

# Tafonomía y paleoecología del ecosistema acuático de Las Hoyas (Barremiense superior, Serranía de Cuenca)

X. Delclòs<sup>1</sup>, C. Martín-Closas<sup>1</sup>, A.D. Buscalioni<sup>2</sup>, M.A. Fregenal-Martínez<sup>3</sup>, M. de la Fuente<sup>4</sup>,  
B. Gomez<sup>5</sup>, F.J. Poyato-Ariza<sup>2</sup> y C. Soriano<sup>1</sup>

- 1 Dept. Estratigrafía, Paleontología i Geociències Marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, 08028 Barcelona.  
2 Unidad de Paleontología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, 28049 Madrid.  
3 Dept. Estratigrafía, Facultad de Geología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid.  
4 Museo Geominero - IGME, Ríos Rosas 23, 28003 Madrid.  
5 School of Earth Sciences, University of Leeds, Leeds LS2 9JT, UK.

## ABSTRACT

The freshwater ecosystem of Las Hoyas contains one of the most significant records of aquatic organisms described from the Early Cretaceous worldwide. The benthos was formed by a diverse assemblage of animals such as aquatic insects, ostracods, cray-fishes, and juvenile and small adult fishes, which depended on the ground cover of charophytes and aquatic angiosperms for shelter and food. The nekton was mainly composed of crustaceans and a large variety of fishes. Phytoplankton is represented by two chlorophytes and zooplankton is represented by planktonic pupae of dipterans. Cheirolepidiaceae conifers, matoniaceous tree-ferns and herbaceous schizaeacean ferns were growing in swamps. Among tetrapods with aquatic habitats modern amphibians and reptiles were found. In spite of the exceptional preservation, the fossil record of Las Hoyas includes sedimentological, taphonomic and palaeoecological biases. From the palaeoecological point of view, mass mortality levels contain thousands of individuals of crayfish associated with freshwater plant remains. These levels are attributed to eutrophication events of the otherwise oligotrophic lake. Other mass-mortality levels include hundreds of juvenile teleostean individuals associated with small shrimps. Changes in the water-table and related temperature changes, variation of acidity or input of toxic substances may account for this type of mass mortality.

**Key words:** Early Cretaceous, Las Hoyas, lacustrine ecosystem, taphonomy, palaeoecology.

## INTRODUCCIÓN

El ecosistema dulceacuático de Las Hoyas constituye uno de los registros más significativos de organismos durante el Cretácico inferior. El ecosistema se desarrolló en las cadenas ibéricas sudoccidentales durante el Barremiense superior, dentro de un intrincado mosaico de facies, que incluyen margas palustres con suelos hidromórficos, canales fluviales meandriformes, calizas lacustres someras y calizas litográficas procedentes de lagos permanentes y más profundos (Fregenal-Martínez y Meléndez, 2000).

Composición de los hábitats del paleoecosistema

### a) Bentos

El bentos del ecosistema acuático de Las Hoyas es el hábitat que contiene la mayor diversidad de especies. Probablemente esta comunidad estaba fuertemente condicionada por la cobertura vegetal, compuesta por carófitas y angiospermas acuáticas primitivas. Una asociación diversa de animales, formada por insectos acuáticos, ostrácodos, cangrejos astácidos, y peces juveniles o adultos de pequeño

tamaño, dependían de ésta para su desarrollo y refugio. Los restos de carófitas son el principal componente esquelético de las calizas lacustres someras y las margas, lo que indica un bajo trofismo del sistema lacustre. Generalmente están representadas por utrículos de la familia Clavatoraceae, como *Atopochara trivolvris trivolvris* y *Asciidiella cruciata*. En las calizas litográficas se han encontrado talos de carófitas excepcionalmente bien conservados que pertenecen a cuatro especies entre las que destaca *Clavatoraxis robustus*, que presenta una cubierta de cojinetes de acículas, como adaptación contra los herbívoros (Martín-Closas y Diéguez, 2000). Los restos angiospermas acuáticas se encuentran exclusivamente en las calizas litográficas finamente laminadas. *Montsechia vidali* es la más abundante y mostraba hojas con flotadores en las axilas. *Proteaephyllum reniforme* constituye probablemente uno de los primeros registros de angiospermas acuáticas con hojas flotantes peltadas. En las calizas lacustres se encuentran gasterópodos similares a los Limnaeidae y bivalvos similares a los actuales Unionidae y los Pisidiidae, mientras que en los lignitos palustres son abundantes las formas afines a los Planorbidae. Los insectos bentónicos están representados por varios

órdenes. Los Ephemeroptera incluyen dos familias herbívoras: Euthyplociidae y Leptophlebiidae. La primera está constituida por formas excavadoras, mientras que la segunda lo está por formas que se arrastraban sobre el fondo y trepaban entre la vegetación. Entre los Odonata cabe destacar las larvas de libélula, predatoras y propias de ambientes lénticos. Dos formas diferentes de anisópteros se alimentarían de invertebrados propios de las facies someras. Las larvas acuáticas de díptero están representadas por los Stratiomyidae, Tabanidae y formas similares a Tipulidae y Chironomidae. Actualmente estos grupos viven mayoritariamente en ríos, pero también en estanques con fondos de arena fina. Los hemípteros, en su mayoría incluidos en los Belostomatidae eran muy abundantes y estaban bien representados por la especie *Iberonepa romerali* (Martínez-Delclòs *et al.*, 1995). Los Belostomatidae vivían sumergidos en la zona litoral del lago asociados a hidrófitos y eran buenos nadadores, capaces de cazar pequeños insectos, crustáceos y peces. Entre los coleópteros están representadas algunas larvas de la familia Coptoclavidae, y adultos de Hydrophyllidae. Todas las larvas de coptoclávidos encontrados en Las Hoyas pertenecen probablemente a la especie *Megacoptoclava longiurogomphia*, cuya morfología larval indica que se trata de cazadores de insectos y crustáceos que vivirían entre las comunidades de carófitas. Los Hydrophyllidae poseen cuerpos hidrodinámicos adaptados a la vida acuática, con pelos hidrófugos en el cuerpo y apéndices posteriores. Se han reconocido tres grupos de crustáceos en el bentos: ostrácodos, peracáridos (isópodos y espaleogrifáceos) y decápodos. El registro mayoritario de decápodos corresponde a la especie *Austrapotamobius llopisi* de la familia Astacidae. Viviría dentro de sus galerías durante el día, y tendría hábitos omnívoros nocturnos. En las facies lacustres someras se encuentran seis géneros de ostrácodos detritívoros.

#### b) Necton

Se compone mayoritariamente de peces y crustáceos. Se distinguen dos estrategias de vida, dependiendo de los hábitos alimenticios de los animales nectónicos en el bentos o en el plancton-pleuston. Una característica importante de este necton es el tamaño relativamente reducido de los adultos, comparado con otros representantes de los mismos grupos. Los peces nectónicos *sensu stricto*, como *Vidalamia*, *Caturus* y *Amiopsis* forman la ictiofauna típica de Las Hoyas. Estas especies se alimentarían probablemente de peces asociados al plancton o al bentos. El necton relacionado con el bentos está representado por *Delclosia roselli*, una gamba de la familia Atyiidae. Los atíidos actuales son formas omnívoras que se alimentan de detritus, gusanos y pupas planctónicas de insectos en aguas de baja mineralización y abundante vegetación acuática. *Turbomesodon* es un pez que presenta una dentición heterodonta, de forma similar a otros picnodontos. Junto con el más raro *Stenamara*, cons-

tituye el primer registro de picnodontos de agua dulce (Poyato-Ariza *et al.*, 1998). Probablemente ambos tendrían una dieta durófaga, compuesta por decápodos bentónicos como *Austrapotamobius*. Los *Lepidotes* de Las Hoyas son peces semionotiformes considerablemente más pequeños que cualquier otra especie de este género, cuyos individuos pueden llegar a alcanzar los dos metros. Existen tres especies en Las Hoyas, con morfologías bucales claramente distinguibles, lo que indica diferencias en los hábitos de su alimentación, basada en invertebrados bentónicos. Los pequeños celacantos son raros en Las Hoyas y "*Holophagus*" constituye el primer celacanto cretácico dulceacuícola bien documentado (Poyato-Ariza *et al.*, 1998). Probablemente viviría cerca del fondo, alimentándose de peces y/o grandes invertebrados. El necton relacionado con el plancton incluye *Gordichthys*, un teleósteo ostariofísio de la familia Chanidae que presenta una hendidura bucal dispuesta hacia arriba, lo que sugiere que se alimentaría de pequeñas pupas de insectos o insectos terrestres atrapados en el pleuston. Este pez, así como *Rubiesichthys*, es considerablemente menor que cualquier otro Chanidae conocido. La mayor parte de la biomasa de la ictiofauna de Las Hoyas estaba formada por numerosas formas aún no descritas de otros teleosteos primitivos, que probablemente se alimentarían de invertebrados planctónicos, y serían, junto con los anteriores, la presa mayoritaria de los peces ictiófagos.

#### c) Plancton

El fitoplancton está representado por dos clorofitas. Las colonias de *Botryococcus* se encuentran facies más someras mientras que los cenobios de *Pediastrum* en facies más profundas. Sólo se encuentran en algunos horizontes de la sucesión lacustre, que pueden corresponder a episodios de eutrofización del agua generalmente oligotrófica. El zooplancton se encuentra representado en niveles con acumulaciones de pupas planctónicas de dípteros similares a los Chaoboridae.

#### d) Pleuston

Los Chresmodidae fueron insectos pleustónicos que ocuparon el biotopo de los actuales zapateros de agua durante buena parte del Mesozoico. Otros insectos del pleuston son los coleópteros adultos de la familia fósil Coptoclavidae. Esta familia muestra convergencias en los ojos y las patas con los actuales Gyrinidae y Dytiscidae. Estos escarabajos se alimentarían sobre la superficie del agua cazando insectos que cayeran en la superficie, o buceando, cazando insectos acuáticos o pequeños peces.

#### e) Humedal

Este hábitat está representado mayoritariamente por margas variegadas, limos y lignitos con perfiles edáficos

sobreimpuestos. Sólo se dispone de un registro limitado de los organismos que vivían en este entorno, ya que los ambientes óxicos de la diagénesis temprana no permitieron su conservación. Algunos organismos específicos de este ambiente incluyen plantas helofíticas y tetrápodos anfibios. En estos humedales crecerían tres grupos de plantas helofíticas: la conífera queirolepiadácea arbustiva *Frenelopsis ughnaensis* (Gómez *et al.*, 2001), el helecho arborescente matoniáceo *Weichselia reticulata*, y helechos esquizaceáceos de hábito herbáceo, representados por esporas cicatricosas (e.g. *Cicatricosisporites*). Dentro de los tetrápodos de hábitats acuáticos se han reconocido anfibios modernos (Lissamphibia) y reptiles (Chelonia y Crocodylomorpha). El registro más común de Anura corresponde a los discoglósididos, mientras que Caudata está representada por tres salamandras, la más común de ellas una forma perennibranchial (adultos con branquias externas). Esta forma pasaría todo su ciclo vital dentro del agua. Los reptiles acuáticos están representados por tortugas y cocodrilos. Estos últimos incluyen formas adultas de pequeño tamaño relacionadas con los cocodrilos modernos con adaptaciones características de hábitos acuáticos.

## SESGOS DEL REGISTRO FÓSIL

### a) Sesgo sedimentológico

El análisis de facies llevado a cabo en las laminas calcáreas lacustres muestra que en el lago permanente existían dos estadios sedimentarios extremos. El depósito durante periodos húmedos, cuando el lago era más profundo, se producía principalmente por subflujos turbidíticos que formaron dobletes milimétrico con granoclasificación. Durante los periodos secos, el lago se volvía somero y homogéneo, y se formaban laminas de carbonato con *ripple-marks*. Las laminas depositadas en periodos húmedos muestran abundante registro de insectos nadadores (Belostomatidae) y peces (*Lepidotes*), mientras que las laminas depositadas en momentos de sequía muestran una mayor diversidad de formas, con abundantes plantas acuáticas (*Montsechia*), y pequeños animales bentónicos (teleósteos primitivos juveniles de muy pequeño tamaño y cangrejos astácidos).

### b) Sesgo tafonómico

El sesgo bioestratinómico más obvio lo constituyen los insectos que ocupan diferentes hábitats durante la ontogénesis. Así, las libélulas y efémeras están representadas mayoritariamente por sus larvas acuáticas, mientras que los adultos voladores prácticamente no presentan registro. Los coleópteros acuáticos tales como los Hydrophyllidae presentan registro de las formas adultas en las facies lacustres profundas, mientras que las larvas, al presentar un hábito más somero y óxico, no pudieron quedar registradas (Martínez-Delclòs *et al.*, 2004). El sesgo fósil diagenético tam-

bién limitó el número de restos orgánicos del registro fósil. Este es el caso de la mayor parte de las algas de talos no biomineralizados, como las clorococáceas.

### c) Sesgo paleoecológico

Este tipo de sesgo parece ser especialmente significativo para los vertebrados. Existen dos grupos de peces representados en otros *Fossil-Lagerstätten* de Iberia, pero que no están registrados en Las Hoyas. Los Elopiformes, formas neotónicas de gran tamaño, probablemente estén ausentes debido a la insuficiente profundidad del lago de Las Hoyas (sesgo funcional). Por otra parte, los Clupeiformes no presentan registro, y su nicho es ocupado por otros peces pequeños ligados al bentos, tales como *Rubiesichthys* o *Gordichthys* (sesgo trófico). En el caso de los tetrápodos, la alta mortalidad de las crías de cocodrilo debida a la alta desecación de las zonas someras del lago durante los periodos secos produjo una sobre-representación de estos ejemplares en el registro fósil.

## PALEOECOLOGÍA LACUSTRE

### a) Mortalidades en masa

En Las Hoyas no son raros los niveles de mortalidad en masa que contienen cientos de ejemplares de teleósteos juveniles. Los ejemplares juveniles de peces generalmente están asociados exclusivamente a pequeñas gambas del género *Delclosia*. Los peces juveniles generalmente viven en aguas muy someras, cercanos a la superficie y a la costa. Son muy sensibles a cambios en el nivel del agua, su temperatura o acidez, así como a la presencia de sustancias tóxicas, y cualquiera de estos factores puede producirles este tipo de mortalidad. Otros niveles de mortalidad frecuentes son los de *Austrapotamobius*, que muestran diferentes estadios ontogenéticos e incluyen importantes cantidades de plantas hidrofíticas, como *Montsechia*. Estos niveles pueden estar relacionados con la destrucción de la cobertura vegetal durante eventos de eutrofización.

### b) Eventos de eutrofización

La oligotrofia era el estatus trófico general del ecosistema acuático de Las Hoyas. Aún así, existe la evidencia de eutrofización en determinados horizontes de la sucesión lacustre. Puede estar relacionada con el aporte de nutrientes terrestres durante las etapas de menor lámina de agua. El sobrecrecimiento de las carófitas formando costras similares a estromatolitos, recuerda el de la actual *Chara* por cianobacterias durante eutrofizaciones bruscas. También la presencia de fitoplancton en algunos horizontes evidencia el elevado trofismo del lago en algunos momentos de su historia. La eutrofización pudo producir la destrucción de la cobertura de carófitas y la posterior mortalidad en masa de los animales del bentos.

### c) Cambios del nivel del lago

La evidencia de cambios significativos en la lámina de agua en lagos someros proviene de perfiles edáficos sobreimpuestos a las calizas lacustres y margas. La lámina de agua también cambió durante la sedimentación de las calizas litográficas (lagos permanentes estratificados). Una prueba de la disminución de la lámina de agua sin la desecación la aportan las icnitas de pterodáctilos y dinosaurios saurópodos en las calizas litográficas.

### CONCLUSIONES

El ecosistema acuático de Las Hoyas está caracterizado por un bentos y necton muy diversos y un plancton y pleuston poco diverso. La comunidad bentónica estaba básicamente formada por carófitas, angiospermas primitivas, insectos, cangrejos astácidos y moluscos, mientras que el necton lo constituían pequeños peces adultos y gambas. Las formas enanas estaban especialmente constituidas por vertebrados (peces y cocodrilos), y resultan de un sesgo paleoecológico relacionado con dinámicas poblacionales. Los humedales estaban habitados por una cobertura densa de queirolepidiáceas y helechos, así como de anfibios, cocodrilos, e insectos. El sesgo tafonómico de la asociación fósil es particularmente bajo, y afecta casi exclusivamente a organismos tales como talos orgánicos de algas e insectos de cuerpo blando, así como otros invertebrados que habitarían la zona litoral.

El estatus trófico normal del sistema era la oligotrofia, pero puntualmente se registraron eventos de eutrofización. Éstos provocaron la destrucción de la cobertura vegetal hidrofítica con la consiguiente mortalidad en masa de plantas acuáticas y crustáceos bentónicos. Se han registrado importantes cambios en el nivel del lago, que produjeron sesgos en la composición de la asociación fósil. Las asociaciones correspondientes a momentos de baja lámina de agua son más diversas que las correspondientes a láminas de agua más altas.

### AGRADECIMIENTOS

Estos estudios se enmarcan dentro de los proyectos DGICYT PB98-1260, PICDT-2001-0173, y PICDT-2001-0185, y del proyecto 2001 SGR-00075 de la Generalitat de Catalunya.

### REFERENCIAS

- Fregenal-Martínez, M.A. y Meléndez, N. (2000): The Lacustrine Fossiliferous Deposits of the Las Hoyas Subbasin (Lower Cretaceous, Serranía de Cuenca, Iberian Ranges, Spain), En: *Lake basins through space and time*. (E.H. Gierlowski-Kordesch y K.R. Kelts, Eds.). AAPG Studies in Geology, 46: 303-314.
- Gómez, B., Martín-Closas, C., Méon, H., Thévenard, F. y Barale, G. (2001): Plant taphonomy and palaeoecology in the lacustrine Uña delta (Late Barremian, Iberian Ranges, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 170: 133-148.
- Martín-Closas, C. y Diéguez, C. (1998): Charophytes from the Lower Cretaceous of the Iberian Ranges (Spain). *Palaeontology*, 41: 1133-1152.
- Martínez-Delclòs, X., Nel, A. y Popov, Y.A. (1995): Systematics and functional morphology of *Iberonepa rome-rali* n.gen. and sp., Belostomatidae from the Spanish Lower Cretaceous (Insecta, Heteroptera). *Journal of Paleontology*, 69: 496-508.
- Martínez-Delclòs, X., Briggs, D.E.G. y Peñalver, E. (2004): Taphonomy of insects in Carbonate Rocks and Amber compared. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203: 19-64.
- Poyato-Ariza, F.J., Talbot, M.R., Fregenal-Martínez, M.A., Meléndez, N. y Wenz, S. (1998): First isotopic and multidisciplinary evidence for nonmarine coelacanths and pycnodontiform fishes: palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 144: 65-84.