delgadoi*. **C:** vista posterior de l'hoste i dorsal angular del simbiont. **D:** vista lateral esquerra de *P. quinionarii* sp. nov. **E:** detall en vista lateral dreta del simbiont sobre el periprocte de l'hoste. **F:** vista dorsal de *P. quinionarii* sp. nov., on s'aprecia la decoració radial.

Symbiotic pair MGUV-39228 from Albian de Culla (Maestrat basin). Host: *Washitaster delgadoi* (de Loriol. 1884); L: 26.8 mm (Echinoidea). Symbiont: *Paleothyca quinionarii* sp. nov., L: 5 mm (Gastropoda). **A:** Apical (inverted) view of the host and left side of the symbiont. **B:** detail of the apical system of *W. delgadoi*. **C:** posterior view of the host and angular dorsal of the symbiont. **D:** left side view of *P. quinionarii* sp. nov. **E:** detail in right side view of the symbiont on the periprocte of the host. **F:** dorsal view of *P. quinionarii* sp. nov., where the radial decoration is appreciated.

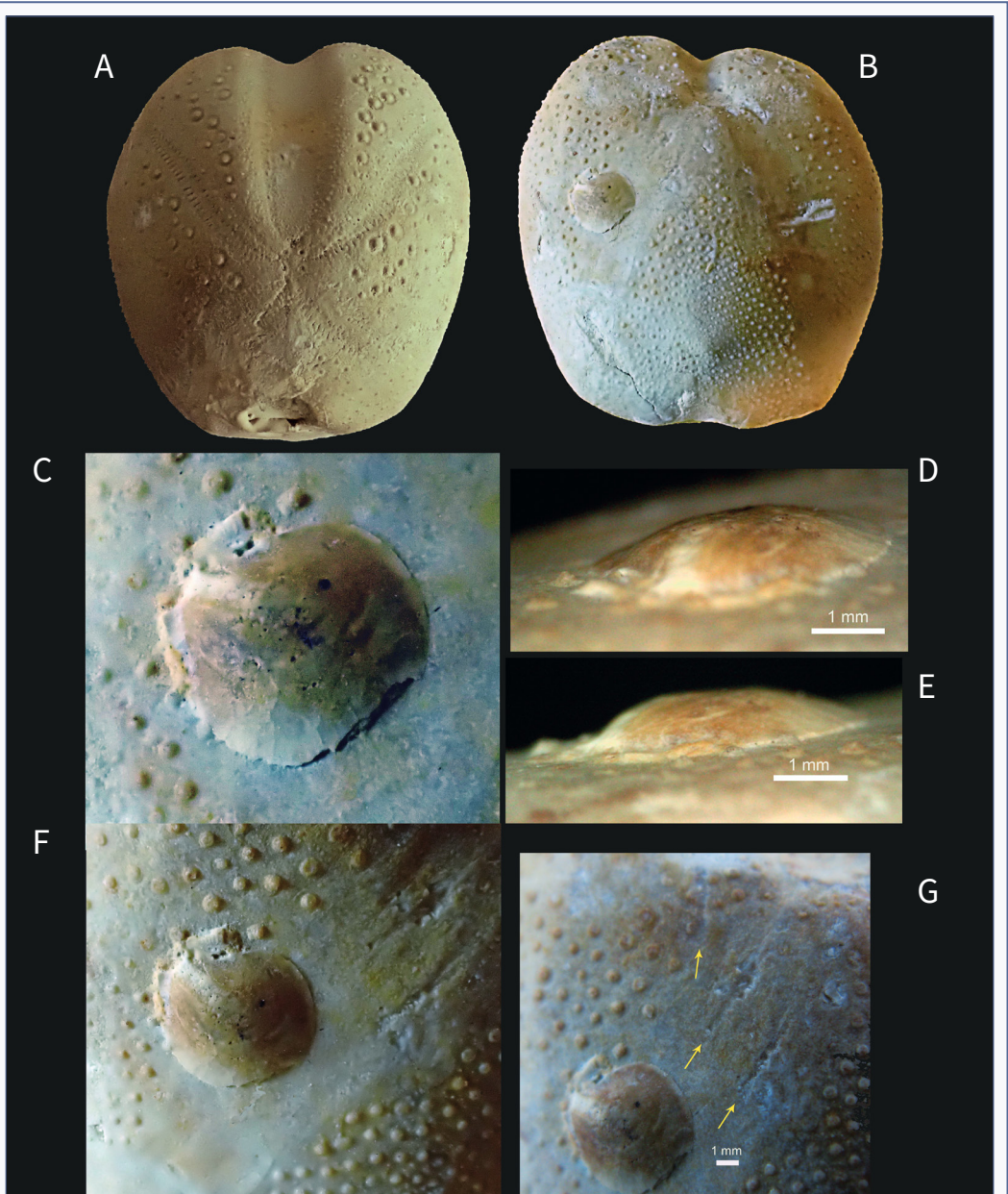


FIGURA 4. Parella simbiòtica MGUV-39229 de l'Albià de la Font de la Figuera (conca Sud Ibèrica). Hoste *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884); L: 30,3 mm. Simbiòtic: Gastropoda; L: 4,5 mm. **A:** vista apical de *W. delgadoi*. **B:** vista oral de l'hoste i dorsal del simbiòtic sobre ambulacra I de l'hoste. **C:** vista dorsal angular esquerra del simbiòtic. **D:** vista anterior lateral de l'hoste. **E:** vista lateral esquerra del simbiòtic. **F:** detalls del simbiòtic ocupant amb la part anterior part de l'interambulacra 1 (àrea tuberculada). **G:** Vista dorsal del simbiòtic i possibles marques sobre l'hoste. Les fletxes grogues senyalen l'inici de les marques.

Symbiotic pair MGUV-39229 from Albian of la Font de la Figuera (South Iberian basin). Host *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884); L: 30.3 mm. Symbiont: Gastropoda; L: 4.5 mm. **A:** apical view of *W. delgadoi*. **B:** oral view of the host and dorsal view of the symbiont on ambulacra I of the host. **C:** left angular dorsal view of the symbiont. **D:** Front side view of the guest. **E:** left side view of the symbiont. **F:** details of the symbiont occupying with the anterior zone part of interambulacra 1 (with tubercles). **G:** Dorsal view of the symbiont and possible markings on the host. Yellow arrows indicate the beginning of the marks.

Mesures	Ex. Culla MGUV39228	Ex Figuera MGUV39229	Mostra Culla				
			Mitjana	DE	n	Màx.	Mín.
L	26,8	30,3	26,23	5,35	17	39,3	13,7
A	26,5	28,1	23,86	4,03	14	29,7	13,3
H	12,0	18,4	15,08	2,78	14	18,5	7,7
Ppm	18,7	22,3	20,19	4,20	10	30,9	15,9
Ppt	6,5		7,20	1,07	13	9,3	5,1
Psa	12,3	10,7	11,57	1,94	11	15	8
PMA	15,6	18,0	16,68	2,79	12	23	12,1
H/L	0,45	0,61	0,59	0,04	12	0,65	0,54
A/L	0,99	0,93	0,94	0,03	11	1,01	0,90
Ppm/L	0,70	0,74	0,72	0,03	10	0,79	0,68
Ppt/H	0,54		0,46	0,06	11	0,57	0,39
PMA/L	0,58	0,59	0,60	0,06	12	0,68	0,47
Psa/L	0,46	0,35	0,41	0,04	11	0,47	0,34
aal1	14,9	22,4	17,66	2,14	11	21,3	14,5
aal2	8,4	10,8	9,15	1,58	11	12,8	7,3
aal5	12,4	13,3	15,55	1,86	11	18,9	12,7
aE	7,2	6,1	6,12	1,56	13	10,6	4,3
A°P		76	74,07	6,28	13	83,9	58
A° pl-pV	98,9	92,1	98,76	4,09	11	103	89,1
A° pII-pIV	81,6	77,8	74,50	6,06	11	84,5	64,9
LpI	6,6	7,2	7,23	1,38	13	10,2	5
LpII	12,8	14,5	13,35	2,93	13	20,4	8,7
LpIII	13,8	18,9	15,01	2,70	11	19,6	11,1
DrAI	11,6	12,2	12,96	2,56	13	18	8,2
DrAII	17,4	18,4	16,62	3,47	13	23,8	10,4
DrAIII	16,7	19,7	16,61	3,56	12	24,4	11,8
LpI/DrAI	0,57	0,59	0,56	0,09	13	0,76	0,45
LpII/DrAII	0,74	0,79	0,80	0,06	13	0,92	0,72
LpIII/DrAIII	0,83	0,96	0,89	0,06	11	0,97	0,80
aPI	3,3	3,5	3,79	0,48	13	4,6	3
aPII	3,0	3,5	3,23	0,51	13	3,7	1,9
aPIII	4,8	5,7	4,99	0,61	11	5,9	3,9
hpm		3,1	3,40	0,57	2	3,8	3
apm		3,7	4,13	0,40	3	4,6	3,9
hpm/apm		0,84	0,80	0,04	2	0,83	0,77
LpI/LpII	0,52	0,50	0,56	0,08	12	0,71	0,45

TAULA 1. Mesures dels hostes *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884), de l'Albia de Culla (conca del Maestrat), exemplar MGUV-39228; i de la Font de la Figuera (conca Sud Ibèrica), ex. MGUV-39229. DS: desviació estàndard. n: nombre d'exemplars de la mostra mesurats. Màx.: valor màxim de la mostra. Mín.: valor mínim de la mostra. L: longitud de la corona. A: amplada. H: alçada. Ppm: distància de la vora posterior del peristoma al marge posterior de la corona. Ppt: distància de la vora inferior del periprocte a la base. Psa: distància del sistema apical (gonoporus posteriors) al marge posterior de la corona. PMA: distància de la màxima amplada respecte al marge posterior. aal1: amplada a l'àmbit de l'interambulacre 1. aE: amplada de l'escotadura anterior. A°P: angle de la part posterior respecte la base. A°pi-pV: angle entre l'eix del pètal I i el V. LpI: longitud del pètal I. DrAI: distància radial de l'ambulacre I fins a l'àmbit. aPI: amplada màxima del pètal I. hpm: altura del peristoma (eix de simetria). apm: amplada del peristoma. Els valors de la mostra de Culla s'han pres de Forner et al., 2021.

Dimensions of the *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884), of the Albanian from Culla (Maestrat basin), specimen MGUV-39228; and la Font de la Figuera (South Iberian basin), sp. MGUV-39229. Mitjana: mean. DS: standard deviation. n: number of specimens of measured sample. Max: maximum value of the sample. Min.: minimum value of the sample. L: length of the test. A: width. H: height. Ppm: distance from the posterior edge of the peristome to the posterior margin of the test. Ppt: distance from the lower edge of the periproct at the base. Psa: distance from the apical system (posterior gonopores) to the posterior margin of the test. PMA: distance from the maximum width with respect to the posterior margin. aal1: width in the ambitus of interambulacrum 1. aE: width of the anterior groove. A°P: angle from the posterior side to the base. A°PI-PV: angle between the axis of the petal I and the petal V. LpI: length of petal I. DrAI: radial distance of the ambulacrum I to the ambitus. aPI: maximum width of petal I. hpm: peristome height (symmetry axis). apm: width of the peristome. The values of the sample of Culla have taken from Forner et al., 2021.

Filum MOLLUSCA
 Classe GASTROPODA Cuvier, 1795
 Subclasse CAENOGASTROPODA Cox, 1960
 Ordre LITTORINIMORPHA Golikov
 & Starebogatov, 1975
 Superfamília VANIKOROIDEA Gray, 1840
 Família EULIMIDAE Philippi, 1853
 Gènere *Paleothyca* gen. nov.

Espècie tipus: *Paleothyca quinionarii* sp. nov.

Gènere gramatical: femení.

Etimologia: Del mot grec *palaiós*, que significa “vell, antic” i per referència al gènere actual *Thyca*, del que podria ser-ne antecessor.

Distribució: Només es coneix de l’Albià de la serralada Ibèrica.

Diagnosi: Conquilla molt petita, cònica, en forma de casquet, molt prima, d’obertura oval i amb l’apex enrotllat. Ornamentació radial de còstules.

Diagnosis: *Very small, conical shell, in the shape of a cap, very thin, with an oval opening and a coiled apex. Radial ornamentation of ribs.*

Les principals característiques conquiològiques que permeten agrupar les diferents espècies en la família dels eulímids es basen en la composició de la closca i en la protoconquilla. Cap d’aquests trets s’ha pogut estudiar en els exemplars considerats. Tanmateix, *Thyca* és l’únic gènere de conquilla amb forma de casquet descrit fins ara dintre els eulímids actuals i

fòssils. Les espècies actuals de *Thyca* són de morfologia i dimensions molt semblants als nostres exemplars. La principal diferència correspon a l’ornamentació que presenten, formada per uns amples cordons molt ben marcats. El nostre exemplar és molt similar al dibuixat per Sarasin i figurat a Franc (1968), també un paràsit d’equinoderms. Per aquests motius, proposem incloure les dues formes estudiades en un nou gènere que anomenem *Paleothyca*, representant cadascuna d’elles una espècie diferent.

Gènere *Paleothyca*

Paleothyca quinionarii sp. nov.

Fig. 3A i C-F.

Holotip: MGVU-39228, dipositat al Museu de la Universitat de València d’Història Natural (MUVHN), situat a Burjassot (l’Horta Nord). És l’únic exemplar disponible.

Localitat tipus: Mas del Raconet, Culla (l’Alt Maestrat, País Valencià). Conca sedimentària del Maestrat.

Estrat tipus: Albià inferior. Fm. Escucha. Biozona *Leymeriella tardefurcata* i base de *Douvilleiceras mamillatum*.

Etimologia: es dedica a Sergio Quiñonero-Salgado, malacòleg, pel seu treball d’investigació i descripció dels gasteròpodes ibèrics.

Diagnosi: com el gènere.

Diagnosis: *As for genus.*

Descripció: Conquilla molt petita, cònica, en forma de casquet, molt prima, d’obertura oval i amb l’apex enrotllat; no s’observa la protoconquilla; ornamentació formada per una cinquantena de fines còstules radials lleugerament granulades. La longitud antero-posterior (L) de la conquilla és de 5 mm; l’amplada A = 4,3 mm; i l’alçada H = 2,3 (Taula 2). L’índex A/L és de 0,86, denota un contorn de la conquilla moderadament allargat, ovalat. L’índex H/L = 0,46. El punt més alt de la conquilla se situa al voltant del terç anterior respecte a la longitud.

L’exemplar estudiat apareix adherit sobre el peri-procte a la corona de l’equínid infàunic *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884) (Fig. 3C i F).

Diferència amb altres espècies pròximes: no s’ha descrit anteriorment cap espècie semblant al Cretaci Inferior.

Description: *Shell very small, conical, cap-shaped, very*

Mesures	Culla	Font Figuera
Dimensions	MGUV39228	MGUV39229
L antero posterior	5	4,5
A amplada	4,3	4,4
H alçada	2,3	0,83
A/L	0,86	0,98
H/L	0,46	0,18

TAULA 2. Mesures dels simbionts, *Paleothyca quinionarii* sp. nov. de l’Albià de Culla (conca del Maestrat), exemplar MGVU-39228; i el gasteròpode indeterminat de l’Albià de la Font de la Figuera (conca Sud Ibèrica), ex. MGVU-39229. L: longitud antero-posterior de la conquilla. A: amplada. H: alçada.

Dimensions of the symbionts, *Paleothyca quinionarii* sp. nov. from the Albian of Culla (Maestrat basin), specimen MGVU-39228; and the indeterminate gastropod of Albian of la Font de la Figuera (South Iberian basin), sp. MGVU-39229. L: antero-posterior length of the shell. A: width. H: height.

thin, oval-opening and with a coiled apex; the protoconch is not observed; ornamentation consisting of about fifty lightly granular fine radial ribs. The antero-posterior length (L) of the shell is 5 mm; width A = 4.3 mm; and height H = 2.3 (Table 2). The A/L index is 0.86, denoting a moderately elongated, oval shell outline. H/L index = 0.46. The highest point of the shell is around the previous third with respect to the length.

The specimen studied is attached on the periproct to the test of the infaunal echinoid *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884) (Fig. 3C and F).

Família EULIMIDAE ? Philippi, 1853

Fig. 4

Material: MGVU-39229.

Localitat: Barranquet del Cossi, la Font de la Figuera (la Costera, País Valencià). Conca sedimentària Sud Ibèrica.

Estrat: Albià inferior; Fm. Sàcaras.

Descripció: Conquilla molt petita, subcircular, aplanada, molt prima, lleugerament asimètrica, amb l'apex desplaçat cap a l'esquerra respecte a l'eix antero-posterior (Fig. 4C i F); en vista lateral (Fig. 4E), el punt de

més alçada no s'aprecia, de forma clara, a la part anterior; la carena dorsal és quasi plana al centre i cau en pendent suau cap als extrems, amb un poc més de pendent cap al marge anterior. No s'observa la protoconquilla. La conquilla sembla llisa, encara que a la part posterior s'insinua el final de diverses còstules radials. La longitud antero-posterior (L) de la conquilla és de 4,5 mm; l'amplada A = 4,4 mm; i l'alçada H = 0,98 mm (Taula 2). Els índexs A/L = 0,98 i H/L = 0,18 caracteritzen una conquilla quasi tan ampla com llarga i força aplanada.

El gasteròpode està adherit a la corona de l'equinid infàunic *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884), concretament a la superfície oral sobre l'ambulacre I, que és nu de tubercles i lleugerament enfonsat, encara que la part anterior de la conquilla ja ocupa zona de l'interambulacre 1, que disposa de tuberculació (Fig. 4B i D).

Es diferencia aquest gasteròpode fàcilment de *Paleothyca quinonarii* sp. nov, perquè té la conquilla circular molt baixa (H/L = 0,18) i la decoració poc evident, mentre que *P. quinonarii* té la conquilla allargada, més alta (H/L = 0,46), cònica, amb l'apex en posició anterior i amb còstules radials evidents.

L'estat de conservació no permet avançar més en la seua classificació, a l'espera de la troballa de nous exemplars.

Nota. Els caràcters conquiològics de l'exemplar estudiat no permeten una identificació a nivells taxonòmics baixos. Els gasteròpodes paràsits en equinoderms pertanyen quasi en exclusiva a la família Eulimidae, amb algunes poques espècies de la Pyramidellidae. La interpretació que aquí es fa de la relació simbiòtica entre el gasteròpode i l'equinoïdeu permet limitar la identificació a aquests dos grups i, entre ells, temptativament a la família dels eulímids basant-se en la morfologia general de la conquilla.

Paleoecologia: les parelles simbiòtiques

A la parella simbiòtica de Culla (MGUV-39228), l'índex entre la longitud de l'hoste i la longitud del simbiot és de 0,19 (Taula 3). Per tant, queda justificat que al de majors dimensions (*W. delgadoi*) l'anomenem hoste i al notablement més menut simbiot (*Paleothyca quinonarii* sp. nov.). El gasteròpode simbiot es troba enganxat al marge posterior, a la part superior però per sota de la vora superior, de la superfície apical de l'equinoïdeu, tot just al damunt del periprocte (Fig.

Parella simbiòtica	MGUV-39228	MGUV-39229
Longitud hoste: LH	26,8	30,3
Longitud simbiot: LS	5	4,5
Índex LS/LH	0,19	0,15
Localització simbiot a l'hoste	Posterior	Sup. oral
Distància marge anterior de l'hoste	25,9	13,6
Distància marge posterior de l'H	0,5	12,2
Distància marge dret de l'H	10,6	4,5
Distància marge esquerre de l'H	12,1	19,6

TAULA 3. Mesures de les parelles simbiòtiques. MGVU-39228: hoste *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884), simbiot *Paleothyca quinonarii* sp. nov. de l'Albià de Culla (conca del Maestrat). MGVU-39229: hoste *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884), simbiot gasteròpode indeterminat de l'Albià de la Font de la Figuera (conca Sud Ibèrica). L: longitud. H: hoste. S: simbiot.

Dimensions of symbiotic pairs MGVU-39228: Host *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884), Symbiont *Paleothyca quinonarii* sp. nov. from the Albian of Culla (Maestrat basin). MGVU-39229: Host *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884), Indeterminate symbiont gastropod from the Albian of la Font de la Figuera (Sud Iberian basin). L: length. H: host. S: symbiont.

3C-F), però sense tapar-lo completament, deixant l'obertura practicable en quasi la seua meitat. L'anus és notablement més menut en els equínids que el conjunt del periprocte i manquen totes les plaques soltes que l'envoltarien. Aquestes plaques soltes només fossilitzen de forma extraordinària, perquè únicament estan unides per matèria orgànica i es desarticulen de forma ràpida després de la mort de l'individu. La situació del simbiont no impediria, doncs, l'expulsió dels excrements. La posició del gasteròpode està en un angle de 45° respecte a l'eix transversal i la seua part anterior encara al marge superior del periprocte. Un altre element remarcable, atès que *P. quinonarii* té una certa alçada (2,3 mm; Taula 1), és que la posició d'adherència és ideal per no suposar gens de resistència al moviment de l'hoste ni patir, ell mateix, la resistència del sediment. *W. delgadoi* vivia enterrat (uns pocs centímetres) en el substrat moll, fangs, dels quals s'alimentava destriant la matèria orgànica que s'hi trobava. Es movia a través del mateix substrat, no sortia mai a la superfície. El simbiont no sobresurt de l'alçada de l'hoste. No és visible en la vista anterior, que és la frontal en el sentit de la marxa (Fig. 3C). Els equinoïdeus irregulars, de simetria bilateral, tenen una direcció de desplaçament establerta per l'eix AIII-IaV, que passa pel peristoma (on és la boca), al davant, i el periprocte, on està inclòs l'anus, al darrere.

La parella simbiòtica de la Font de la Figuera (MGUV-39229) presenta l'índex LS/LH=0,15 (Taula 1). L'hoste és un poc més gran, el simbiont un xic més menut que l'altre exemplar estudiat. La posició que ocupa el gasteròpode, sobre el cos de el *W. delgadoi*, és en la superfície oral, en la part dreta, en el sentit de la marxa de l'hoste, lleugerament posterior, la majoria del cos està situat al damunt de l'ambulacre I. En vida de l'hoste, el simbiont estaria cap per avall, invertit: la conquilla sobre el sediment i el cos cap amunt enganxat a l'hoste. El gasteròpode està en posició transversal respecte l'eix de simetria de *W. delgadoi*, uns pocs graus girat en sentit horari; la part anterior apunta cap enfora, cap al marge lateral esquerre de l'equínid, en posició de vida. Es troba col·locat damunt de l'ambulacre I, només la part anterior del caragol ocupa una zona de l'interambulcre 1. Els ambulacres de *W. delgadoi*, en la part adapical, resten nus, no presenten tubercles (no disposen per tant d'espines) i són zones més accessibles. Però el simbiont ocupa, amb la part anterior del seu cos, una

zona de l'interambulcre 1 on havia d'haver eliminat uns pocs tubercles i les pues corresponents (Fig. 4C) si volia aconseguir l'efecte ventosa sobre la corona de l'equínid. En aquest cas, per tant, el simbiont hauria causat a l'hoste un moderat perjudici.

Tot i que els ambulacres posteriors (AI i AV) estan molt lleugerament deprimits i el plastró és convex i sobresurt, el simbiont depassa la corona i oferiria per tant una certa resistència a la marxa (molt poca perquè és molt pla: l'alçada no arriba a un mm). Si fos tan alt com *P. quinonarii* sp. nov., la posició que ocupa seria problemàtica, ja que oferiria resistència al substrat en desplaçar-se l'hoste. Tanmateix, aquest gasteròpode presenta molt poca alçada (0,83 mm), està fixat en una zona lleugerament deprimida de l'hoste i, a més, per damunt encara hi ha les fines espines, per la qual cosa s'ha de concloure que no oferiria gaire o quasi gens de resistència al desplaçament per dins del substrat. Per altra banda, el lloc on està situat no podia dificultar en absolut l'alimentació de l'hoste.

En el mateix ambulacre I on es troba el gasteròpode, més a prop del peristoma, s'observen dues subtils marques excavades en la corona de l'hoste, semblants entre elles (Fig. 4B, F i G). Són uns reguerons de poca fondària, estrets, orientats cap a la boca de l'hoste, seguint l'eix de l'ambulacre, que queden en perpendicular a l'orientació antero-posterior que ocupa ara el simbiont i a escassa distància d'ell. La longitud de les excavacions és inferior a la longitud del gasteròpode. A un terç d'un dels dos extrems (estan capiculats) hi ha dos enfonsaments un poc més profunds, de contorn vagament circular i de diàmetre major que el regueró. Hi ha una tercera marca de tipologia semblant, ja dins de la zona de l'interambulacre 1, amb disposició paral·lela a l'eix de simetria de l'hoste i a uns 45° en sentit anti-horari respecte a les altres dues. A diferència d'elles, no és tan recta perquè es va ajustant a l'espai lliure entre els tubercles. En tot cas, aquestes marques són molt lleus i no tenim elements per afirmar que pogueren ser produïdes pel simbiont en aferrar-se a l'hoste en posicions ocupades anteriorment. Si ho fossen, indicaria que tenia capacitat per fer canvis de posició.

Discussió

No és freqüent la presència de parelles simbiòtiques en el registre fòssil. En els exemples estudiats, la troballa resulta especialment singular per dos

motius principals. Primerament, les conquilles dels gasteròpodes simbionts són fines i delicades. En segon lloc, resulta més improbable disposar de dues parelles amb coincidència d'hoste i de nivell estratigràfic, de dues conques sedimentàries diferents però relativament pròximes (ambdues al llevant de la serralada Ibèrica).

La classificació de l'hoste no ha ofert dubtes. Es tracta de dos exemplars adults de bona mida, i en ambdós casos s'han pogut apreciar els caràcters diagnòstics principals de l'espècie *W. delgadoi*: tubercles més grans als interambulacres apicals (Fig. 4A), bandes de fascioles laterals, sistema apical semietmolític (Fig. 3B), i porus minúsculs i esparsos en la branca anterior dels ambulacres anteriors. Les mesures absolutes i els índexs calculats (Taula 1) de tots dos hostes també encaixen amb les dades de la mostra del jaciment de Culla, preses del treball de Forner et al. (2021). L'únic fet remarcable és que l'exemplar de Culla és un poc més baix que l'interval de la mostra (que no és molt gran), però és possible que aquest haja patit una certa compressió en sentit apical-oral. Totes les altres dades (mesures i índexs) s'acosten a la mitjana i, en tot cas, estan dins de la variació que presenta la mostra i encaixen en la variabilitat intra-específica. El fet que els hostes presenten les mesures normals de l'espècie permet inferir que no es van veure seriosament afectats per l'ectoparàsit, si més no pel que fa al creixement.

Respecte als gasteròpodes, de morfologia relativament semblant, han d'estar emparentats a un cert nivell taxonòmic. La posició dels exemplars sobre les teques dels equinoïdeus, les característiques conquiològiques i les inferències paleoecològiques comentades n'assenyalen un comportament ectoparàsit. Aquestes troballes ens aporten informació que, almenys des de l'Albià, el tàxon ja havia adquirit el mode de vida com a paràsit de la classe dels equinoïdeus. Entre els gasteròpodes actuals, pràcticament només els eulímids tenen aquest comportament i, entre ells, el gènere *Thyca* és el que presenta una morfologia conquiològica més propera als estudiats, alhora que es coneix la seua forma de vida com a paràsit d'asteroïdeus.

Les posicions que ocupen els simbionts en ambdós equinoïdeus són molt favorables per no haver ofert resistència a la marxa de l'hoste a través del substrat. Un cop morts, l'enterrament hauria estat ràpid, com ho evidencien tant la bona conservació de les teques

dels equinoïdeus com el fet que els gasteròpodes hi van romandre adherits. En tot cas, els simbionts ja havien d'estar enganxats de manera forta als hostes per resistir el moviment a través del substrat i com ho demostra el fet que han superat en aquesta posició tot el procés de fossilització (uns 110 Ma). De fet, la base dels eulímids actuals actua com un disc succionador fixat sobre l'hoste i això podria afavorir el manteniment de la fixació *post-mortem*. S'ha descrit la icnoespècie *Oichnus halo* per les perforacions circulars que realitzen gasteròpodes paràsits sobre els equinoderms (Newman & Wisshak, 2009). En l'actualitat, s'ha observat com *Thyca crystallina* erosiona la teca de l'estrella de mar *Linckia laevigata* i produeix aquesta traça circular. En els casos que ens ocupen, l'existència de les conquilles impedeix comprovar la presència d'aquesta perforació. Aquest seria l'element definitiu per afirmar la relació simbiòtica, però en els jaciments tampoc no s'ha observat cap exemplar d'equínid amb aquesta perforació.

L'absència de perforació no vol dir pas que el gasteròpode no s'alimentés dels teixits de l'equinoïdeu, ja que perforar la teca no n'és condició imprescindible. Tanmateix, s'obrin també altres opcions per explicar l'associació, que s'aproparia més a un cas de comensalisme. Els avantatges més comuns són l'alimentació i/o la protecció. En el cas de *P. quinonarii*, el gasteròpode estava fixat tot just sobre el periprocte i això podria indicar un hàbit copròfag. És però aventurat assegurar-ho quan hom disposa d'un sol exemplar. L'exemplar de l'altra espècie està situat en canvi prop del peristoma. Aquesta posició beneficiaria un hàbit alimentari suspensívor en funció del flux d'aigua més rica en nutrients generat per l'hoste per respirar. A més, el fet que l'hoste romangués enterrat a uns 10 cm de fondària minoraria els perills de la fauna que resta exposada a la superfície.

Quant a l'exemplar de la Font de la Figuera, l'hoste presenta unes marques molt subtils (Fig. 4F i G), però no són prou evidents per concloure que les va produir el simbiont. S'han descrit per si al futur es poden comparar amb més material. Caldria trobar més fòssils amb marques similars que seguisquen un patró regular i identificable.

Queden encara moltes qüestions per resoldre, com ara la composició original de les conquilles dels gasteròpodes (calcita i/o aragonita), si deixaven

marques o perforacions sobre la closca de l'hoste o, en cas que el simbiote tingui una certa mobilitat, si canviava de posició o era completament sèssil.

Considerant el gran interval cronològic entre aquests dos tàxons i les formes modernes d'ectoparàsits sobre equínids, és raonable suposar que han d'haver existit altres espècies durant aquest lapse temporal, més encara per tractar-se d'una classe tan biodiversa com la dels gasteròpodes. Tanmateix, les característiques morfològiques de les conquilles (petites, fràgils) i les condicions de fossilització en general no han d'haver-ne facilitat la preservació en el registre paleontològic, tret de casos excepcionals com els aquí tractats.

Agraïments

A Telm Bover i Arnal, de la Universitat de Barcelona, pel seu assessorament sobre l'apartat geològic del jaciment de la Font de la Figuera. A Rubén Josep Montañés Gómez, de la Universitat Jaume I, pels consells sobre la llatinització dels noms científics. A Vicent Gual i Ortí per l'ajuda en la confecció de les figures. A Carl Nugent per la correcció dels textos en anglès. A la Fundació Caixa Castelló per l'ajuda en el finançament del microscopi digital Edge, Dino-Lite.

Bibliografia

- Acadèmia Valenciana de la Llengua, 2021.** Corpus toponímic. Internet: <http://www.avl.gva.es> (consultada 24/12/2021).
- Arendt, Y. A. 2012.** Traces of *Augoichnus dituberculatus* gen. et sp. nov. on *Hypermorphocrinus magnospinosus* from the Lower Permian of Cisuralia. *Paleontological Journal*, 46: 886–893.
- Baumiller, T. K. 2003.** Evaluating the interaction between platyceratid gastropods and crinoids: a cost-benefit approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 201: 199–209.
- Baumiller T. K. & Gahn, F. J. 2002.** Fossil record of parasitism on marine invertebrates with special emphasis on the platyceratid-crinoid interaction. In: Kowalewski M, Kelley PH (eds) *The fossil record of predation*. The Paleontological Society Papers, 8: 195–209.
- Baumiller, T. K., & Gahn, F. J. 2018.** The nature of the platyceratid-crinoid association as revealed by cross-sectional data from the Carboniferous of Alabama (USA). *Swiss Journal of Palaeontology*, 137: 177–187.
- Baumiller, T. K. & Stevenson, A. 2018.** Reconstructing predation intensity on crinoids using longitudinal and cross-sectional approaches. *Swiss Journal of Palaeontology*, 137: 189–196.
- Belústegui, Z., Muñiz, F.; Nebelsick, J.; Domènech, R. & Martinell, J. 2017.** Echinoderm ichnology: bioturbation, bioerosion and other related processes. *Journal of Palaeontology*, 91: 643–661.
- Boucot, A. J. 1990.** *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. 725 pp. Elsevier. Amsterdam.
- Boucot, A. J. & Poinar, G. O. Jr. 2010.** *Fossil Behavior Compendium*. 391 pp. CRC Press, Taylor & Francis Group. Boca Raton, USA.
- Bouchet, Ph. & Warén, A. 1985.** Revision of the Northeast Atlantic Bathyal and Abissal Aclididae, Eulimidae, Epitonidae (Mollusca, Gastropoda). *Boll. Malacologico. Supl. 2*: 299–576.
- Breton, G., Wisshak, M., Néraudeau & Morel, N. 2017.** Parasitic gastropod bioerosion trace fossil on Cenomanian oysters from Le Mans, France and its ichnologic and taphonomic context. *Acta Palaeontologica Polonica* 62(1): 45–57.
- Bromley, R. G. 1981.** Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells: *Acta Geologica Hispanica*, 16: 55–64.
- Carriker, M. R. 1981.** *Shell Penetration and Feeding by Naticae and Muricacean Predatory Gastropods: A Synthesis*. *Malacologia*, 20: 403–422.
- Combes, C. 2005.** *The art of being a parasite*. 298 pp. University of Chicago Press.
- de Loriol, P. 1884.** Notes pour servir à l'étude des échinodermes I: *Recueil Zoologique Suisse*, 1, 605–643.
- de Loriol, P. 1887.** Notes pour servir à l'étude des échinodermes II: *Recueil Zoologique Suisse*, 4(3): 365–407.
- de Loriol, P. 1888.** *Recueil d'études paléontologiques sur la faune crétacique du Portugal. Volume 2. Description des échinodermes*. 122 pp. Commission des Travaux géologiques du Portugal. Lisboa,
- Deline, B. 2008.** The First Evidence of Predatory or Parasitic Drilling in Stylophoran Echinoderms. *Acta Palaeontologica Polonica*. 653(4): 739–743.
- Delongueville, C., Scaillet, R. & Swinnen, F. 2011.** Le genre *Pelseneeria* Köhler & Vaney, 1908 (Eulimidae) dans le eaux de la Péninsule Ibérique. *Xenophora*, 136: 45–53
- Forner, E., Moreno, T., Nomdedeu, R. & Arbilla, J. K. 2019.** Marques de depredació sobre *Camerogalerua cylindricus* (Echinoidea) del Cenomanià de la conca Basco-cantàbrica. *Nemos*, 9: 87–104.
- Forner-Valls, E., Moreno-Bedmar, J. A. & Segura-Collado, J. 2021.** *Washitaster delgadoi* (de Loriol, 1884) equínido de las cuencas sedimentarias del Maestrat y Salou-Garra (península Ibérica). *Paleontología Mexicana*, 10 (2): 129–143.
- Franc, A. 1968.** Sous-Classe des Prosobranches. In *Traité de Zoologie: Anatomie, Systématique, Biologie*. Vol.V (P.-P. Grassé, Edit.) Masson et C. Editeurs, Paris, 40–324.
- Fretter, V. & Graham, A. 1982.** The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 7- Heterogastropoda (Cerithiopsidae, Triforacea, Epitonacea, Eulimacea). *Journal of Molluscan studies Supl. II*: 363–434.
- Gibson, M. A. & Watson, J. B. 1989.** Predatory borings in echinoids from the upper Ocala Formation (Eocene), north-central Florida, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 71:

- 309–321.
- Guimerà, J. 1984.** Paleogene evolution of deformation in north eastern Iberian Peninsula. *Geological Magazine*, 121 (5): 413–420.
- Gofas, S. 2011.** Familia Eulimidae In Gofas, S.; Moreno, D. & Salas, C. (coords.) *Moluscos Marinos de Andalucía - I.*: 223–232. Servicio de Publicaciones e Intercambio Científico, Universidad de Málaga. Malaga.
- Grun, T. B. 2016.** Echinoid test damage by a stingray predator. *Lethaia*, 49: 285–286.
- Grun, T., Sievers, D. & Nebelsick, J. H. 2013.** Drilling predation on the clypeasteroid echinoid *Echinocyamus pusillus* from the Mediterranean Sea (Giglio, Italy). *Historical Biology*, 26: 745–757.
- Harries, P. J. & Ozanne, C. R. 1998.** General trends in predation and parasitism upon inoceramids. *Acta Geologica Polonica*, 48: 377–386.
- Jangoux M. 1987.** Diseases of Echinodermata. II. Agents metazoans (Mesozoa to Bryozoa). *Diseases of Aquatic Organisms*, 2: 205–234.
- Kleemann, K. 1994.** Associations of Corals and Boring Bivalves since the Late Cretaceous. *Facies*, 31: 131–140.
- Kowalewski, M. 2004.** Drill holes produced by the predatory gastropod *Nucella amelloa* (Muricidae): Paleobiological and ecological implications: *Journal of Molluscan Studies*, 70: 359–370.
- Kowalewski, M., & Nebelsick, J. H. 2003.** Predation on Recent and fossil echinoids, in Kelley, P.H., Kowalewski, M., and Hansen, T., (eds.), *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*, Topics in Geobiology, 20: 279–302.
- Kroh, A. & Smith, A. B. 2010.** The phylogeny and classification of post-Paleozoic echinoids: *Journal of Systematic Palaeontology*, 8(2): 147–122.
- Lamont, A. 1934.** Lower Paleozoic brachiopods of the Girvan district, with suggestions on morphology in relation to environment: *Annals and Magazine of Natural History, Series*, 14: 161–184.
- Lescinsky L. H. 1995.** The life orientation of concavo-convex brachiopods: overturning the paradigm. *Paleobiology*, 21: 520–551.
- Lezouet, P. & Renard, P. 1998.** Les Coralliophilidae, Gastropoda de l'Oligocene et du Miocène inferieur d'Aquitaine (Sud-Ouest de la France). *Systematique et coraux hostes. Geobios*, 31: 171–184.
- Markov, A. V. & Solovjev, A. N. 2002.** Echinoids of the genus *Washitaster* (Spatangoida): morphology and taxonomic position: *Paleontological Journal*, 16(4): 368–379.
- Martinell, J. 1989.** Interacción organismos/sustrato duro: la Bioerosión y sus aplicaciones. In: *Paleontologia*, col. Nuevas Tendencias, Vol. 10 (Aguirre, E. edit.), 205–222.
- Martinell, J. & Domènech, R. 2009.** Commensalism in the fossil record: Eunicid polychaete bioerosion on Pliocene solitary corals of the Western Mediterranean. *Acta Paleontologica Polonica*, 54: 143–154.
- Martinell, J., Domènech, R., Aymar, J., & Kowalewski, M. 2010.** Con-familial Predation in Pliocene Naticid Gastropods from Southern France: Utility of Preexisting Collections in Quantitative Paleocology. *Palaaios*, 25: 221–228.
- Meadows, C. A., Fordyce, R. E. & Baumiller, T. K. 2015.** Drill holes in the irregular echinoid, *Fibularia*, from the Oligocene of New Zealand. *Palaaios*, 30: 810–817.
- Meyer, D. L. & Ausich, W. I. 1983.** Biotic interactions among recent and among fossil crinoids, in Tevesz, M.J.S., and McCall, P.L., eds., *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*, Topics in Geobiology. 3: 377–427.
- Moreno-Bedmar, J. A., Bulot, L.; Latil, J. L., Martínez, R., Ferrer, O., Bover-Arnal, T. & Salas, R. 2008.** Precisiones sobre la edad de la base de la Fm. Escucha, mediante ammonoideos, en la subcuenca de la Salzedella, Cuenca del Maestrat (E Cordillera Ibética). *Geo-Temas*, 10: 1269–1272.
- Moreno-Bedmar, J. A., Robert, E., Matamales-Andreu, R. & Bover-Arnal, T. 2017.** Review of the early Albian ammonites of the Montmell Formation near Marmellar (Salou-Garraf Basin, Tarragona, Catalonia, Spain): *Carnets de Géologie*, 17 (1): 1–10.
- Navarro, D., Segura, J., Segura, X. & Forner, E. 2022.** *Washitaster delgadoi* (Echinoidea) a l'Albià de Cabanes de l'Arc (subconca de la Salzedella). *Nemus*. 12: 302–308.
- Nebelsick, J. H. 1998.** Taphonomic legacy of predation on echinoids, in Candia Carnevalli, M.D., and Bonasoro, F., eds., *Echinoderm Research*: Balkema, Rotterdam: 347–352.
- Nebelsick, J. H. & Kowalewski, M. 1999.** Drilling predation on recent clypeasteroid echinoids from the Red Sea: *Palaaios*, 14: 127–144.
- Neumann, C. & Wisshak, M. 2009.** Gastropod parasitism on Late Cretaceous to Early Paleocene holasteroid echinoids - Evidence from *Oichnus halo* isp. n. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 284: 115–119.
- Nützel, A. 2021.** Gastropods as Parasites and Carnivorous Grazers: A Major Guild in Marine Ecosystems. In K. De Baets, J. W. Huntley (eds.), *The Evolution and Fossil Record of Parasitism*. Topics in Geobiology, 49: 209–229.
- Radwańska, U. & Radwański, A. 2005.** Myzostomid and copepod infestation of Jurassic echinoderms: a general approach, some new occurrences, and/or re-interpretation of previous reports. *Acta Geologica Polonica*, 55: 109–130.
- Rey, J. 1972.** Recherches géologiques sur le Crétacé inférieur de l'Extremadura (Portugal). 477 pp. Mémoires du Service géologique su Portugal, vol. 21. Lisboa,
- Robertson, R. & Mau-Lastovicka, T. 1979.** The ectoparasitism of *Boonea* and *Fargoa* (Gastropoda: Pyramidellidae). *Biol. Bull.*, 157: 320–333.
- Rodríguez M., Barquín J. & Pérez-Dionis G. 2001.** Eulimid Gastropods (Caenogastropoda: Eulimidae) of the Canary Islands. Part I. Species parasitizing sea urchins. *Iberus*, 19: 7–24.

- Salas, R., García-Senz, J., Guimerà, J. & Bover-Arnal, T. 2010.** Opening of the Atlantic and development of the Iberian intraplate rift basin during the late Jurassic-early Cretaceous. II Central & North Atlantic Conjugate Margins Conference Lisboa 2010, volumen III: 245-248.
- Salas, R. & Guimerà, J. 1996.** Rasgos estructurales principales de la cuenca cretácica inferior del Maestrazgo (Cordillera Ibérica oriental). *Geogaceta*, 20 (7): 1704-1706.
- Salas, R. & Guimerà, J. 1997.** Estructura y estratigrafía secuencial de la cuenca del Maestrazgo durante la etapa de Rift Jurásica superior – Cretácica inferior (Cordillera Ibérica Oriental). *Boletín Geológico y Minero*, 108 (4 y 5): 393-402.
- Salas, R., Guimerà, J., Bover-Arnal, T. Nebot, M., 2019.** The Iberian-Catalan Linkage: The Maestrat and Garraf Basins in Martín-Chivelet, J., López-Gómez, J., Aguado, R., Arias, C., Arribas, J., Arribas, M.E., Aurell, M., Bádenas, B., Benito, M. I., Bover-Arnal, T., Casas-Sainz, A., Castro, J. M., Coruña, F., de Gea, G. A., Fornós, J. J., Fregenal-Martínez, M., García-Senz, J., Garófano, D., Gelabert, B., Giménez, J., González-Acebrón, J., Guimerà, J., Liesa, C. L., Mas, R., Meléndez, N., Molina, J. M., Muñoz, J. A., Navarrete, R., Nebot, M., Nieto, L. M., Omodeo-Salé, S., Pedrera, A., Peropadre, C., Quijada, I. E., Quijano, M. L., Reolid, M., Robador, A., Rodríguez-López, J. P., Rodríguez-Perea, A., Rosales, I., Ruiz-Ortiz, P.A., Sàbat, F., Salas, R., Soria, A. R., Suarez-Gonzalez, P., Vilas, L., 2019. The Late Jurassic–Early Cretaceous Rifting. In: Quesada, C., Oliveira, J.T. (Eds.), *The Geology of Iberia: A Geodynamic Approach. Volume 3: The Alpine Cycle*. Springer, Heidelberg: 60–63. doi: <https://doi.org/10.1007/978-3-030-11295-0>
- 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 P. A. Ziegler, W. Cavazza, A. H. F. Robertson & S. Crasquin-Soleau (Eds.) *Peri-Tethys Memoir 6: Peri-Tethyan Rift/Wrench Basins and Passive Margins*. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 186: 145-186.
- Sievers, D. & Nebelsick, J. H. 2018.** Fish Predation on a Mediterranean Echinoid: Identification and Preservation Potential. *Palaios*, 33: 47-54.
- Sievers, D., Friedrich, J. P. & Nebelsick, J.H. 2014.** A feast for crows: bird predation on irregular echinoids from Brittany, France: *Palaios*, 29: 87–94.
- Smith, A. B. 1984.** Echinoid Palaeobiology: Special Topics in Palaeontology. 190 pp. George Allen & Unwin. London, UK.
- Smith, A. B. & Kroh, A. 2022.** The Echinoid Directory: London, Natural History Museum. <http://www.nhm.ac.uk> (consultada el 02/02/2022).
- Smith, A. B., Paul, C. R., Gale, A. S., & Donovan, S. K. 1988.** Cenomanian and Lower Turonian echinoderms from Wilmington, south-east Devon, England. *Bulletin of the British Museum of Natural History*, 42: 1-245.
- Souza, L. S. Pimenta, A. D. & Barros, J. C. N. 2021.** Revision of the deep-sea Eulimidae (Gastropoda, Caenogastropoda) from off Northeast Brazil. *Zootaxa*, 4927: 451–504.
- Tapanila, L. 2008.** Direct evidence of ancient symbiosis using trace fossils, in Kelley, P.H., and Bambach, R.K., eds., (From Evolution to Geobiology research questions driving paleontology at the start of a new century). *Paleontological Society Papers*, 14: 19–35.
- Villier, L. 2001.** Evolution du genre *Heteraster* dans le contexte de la radiation de l'ordre des Spatangoida (Echinoidea, Echinodermata) au Crétacé Inférieur. 248 pp Thèse. Université de Bourgogne, Dijon.
- Warén, A. 1984.** A generic revision of the family Eulimidae. *Journal of Molluscan Studies Suppl.*, 13: 1-96.
- Warén, A. & Mifsud, C. 1990.** *Nanobalcis* a new Eulimid genus (Proso-brancia) parasitic on Cidaroid sea urchins, with two new species and comments on *Sabinella bonifacie* (Nordsieck). *Boll. Malacologico*, 26: 37-46.
- Wilson, M. A., Vinn, O. & Palmer, J. T. 2014.** Bivalve borings, bioclastations and symbiosis in corals from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of southern Israel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 414: 243-245.
- Wisshak, M. & Neumann, C. 2006.** Asymbiotic association of a boring polychaete and an echinoid from the Late Cretaceous of Germany. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51: 589–597.
- Wilson, M. A., Borszcz, T. & Zátón, M. 2016.** Bitten spines reveal unique evidence for fish predation on Middle Jurassic echinoids. *Lethaia*, 48: 4-9.
- Zamora, S., Mayoral, E., Vintaned, J. A. G., Bajo, S., & Espílez, E. 2008.** The infaunal echinoid *Micraster*: Taphonomic pathways indicated by sclerozoan trace and body fossils from the Upper Cretaceous of northern Spain. *Geobios*, 41, 15–29. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2007.01.010>
- Zapalski, M. K. 2007.** Parasitism versus commensalism: the case of tubulate endobionts. *Palaeontology*, 50: 1375–1380.
- Zapalski, M. K. 2011.** Is absence of proof a proof of absence? Comments on commensalism. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 302: 484-488.
- Zibrowius, H., Southward, E. C. & Day, J. H. 1975.** New observations on a little-known species of *Lumbrineris* (Polychaeta) living on various cnidarians, with notes on its Recent and fossil scleractinian hosts. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 55: 83–108.