



Corresponding author:

B. Carazo del Hoyo
beatriz.carazo@estudiante.uam.es

Journal webpage:

<http://cienciasdaterra.novaidfct.pt/>

Copyright:

© 2021 B. Carazo del Hoyo *et al.* This is an open access article distributed under the terms and conditions of the [Creative Commons Attribution License \(CC BY\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

ISSN: 0254 - 055X
eISSN: 2183 - 4431

Revisiting fish mass mortality in Las Hoyas (upper Barremian, La Huérguina Formation, Cuenca)

Revisando la mortalidad en masa de peces en Las Hoyas (Barremiense superior, Formación La Huérguina, Cuenca)

B. Carazo del Hoyo¹, H. Martín Abad¹ & A. D. Buscalioni¹

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid. Cantoblanco, 28049 Madrid, Spain.

Abstract

Over 100 juvenile teleosts found in two mass mortality slabs are perfect examples of exceptionally preserved fossils from the Las Hoyas Konservat-Lagerstätten, for they are articulated and preserve soft tissues, such as the body outline and the eye. The analysis of the distribution, direction and sense of the fishes in these slabs, as well as a set of taphonomical features (curvature, gasping mouth and tetany of fins) suggest that their mass death was likely not due to hypersalinity but to anoxic or hypoxic conditions or the presence of toxins in the water.

Keywords: Konservat-Lagerstätten, mass mortality, teleosts, Las Hoyas, taphonomy.

1. Introducción

El yacimiento de calizas lacustres de las Hoyas (Cretácico Inferior) destaca por la preservación excepcional de sus fósiles, que están articulados y con un alto detalle anatómico e integridad, incluyendo tejidos blandos. Este tipo de preservación puede asociarse a la presencia de tapetes microbianos, que crecerían sobre el organismo protegiendo el resto orgánico de corrientes y carroñeros, ralentizando los procesos de descomposición, y favoreciendo la replicación, formación de moldes y bioprecipitación sobre la superficie de los tejidos (Iniesto *et al.*, 2013). Precisamente la preservación excepcional en el yacimiento de Las Hoyas se ha explicado en base a este modelo (e.g., Poyato-Ariza & Buscalioni, 2016).

Las mortalidades en masa de peces no son eventos inusuales en el Registro Fósil continental, pero están poco documentadas en detalle. Así pues, para el Cretácico Inferior se han descrito estos eventos en el Barremiense de las Hoyas (Pinaro-Moya *et al.*, 1995) y en el Aptiense de la cuenca del Araripe (Formación Santana, Brasil; Martill *et al.*, 2008) y se ha citado su presencia en localidades como Bernissart (Bélgica,

Baele *et al.*, 2012), el Weald inglés (Sutherland *et al.*, 2016), Koonwarra en Australia (Jell & Duncan, 1986) y la Jehol Biota de China (Zhou *et al.*, 2016). En este trabajo se estudian las características tafonómicas de los individuos de dos placas con mortalidades en masa del yacimiento de Las Hoyas, MUPA-LH-40008b y MUPA-LH-40009b, analizando el tamaño, distribución, orientación, rasgos anatómicos y la preservación de los mismos.

2. Material y métodos

Las muestras MUPA-LH-40008b y MUPA-LH-40009b contienen 104 y 18 peces teleosteos en consonancia con su anatomía caudal (Fig. 1), respectivamente, además de un espécimen del crustáceo decápodo *Delclosia martinelli* cada una. Dado que se desconoce la orientación original de las placas de estas asociaciones, se marcó un punto de referencia para trazar los ejes X e Y y determinar la posición, la dirección y el sentido de cada individuo. Dichos datos se obtuvieron marcando un punto central en el ojo de cada uno y trazando una línea que pasara por la mayor parte del individuo; la línea

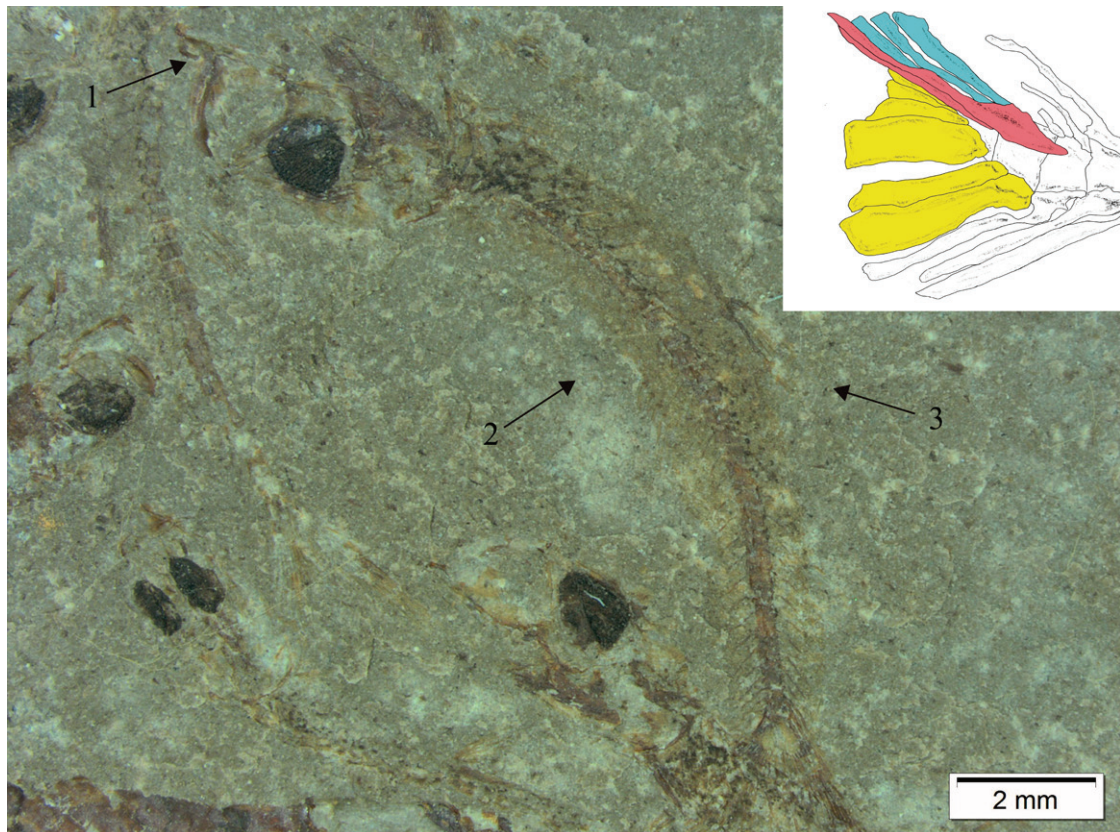


Fig. 1. -The samples were observed with zoom stereo microscope SZX16 using the CellSens software. All image editing and diagrams were done using Adobe Illustrator 2019 and Adobe Photoshop CC 2019. Detail of a fish from slab MUPA-LH-40009b – in which the body outline and the dark pigmentation in the eye area can be observed – with a representation of its caudal anatomy (where the hypural bones are shown in yellow, uroneurals bones in pink and epural bones in blue). Arrows have been added to signal the following features: gasping mouth (1), columnar curvature (2) and fin tetany (3).

dibujada se extendió hasta cortar el eje X para medir los ángulos. Se midió también la longitud anatómica inicial (es decir, antes de la curvatura tafonómica) y la final. Además de como estimación del tamaño de los individuos, estas medidas permitieron calcular el índice de rectitud (medida de la curvatura axial) siguiendo el protocolo utilizado por Martín-Abad & Poyato-Ariza (2016).

El análisis estadístico de los datos obtenidos se realizó utilizando el programa PAST. La distribución de los individuos se estudió usando el algoritmo del vecino más próximo (*Nearest Neighbours*) y mediante mapas de densidad de Kernel (*Heat Map*), que se ajustan mejor al área de los especímenes (Krisp &

Špatenková, 2010), pues permite modificar un mayor número de parámetros, de manera que la estimación se adapte mejor a la muestra. Para la dirección y el sentido se utilizó un análisis direccional circular, donde se obtuvieron gráficos en roseta y se realizaron test de U^2 de Watson para la distribución von Mises (equivalente a una distribución continua, pero para datos angulares). Dependiendo de los resultados de esta prueba, se realizaron o bien el test de Rayleigh o bien la prueba χ^2 . Otras observaciones se centraron en la apertura de la boca y en el grado de separación de las aletas respecto al cuerpo, que son variables que se han utilizado para estimar la salinidad del medio (Anderson & Woods, 2013).

| | | LI (cm) | LF (cm) | IR |
|----------|----------------|---------|---------|-------|
| MEDIA | MUPA-LH-40008b | 1,064 | 0,985 | 0,925 |
| | MUPA-LH-40009b | 1,07 | 0,999 | 0,934 |
| VARIANZA | MUPA-LH-40008b | 0,005 | 0,007 | 0,002 |
| | MUPA-LH-40009b | 0,012 | 0,012 | 0,001 |

Tab. 1. -Average and variance of the measurements taken in both samples for the initial length (LI), final length (LF) and straightness index parameters.

Tab. 1. -Media y varianza de las medidas tomadas en ambas muestras para los parámetros de longitud inicial (LI), longitud final (LF) e índice de rectitud.

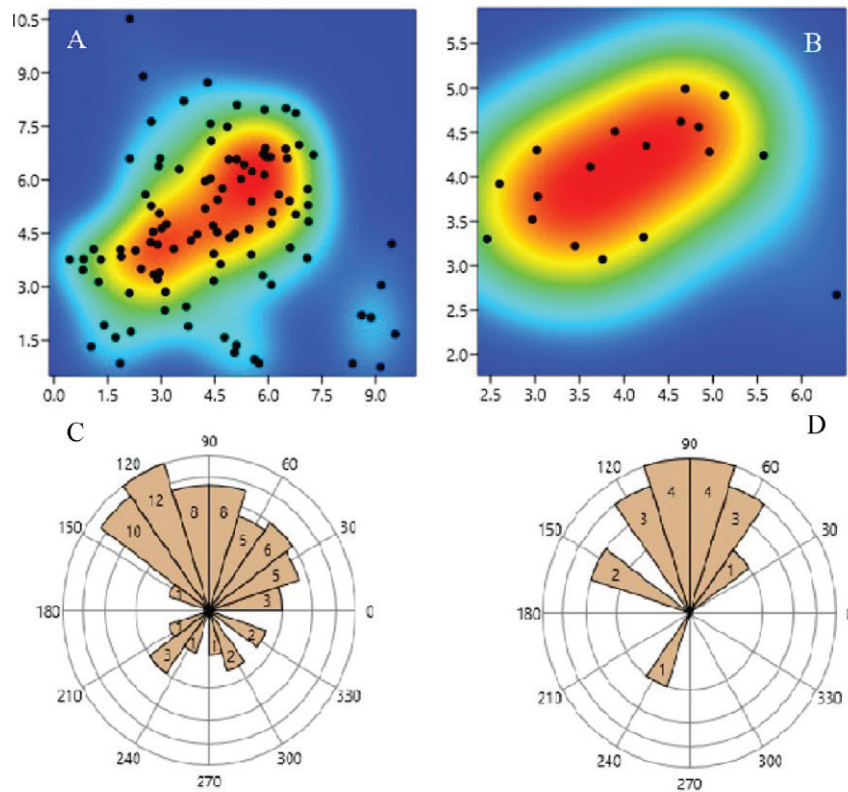


Fig. 2. -A-B: Kernel density maps from samples MUPA-LH-40008b (A) and MUPA-LH-40009b (B); where the position dots placed on each specimen's eye are represented. Higher density areas are shown in red and lower density areas are shown in dark blue. The X and Y axes in these graphs correspond to the measurements (in cm) of the relative X and Y axes established for each slab. C-D-Rose plots showing the sense of the individuals in samples MUPA-LH-40008b (A) and MUPA-LH-40009b (B), the numbers shown represent the number of individuals that are oriented in that particular sense.

3. Resultados

La mayoría de especímenes se preservan completos, articulados y en vista lateral, y en algunos de ellos se observa el contorno corporal. Todos ellos muestran pigmentación oscura en el área correspondiente al ojo (Fig. 1). Las medidas de la longitud inicial, final y del índice de rectitud (Tab. 1) indican que la varianza de los tamaños es muy baja.

El análisis del vecino más próximo señala que ninguna de las muestras sigue una distribución de Poisson. La R de la muestra LH-40008b es inferior a 1 (0,85), indicando que los individuos están significativamente agrupados; mientras que la de LH-40009b es mayor que 1 (1,49), indicando una distribución más dispersa. En los mapas de densidad de Kernel (Fig. 2) se observan áreas de alta densidad que contienen muchos especímenes en la primera muestra, y un área de alta densidad con menos individuos en la segunda.

El sentido resultó ser la variable más interesante (Fig. 2), pues aunque en la mayoría de los individuos en las muestras varía entre los 0° y los 180°, resultó una media circular de 89,9° y un intervalo de

confianza al 95% de (72,67; 107,2) para LH-40008b, y de 95,8° con un intervalo de confianza al 95% de (69,88; 121,9) para LH-40009b. Los individuos de la primera muestra siguen una distribución von Mises, por lo que se pudo realizar el test de Rayleigh. Este test permitió descartar la hipótesis nula de que no existe un sentido preferente. En la otra muestra, sin embargo, los individuos no siguen una distribución von Mises, por lo que se realizó una prueba de χ^2 , que permitió rechazar la hipótesis nula para la muestra.

4. Discussion and conclusions

Este análisis se lleva a cabo para contrastar y completar estudios preliminares realizados con otras muestras de mortalidad en masa en Las Hoyas (LH-3206a, Pinarido-Moya *et al.*, 1995). Las muestras se eligieron en base al pequeño tamaño y escasa variabilidad de los individuos, así como a la preservación, en particular del ojo. Las variables exploradas y los estadísticos utilizados son distintos a los utilizadas por Pinarido-Moya *et al.* (1995); pues se ha diferenciado el sentido dentro de una misma dirección. Gracias a esto, se ha observado que existe un sentido preferente en la mortalidad en masa.

La longitud inicial, que estima el tamaño corporal, presenta una varianza muy pequeña (Tab. 1), lo que según Bell *et al.* (1989) es indicativo de que la acumulación de individuos se debe a la muerte catastrófica de un banco de peces; en este caso, atendiendo al tamaño, se trataría de teleosteos juveniles. Algunas de las características presentes en los individuos, como la tetania de las aletas, la apertura de la boca (“*gasp*ing”) y la curvatura de la columna vertebral (Fig. 1), se interpretan como que la muerte se produjo bajo condiciones de estrés: choque térmico, anoxia o hipoxia, cambios en la salinidad o presencia de toxinas en el agua (Friedman *et al.*, 2016). Se detecta cierta variabilidad en la tetania de las aletas de estos individuos: las aletas pares aparecen generalmente pegadas al cuerpo, lo que equivaldría al estado 1 de Anderson & Woods (2013); en cambio, las aletas dorsales aparecen pegadas al cuerpo pero algunas están abiertas, correspondiendo al estado 2, aunque algunas aparecen más levantadas y abiertas (estado 3). Estos datos indican que el medio acuático no sería hipersalino (aunque se han estimado en Las Hoyas condiciones ligeramente alcalinas, Buscalioni & Fregenal-Martínez, 2010), sugiriendo que la mortalidad en masa no se deba a este factor. Otros fósiles de Las Hoyas como por ejemplo los arácnidos refuerzan esta hipótesis, cuando se comparan con los resultados obtenidos experimentalmente por Downen *et al.* (2016), ya que en Las Hoyas presentan los apéndices extendidos.

Por otra parte, Pan *et al.* (2019), estudiando las mortalidades en masa de los peces de Solnhofen, proponen que la curvatura observada en el esqueleto axial no ha de interpretarse como una evidencia de tetania, sino que puede deberse a factores post-mortem, coincidiendo con lo observado experimentalmente por Martín-Abad & Poyato-Ariza (2016). Estos autores sugieren que la presión de gases acumulados en las cavidades corporales, la variabilidad en la resistencia a la descomposición de los distintos tejidos blandos o a contracciones de los ligamentos, también alteran la curvatura axial.

En conclusión, se sugiere que la hipersalinidad no sería la causa principal de las mortalidades en masa en Las Hoyas. Proponemos, como hipótesis alternativa, eventos de anoxia y proliferación de algas que producen sustancias tóxicas (por ejemplo, *Botryococcus*, De la Fuente & Zetter, 2016). Las causas propuestas difieren ampliamente de las hipótesis al uso frecuentemente relacionadas con tormentas, que

implican alta energía (Wenz & Poyato-Ariza, 1994). En este caso, por el contrario, la presencia de un sentido preferente sugiere que los pequeños teleosteos se habrían orientado en un sentido por corrientes suaves, y no por eventos altamente energéticos, tal y como sugirieron Martill *et al.* (2008) para el yacimiento de Araripe. Futuros estudios en otras placas que registran eventos de mortalidad en masa en Las Hoyas permitirán contrastar con mayor precisión esta hipótesis, incluyendo la presencia de ejemplares de *Delclossia martinelli* en estas asociaciones, cuya presencia podría resultar un elemento clave para este fin.

Agradecimientos

La base de este artículo es un Trabajo Fin de Grado realizado en el Departamento de Biología de la Universidad Autónoma de Madrid, al que agradecemos habernos permitido realizar este estudio. Agradecemos también a los doctores Humberto Astibia de la UPV y a Francisco José Poyato Ariza de la UAM por sus comentarios.

Referencias

- Anderson K. & Woods A. D. (2013) - Taphonomy of Early Triassic fish fossils of the Vega-Phroso Siltstone Member of the Sulphur Mountain Formation near Wapiti Lake, British Columbia, Canada. *J. Palaeogeography* 2(4), 321–343.
- Baele J. M., Godefroit P., Spagna P. & Dupuis C. (2012) - Geological Model and Cyclic Mass Mortality Scenarios for the Lower Cretaceous Bernissart Iguanodon Bonebeds. *In: Godefroit, P. (Ed), Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. IU Press, 155–171.
- Bell M. A., Wells C. E. & Marshall J. A. (1989) - Mass-Mortality Layers of Fossil Stickleback Fish: Catastrophic Kills of Polymorphic Schools. *Evolution* 43(3), 607.
- Buscalioni A. D. & Fregenal-Martínez M. A. (2010) - A holistic approach to the palaeoecology of Las Hoyas Konservat-Lagerstätte (La Huerquina Formation, Lower Cretaceous, Iberian Ranges, Spain). *J. Iber. Geol.* 36, 297–326.
- De La Fuente M. & Zetter R. (2016) - Palynomorphs. *In: F.J. Poyato-Ariza F. J. & Buscalioni A. D. (Eds.), Las Hoyas: A Cretaceous Wetland*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 31–42.
- Downen M. R., Selden P. A. & Hasiotis S. T. (2016) - Spider leg flexure as an indicator for estimating salinity in lacustrine paleoenvironments. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 445, 115–123.
- Friedman M., Beckett H. T., Close R. A. & Johanson Z. (2016) - The English Chalk and London Clay: two remarkable British bony fish Lagerstätten. *Geol. Soc. London Spec. Publ.* 430, 165–200.
- Iniesto M., Buscalioni A. D., Carmen-Guerrero M., Benzerara K., Moreira D. & López-Archilla A. I. (2013) - Involvement of microbial mats in early fossilization by decay delay and

formation of impressions and replicas of vertebrates and invertebrates. *Palaios* 28, 56–66.

- Jell P. A. & Duncan P. M. (1986) - Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria. *Mem. Ass. Australas. Palaeontols.* 3, 111–205.
- Krisp M. J. & Špatenková O. (2010) - Kernel Density Estimations for Visual Analysis of Emergency Response Data. In: Konečný M., Zlatanova S. & Bandrova T. (Eds), *Geographic Information and Cartography for Risk and Crisis Management: Towards Better Solutions*. Springer-Verlag, 395–408.
- Martill D. M., Brito P. M. & Washington-Evans J. (2008) - Mass mortality of fishes in the Santana Formation (Lower Cretaceous, Albian) of northeast Brazil. *Cretac. Res.* 29(4), 649–658.
- Martín-Abad H. & Poyato-Ariza F. J. (2016) - Biostratigraphic factors involved in fish preservation. In: Poyato-Ariza F. J. & Buscalioni A. D. (Eds.), *Las Hoyas: A Cretaceous Wetland*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 202–210.
- Pan Y., Fürsich F. T., Chellouche P. & Hu L. (2019) - Taphonomy of fish concentrations from the Upper Jurassic Solnhofen Plattenkalk of Southern Germany. *Neues. Jahrb. Geol. Palaontol.-Abh.* 292(1), 73–92.
- Pinardo-Moya E., Fregenal-Martínez M. A. & Poyato-Ariza F. J. (1995) - A statistical approach to some biostratigraphic factors involved in fish mass mortality events at Las Hoyas, Cuenca, Spain. In: *Extended Abstracts. 2nd International Symposium on Lithographic Limestones. Lleida-Cuenca: 9-16 de Julio, 1995*. Ediciones de la Universidad Autónoma de Madrid, 119–122.
- Poyato-Ariza F. J. & Buscalioni A. D. (2016) - Relevance of Las Hoyas as a Mesozoic Lagerstätte. In: Poyato-Ariza F. J. & Buscalioni A. D. (Eds), *Las Hoyas: A Cretaceous Wetland*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 13.
- Sutherland J. T. F., Austen P. A., Duffin C. J. & Benton M.J. (2017) - Leptolepid otoliths from the Hauterivian (Lower Cretaceous) Lower Weald Clay (southern England). *Proc. Geol. Assoc.* 128(4), 613–625.
- Wenz S. & Poyato-Ariza F. J. (1994) - Les Actinoptérygiens juvéniles du Crétacé inférieur du Montsec et de Las Hoyas (Espagne). [Juvenile Actinopterygians from the Early Cretaceous of Montsec and Las Hoyas (Spain)]. *GEOBIOS* 16, 203–212.
- Zhou L., Algeo T. J., Feng L., Zhu R., Pan Y., Gao S., Zhao L. & Wu Y. (2016) - Relationship of pyroclastic volcanism and lake-water acidification to Jehol Biota mass mortality events (Early Cretaceous, northeastern China). *Chem. Geol.* 428, 59–76.