

10 00381



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ESTUDIO BIOGEOQUIMICO DE LOS ESTROMATOLITOS  
DE LA FORMACION TARAHUMARA.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGICAS)**  
P R E S E N T A :  
**ELIZABETH CHACON BACA**

DIRECTOR DE TESIS: DR. SERGIO R. S. CEVALLOS FERRIZ

2002

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

*"El verdadero viaje del descubrimiento consiste  
no sólo en buscar nuevos horizontes, sino en  
mirarlos con nuevos ojos"*

**MARCELL PROUST (1871-1922)**  
**NOVELISTA FRANCÉS**

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

## A TODA MI FAMILIA

María del Sol, Eva, Raquel, Gloria, Magda,  
Esther, Ricardo, Rodolfo, Ricardo y a mis  
padres Ricardo y Esther

A mis amigos de siempre, por su valiosa  
y estimulante amistad, y especialmente  
por su gran apoyo y solidaridad

Marco Sánchez, Carmen Vilchis, Mónica Romo, Juan  
Malda, Mónica Salas, Dalila Fragoso, Juan Carlos  
Cuninham, Javier Montaña, Paty Velasco, Arturo  
Hernández, Lety Alba, Sonia Angeles, Paty Girón,  
Margarita Reyes, José Luis Ramirez, Renato Lemus, Irma  
Plata, Alicia Negrón, Guillermo Lemarchand, Patricia  
Pedregera, Julieta Rossen, Ileana S. Plata, Hernando  
Quevedo, Gaby S. Plata, Sara Coronado, Fabiola Flores,  
Rosalba Bahena, Norma Flores, Rocío Aguilar , Cristina  
García Bobadilla y al JC.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Dante J. Morán Zenteno por el gran apoyo académico y administrativo que recibí durante los estudios de Doctorado y por su revisión y colaboración durante el desarrollo de éste trabajo.

Al Dr. Sergio R. S. Cevallos-Ferriz por su dirección durante el desarrollo de éste trabajo y todo el apoyo recibido durante el doctorado.

Al M. en C. Pedro Morales Puente por su ayuda durante el último año del doctorado y el correspondiente apoyo financiero para la finalización de la presente Tesis.

A la M. en C. Edith Cienfuegos Alvarado por todo su apoyo en los análisis isotópicos y colaboración durante las fases finales de éste trabajo.

Al Dr. Gustavo Tolson Jones, Arturo Hernández Cruz, Antonio Lazcano-Araujo Reyes, Ma. Patricia Velasco de León y Alicia Negrón Mendoza por la revisión de la Tesis y por formar parte del Comité de Sinodales, y a la Dra. Margarita Caballero por los comentarios y sugerencias finales a este trabajo.

A DGAPA-UNAM por la beca recibida durante el primer año de doctorado.

Al Proyecto de Investigación PAPIIT IN-20850D por el apoyo financiero recibido.

Al Proyecto de Investigación (G 35442 T) "Desarrollo en México de nuevas metodologías en isótopos estables aplicadas al estudio de depósitos minerales, vulcanismo, sistemas hidrotermales, hidrología, ecología y biogeoquímica acuática" por el apoyo recibido durante las últimas fases de ésta investigación.

Al DAAD por el otorgamiento de la beca que permitió realizar la fase experimental de ésta investigación en el Instituto de Paleontología y Geología de la Universidad de Göttingen, Alemania

Al Prof. Dr. Joachim Reitner, Gernot Arp, Mark Feldman, Fritz Neuweiler, Mark Hundred y a los compañeros de Laboratorio por el apoyo académico recibido durante mi estancia en Göttingen.

Al Dr. Andrew Knoll y al Dr. Stepko Golubic por toda la asesoría recibida y el apoyo prestado en la fase final de esta investigación.

Al Sr. José Luis Reza y al Ing. Ignacio Lozano por el apoyo experimental recibido y al Sr. Antonio Altamira por el apoyo fotográfico recibido.

# ÍNDICE GENERAL

<b>.Resumen</b>		<b>4</b>
<b>Capítulo I</b>	<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>6</b>
1.1	El Sistema de Carbonatos	7
1.2	Microbialitas	10
1.2.1	Estromatolitos	12
1.2.2	Travertinos	17
1.3	Influencia biológica de la mineralización	18
1.4	Comunidades Microbianas	20
1.4.1	Comunidades microbianas recientes	21
1.4.2	Comunidades microbianas fósiles	24
1.5	Información química preservada en Sedimentos	27
1.5.1	Información Geoquímica	28
1.5.2	Información Bioquímica	29
1.6	Objetivo	33
<b>Capítulo II</b>	<b>METODOLOGÍA</b>	<b>34</b>
2.1	Muestras Fósiles	35
2.1.1	Localidad de Estudio	35
2.1.2	Carbonatos y Pedernal	37
2.2	Muestras Recientes	37
2.2.1	Localidad de Estudio	37
2.2.2	Muestreo y Láminas Delgadas	39
2.2.3	Microscopía de Barrido (SEM)	41
2.2.4	Microscopía de Fluorescencia	41
2.2.5	Microscopía de Difracción	41
2.2.6	Microscopía de Transmisión (TEM)	42
2.3	Técnica para Biomarcadores	42
2.4	Análisis de Isótopos Estables	47
<b>Capítulo III</b>	<b>RESULTADOS</b>	<b>48</b>
3.1	Estromatolitos	48
3.2	Microfósiles preservados en el Pedernal	55
3.2.1.	Microfósiles semejantes a cianobacterias	55
3.2.1.1	Morfotipos cocoides unicelulares y agregados pluricelulares	55
3.2.1.2	Formas Filamentosas	58
3.2.2	Microfósiles de Eucariontes	60



3.2.3	Acritarcas	61
3.2.4	Diatomeas	66
3.3	Travertinos de Viterbo	72
3.3.1	Tapetes microbianos	72
3.3.2	Comunidad microbiana	81
3.4	Biomarcadores	86
3.4.1	Estromatolitos y Travertinos	86
3.4.2	Pedernal	92
3.3.3	Familias de Biomarcadores	95
3.4	Análisis de Isótopos	97
 <b>Capítulo IV DISCUSION</b>		<b>100</b>
4.1	Estromatolitos	100
4.2	Microfósiles	103
4.3	Tapetes microbianos	107
4.4	Biomarcadores	112
4.5	Discusión General	115
 <b>Capítulo V CONCLUSIONES</b>		<b>120</b>
 <b>APÉNDICE I Escala del Tiempo geológico</b>		<b>123</b>
<b>APÉNDICE II Glosario de Términos</b>		<b>124</b>
<b>APÉNDICE III Planos Geométricos en Diatomeas</b>		<b>127</b>
 <b>Bibliografía</b>		<b>128</b>

# ÍNDICE DE LÁMINAS

<i>Lámina I</i>	Estromatolitos y Pedernal de Huepac	49
<i>Lámina II</i>	Macroestructuras de Estromatolitos	51
<i>Lámina III</i>	Microfábricas del estromatolito y del pedernal	53
<i>Lámina IV</i>	Microfósiles esferoidales	57
<i>Lámina V</i>	Formas Filamentosas	59
<i>Lámina VI</i>	Microfósiles de Eucariontes	63
<i>Lámina VII</i>	Acritarcas	65
<i>Lámina VIII</i>	Diatomeas penadas	67
<i>Lámina IX</i>	Diatomeas penadas	69
<i>Lámina X</i>	Diatomeas céntricas	71
<i>Lámina XI</i>	Tapete microbiano del travertino de Viterbo	73
<i>Lámina XII</i>	Precipitación mineral en el tapete microbiano	75
<i>Lámina XIII</i>	Precipitación de aragonita	77
<i>Lámina XIV</i>	Zonas de precipitación de carbonatos en el travertino	79
<i>Lámina XV</i>	Matriz orgánica del travertino	80
<i>Lámina XVI</i>	Matriz mineral del travertino	82
<i>Lámina XVII</i>	Cianobacterias filamentosas del travertino	84
<i>Lámina XVIII</i>	Comunidad de procariontes del travertino	85

## RESUMEN

La incorporación de carbono en forma de carbonato de calcio es parte de uno de los ciclos biogeoquímicos que han moldeado y construido nuestra biósfera desde el origen de la vida en nuestro planeta. Entre los microorganismos que directa o indirectamente influyen en la precipitación de carbonatos de calcio, se encuentran las eubacterias, que se asocian en comunidades microbianas complejas formando estromatolitos, carbonatos finamente laminados que constituyen el vestigio biogeológico más antiguo de las primeras comunidades bióticas. En los últimos 40 años su estudio ha cobrado gran importancia para documentar las primeras etapas de evolución biológica dentro de un contexto geológico, ya que fue la forma predominante de asociación de vida durante más del 80% de la historia biológica en la Tierra. Los estromatolitos Cretácicos de Huepac de la Formación Tarahumara, que afloran en el Estado de Sonora, México, fueron analizados desde el punto de vista sedimentológico, biológico y bioquímico, tomando como base el análisis de un análogo moderno de tapetes microbianos asociados a un locus de precipitación de carbonato de calcio. Estas observaciones permitieron realizar una reconstrucción paleoambiental de estos estromatolitos cretácicos y su interpretación dentro de un contexto biogeoquímico y geológico. Las evidencias paleontológicas, bioquímicas y sedimentológicas sugieren que los estromatolitos de Huepac se formaron en un ambiente vulcanosedimentario, y que se encontraban periódicamente sumergidos, formándose laminaciones ricas en materia orgánica, periódicas y alternadas que marcaban el crecimiento de las comunidades microbianas autótrofas que formaban el tapete microbiano. Las laminaciones ricas en carbonato de calcio indican por otra parte, un influjo mayor de sedimentación por su cercanía al continente. Las evidencias paleontológicas, como son la presencia de ciertas plantas vasculares, la abundancia de raíces vasculares en el pedernal, el tipo de vegetación descrita en trabajos previos, sumadas a las observaciones descritas en este trabajo, indican también que el ambiente de depósito original estaba en cercanía inmediata con el

continente, además de la ocurrencia ocasional de restos de insectos en ciertas muestras.

De acuerdo a los resultados derivados de ésta investigación, los análisis de los de estromatolitos, de los tapetes recientes y del pedernal, las múltiples evidencias geológicas (geología regional que abarca la Formación Tarahumara), sedimentológicas (textura de la microfábrica), paleontológicas (microfósiles representativos de aguas dulces, como son los microfósiles del género *Fragilaria*, *Tabellaria* y *Melosira*, todas estas con representantes actuales de aguas dulces, asociada a la presencia de ciertos morfotipos semejantes a modernas algas y cianobacterias continentales), geoquímicas (valores del C<sup>13</sup> y O<sup>18</sup>) y bioquímicas (distribución y abundancia de alcanos entre C<sub>16</sub> y C<sub>28</sub> en general), permiten afirmar que estos estromatolitos fueron formados en un ambiente no marino en áreas superficiales, con una gran influencia continental, probablemente un lago volcánico, o algún ambiente de transición como es un estero o una laguna costera. La fuente de sílice probablemente es de origen volcánico, a pesar de la presencia de diatomeas, la forma y dimensión de los bloques de pedernal y el tipo de contacto que tiene con las calizas sugiere un depósito masivo en forma de gel que invadió a las calizas periódicamente por lo menos en tres periodos volcánicos activos.

# Capítulo I.

## INTRODUCCION

*" Si podeis mirar dentro de las semillas del tiempo y decir  
cúal grano crecerá y cúal no, entonces respondedme....."*

Macbeth, Acto I, Escena III.

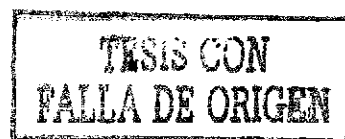
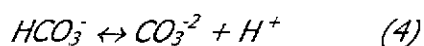
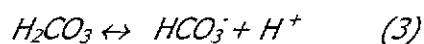
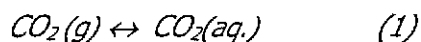
La incorporación de carbono en forma de carbonato de calcio es parte de uno de los ciclos biogeoquímicos que han moldeado y construido nuestra biósfera desde el origen de la vida en nuestro planeta. A lo largo del registro fósil se puede apreciar claramente que el sistema de carbonatos ha jugado un papel preponderante en la evolución biológica y continúa siendo uno de los ciclos de mayor relevancia en la actualidad, considerando que más de un 70% de los ecosistemas terrestres son sistemas de carbonato de calcio. Así, la precipitación de carbonato de calcio ha sido fundamental en la evolución biológica y en la evolución geológica, pues ocurre por la acción de los organismos pero también en ausencia total de ellos. Se sabe que muchos organismos complejos son capaces de precipitar carbonatos, de entre ellos, la mayor precipitación biológica de carbonato de calcio proviene de comunidades de microorganismos que activa o pasivamente inducen dicha precipitación.

Tradicionalmente, los carbonatos laminados antiguos con apariencia de arrecifes se han denominado *estromatolitos* (Kalkowsky, 1908) y han sido atribuidos al depósito de carbonato de calcio en la superficie de tapetes microbianos construidos por cianobacterias (Monty, 1973, 1977; Awramik & Margulis, 1976). Los estromatolitos constituyen el vestigio biogeológico más antiguo de las primeras comunidades bióticas que desarrollaron complejas relaciones ecológicas desde su establecimiento. En los últimos 40 años su estudio ha cobrado gran importancia para documentar las primeras etapas de evolución biológica dentro de un contexto geológico, ya que fue la forma

predominante de asociación de la vida durante más del 80% de la historia biológica en la Tierra. Durante el Cámbrico disminuyen marcadamente en diversidad y abundancia, y a lo largo del Fanerozoico éstos se restringen aún más, representando una parte mucho menos significativa de carbonatos. Actualmente, existen numerosos ejemplos del establecimiento de carpetas o tapetes microbianos formados por microcomunidades diversas que potencialmente pueden formar estromatolitos (Gebelein & Hoffmann, 1973). De este modo, los tapetes microbianos representan entonces verdaderos análogos modernos de rocas sedimentarias de origen microbiano como son los estromatolitos (Hoffman, 1976). Sin embargo, la caracterización de estas construcciones macrofósiles se ve muy limitada por el bajo potencial de fosilización de los organismos constructores, especialmente de bacterias (Knoll, 1985), y por los efectos diagenéticos que tienden a oscurecer la información original de estas comunidades microbianas.

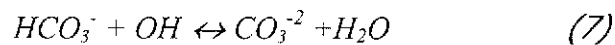
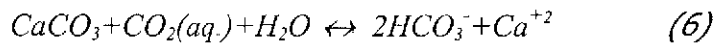
### 1.1 El Sistema de Carbonatos

Para analizar químicamente la construcción biológica de sedimentos fósiles y recientes de carbonato de calcio, es necesario puntualizar las ecuaciones del equilibrio químico involucradas en la precipitación del carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ). En el sistema de carbonatos de aguas naturales, el carbono está presente en forma de las siguientes especies iónicas: dióxido de carbono disuelto ( $\text{CO}_2(\text{g})$ ), ácido carbónico ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ), carboanión hidrógeno ( $\text{HCO}_3^-$ ) y el carboanión  $\text{CO}_3^{-2}$ .

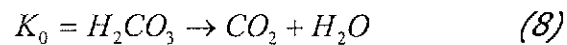




Cuando se disocian totalmente a sus ácidos, se forman diferentes minerales de carbonato como la calcita, aragonita y la dolomita. Este sistema de carbonato de calcio tiene una alta capacidad de amortiguamiento del pH. A un pH muy ácido, predomina el ácido carbónico ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ), y ocurre la disolución de carbonato de calcio (*Reacción 6*). Al contrario, un incremento en el pH desplaza el equilibrio hacia la formación del anión carbonato  $\text{CO}_3^{-2}$  (*Reacción 7*):



Cada una de estas reacciones se rige por una constante de equilibrio específica (**K**).



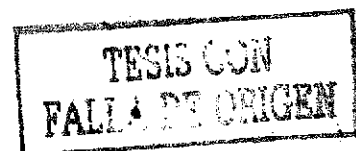
$$K_1 = \frac{[\text{HCO}_3^-][\text{H}^+]}{[\text{H}_2\text{CO}_3]} \quad (9)$$

$$K_2 = \frac{[\text{CO}_3^{-2}][\text{H}^+]}{[\text{HCO}_3^-]} \quad (10)$$

También se considera el producto de solubilidad de la calcita (**L<sub>cal</sub>**). Las demás constantes son funciones no lineales de la temperatura, presión y salinidad:

$$L_{cal} = \frac{[\text{CO}_3^{-2}][\text{Ca}^{+2}]}{[\text{CaCO}_3]} \quad (11)$$

La constante de Henry (**K<sub>H</sub>**) determina qué cantidad de dióxido de carbono se tiene a una determinada temperatura, y es independiente de la presión parcial del  $\text{CO}_2$  (**g**) disuelto en agua:



$$K_H = \frac{[CO_2(aq.)]}{pCO_2} \quad (12)$$

El número de especies iónicas en agua son interdependientes. Para encontrar los parámetros de alcalinidad, dióxido de carbono total disuelto, pH y pCO<sub>2</sub> es necesario analizar mínimo dos variables para calcular las otras. La temperatura, salinidad y en caso dado la presión, se calculan a partir de las constantes K<sub>0</sub>, K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub> y K<sub>H</sub> que deben medirse. Otro parámetro importante es la alcalinidad, expresada como KA y que se define como la cantidad de ácidos necesaria para neutralizar la misma cantidad de bases presentes en el sistema (Reacción 13).

$$KA = [HCO_3^-] + 2 \cdot [CO_3^{2-}] \quad (13)$$

Sin embargo, en aguas naturales existe una amplia gama de bases y ácidos que por medio de la titulación se pueden determinar. Así, se habla de una alcalinidad total que involucra todos los ácidos y bases presentes en un sistema acuoso determinado. También se debe considerar el carbono inorgánico total (*total inorganic carbon* o *TIC*), disuelto en el sistema que es la suma de todas las especies químicas que contienen CO<sub>2</sub>:

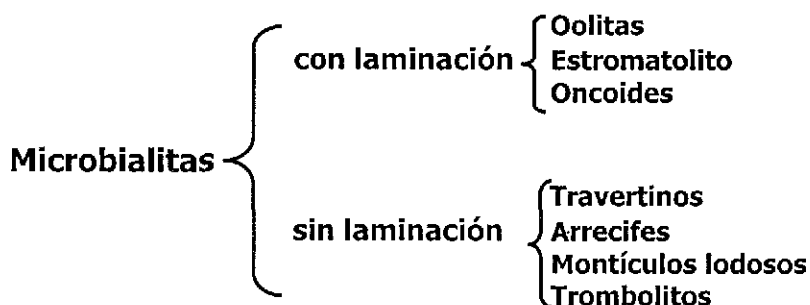
$$TIC = [CO_2(aq.)] + [H_2CO_3] + [HCO_3^-] + [CO_3^{2-}] \quad (14)$$

Las ecuaciones anteriores predicen el comportamiento del sistema de carbonato de calcio y su precipitación de acuerdo a determinadas condiciones fisicoquímicas. Sin embargo, entran en juego otros parámetros biológicos que determinan o influyen la precipitación de carbonato de calcio, de los cuales la fotosíntesis es el proceso más importante, ya que controla la cantidad de CO<sub>2</sub> (g) total que siempre mantiene un equilibrio de intercambio con la atmósfera (Libes, 1992).

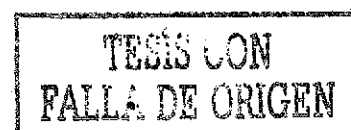
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## 1.2 Microbialitas

Todas aquéllas rocas de carbonatos que se forman bajo la influencia de los microorganismos se designan hoy en día con el término general de **Microbialitas** usado originalmente para referirse a aquéllas estructuras organosedimentarias formadas por la interacción de una comunidad bentónica con el ambiente de sedimentación circundante y la litificación subsecuente de esta estructura (Burne & Moore, 1987; Reitner, 1993a). Por tanto, dentro de la microbialitas se agrupan diferentes rocas de origen biológico como son los estromatolitos, oncoides, trombolitos y "rocas" similares (ver revisión en Riding, 1991a). Desde los trabajos pioneros de Kalkowsky en 1908, cuando acuñó el término de **estromatolito** y de Heim en 1916 cuando empleó el término **oncoide**, para designar aquellas microbialitas laminadas que crecen a partir de un centro (Logan et al., 1964), se sospechó la influencia de microorganismos en su construcción. Sin embargo, la certeza de la participación de microorganismos como constructores ha llegado muy reciente y paulatinamente. Algunas estructuras organosedimentarias agrupadas bajo el término general de microbialitas son los siguientes, y para cada microbialita hay una descripción específica:



Actualmente se considera que todas las microbialitas funcionan bajo el mismo principio fisicoquímico, que involucra la formación del biofilme cuando los microorganismos se adhieren a su sustrato y empiezan a crecer (Burne & Moore, 1987; Reitner, et al., 1996).



El análisis de diversas microbialitas revela que son sedimentos formados por una comunidad microbiana bentónica con una matriz de compuestos orgánicos. Ahora se sabe que tanto los estromatolitos como los oncoides resultan de la actividad de microorganismos bentónicos sobre la superficie del sustrato, y que secretan una matriz orgánica extracelular conocida como **biofilme**. El biofilme es un término general que define aquella matriz de macromoléculas orgánicas secretadas por las actividades metabólicas de una comunidad microbiana, que une partículas sedimentarias y participa en la formación de novo de minerales (Reitner, 1993). Las partículas sedimentarias pueden ser diversas en su origen, o bien, ser minerales diferentes, mientras que los nuevos minerales que se van formando generalmente son carbonatos (Golubic, 1973, 1994 y la literatura ahí citada). Las sustancias extracelulares poliméricas van formando el biofilme en cada tapete microbiano. Estas sustancias extracelulares, referidas con el término de **EPS** (*extracellular polymeric substances*) son cruciales para la adhesión y el desarrollo de los microorganismos adheridos al sustrato y que finalmente, promueven el establecimiento de tapetes microbianos que precipitan  $\text{CaCO}_3$  (Decho, 1990; Little et al., 1997).

Así, el EPS facilita la formación de microhábitats protectores que disminuyen las tasas de difusión y al mismo tiempo sirven de buffer a los cambios ambientales. Bajo condiciones naturales se sabe que el EPS consiste de moléculas ácidas como son los polisacáridos con ácido urónico (Fortin, et al., 1997), y otros grupos ácidos como hidroxilos, sulfatos y fosfatos de moléculas menores. Se tiene evidencia indirecta de que el EPS captura tanto los nutrientes como aquella materia orgánica disuelta y referida con el término DOM (*dissolved organic matter*), así como cationes ( $\text{Fe}^{++}$ ,  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$ ) que se unen a grupos carboxílicos, actuando así como una resina de intercambio iónico (Reitner, 1992). El influjo de cationes divalentes como  $\text{Ca}^{++}$  y  $\text{Mg}^{++}$  disueltos en el agua intersticial parece ser un prerequisite para la calcificación de las comunidades microbianas, resultando así en algún tipo de microbialita (Moore, et al., 1984).

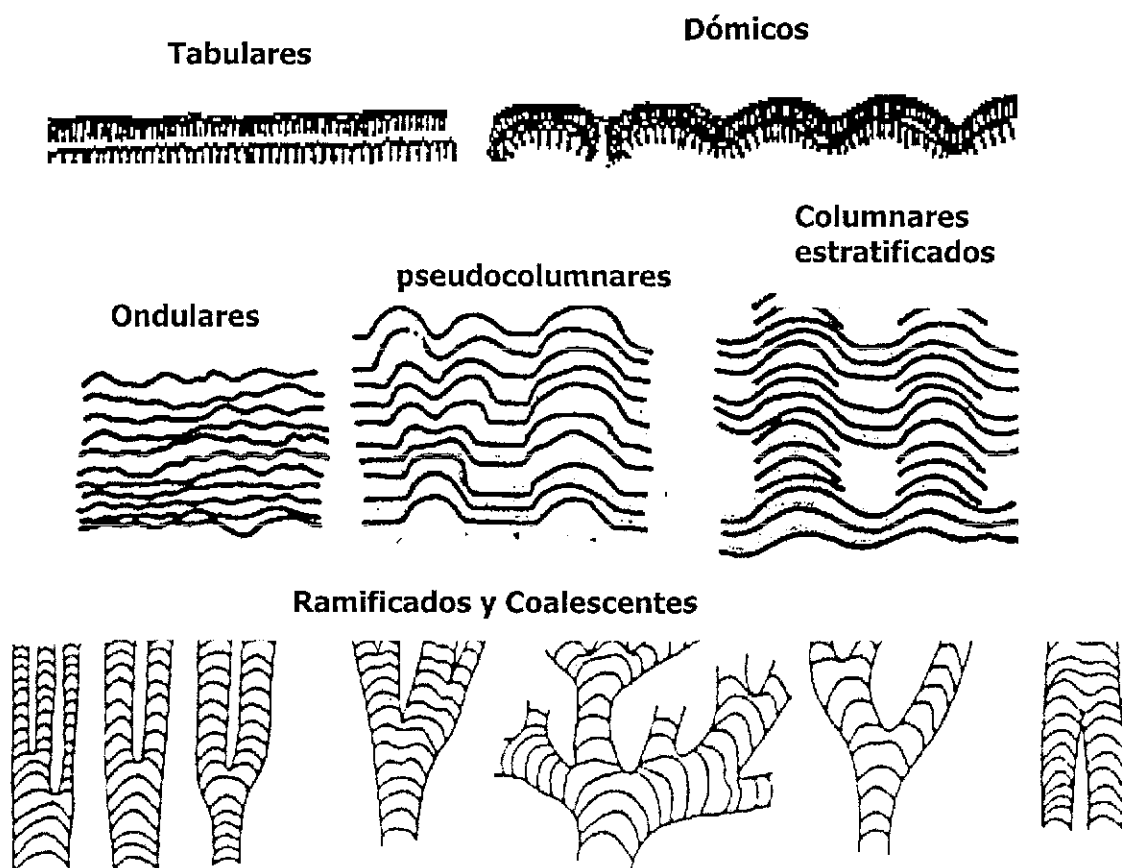
### **1.2.1 Estromatolitos.**

El registro fósil de vida más antiguo conocido lo constituyen los estromatolitos, cuya característica más conspicua es su estructura laminada, que consiste en la alternancia de una lámina clara rica en sedimento y una lámina oscura rica en materia orgánica (Figura 1.1). Los estromatolitos más antiguos son los que se encuentran en el Grupo Warrawoona, del Pilbarra Block, Australia y tienen una edad de 3560 millones de años (Dunlop et al., 1978; Lowe, 1980; Walter et al., 1980; Buick, et al., 1981) y en Barberton, Sudáfrica, que preservan microfósiles de procariontes en su pedernal asociado de aproximadamente 3460 Ma (Byerly et al., 1986).



**Figura 1.1 Estromatolitos laminados que muestran la alternancia en laminación clara-oscura (flechas). Este estromatolito de forma dómica de 500 Ma corresponde a la colección de los Jardines Petrificados Marinos en las fuentes de Saratoga ([www.petrifiedseagardens.org](http://www.petrifiedseagardens.org)).**

De todos los fósiles conocidos, son los estromatolitos y ciertos microfósiles procariontes los que proporcionan la mejor información biogeológica acerca del mayor lapso de la historia de vida en el planeta (Awramik, 1971; Schildowsky, 1988; Schopf, 1994). Su registro geológico indica que se formaron bajo cierta diversidad de ambientes sedimentarios como cuencas, zonas de marea, supramarea e intermarea (Hoffman, 1976), y en zonas de lagos, ríos, y aguas termales (Walter et al., 1972; Southgate, 1989), exhibiendo una gran diversidad de formas en su macroestructura (Awramik, 1992) que van de estratiformes a domales o columnares, y éstos también pueden ser ramificados como se ilustra en la siguiente Figura:



**Figura 1.2 Desarrollo de algunas macroestructuras típicas en estromatolitos.\***

\* Tomado de Logan, 1964.

En el Fanerozoico, sin embargo, la abundancia de estromatolitos decae abruptamente, y los representados pertenecen mayoritariamente a ambientes continentales donde presentan todas las variedades en macroestructura, pero no alcanzan dimensiones tan grandes y muestran una laminación relativamente más gruesa (Awramik, 1992).

Esta aparente declinación de estromatolitos se ha interpretado como una consecuencia indirecta de la evolución de metazoarios (Awramik, 1983), pues se ha postulado que la evolución de organismos excavadores destruiría la microestructura de estromatolitos (Garret, 1970) y que el desarrollo de organismos con esqueleto limitaría la colonización de sustratos (Monty, 1973). También se ha considerado la evolución de organismos macroscópicos que utilizan oxígeno libre como otro factor que indirectamente afectaría el florecimiento de estromatolitos (Knoll, 1989). Pero aún en estratos Fanerozoicos es posible documentar que constituyen una parte significativa de muchos arrecifes, como ejemplifican los arrecifes Devónicos de la cuenca de Canning (Playford et al., 1976), los arrecifes Pérmicos de Texas e Inglaterra, los del Triásico de Cataluña y los del Mioceno en España (Dabrio et al., 1981).

La ocurrencia de los estromatolitos a lo largo del registro fósil reviste mayor relevancia en paleontología porque se les asocia con la aparición y evolución biológica de cianobacterias fotosintéticas, las cuales continúan siendo un componente fundamental en la formación de tapetes microbianos recientes. Hoy en día también se forman estromatolitos que empiezan por el establecimiento de un tapete microbiano sobre un sustrato fijo cuya litificación empieza en la parte inferior (Logan, 1961; Monty, 1967; Dill, 1987), como lo atestiguan los estromatolitos de Shark Bay, Australia (Logan, 1961), y los estromatolitos de las Islas Bahamas (Dravis, 1983; Dill et al., 1986). Sin embargo la diferencia principal con los estromatolitos Precámbricos radica en su abundancia y diversidad, y en el tamaño y los patrones de ramificación que son mucho menores. Los estromatolitos recientes están dominados por cianobacterias fotosintéticas y en menor proporción, por bacterias no fotosintéticas, algas verdes,

algas rojas y diatomeas (James & Ginsburg, 1979; Land & Moore, 1980; Winsbrough & Golubic, 1987, y las referencias ahí citadas).

Definir a los estromatolitos ha generado acalorados debates por décadas, dependiendo de la importancia relativa que se le otorga a la descripción *versus* la génesis. Kalkowsky (1908) propuso una definición genérica: estromatolito es una roca calcárea de origen orgánico que tiene una estructura finamente laminada. Muchos años después se propuso usar el término *estromatolito* para aquéllas estructuras discretas laminadas con cierto grado de relieve (Logan et al., 1964). En términos descriptivos, la definición más acertada los refiere como una estructura de crecimiento litificada, laminada y adherida que crece a partir de un punto o de una superficie limitada de inicio (Semikhatov et al., 1979). Y aunque característicamente de origen microbiano y composición calcárea, los estromatolitos pueden tener cualquier origen composición, forma, tamaño y edad (Semikhatov et al., 1979).

Actualmente el concepto genérico más socorrido, define a los estromatolitos como estructuras organosedimentarias laminadas, formadas por la unión, atrapamiento y precipitación de partículas de carbonato de calcio (Walter 1976; Awramik & Margulis, 1976), reflejando la actividad de comunidades microbianas dominadas por bacterias fotosintéticas, principalmente del grupo de cianobacterias (Walter et al., 1980). No obstante, Kumbrein (1983) acertadamente indicó que el único problema con esta definición es que no toma en cuenta su alternancia en laminación, que es la característica más conspicua de los estromatolitos. Recientemente Golubic (comunicación personal) ha sugerido que el término *estromatolítico* se aplique a priori a cualquier roca que presente laminación. Independientemente de la definición de estromatolitos que se utilice, el análisis de un determinado estromatolito debe considerar varios factores prominentes relacionados con su formación, como son: la relación de su macroestructura con su ambiente de depósito, el papel de microorganismos en su construcción y en el moldeamiento de su microfábrica, la interacción de la comunidad microbiana y sus condiciones ambientales, y el potencial



de preservación (Feldmann, 1998). La laminación de cada estromatolito y su descripción debe ser por tanto, uno de los criterios fundamentales para su interpretación. En éste trabajo se ha adoptado la definición de estromatolito que enfatiza su génesis, es decir, aquéllas estructuras organosedimentarias laminadas que se forman por precipitación, atrapamiento y unión de partículas sedimentarias que presentan cierta alternancia en su laminación y que presentan cierta estructura regular, tanto macroscópica como microscópicamente. También se trabajó con la hipótesis de que los tapetes microbianos recientes representan análogos modernos de estromatolitos y que bajo ciertas condiciones ambientales, pueden preservarse y litificarse.

La **microestructura** de los estromatolitos está determinada por las características microscópicas de la laminación, como son las dimensiones, la matriz, el tipo de sedimento, entre otras (Bathurst, 1971). En general, se considera que las comunidades microbianas dominadas por microorganismos filamentosos producen una lámina fina, mientras que las dominadas por cocoides producen una microfábrica pobremente laminada (Schopf & Klein, 1992). Estas láminas regulares planas se interpretan como remanente de tapetes microbianos diferenciados en zonas o capas fisiológica y ecológicamente diferentes (Brook, 1976; Gebelein, 1976; Riding et al., 1991; Feldmann & McKenzie, 1998). A escala microscópica también hay gran variación en la naturaleza de la lámina estromatolítica. Las dimensiones de la lámina varían dependiendo de factores como la tasa de sedimentación, la tasa de crecimiento de microorganismos y el clima (Gebelein, 1969; Ginsburg et al., 1977). Lo que es constante en todos los estromatolitos es su alternancia de láminas: una lámina clara rica en sedimento seguida de una lámina oscura rica en materia orgánica. La alternancia entre lámina clara y lámina oscura indica en principio, un depósito diferencial, o diferentes periodos de depósito (Golubic, 1976; Park, 1976).

Estas estructuras biogénicas varían también en su **macroestructura**, determinada en general por la interacción de las especies constructoras con diversos factores

ambientales y ecológicos (Hoffman, 1976; Gemerden, 1993). Dentro de una comunidad biológica diversos factores abióticos, como son el suministro de nutrientes, luz, oxígeno, y composición iónica del agua intersticial, conducen a la formación de gradientes perpendiculares al tapete microbiano, que es lo que determina la organización espacial o la distribución de los organismos, y estas interacciones van moldeando finalmente la macroestructura (Golubic, 1976; Walter, 1976; Schidlowsky, 1992). La influencia de comunidades microbianas sobre la morfología y textura interna de los estromatolitos ha sido el centro de un gran debate en carbonatos del Precámbrico (Krylov, 1976; Awramik, 1992; Knoll & Semikhatov, 1998). Los trabajos pioneros de los rusos soviéticos documentaron las variaciones seculares en la morfología de estromatolitos y sus microfábricas, interpretándose como representantes de la evolución de comunidades microbianas a lo largo del tiempo (Knoll & Semikhatov, 1998). Por otro lado, la escuela occidental consideró la morfología de estromatolitos como función del ambiente de depósito más que como una función de la comunidad microbiana (Logan et al., 1964; Cloud, 1976; Grotzinger & Rothman, 1996). Recientemente, sin embargo, se ha considerado que la macroestructura de estromatolitos, tanto precámbricos como recientes, es producto de procesos tanto biológicos como ambientales (Golubic, 1976; Krumbein et al., 1977; Burne & Moore, 1987), si bien se desconoce hasta cierto grado, el papel específico de cada una de las comunidades microbianas en la formación de muchos estromatolitos del Precámbrico (Buick et al., 1981; Lowe, 1994).

### ***1.2.2 Travertinos.***

Los travertinos son acumulaciones masivas de carbonato de calcio de origen continental, ampliamente distribuidos y asociadas generalmente a un ambiente volcánico. La gran variedad en morfología, texturas, origen y diagénesis, apuntan a procesos de formación orgánicos e inorgánicos difíciles de distinguir y que han sido el foco de un acalorado debate de muchos años en cuanto a la naturaleza fisicoquímica o bioquímica de la precipitación de carbonato de calcio, ya que hay procesos orgánicos e

inorgánicos involucrados en su formación (Chafetz & Folk, 1984; Emeis et al., 1987). Recientemente se han incrementado los estudios en travertinos por la información isotópica y fósil contenida en ellos utilizada en la identificación de paleoclimas (Pentecost, 1995). Tomando en cuenta su origen, existen travertinos **meteógenos**, caracterizados por la precipitación de carbonato a partir del CO<sub>2</sub> que se origina en el suelo y cuya precipitación depende por tanto de factores climáticos y constituyen un 20% de los travertinos europeos que se creen formados durante un estadio glacial del Pleistoceno (Pentecost, 1995b).

Por otra parte, los travertinos **termógenos** se distinguen porque se producen a partir del acarreo del CO<sub>2</sub> liberado predominantemente de la actividad termal en regiones volcánicamente activas y la mayoría están asociados con depósitos de aguas termales. Los depósitos de travertinos ocurren tanto en ambientes de descarga de aguas termales como de aguas frías. La gran mayoría de travertinos reportados se han formado durante el Cuaternario y algunos siguen hoy en día activos, aunque reducidos en sus descargas (Cidu et al., 1990). El depósito y formación de travertinos ocurre en sitios donde el agua subterránea es rica en bicarbonatos y con una alta presión parcial de CO<sub>2</sub>, que se desgasifica al contacto con la atmósfera o en casos más comunes donde hay un escape rápido de CO<sub>2</sub> (Tucker & Wright, 1990).

### **1.3 Influencia Biológica de la Mineralización.**

Para que ocurra la calcificación tiene que haber una saturación local de carbonato de calcio. Los microorganismos pueden lograr esta saturación de muy diversas maneras, ya sea utilizando sus bombas de protones o secretando enzimas específicas (Westbroeck & De Jong, 1983). Pero en esta precipitación, si bien es mediada por los microorganismos, no hay una regulación celular del proceso. La influencia más directa de los organismos se refiere a que controlan biológicamente el proceso de calcificación. Lowenstam (1981) y Weiner et al., (1983) diferencian lo que es *iniciado biológicamente* de lo que es *controlado biológicamente*.

En las microbialitas, como estromatolitos y travertinos, ocurre la precipitación de carbonatos activamente y se dice que es iniciada biológicamente pero no controlada: los minerales se forman por los productos extracelulares del metabolismo con el medio circundante, y ocurre la precipitación de carbonato de calcio porque hay microambientes fisicoquímicos que favorecen que el equilibrio de la reacción se desplace a la precipitación (Reacciones 3-5 de la primera sección).

El otro proceso que es estrictamente controlado biológicamente (por medio de enzimas) es la mineralización que se da en un momento y en un espacio bien definidos en determinados organismos eucariontes (Degens, 1989). En ciertas comunidades biológicas la mineralización se inicia extracelularmente. Obenlunescholls (1991) mostró que sólo en ciertas colonias calcificadoras de *Rivularia* ocurría la mineralización, afirmando que este proceso depende específicamente de la especie en cuestión. Este estudio sugiere que cada tipo de organismo es único en su modo de calcificar, dependiendo de su morfología y metabolismo y cuyos mecanismos moleculares están en vías de investigación (Riding, 1991a).

El proceso general de calcificación está ligado al medio de saturación de carbonatos en el que puede ocurrir la formación o el crecimiento del cristal, dependiendo de factores termodinámicos que favorecen la calcificación (Garside, 1982; Mann, 1986). La formación de cristales supone la precipitación de cristales de calcita como consecuencia directa de la fotosíntesis, que desplaza el equilibrio hacia la precipitación al provocar indirectamente un incremento en el pH.

Otros procesos metabólicos influyen también la precipitación de carbonato en agua, como son la respiración, y nitrificación que modifican el pH mientras que las desnitrificación, la reducción de sulfatos y de fosfatos lo incrementan (Brewer & Goldmann, 1976). La teoría más popular propone que el análisis de la matriz extracelular podrían explicar cómo los organismos influenciarían el inicio de la nucleación de cristales a partir de proteínas o polisacáridos, que exponen sus grupos



carboxilos ( $\text{COO}^-$ ) o sulfatos ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) porque son los que tienen una afinidad por el calcio y lo adsorben formando un sitio de nucleación superficial (Arp et al., 1999a). Las microbialitas contienen un biofilme que favorece o estimula la calcificación, ya que es rico en grupos ácidos ( $\text{COO}^-$ ) y en polisacáridos que contienen grupos de asparagina y glutamina (Degens, 1976; Borowitzka, 1989). Adicionalmente los polímeros hidratados del biofilme sirven como un sistema de amortiguamiento antes de dejar que otros iones de calcio sigan originando la formación de cristales. El crecimiento de cristal resulta cuando los cristales entran en contacto con el agua circundante saturada en calcio (Stumm, 1992; Reitner, 1993b; Reitner et al., 1996), y cada paso de la secuencia que se describe a continuación, está controlado por el metabolismo de los organismos:

- a) Difusión de los componentes disueltos hacia la superficie límite entre la solución y el cristal
- b) Adsorción de los componentes a la superficie del cristal
- c) Construcción de iones en una red cristalina
- d) Desadsorción de los iones extraños.

#### **1.4 Comunidades Microbianas**

Cuando se establecen diversas comunidades microbianas en forma de tapetes bentónicos, se generan relaciones ecológicas complejas (Winsborough & Golubic, 1987; Knoll & Bauld, 1989; Gemerden, 1993), donde generalmente se observa la dominancia de ciertas especies sobre otras, afectando directamente los parámetros de abundancia y diversidad de una comunidad específica (Golubic, 1983; Riding et al., 1991).

Pero además de los tapetes microbianos dominados por cianobacterias, se han encontrado comunidades microbianas asociadas a un locus de precipitación de  $\text{CaCO}_3$  compuestas de poblaciones bacterianas que no son del grupo de cianobacterias y por

bacterias no fotosintéticas que también secretan biofilmes ácidos (Keupp & Arp, 1990; Böhm & Brachert, 1993).

La particularidad de estas comunidades microbianas radica en que, dentro de su matriz, ocurre la precipitación, el atrapamiento y la unión de partículas de carbonato de calcio (Pentecost, 1978b; Merz, 1992; Reitner, 1993a). Actualmente se reconoce que también la precipitación *in situ* dentro de los tapetes microbianos juega un papel relevante (Thompson & Ferris, 1990; Riding, 1991; Golubic, 1991).

En términos muy generales, la precipitación de  $\text{CaCO}_3$  dentro de los biofilmes de cianobacterias es promovida por lo menos por dos procesos:

- a) remoción fotosintética del  $\text{CO}_2$ , que a su vez promueve la precipitación de carbonatos, suministrando al mismo tiempo varios sitios de nucleación heterogénea. Esto ocurre dentro del mucílago de las cianobacterias (Mann, 1986; Pentecost & Riding, 1986), y
- b) procesos que promueven la saturación mineral ligados a miembros del biofilme como la fijación quimiautótrofa que genera un ambiente alcalino, así como la reducción de sulfatos y la metanotrofia (Kumbrein, 1979).

#### ***1.4.1 Comunidades microbianas recientes.***

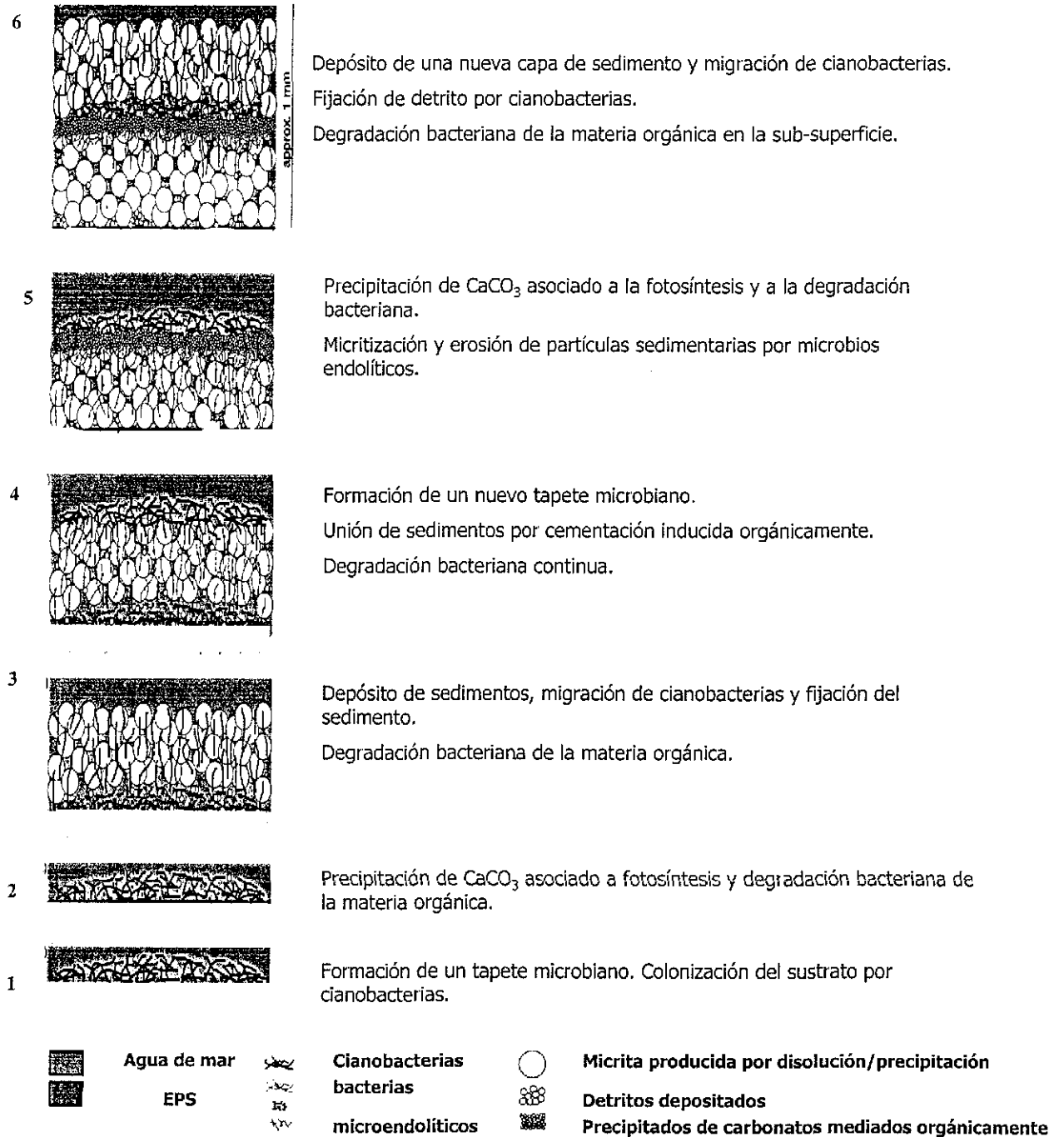
Se sabe que en las comunidades microbianas modernas existen cambios diurnos de luz y temperatura que ocurren dentro del tapete microbiano (el crecimiento de las cianobacterias es más lento por la noche) (Gebelein & Hoffman, 1973), y cambios a lo largo del tiempo por variaciones en la tasa de crecimiento o en la composición de especies (Boon et al., 1983). Como resultado de estos cambios, se forman estructuras con alternancia de sus laminaciones, unas láminas ricas en materia orgánica (compuesta por los microorganismos que sobreviven la degradación bacteriana de la

zona anóxica (Pentecost & Riding, 1986; Feldmann, 1995), y otras láminas ricas en minerales.

Las observaciones de varios tapetes microbianos sugieren que la lisis de las paredes celulares y de sus contenidos intracelulares es relativamente rápida (de años) (Boon & de Leeuw, 1987). Las tasas de crecimiento más altas se registran en aquellas regiones de la interfase que contienen una matriz de sedimentos (Pentecost & Terry, 1988; Feldmann & McKenzie, 1998). En las partes más internas, la materia orgánica está compuesta casi exclusivamente de capas de mucílago residuales vacías, donde la precipitación de carbonatos empieza con frecuencia justo debajo de la capa fótica superficial del tapete, procediendo hacia abajo (Gebelein & Hoffman, 1973; Gebelein, 1976; Horodyski et al., 1977).

La habilidad de las capas mucilagenosas de atrapar partículas sedimentarias y de unir productos inorgánicos está bien documentada (Weckesser & Drews, 1979), por tanto, los mucílago juegan un papel fundamental en la litificación de los tapetes microbianos; además, la encapsulación de capas mucilagenosas que envuelven muchas colonias de cianobacterias inhiben su degradación ulterior.

Al establecerse un tapete microbiano, la materia orgánica extracelular está constituida por carbohidratos simples y complejos, así como por fracciones menores de lípidos y proteínas (Klock, 1984; Brading et al., 1995). El material lábil lo constituyen los organismos adheridos a un sustrato, además de enzimas extracelulares bacterianas y polímeros como son el glicocalix y otras adhesinas involucradas en la formación del biofilme durante el crecimiento y desarrollo de la comunidad microbiana. La infraestructura de un tapete microbiano se ha ilustrado según sugiere el modelo de la Figura 1.3 propuesto por Feldmann (1995):



**Figura 1.3 Modelo conceptual para la formación de estromatolitos.\***

- Tomado de Feldmann, 1998.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



La mayoría de los modelos que explican la calcificación en cianobacterias recientes se basan en un incremento del índice de saturación a través de la incorporación de CO<sub>2</sub> fotosintético, particularmente la formación de HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, pero no se ha demostrado (Kempe & Kazmierczak, 1990). También se reconoce que la calcificación asociada a cianobacterias es dependiente de ciertas condiciones fisicoquímicas del ambiente (Thompson & Ferris, 1990). Merz (1992) concluyó que en aguas continentales existe una dependencia directa entre la incorporación del HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> por ciertas especies de cianobacterias y la cantidad sobrante de calcio. Los experimentos más recientes (Arp, 1997) permiten suponer que la calcificación en cianobacterias empieza con los polisacáridos (Pentecost & Riding, 1986). Las células no calcifican en sí, sino sólo las terminaciones de filamentos permanecen abiertas y hay una precipitación diferencial de carbonato de calcio en aquéllas áreas ricas en los polisacáridos, ya que poseen una gran cantidad de grupos ácidos con gran capacidad de unión al calcio (Tuffery, 1969; Merz, 1992). Esta capacidad de unión a calcio varía para cada especie de cianobacterias (Weckesser et al., 1988), de donde la morfología de sus cristales también es particular. Sin embargo, para ciertos autores la influencia de bacterias no fotosintéticas en la calcificación es relevante (Fritsch, 1950; Golubic, 1973; Braithwaite et al., 1989) y afirman que son éstas las que secretan una mayor cantidad de biofilme y exponen grupos funcionales ácidos de unión al calcio.

#### ***1.4.2 Comunidades microbianas fósiles.***

La formación de estromatolitos requiere del desarrollo de un tapete microbiano sobre la superficie de un sustrato estable (Monty, 1976; Riding, 1991; van Gemerden, 1994). Si el tapete microbiano se desarrolla en ambientes protegidos los sedimentos se incorporan al tapete por mecanismos como el atrapamiento, precipitación y unión (Awramik & Margulis, 1976).

Estas acumulaciones de tapetes microbianos ocurren normalmente como estructuras laminadas que reflejan variaciones en la tasa de sedimentación o en la población de

microorganismos. Por tanto, un rápido influjo de sedimentos será seguido por un sobrecrecimiento de la comunidad microbiana fótica hasta que se colonice la nueva superficie (Gebelein, 1969). La mineralización de las micritas con alto contenido de materia orgánica pueden originarse dentro del tapete microbiano (Golubic, 1983; Kumbrein et al., 1977). Los precipitados se forman cuando éstos están embebidos dentro de la materia orgánica y que tienen una apariencia de material bituminoso en lámina delgada. Estos precipitados de carbonato de calcio ocurren como agregados de microcristales que forman *pellets*, coágulos o márgenes que están asociados al metabolismo de los microbios (Gebelin & Hoffman, 1973; Walter, 1983).

Debido a la complejidad de factores abióticos y bióticos que moldean la estructura final de los estromatolitos, es difícil distinguir la microestructura resultante grabada en forma de laminación, principalmente para diferenciar aquéllos estromatolitos que consisten del carbonato precipitado de aquellos que consisten del carbonato atrapado entre los intersticios de la comunidad bentónica (Grotzinger, 1992). Sólo en contados ejemplos se pueden evidenciar la contribución de una comunidad microbiana, como es el caso de estromatolitos del Arqueano de Bulawayo, Zimbabwe, donde los estromatolitos preservan remanentes de microbios que semejan un tapete microbiano (Schopf et al., 1971; Walter, 1983).

Actualmente, el enfoque sedimentológico al analizar los estromatolitos se ha centrado en la morfología del estromatolito visto como función de procesos bióticos y ambientales, aunque su influencia específica es difícil de discernir, particularmente en lo concerniente a la microestructura (Summons, 1998). No se puede distinguir en la microfábrica los carbonatos precipitados directamente de aquellas partículas que sólo se unieron o fueron atrapadas durante el crecimiento del tapete microbiano, ya que los procesos diagenéticos tienden a homogeneizar la microestructura completa (Sumner & Grotzinger, 1998).

En cuanto a las cianobacterias fósiles, la interpretación de la microfábrica del estromatolito o en general, de cualquier microbialita, debería en teoría explicar la calcificación. Se ha encontrado que la estructura de estromatolitos y otras bioestructuras laminadas como los oncoides, tiene un origen diferente (Logan et al., 1964; Riding, 1991a). La laminación que se origina por la unión de partículas de sedimento ha sido descrita usando como ejemplo reciente los estromatolitos marinos de las Bermudas (Gebelein, 1969). Nuevamente, los procesos que van acrecentando las comunidades estromatolíticas están relacionadas estrechamente con la precipitación in situ de carbonato de calcio, con el atrapamiento de partículas sedimentarias (incluyendo al carbonato de calcio en gran proporción), y con la unión física de éstas a la matriz o biofilme del tapete microbiano. Al litificar, se preservan estos procesos en forma de una laminación alternada.

Irion y Müller (1968) interpretan las láminas gruesas como consecuencia del decremento de partículas de carbonato en primavera, donde el biofilme tiene un mayor grosor. Minckley (1962) mostró que la porosidad era resultado de la baja de carbonato en verano. Durante ésta época del año, los organismos crecen más rápido y existe más espacio entre los filamentos, lo que resulta en una mayor porosidad de los carbonatos.

La descripción más completa acerca de la laminación en estromatolitos ha sido esbozada en un modelo propuesto por Feldmann (1998), diferenciando cinco procesos en la construcción de la lámina :

- 1) Calcificación de cianobacterias
- 2) Decremento de calcio dentro de la matriz del biofilme
- 3) Unión de partículas sedimentarias
- 4) Disolución y nuevo decremento de carbonatos
- 5) Calcificación por procesos microbianos de anabolismo.

## 1.5 Información química preservada en Sedimentos.

Un análisis paleontológico íntegro de una determinada microbialita (o bioestructura) también debiera incluir a la materia orgánica contenida en estas rocas organosedimentarias, ya que la materia orgánica depositada continuamente y preservada en sedimentos de diversas edades, contiene información sobre la historia evolutiva de sistemas naturales en respuesta al cambio biológico, ambiental o tectónico (Summons, 1993). La gran mayoría de materia orgánica derivada de la muerte de organismos se transforma en un polímero refractario denominado **kerógeno**, que representa la forma más estable en la que se almacena la mayor parte de materia orgánica insoluble contenida en los sedimentos (Tissot & Welte, 1984). Los geopolímeros así formados durante la diagénesis pasan por reacciones químicas de despolimerización y recondensación de la materia orgánica original hasta hacerse más solubles y resistentes, donde se cree que hay una preservación selectiva de sustancias orgánicas a través de estos procesos (Eglinton & Hamilton). Sólo una pequeña fracción de esta materia orgánica es soluble en solventes polares (se calcula que alrededor de un 5%) y puede ser extraída fácilmente (Pratt et al., 1992). Sin embargo, el potencial de preservación de biomoléculas en el registro fósil es generalmente bajo y varía con la clase de molécula, el ambiente de depósito y con la historia diagenética (Eglinton & Murphy, 1969; de Leeuw & Largeau, 1993). No obstante, se tiene reportada cierta proporción de moléculas de origen biológico que se han logrado aislar, identificar y caracterizar taxonómicamente. Es por ello que además de contar con las características morfológicas o arquitecturales de diferentes tipos de microbialitas, el enfoque biogeoquímico ha permeado la paleontología, particularmente en los últimos años. Este se refiere a la investigación bioquímica derivada de analizar la materia orgánica contenida en diferentes tipos de fósiles, utilizando técnicas geoquímicas y de biología molecular con equipos de alta resolución. Esta nueva área es denominada comúnmente **paleontología molecular** y se basa en la premisa que sustenta que a partir del aislamiento e identificación de moléculas específicas, de sus

estructuras químicas y de los cambios diagenéticos que sufren los organismos, es posible reconstruir a los precursores vivientes (Ourisson, 1994).

### ***1.5.1 Información Geoquímica.***

Dado que los ciclos biogeoquímicos están íntimamente interconectados por transformaciones impulsadas por reacciones de oxido-reducción, es posible identificar el destino de los elementos químicos más importantes (C, H, O, N y S) a través de los reservorios de la biosfera, hidrósfera y litósfera. Estos ciclos biogeoquímicos son estimulados por energía solar vía la fijación de carbono fotosintético, siendo la excepción los ambientes hidrotermales donde hay litotrofia por agentes reductores inorgánicos emanados de rocas fundidas (Eglinton, 1985).

Es sabido que existe un fraccionamiento isotópico debido a efectos de equilibrio y de cinética química (Libes, 1992). Así, la gran mayoría de elementos principales exhiben grandes diferencias isotópicas entre los reservorios de la biosfera, hidrósfera y litósfera, orgánicos e inorgánicos. Con ello, el análisis isotópico constituye otra fuente de información química sobre las vías específicas de determinados procesos biológicos, sobre el fechamiento relativo de eventos durante la evolución biológica, o bien las fuentes de origen de ciertos elementos químicos.

Los reservorios inorgánicos del carbono en su estado oxidado incluyen al  $\text{CO}_{2(g)}$  atmosférico y al disuelto en agua, al  $\text{HCO}_3^-$  y  $\text{CO}_3^{2-}$  disueltos en el océano principalmente, y a los minerales carbonatados en los sedimentos. Los reservorios orgánicos incluyen al carbón en su estado reducido confinado en la biomasa, al carbón contenido en la materia orgánica disuelta o resuspendida en los océanos y al carbón almacenado en sedimentos superficiales y en la materia orgánica sedimentaria, como son el kerógeno, el gas natural y el petróleo. Se ha estimado que la materia orgánica almacenada en sedimentos excede, con mucho, a la confinada en biomasa viva (Trudinger et al., 1979). Cálculos recientes estiman unas  $10^{16}$  toneladas de carbono

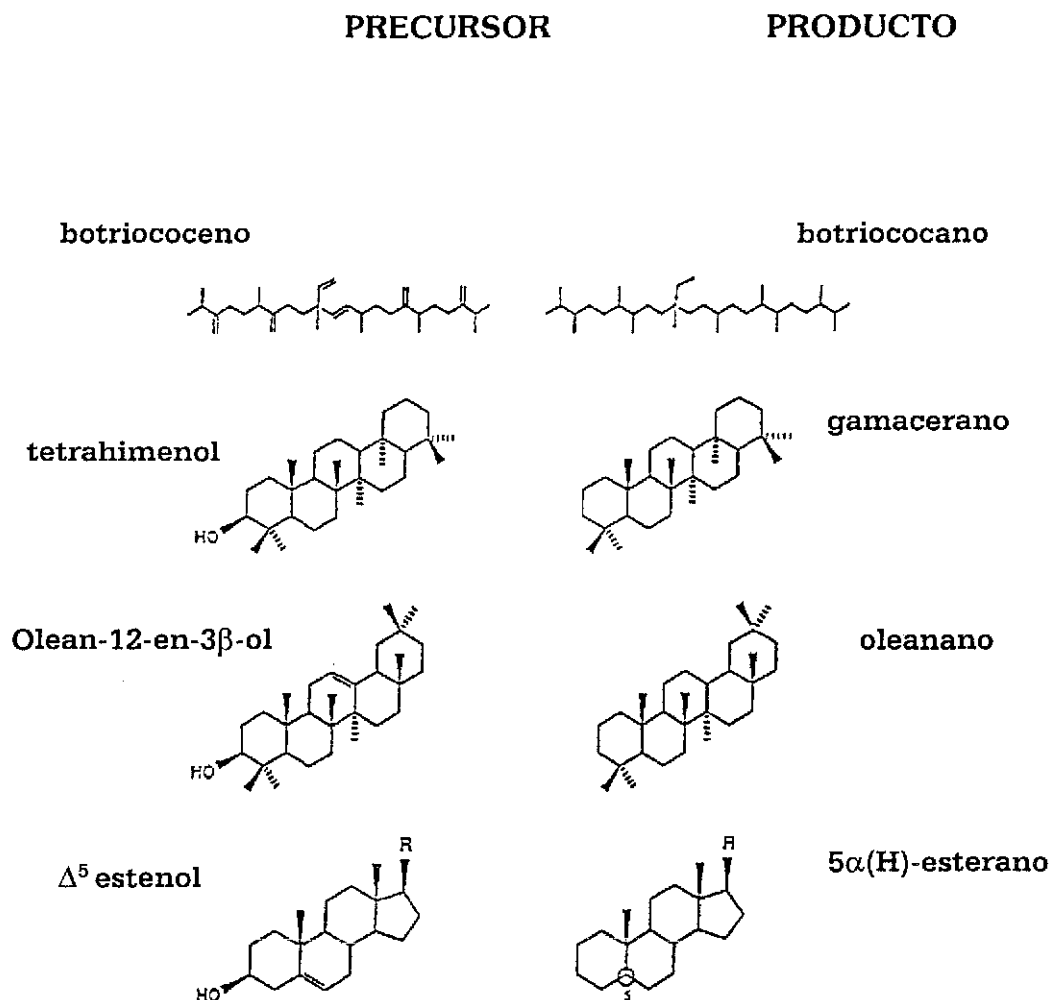
orgánico almacenada en sedimentos contra unas  $10^{12}$  toneladas de carbono orgánico contenido en la biomasa total (Ourisson, 1994).

### ***1.5.2 Información Bioquímica***

El objetivo del análisis bioquímico de cualquier sedimento es descodificar la información contenida en la materia orgánica. Dentro de la materia orgánica soluble, se encuentran diferentes moléculas que han sido preservadas y pueden ser analizadas con técnicas analíticas. El análisis de esta materia orgánica ha demostrado ser de gran valor para la búsqueda, aislamiento y caracterización de moléculas marcadoras especie-específicas denominadas ***Biomarcadores***. Estos han mostrado ser abundantes en reservorios de petróleo de muchos sedimentos Fanerozoicos (Summons & Walter, 1990), y también pueden ser extraídos a partir tanto de comunidades fósiles como de comunidades recientes, encontrándose así un vínculo que permite establecer comparaciones y evaluar parámetros biológicos aún cuando la comunidad original de las microbialitas fósiles ya no esté presente. Esto sólo es posible realizando estudios paralelos en comunidades análogas recientes que semejen y modelen naturalmente la formación de estromatolitos. Estas comunidades biológicas representan análogos modernos de los llamados estromatolitos por vivir en comunidades ligadas a un sitio de precipitación de calcio, por establecerse cerca de cuerpos de agua y por tener características fisiológicas y estructurales con ellos.

Al trabajar con muestras fósiles es importante considerar que los biomarcadores fósiles deben referirse a la bioquímica de cualquier organismo moderno, es decir, el análisis y la interpretación es más confiable y completa en tanto que exista un análogo moderno para comparación. Algunos biomarcadores identificados en sedimentos cuentan con un análogo moderno que previamente se ha caracterizado, por lo que es relativamente sencillo trazar la ruta de degradación de la biomolécula original.

En la siguiente Figura se ilustran algunos de los más característicos biomarcadores.



**Figura 1.4 Estructuras químicas de biomarcadores análogos y sus precursores probables \***

*Tomado de Pratt et al., 1995*

Las bases de este análisis derivan de la caracterización rigurosa de compuestos bioquímicos de los seres vivos. Así, compuestos específicos incluyen hidrocarburos, triterpanos, esteranos e isoprenoides acíclicos derivados principalmente de lípidos de arqueobacterias (Summons, & Powell, 1986), todos compartiendo la unidad estructural de isopreno de cinco carbonos.

Por otra parte, el potencial de preservación de cada compuesto orgánico es determinante para que la información bioquímica pueda realizarse. La Tabla 1.1 muestra de modo general, el potencial de preservación para los cuatro tipos de biomoléculas principales que caracterizan a los seres vivos.

**Tabla 1.1 Potencial de preservación de las biomoléculas fundamentales en los seres vivos\*.**

<i><b>Biomolécula</b></i>	<i><b>Potencial de preservación</b></i>
<b>Acidos Nucleicos (DNA y RNA)</b>	Bajo
<b>Proteínas</b>	Bajo a regular (dependiendo de su asociación a una matriz mineral)
<b>Carbohidratos</b>	Regular
<b>Lípidos</b>	Alto

*\* Tomada de Eglinton, 1997.*

Los hidrocarburos son altamente resistentes a la degradación y alteración diagenética, por tanto, pueden ser potencialmente utilizados como fósiles químicos. Sin embargo, su uso depende de su abundancia relativa, de su preservación y además, de la habilidad química para interpretar las muestras analizadas. La identificación de las estructuras y las fuentes de hidrocarburos está bien documentada, ya que estas moléculas son pequeñas, ubicuas y relativamente estables por periodos geológicos prolongados (Peters, & Moldowan, 1993). El kerógeno es un material polimérico formado por los restos orgánicos más robustos de organismos muertos y sus diferentes componentes incluyen a los hidrocarburos y porfirinas, que pueden ser de origen eucarionte o procarionte. Los hopanoides y los alcanos ramificados simples son derivados principalmente de lípidos pertenecientes a eubacterias, mientras que los isoprenoides acíclicos extendidos y regulares derivan de arqueobacterias. Los hopanoides, particularmente las series de C<sub>31</sub>- C<sub>35</sub>, tienen una función específica en las membranas de bacterias y de cianobacterias pero no se conocen las leyes que gobiernan su distribución entre los procariontes (Summons & Walter, 1990). En la Tabla 1.2 es posible distinguir algunos biomarcadores aislados de sus fuentes de origen y preservados en diferentes sedimentos como componentes menores de la materia orgánica total.



Tabla 1.2 Inventario de biomoléculas actualmente conocidas y su potencial de preservación durante la sedimentación y diagénesis\*.

<i>Biomacromoléculas</i>	<i>Ocurrencia</i>	<i>Potencial de preservación</i>
Almidón	plantas vasculares, ciertas algas,	-
Glucógeno	bacterias, animales	-
Fructanos	plantas vasculares, algas, bacterias	-
Laminaranos	algas cafés y hongos	-
PHA	eubacterias	+/-
Celulosa	plantas vasculares, algunos hongos	-/+
Xylano	plantas vasculares, algunas algas	-/+
Pectinas	plantas vasculares	-/+
Mananos	plantas vasculares, hongos, algas	+
Galactanos	plantas vasculares, algas	-/+
Mucílago	plantas vasculares (semillas),	+
Gums	plantas vasculares	+
Acidos algínicos	algas cafés	+
Glucanos fungales	hongos	+
Dextranos	eubacterias, hongos	-/+
Xantanos	eubacterias	-/+
Quitina	artrópodos, algas, hongos	-/+
Glicosaminoglucanos	mamíferos (peces), bacterias	+
Proteínas	todos los organismos	+
Extensinas	plantas vasculares, algas	+
Mureínas	eubacterias	+
Acidos teicois	eubacterias Gramm positivas	++
Acidos	eubacterias Gramm positivas	-
LTA	eubacterias Gramm positivas	+ / ++
Polisacáridos bacterianos (LPS)	eubacterias Gramm negativas	+
DNA, RNA	todos los organismos	+
Glucolípidos	plantas vasculares	+ / ++
Polisoprenoles	plantas vasculares, bacterias, animales	+ / ++
Poliprenoles y dolicoholes	plantas vasculares	++++
Politerpenoides resinosos	plantas vasculares	+++ / +++
Cutinas, suberinas	plantas vasculares	++
Ligninas	plantas Vasculares	+++
Taninas	plantas vasculares	++++
Esporopolenina	algas	++++
Algaenanos	plantas vasculares	+++
Cutanos	cianobacterias	++
Suberanos	plantas vasculares	+++
Capas mucilaginosas	cianobacterias	+++

\* Tomada de De Leeuw & Largeau; 1993.



Finalmente, el análisis de la materia orgánica también puede ser un buen indicador de paleoambientes como es en el caso de comunidades de procariontes, ya que la bioquímica de los organismos procariontes depende fuertemente de la ausencia o de la presencia de sustratos químicos específicos o de una fuente de energía específica, además de distinguir entre fenómenos naturales y antropogénicos (Summons, 1993).

## **1.6 Objetivo**

El objetivo de este trabajo de investigación fue analizar y evaluar la materia orgánica preservada durante la fosilización de los estromatolitos, por medio del establecimiento de un método bioquímico, paralelo al análisis paleontológico y sedimentológico. Dentro de éste enfoque se realizó la caracterización de compuestos orgánicos fósiles y su alteración diagenética en las rocas de la localidad de Huepac. Esta aproximación experimental tuvo como base la comparación con un análogo reciente de estromatolito, formado bajo condiciones ambientales similares. La meta última fue el establecimiento de una nueva herramienta para la reconstrucción paleoambiental de los estromatolitos de Huepac de la Formación Tarahumara, México.

## Capítulo II.

### METODOLOGIA

Para lograr el objetivo de éste trabajo, primero se realizó la descripción y el análisis de la estructura de los estromatolitos Cretácicos de la Formación Tarahumara en Sonora, sobre los que se aborda el estudio experimental desde un punto de vista bioquímico y paleontológico, utilizando para este análisis un análogo estructural reciente que involucra el establecimiento de un tapete microbiano asociado a un locus de precipitación de calcio. Se trabajaron en dos localidades: la localidad de Huepac, Sonora, que contiene a los estromatolitos fósiles, y la localidad de travertinos de Viterbo, Italia, que constituye el análogo moderno de los estromatolitos bajo estudio por contener tapetes microbianos continentales, con precipitación activa de calcio y asentada en un ambiente volcánico, representando así un análogo moderno de los estromatolitos fósiles bajo consideración. Para ambos sistemas de estudio se realizaron observaciones microscópicas de su macroestructura, microestructura, contenido biológico y contenido bioquímico, utilizando los mismos procedimientos generales para muestras fósiles y recientes. Los procedimientos de análisis para los estromatolitos y los travertinos incluyen:

- 1.- La descripción de la macroestructura y la microestructura de los estromatolitos del Cretácico superior de la localidad de Huepac.
- 2.- La descripción e identificación del contenido biológico preservado como microfósiles en el pedernal asociado a los estromatolitos para las muestras fósiles y la descripción de los microorganismos recientes recolectados en los tapetes microbianos del travertino.

3.- El análisis y caracterización bioquímica del contenido de materia orgánica preservada en los estromatolitos y en su pedernal asociado, así como de la materia orgánica extraída de los travertinos recientes.

## **2.1 MUESTRAS FOSILES**

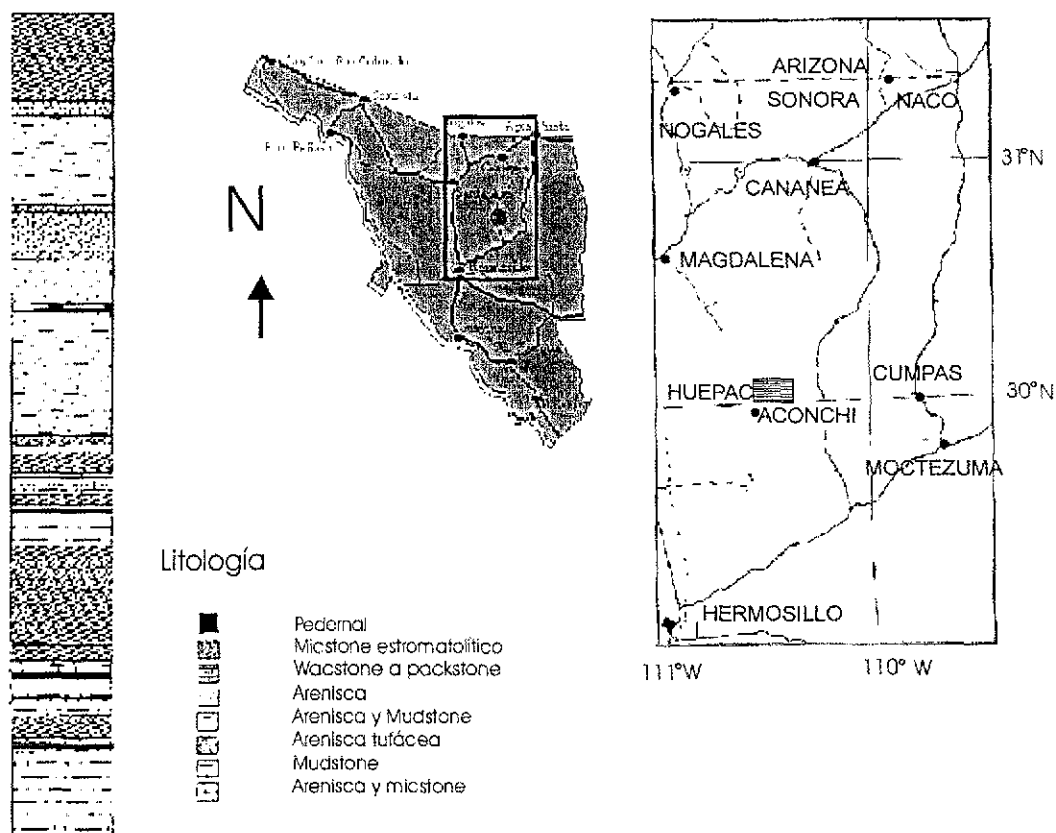
Las muestras fósiles provienen de la Formación Tarahumara, en el Estado de Sonora, norte de México. Se tomaron muestras tanto de los estromatolitos de carbonato de calcio como del pedernal asociado a ellos, que muestra un alto contenido fosilífero de diversos organismos. Este estudio se abocó específicamente a la comunidad de microorganismos, a quienes se les supone participan en la construcción de estromatolitos.

### **2.1.1 Localidad de Estudio.**

La localidad de estudio se encuentra cerca del pueblo de Huepac, en Sonora, México, a 12.5 km al norte del mismo, entre los 29-30° latitud Norte y entre 110-111° longitud oeste.

La Formación Tarahumara corresponde a una secuencia vulcanosedimentaria que exhibe calizas estromatolíticas intercaladas con pedernal negro. Las rocas estudiadas forman parte de la Unidad Salto del Alamo, que es una secuencia vulcanosedimentaria de composición andesítica, con derrames y conglomerados. La Formación Tarahumara, cuya geología está dominada por rocas riolíticas del Cretácico Superior de la Sierra Madre Occidental, tiene una edad entre los 80 Ma (McDowell et al., 2001) y los 70 Ma (Roldan-Quintana et al., 1993; McDowell et al., 2001) con base a dataciones por el método U-Pb. Por otra parte, las relaciones estratigráficas que guarda con el complejo volcánico El Charro (Jacques-Ayala et al., 1993), y el grupo El Chanate (Jacques-Ayala & Porter, 1987) ambos caracterizados por rocas andesíticas y calizas estromatolíticas,

también confirman una edad aproximada correspondiente al Campaniano tardío (Jaques-Ayala, 1993; Cevallos-Ferriz & Ricalde-Moreno, 1995). En la Figura 2.1 se esquematiza el área de estudio y la columna sedimentológica de aproximadamente 80 m realizada en la localidad de Huepac.



**Figura 2.1** Área de estudio donde se encuentra la localidad de Huepac, Sonora, mostrando la columna sedimentológica correspondiente \*.

\* Modificado a partir de Hernández & Cevallos, 1999.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

### **2.1.2 Carbonatos y Pedernal.**

De las rocas estromatolíticas y su pedernal asociado se prepararon láminas delgadas de 30  $\mu\text{m}$  de grosor con orientación perpendicular y paralela al estrato. Se revisaron y analizaron más de 300 láminas delgadas por microscopía óptica, tanto de las muestras de carbonato de calcio como aquéllas donde se encuentran los microfósiles que son las láminas de pedernal. Además, de ambos tipos de roca se elaboraron superficies pulidas para determinar su macroestructura.

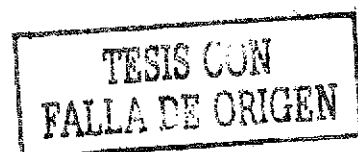
### **2.2 Muestras Recientes.**

Esta localidad de estudio fue seleccionada por ser una zona ideal para estudiar aquellas comunidades microbianas recientes asociadas a un loci activo de precipitación de calcio. Las muestras fueron tomadas durante el verano de 1997 por dos semanas consecutivas. El muestreo fue realizado a lo largo del gradiente de temperatura y basado en el cambio de color de los tapetes microbianos.

#### **2.2.1 Localidad de Estudio.**

La localidad de estudio de donde provienen las muestras recientes se encuentra localizada en la zona de Viterbo, en la provincia de Latio, Italia, aproximadamente a 50 Km al norte de Roma (Figura 2.2).

Esta área se caracteriza por la precipitación masiva de travertinos del tipo termógenos y corresponde a una zona volcánica reciente donde se da la precipitación de carbonato de calcio en forma de travertinos asociados a una fuente pequeña de aguas termales, que se distribuyen en cuatro cuencas pequeñas.



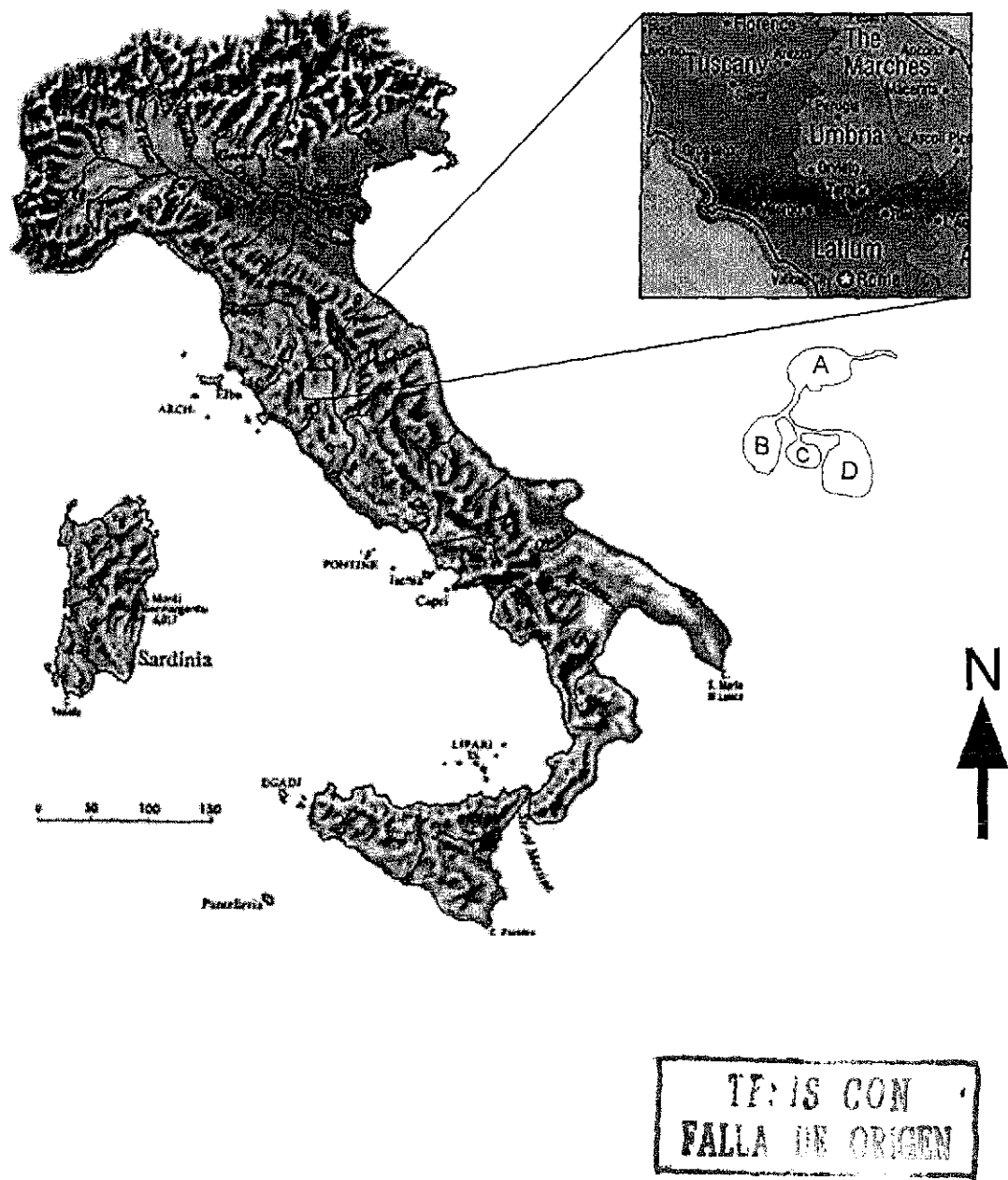


Figura 2.2 Area de localización del sistema de travertinos bajo estudio, en la zona de Viterbo, Italia.

A = Cuencas de travertinos con temperaturas entre 64-57 °C; B = temperaturas entre los 55-45 °C; C = temperaturas entre los 45-33 °C.

### 2.2.2 Muestreo y Láminas Delgadas.

Se muestrearon todos aquellos tapetes microbianos que exhibían distintos colores de acuerdo al gradiente de temperatura. Inmediatamente después de recolectadas, las muestras se dividieron en 4 lotes para su análisis ulterior (Figura 2.3):

- a) **Lote 1.** Muestras fijadas en glutaraldehído (usado como fijador de tejidos biológicos) para observar al microscopio electrónico de barrido (SEM) y muestras para ser observadas por microscopía de transmisión (TEM), previamente fijadas en una solución de  $\text{OsO}_4$  C (tetraóxido de Osmio) al 1% por 2 horas a una temperatura de  $4^\circ\text{C}$ . Posteriormente se lavó el  $\text{OsO}_4$  y se fijaron en una solución de cacodilato de sodio con EDTA (Etilendiaminatetracético), para desmineralizar las muestras durante varios meses a una temperatura de  $-4^\circ\text{C}$ .
  
- b) **Lote 2.** Las muestras del lote 2 fueron fijadas en una solución de formalina diluída en una solución amortiguadora de cacodilato de sodio ( $\text{C}_2\text{H}_6\text{AsO}_2\text{Na} \cdot 3\text{H}_2\text{O}$ ) que tiene un pH neutro, para su ulterior preparación como muestras histológicas y petrográficas. Este lote se dividió a su vez en dos lotes: **Lote 3** que contenía muestras para desmineralizar por varias semanas con una solución de EDTA, que actúa como un fuerte quelante de calcio, y que se cambió semanalmente, y el **Lote 4** que contenía las muestras fijadas sin desmineralizar (sin EDTA).
  
- c) Las muestras de los Lotes 3 y 4, se dividieron en dos sublotes: sublote **3A** y sublote **4A** para muestras con calceína, que es un colorante que tiñe aquellos componentes constituidos por carbonato de calcio, siendo más intenso cuanto más minerales de  $\text{CaCO}_3$  contenga la muestra, mientras que los sublotes **3B y 4B** contenían muestras sin calceína,. Las muestras de éstos sublotes se mantuvieron a una temperatura de  $-4^\circ\text{C}$ , y después de 15 semanas, los lotes 3 y 4 se deshidrataron secuencialmente en alcohol etílico (EtOH) del 15 al 100%.



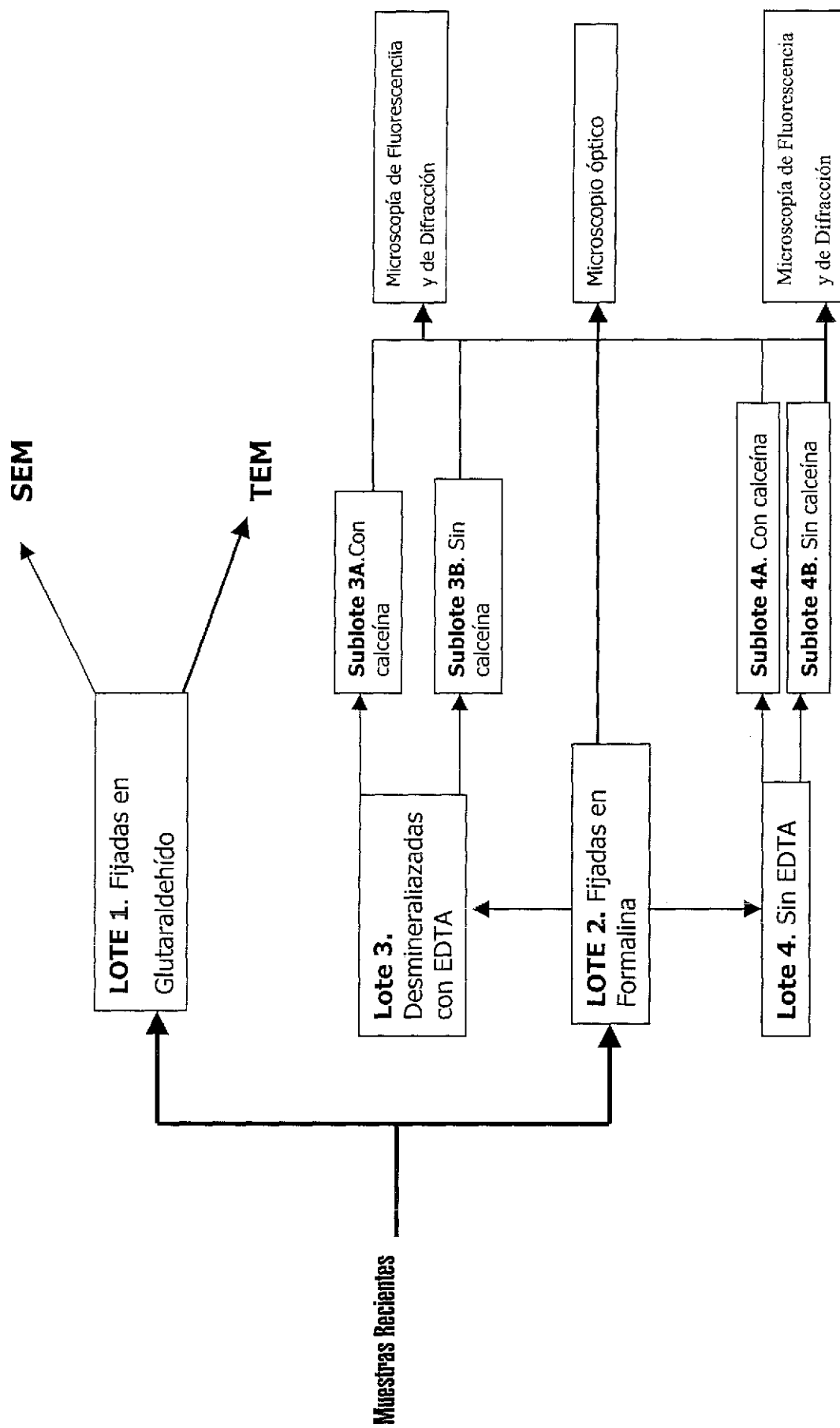


Figura 2.3 Diagrama de Flujo de los análisis para las muestras del Travertino.

### **2.2.3 Microscopía de Barrido (SEM)**

La mitad de las muestras del lote 1 y fijadas en glutaraldehído, fueron deshidratadas secuencialmente con etanol (EtOH) del 30-50-70-90-2x100%. Después se continuó con la deshidratación total con Hexadimetilsulfonamida (HMDS). El EtOH se intercambió por HMDS en un periodo de 5 a 15 minutos. El HMDS se removió y se dejó secar en el desecador por un periodo mínimo de 30 min. Posteriormente, las muestras se montaron en los dispositivos para ser cubiertas con oro para análisis en microscopía electrónica de barrido (SEM). Las observaciones se llevaron a cabo con un microscopio electrónico de barrido de campo de emisión Leo GEMINI (*Leo GENMINI field emission SEM*).

### **2.2.4 Microscopía de Fluorescencia**

Las muestras del lote 3 y del lote 4 fueron embebidas en parafina *LR-White (light resine white)*. El tratamiento con LR White se realizó tratando a las muestras con mezclas de LR-White:alcohol 1:2 por 18 h, seguido de un tratamiento con LRW-EOH 1:1 por 18h, y después en LRW solo por más de 24 h. Estas muestras se dejaron en la estufa a 60° C por más de 12 horas para solidificar. Una vez que las muestras estuvieron fijadas, se procedió a la elaboración de rebanadas con un microtomo. Aquéllas muestras histológicas teñidas con calceína fueron embebidas en LRW para hacer rebanadas más finas y ser montadas en un portaobjetos para observar la macroestructura del tapete y los sitios de precipitación de calcita y/o aragonita.

### **2.2.5 Microscopía de Difracción**

Las muestras pertenecientes al lote 3, es decir, totalmente desmineralizadas, fueron embebidas en LRW para hacer rebanadas finas y ser montadas en portaobjetos. Una vez completas, se realizaron las observaciones utilizando el microscopio de difracción

para observar la geometría de los microorganismos respecto a los cristales precipitados en el tapete microbiano.

### **2.2.6 Microscopía de Transmisión (TEM)**

Parte de las muestras del lote 1 previamente tratadas con  $\text{OsO}_4$  se sometieron por varias semanas a desmineralización con EDTA y después de este tiempo, se deshidrataron en soluciones de EtOH-agua del 15 al 100%. Cuando se deshidrataron en el 100 % de alcohol, se les dejó por un periodo mínimo de 24 horas en agitación constante y posteriormente, fueron embebidas en resinas de propileno y epoxi. Una vez realizada la mezcla, se solidificó a  $60^\circ\text{C}$  por 12 horas. Posteriormente se procedió a elaborar rebanadas con el microtomo para ser observadas al microscopio electrónico de transmisión Zeiss EM 10.

### **2.3 Técnica para Biomarcadores.**

Las muestras para el análisis bioquímico se lavaron con HCl al 10% (ácido clorhídrico) y acetona para remover las sustancias orgánicas superficiales de tal modo que se aseguró que el análisis sólo incluyera la fase de carbonatos y pedernal para la extracción de la materia orgánica contenida en la fracción soluble de ambos tipos de rocas.

Las rocas fósiles fueron molidas hasta obtener un tamaño de fragmentos de roca de aproximadamente 2 a 3 cm de largo por 1-2 cm de ancho. Estos fragmentos fueron limpiados tres veces con acetona grado analítico dentro de un vaso de precipitados. Se lavaron 120 g de fragmentos del carbonato con agua tridestilada. Los fragmentos del pedernal fueron sometidos a un molino de esferas metálicas para ser molidos hasta polvo fino en cantidad de 50g de muestra en cada tubo del molino. Las muestras de pedernal obtenidas en polvo tuvieron un peso aproximado de 700 g de pedernal.

Los carbonatos fósiles y los recientes después de ser lavados, se colocaron en un cristizador y se digirieron con HCl al 30 % por varias horas, hasta que la reacción se ha completado en un 80%, para evitar transesterificación por acidez excesiva.

El residuo de carbonato insoluble se separó por centrifugación (6% peso seco de la roca total). El sobrenadante se lavó con agua tridestilada repetidamente y se centrifugó hasta obtener un pH mayor a 5. Después de lavar la muestra, se tiró el sobrenadante y el residuo se secó y se saponificó con hidróxido de potasio al 6% (KOH) en diclorometano (DCM). El sobrenadante se decantó y se guardó en un matraz, mientras que el residuo fue extraído por ultrasonido en MeOH (metanol) hasta que el disolvente estuviera incoloro.

El sobrenadante se guardó, mientras que el precipitado se extrajo por sonólisis en DCM/MeOH (Diclorometano/metanol 3:1 v/v) por un tiempo aproximado de 2 horas a 60°C. Después de esto, el residuo seco se guardó para análisis posteriores, mientras que los sobrenadantes se combinaron los y se extrajeron con DCM/Agua en un matraz de extracción.

Los compuestos orgánicos disueltos en DCM se fraccionaron por una cromatografía en columna de sílice (15 mm de largo; 35 mm de ancho, Merck silica gel 60, 70-230 tamaño de poro ASTM).

Para la separación cromatográfica se utilizó n-hexano como eluyente para obtener tres fracciones orgánicas: la fracción de hidrocarburos, la fracción alcohólica y la fracción ácida. La separación de cada fracción se realizó mediante la separación en gel de sílice de acuerdo a su solubilidad.

La fracción de hidrocarburos totales (6.0 µg/g de roca total) se eluyó con dos volúmenes de columna de n-hexano, mientras que la fracción alcohólica (4.0 µg/g de

roca total) se eluyó con tres volúmenes de columna (24 ml) de DCM. Esta fracción se trató con volúmenes iguales de ácido acético anhidro y un volumen igual de piridina durante 14 horas a temperatura ambiente, para convertir los alcoholes a sus acetatos correspondientes. La fracción ácida fue eludida con DCM y MeOH (3:1).

Después de la separación de cada fracción, las muestras se evaporaron a sequedad para ser derivatizadas.

Posteriormente las tres fracciones orgánicas se analizaron por cromatografía de gases (GC) y por cromatografía de gases acoplada a un espectrómetro de masas (GC-MS). Cada fracción orgánica se concentró en viales de 100 µl para ser inyectados al cromatógrafo de gases junto con el estándar colestano.

La identificación de los componentes orgánicos se basó en la comparación de los tiempos de retención y los espectros de masa con los publicados como compuestos de referencia. Como compuesto de referencia y cuantificación se usó como estándar interno el 5- $\alpha$ (4)-colestano.

El cromatógrafo de gases está equipado con una columna capilar de sílice (30m) CDB5 de 0.32 mm, y detector de ionización de flama. El gas acarreador fue hidrógeno (H<sub>2</sub>). La temperatura del programa fue de 3° C min a 80°C, y de 80°C a 340°C (a 4°C /min por 30 minutos).

En el siguiente diagrama de flujo se ilustran los pasos metodológicos generales para la técnica de biomarcadores estándar, tanto para carbonatos fósiles, recientes y pedernal.

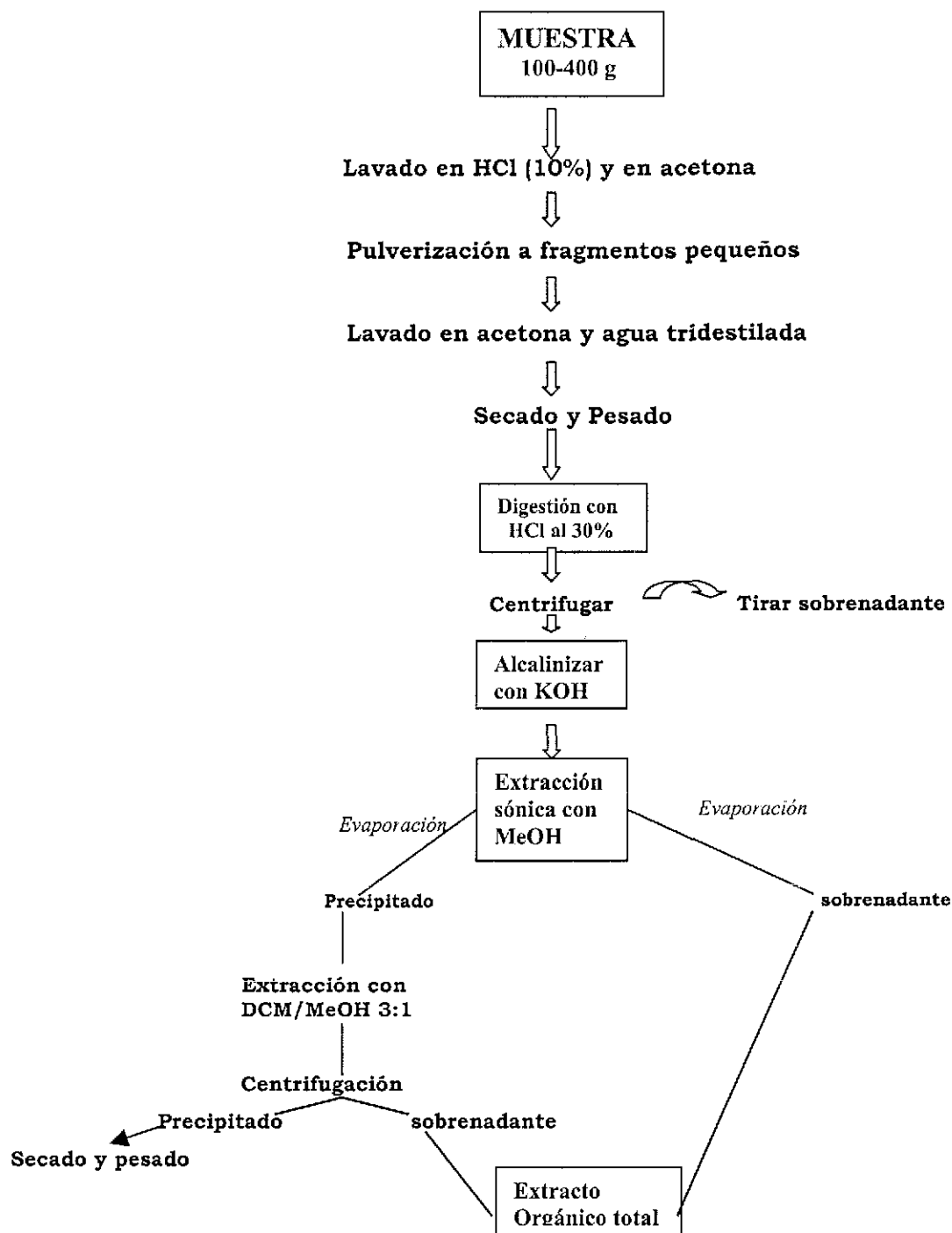
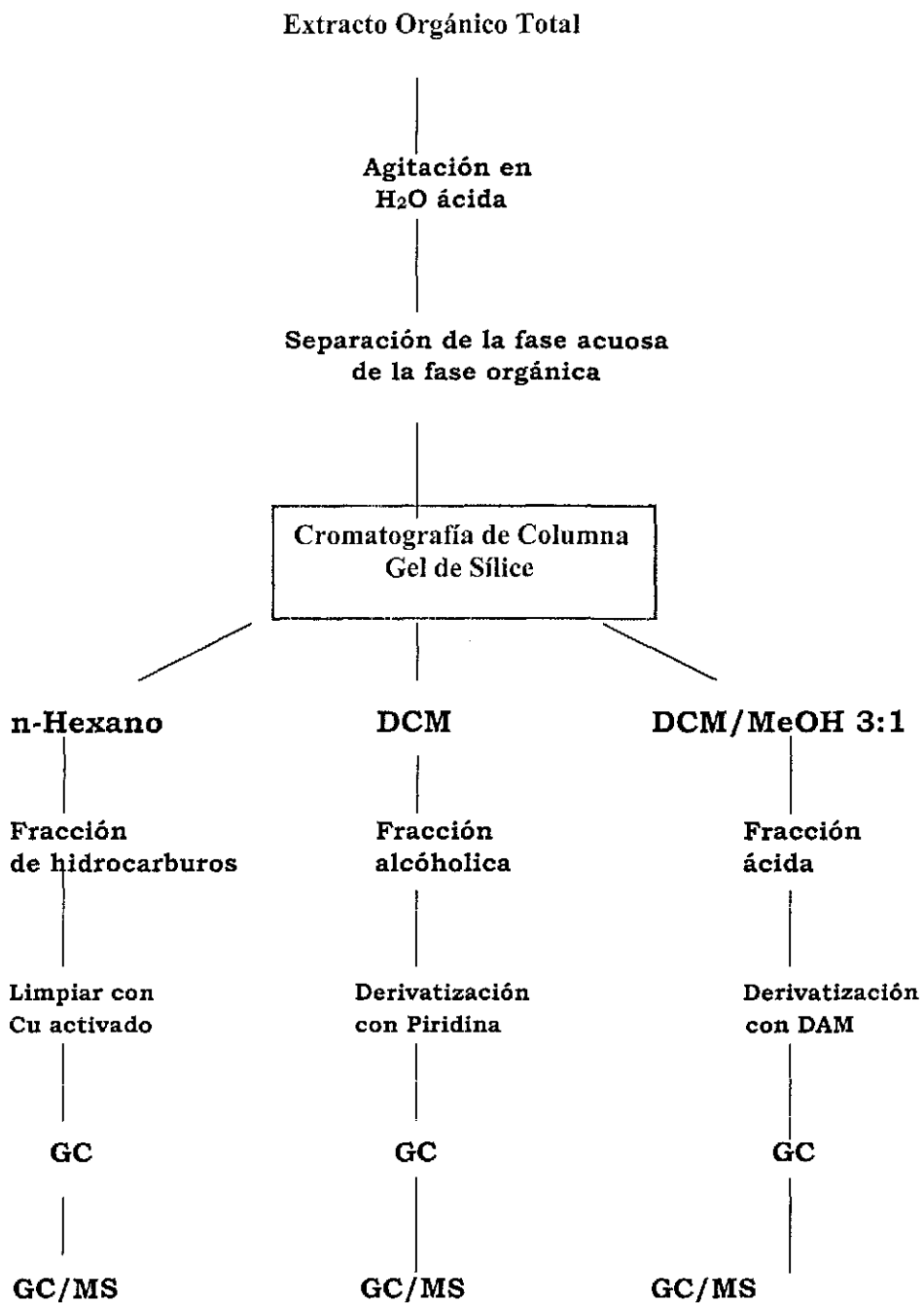


Figura 2.4 Diagrama de Flujo para la extracción de materia orgánica.



Cu- Cobre

DAM - Diaminometil

GC- Cromatografía de gases (Gas Chromatography)

GC/MS Cromatografía de gases acoplada a un espectrómetro de masas.

**Figura 2.5 Diagrama de Flujo para obtener las fracciones orgánicas.**

## 2.4 Análisis de Isótopos Estables

Para éste análisis se tomaron los residuos secos previamente digeridos con ácidos para asegurar que estuvieran libres de cualquier contenido orgánico. Se pulverizaron ambos tipos de muestras (fósiles y recientes) para medir su contenido en el carbono isótopo 13 y de oxígeno isótopo 18 en el caso del pedernal (SiO). Estas muestras fueron enviadas a analizar en viales sellados y estériles a la Unidad geoquímica del Instituto de Geología en Erlagen, Alemania, y medidos con un espectrómetro de masas FINNIGAN MAT 252. Las proporciones isotópicas se reportan en valores *del* utilizándose las siglas PDB (*Pedee belemnita*) para el carbono y SMOW (*Standar Mean Ocean Water*) para el oxígeno. La precisión promedio para el  $\delta^{13}\text{C}$  y 0.08‰ para el  $\delta^{18}\text{O}$  fue del 0.04‰.

$$\delta_{\text{en}/\text{oo}} = \left[ \frac{R_{\text{Muestra}} - R_{\text{Estándar}}}{R_{\text{Estándar}}} \right] \times 1000$$

R= Proporción Isotópica (*Isotope Ratio*)

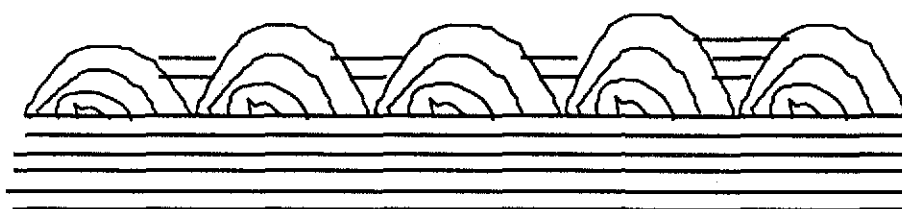


## Capítulo III

### RESULTADOS

#### 3.1 Estromatolitos

La macroestructura dominante en estos estromatolitos cretácicos corresponden básicamente a estromatolitos de forma dómica y a estromatolitos estratiformes o planares, como se muestra en a continuación:



*Alternancia de estromatolitos planares y estratiformes*

**Figura 3.A** Esquema que ejemplifica las macroestructuras dominantes de los estromatolitos de Huepac.

Los estromatolitos cuya macroestructura es domal alcanzan una altura que va de 5 hasta los 15 cm de alto (Lámina I - Figura 1), mientras que los estromatolitos estratiformes o planares son relativamente menores, alcanzando alturas entre los 3 y los 8 cm de alto (Lámina I - Figura 2). La litología circundante está dominada por pedernal, incluyendo estratos de conglomerados y algunas brechas. El pedernal asociado a los estromatolitos se encuentra intercalado entre las calizas estromatolíticas en forma de nódulos, que varían desde unos pocos centímetros hasta nódulos de más de 1 m de ancho y por lo menos en tres horizontes, mostrando un contacto abrupto y discontinuo (Lámina I - Figura 3). La macroestructura no tiene una forma definida sino que se presenta en forma de nódulos que se intercalan irregularmente con los estromatolitos.

# Lámina I



Figura 1. Estromatolito típico en forma de domo en la localidad de Huepac, Sonora. Figura 2. Calizas estromatolíticas de Huepac, mostrando laminaciones estratiformes y estromatolitos domales (flecha). Figura 3. Contacto del pedernal (flechas) intercalado entre las calizas estromatolíticas de Huepac. Recuadro 3A. Otro acercamiento del contacto pedernal-carbonato de la localidad de Huepac, Sonora, México.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Las macroestructuras domales y estratiformes pueden alternarse en un mismo estromatolito, empezando en forma plana y después desarrollarse como domos relativamente pequeños, que tridimensionalmente adquieren formas ondulares al ser observadas en conjunto (Lámina II – Figura 1), y que posteriormente vuelven a desarrollarse de forma estratiforme, formando verdaderas biohermas que varían de subesféricos a domales cuyas dimensiones varían entre los 60 y 100 cm de longitud y están conformados por formas de crecimiento pseudocolumnares de 10 a 20 cm de altura, desarrolladas a partir de incrustaciones planares y estratiformes. Algunos estromatolitos empiezan a desarrollarse de forma estratiforme y a los pocos centímetros su macroestructura se intercambia a domal (Lámina II - Figura 2), desarrollándose discordantemente sobre estratos laminoides y sobre calizas no laminadas dentro del bioherma. Ocasionalmente se forman oncolitos oblongos y semicirculares de 3 a 6 cm de diámetro y hasta 7 cm de alto (Lámina II – Figuras 3 y 4). Algunos estromatolitos de mayores dimensiones, presentan láminas concéntricas convexas que se apilan alrededor de una misma base desde el inicio. Las laminaciones de los estromatolitos domales van de finas a regulares. En ciertos estromatolitos, dentro de cada laminación individual observada a mayor aumento, se distingue una laminación gruesa e irregular, formando verdaderos domos sólo localmente (Lámina II - Figura 5). La microfábrica de los estromatolitos muestra claramente la típica alternancia regular entre lámina clara y lámina oscura en su microestructura: una lámina clara donde se observa un depósito continuo de sedimentos seguida de una lámina micrítica oscura mucho más delgada y con cierto contenido de materia orgánica. Los estromatolitos muestran una textura mudstone de gris a blanco, que se intercala con una textura micstone color café con tonos grises. La laminación varía en general, de fina a gruesa regular, variando entre los 4-7 mm de espesor (Lámina III - Figura 1). Se observaron también ciertas características diagenéticas, cuyos sedimentos presentan por lo menos, dos generaciones de cementantes, además de zonas remplazadas por calcita espática distribuidas uniformemente. También se observó que la gran mayoría de muestras, tanto de carbonatos como de pedernal, presentan grandes fracturas rellenas con calcita espática.

## Lámina II



Figura 1. Estromatolitos ondulatorios finamente laminados, exhibiendo formas domales. Figura 2. Típico estromatolito domal característico de ésta localidad. Figuras 2 y 3. Oncolitos pequeños intercalados entre estromatolitos domales plegados desarrollados a partir de un centro irregular (flechas). Figura 5. Micrografía electrónica de barrido (SEM) mostrando la cresta mayor de una laminación alternada irregular.

La micrita tiende a formar grumos alineados en cada lámina individual. Algunas muestras contienen partículas micritizadas y con frecuencia una microfábrica fenestrada con huecos de hasta 70  $\mu\text{m}$  que ocasionalmente están rellenos de calcita en bloques, resultando en una microfábrica microesparítica (Lámina III – Figura 2). En ninguna lámina se identificaron granos esqueléticos, excepto el perfil de conchas de ostrácodos de diversos tamaños. Frecuentemente la lámina micrítica es sobreyacida por una capa microesparítica, donde hay cristales aislados de dolomita, con tamaños que van de 50  $\mu\text{m}$  a 100  $\mu\text{m}$ , alternando con láminas oscuras micríticas ricas en materia orgánica y ésta es generalmente más gruesa que la lámina micrítica.

En el pedernal se distinguen por lo menos tres tipos de microestructura, que incluye una fábrica peletoidal, micrítica y clástica. La lámina micrítica clara exhibe ciertas variaciones en color debido a la variación entre la cantidad de micrita respecto a la cantidad de materia orgánica que se agrupa desorganizadamente, mientras que las láminas de micrita oscura están formadas por materia orgánica particulada de color oscuro de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de diámetro, que se encuentra aislada o en parches o en cadenas y en pequeños agregados esféricos que parecen marcar el fin de una fase de acreción y el inicio de otro periodo de condiciones hidrológicas estables o constantes, por lo que se cree que se han producido biológicamente *in situ*.

No obstante, la microfábrica más común en el pedernal es de tipo peloides y apariencia coagulada, formando pequeños grupos de materia orgánica desorganizada en parches y por sedimentos con apariencia de cuajos, mostrando cierta laminación en contadas muestras. Este tipo de textura corresponde a un **grapestone**, donde la micrita se adhiere a peloides existentes que oscurecen los límites de cada grumo (Lámina III - Figura 3), y sólo en ciertas áreas muy localizadas, donde hay una concentración relativamente alta de materia orgánica, se encuentra una textura conocida como **estructura grumelosa**, donde los granos peloides tienden a unirse en grumos (Lámina III - Figura 4).

### Cámina III

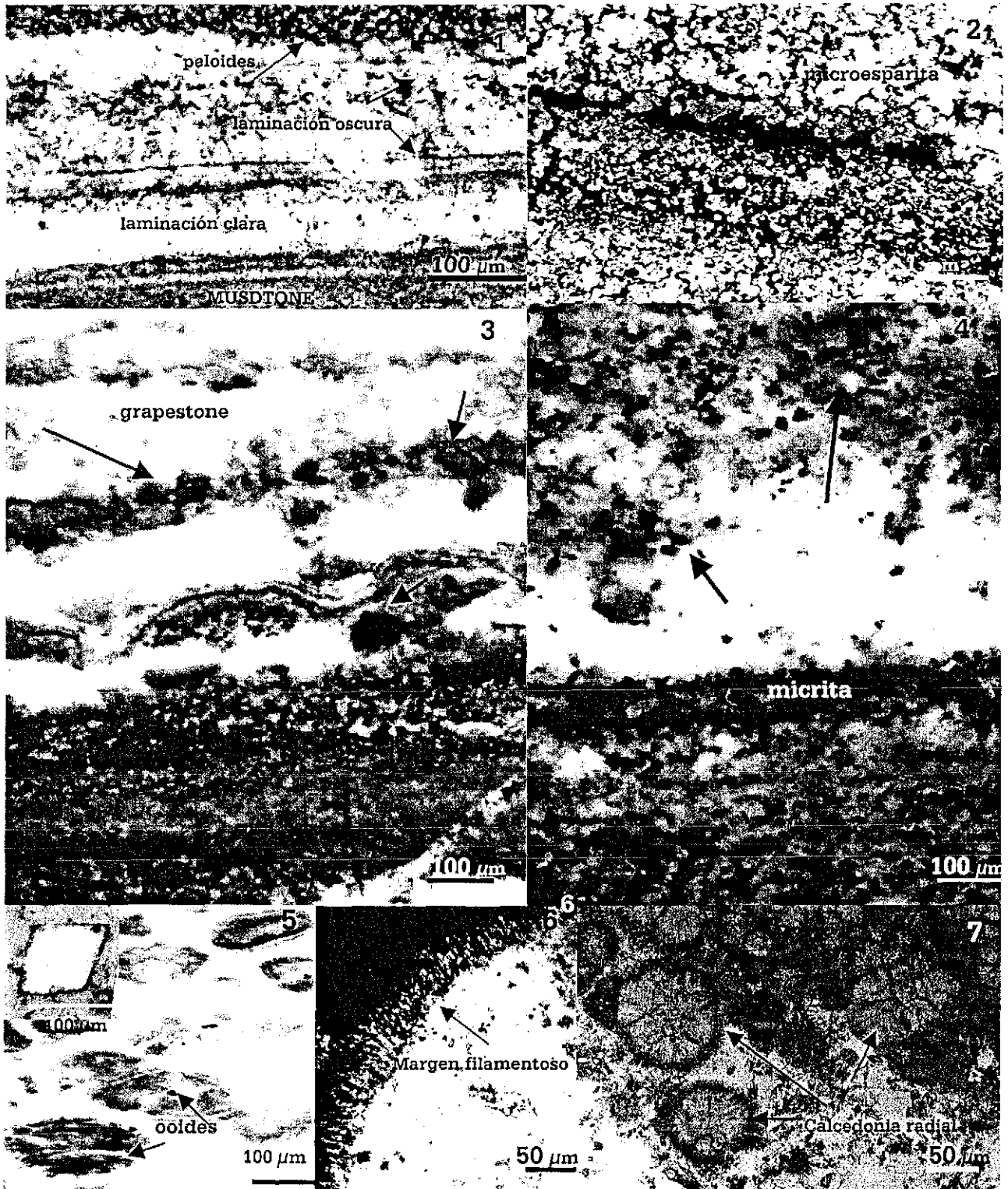


Figura 1. Microfábrica estromatolítica que muestra la alternancia clara-oscura en su laminación. Figura 2. Sección delgada que muestra las diferentes texturas micriticas y pelotoidales en la microfábrica estromatolítica. La lámina oscura es rica en materia orgánica y en detalle se ve una línea formada por grupos de materia orgánica particulada. Figura 3. Diferentes texturas observadas en la microfábrica del pedernal. Figura 4. Parches de materia orgánica en el pedernal que muestra la textura pelotide limitando la matriz clara con restos de arcilla. Figura 5. Precipitación de calcedonia fibrosa en espacios abiertos, Recuadro 5A. Cristales eudrales de dolomita en el pedernal. Figura 6. Microfábrica estromatolítica preservada como relicto en el pedernal. Figura 7. Calcedonia fibrosa de diferentes tamaños.

Otras muestras presentan peloides alternando con clastos de diversos tamaños, y en algunas muestras es posible observar ooides de varios tamaños de diámetro entre un rango de 200 a 500  $\mu\text{m}$  de grosor, siendo los más grandes hasta de 1 mm de diámetro (Lámina III - Figura 5). La laminación de los oncolitos está recubierta por filmes micríticos oscuros y ocasionalmente muestran una textura microesparítica. En éstas muestras se pudo apreciar la presencia ocasional de dolomita eudral (Lámina III - Figura 5A). Las áreas de mayor contenido fosilífero coinciden claramente con las áreas de mayor concentración de materia orgánica, ya sea distribuida homogéneamente o irregularmente, formando parches o grupos bien definidos de materia orgánica desorganizada. Otras texturas observadas incluyen la cementación de calcita recristalizada y zonas donde abundan ciertas espículas recristalizadas en aquellas áreas con mayor contenido fosilífero y materia orgánica desorganizada. Las áreas con un alto contenido de microfósiles son láminas relativamente ricas en materia orgánica pero distribuida homogéneamente en toda el área de la sección, de un color café muy tenue.

En algunas láminas que presentan una textura compleja y altamente variable hay un alto contenido de materia orgánica en regiones que preservan grandes restos de plantas vasculares, y en la misma área, la típica microfábrica estromatolítica donde la alineación de los filamentos microbianos se ha preservado por silicificación (Lámina III – Figura 6), y justamente en los huecos o interfaces de esas zonas se encuentra calcedonia fibrosa de varios diámetros precipitada como cementante (Lámina III – Figura 7). El tamaño de la calcedonia es mayor en las zonas donde se ha precipitada en cavidades, sugiriendo una precipitación de sílice continua y con suficiente influjo y tiempo de silicificar para formar calcedonias mayores. Las observaciones indican que la calcedonia se depositó como cementante en los espacios disponibles, que coincide con las zonas que presentan un gran contenido de materia orgánica y que está precipitada radialmente en cavidades.

## **3.2 Microfósiles preservados en el Pedernal**

Los microfósiles observados muestran una preservación tridimensional, conservando delicadas estructuras celulares y componentes orgánicos originales. Algunos morfotipos se encontraron preservados en diferentes estados de su ciclo vital y en diferentes planos geométricos. También son claras las diferentes categorías de preservación en este ensamble de microfósiles, aún dentro de una misma muestra y área de localización. La identificación de estos microfósiles permite distinguir remanentes biológicos de origen procariontes semejantes a cianobacterias.

Este ensamble también se caracteriza por preservar dentro de su matriz mineral una gran diversidad de remanentes eucariontes protistas, entre ellos, restos de algas unicelulares, frústulas de diatomeas, microfósiles acritarcas y otras formas finamente preservadas con apariencia de restos de hongos, así como por restos de plantas vasculares y microfósiles incompletos de artrópodos, particularmente de ostrácodos.

### **3.2.1 Microfósiles semejantes a cianobacterias**

Se encontraron varios niveles de organización celular así como cierta variación en la morfología preservada. Los morfotipos identificados pueden hallarse como células unicelulares, agregados pluricelulares, filamentos simples y filamentos más diferenciados, algunos de ellos formando parte de una red o matriz de filamentos entrelazados como lo hacen modernos microorganismos filamentosos bentónicos.

#### **3.2.1.1 Morfotipos cocoides unicelulares y agregados pluricelulares**

Se encontraron microfósiles de células cocoides delimitadas por su pared celular de aproximadamente 5  $\mu\text{m}$  de diámetro (Lámina IV - Figura 1) y están conservadas en proceso de división celular. La línea de división celular es mucho más tenue que las

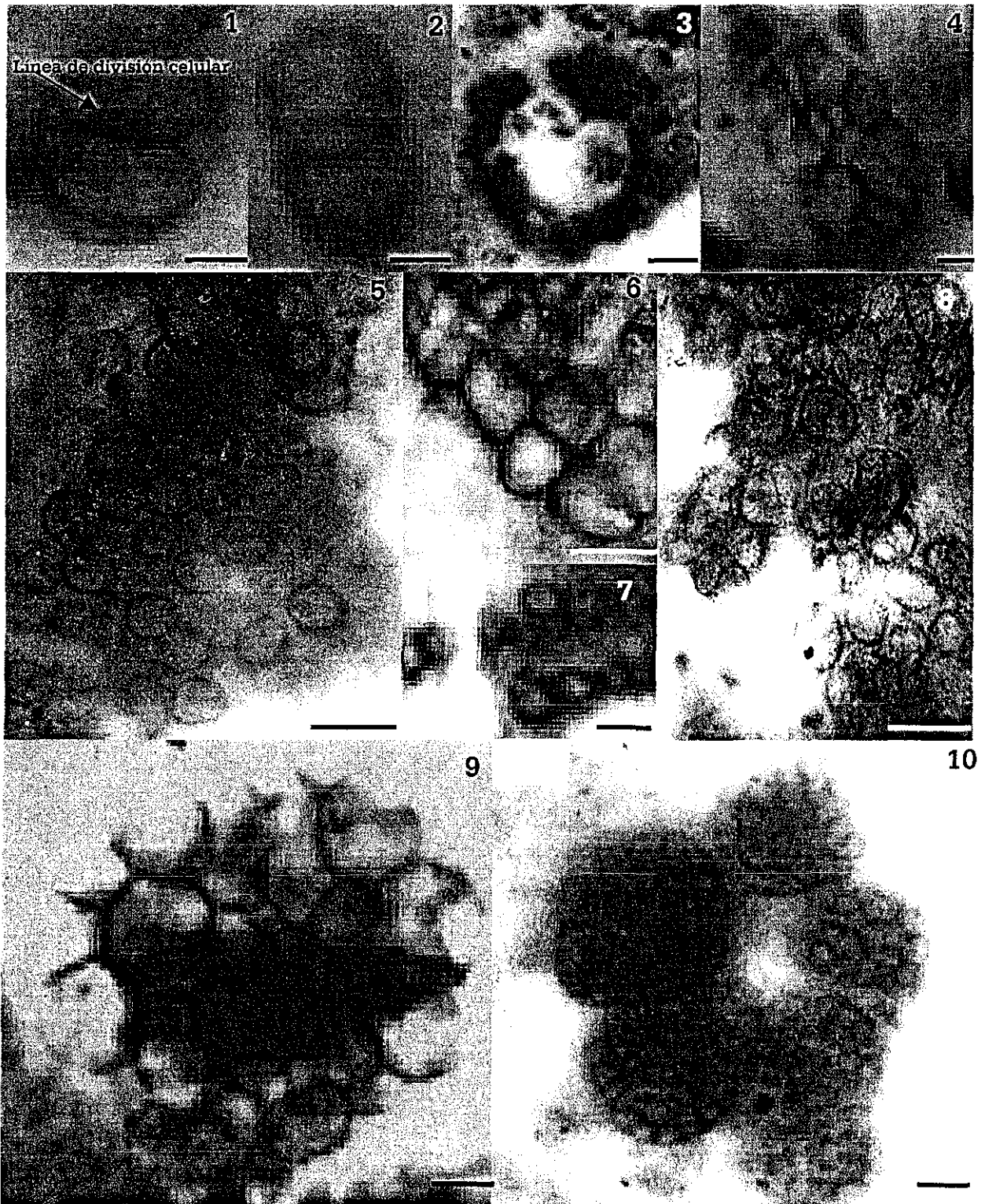


que delimitan las células y puede observarse una cicatriz ligera en el centro (Lámina IV - Figura 2), lo que sugiere que es una división celular típica de procariontes. La gran mayoría de morfotipos de tipo procarionte se encuentra formando agregados pluricelulares o colonias constituidas por restos de células cocoides de 5  $\mu\text{m}$  de diámetro formando agrupaciones en forma de anillo con un hueco central, lo que sugiere un hábito endolítico (Lámina IV - Figura 3), o bien en forma de células esféricas de 8  $\mu\text{m}$  de diámetro formando racimos elongados (Lámina IV - Figura 4). Entre los agregados más representativos se encuentran células hialinas de 10  $\mu\text{m}$  de diámetro agrupadas sin ninguna forma bien definida que exhiben como rasgo característico, una pared celular continua (Lámina IV - Figura 5), o en menor proporción, formando agregados apretados en posición horizontal (Lámina IV - Figuras 6 y 7). Otro tipo de agregados coloniales también común en este ensamble está representado por células semiesferoidales con una pared continua y oscura que exhiben cierta geometría en el empaquetamiento de los agregados pluricelulares, de tal modo que forman colonias numerosas y están rodeadas por una capa muy tenue presumiblemente de mucílago (Lámina IV - Figura 8).

Entre los agregados pluricelulares con mejor conservación se incluyen colonias de más de 20 células esferoides preservadas como vesículas hialinas equidimensionales de paredes gruesas y de aproximadamente 30  $\mu\text{m}$  de diámetro, que presentan un contenido interno granular de 1  $\mu\text{m}$ , agrupadas en arreglos elipsoidales y estrechamente empaquetadas (Lámina IV - Figura 9).

Algunos otros microfósiles coloniales se asemejan a ciertos miembros de familia de las Crocococales, ya que están agrupadas en seis pequeñas colonias de más de 10 células cada una, y cuyas dimensiones individuales son de 8  $\mu\text{m}$  de diámetro, presentando un arreglo geométrico regular en forma de anillos (Lámina IV - Figura 10).

## Lámina IV



Figuras 1 y 2. Ejemplos de división celular *in situ*. Figura 3. Colonia anular formada por células subsferoidales. Figura 4. Colonia elipsoidal formada por células esferoidales. Figura 4. Agregado pluricelular irregular de células del tipo de *Myxococcoides sp.* Figuras 6 y 7. Agregados pluricelulares arreglados en forma lineal. Figura 8. Agregado pluricelular constituido por paquetes de cuatro células que muestran sus planos de división. Figura 9. Agregado de células esféricas con semejanza a *Myxococcoides cantabrigensis*. Figura 10. Agregado pluricelular formado por paquetes simétricos de células cocoides del grupo de las crococales. Escala: 5  $\mu\text{m}$  en 1, 2 y 9; 10  $\mu\text{m}$  en 4, 6, y 8; 20  $\mu\text{m}$  en 3, 5, 7, 9 y 10.

57  
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

### 3.2.1.2 Formas Filamentosas

Además de las células cocoides, las células filamentosas son un componente significativo en todas las muestras fosilíferas. Entre los más característicos se encuentran agrupaciones de filamentos formando un entramado o red filamentosa in situ dentro de la matriz estromatolítica (Lámina V - Figura 1). Al ser observados a menor resolución se pone de manifiesto que la gran mayoría de ellos están preservados en posición horizontal y se encuentran alineados formando una red trabecular de filamentos orientados subparalelos al estrato, dando la apariencia de un verdadero tapete microbiano (Lámina V - Figura 2). Estos, al ser observados a mayor aumento, se observan como formas tubulares uniseriadas con un diámetro de 10  $\mu\text{m}$  en promedio y aparecen como formas circulares en sección transversal, mostrando una textura hialina y homogénea, envueltos por una capa mucilagenosa relativamente gruesa moderadamente bien preservada de 2  $\mu\text{m}$  de diámetro. En su parte anterior estos restos filamentosos están diferenciados morfológicamente, ya que presentan de 1 a 3 constricciones que terminan en un extremo redondeado de 8  $\mu\text{m}$  de largo y rico en materia orgánica (Lámina V - Figura 3).

Otro tipo de microfósiles con esta organización corresponde a filamentos solitarios tubulares sin ramificaciones y septados, que representan el tricoma original colapsado y cuyas intercalaciones son de 1  $\mu\text{m}$ . La capa de mucílago es relativamente ancha en su parte media, variando de 2 a 3  $\mu\text{m}$  de espesor. En su interior se encuentra el tricoma medianamente preservado, el cual se adelgaza en la parte anterior terminando en una sola constricción que se diferencia en forma de "capucha" redondeada del filamento (Lámina V - Figura 4), que bien puede representar los restos de un heterocisto o caliptra, dadas las dimensiones de las células precedentes, mucho más elongadas aproximadamente de 8  $\mu\text{m}$  de largo. Otra categoría de preservación del mismo tipo de filamentos muestra únicamente la capa mucilagenosa que encierra un interior hialaron y homogéneo, con las mismas dimensiones del filamento de la Figura 4

**Lámina V**

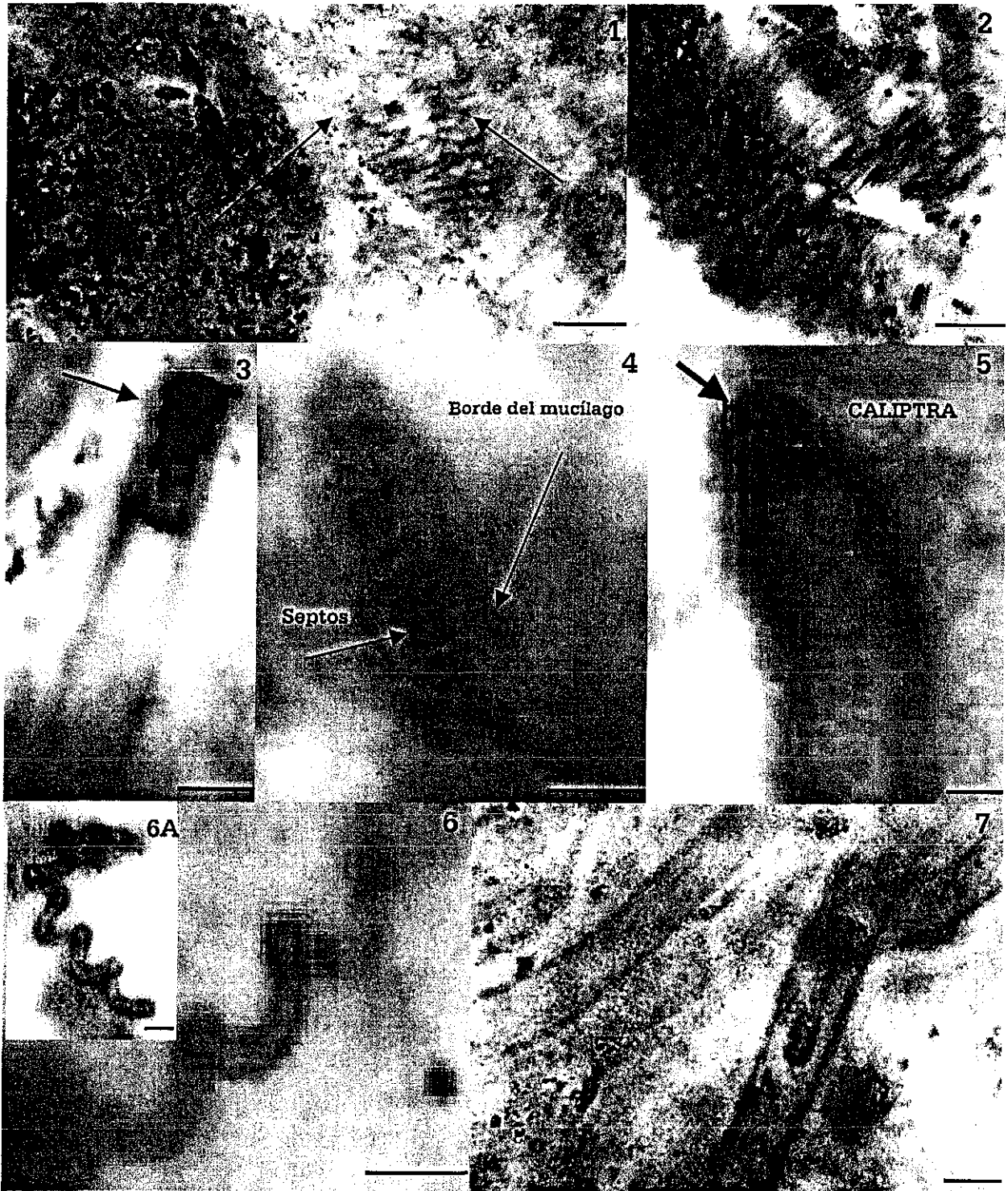


Figura 1. Microfábrica estromatolítica trabecular constituida por filamentos preservados in situ en diversas orientaciones, semejanza a los tapetes formados por *Eomicetopsis sp.* (flechas). Figura 2. Mismo campo que muestra el borde de la microfábrica estromatolítica con la materia orgánica particulada. Figura 3. Fantasma de filamento cuya morfología muestra diferenciación anterior del mismo (flecha). Figura 4. Tricoma filamentoso cuyas constricciones están marcadas por restos celulares con materia orgánica y restos celulares vacíos (flechas). Figura 5. Fantasma de filamento que exhibe una capucha o caliptra en su borde anterior (flecha). Figura 6. Morfotipo espiral con semejanza a *Spirulina sp.* Figura 6A. Detalle a (60X) que muestra la elongación del morfotipo espiral. Figura 7. Filamentos alineados paralelamente que muestran el borde de la capa mucilagenosa. Escala: 50  $\mu\text{m}$  en 1 y en 2; 20  $\mu\text{m}$  en 4 y en 6; 10  $\mu\text{m}$  en 3, 5, y 7; 5  $\mu\text{m}$  en 6A.

SIEMPRE CON  
FALLA DE ORIGEN

59

y la misma diferenciación de la zona anterior que presenta un contenido mayor de materia orgánica (Lámina V - Figura 5).

Los microfósiles de formas filamentosas más pequeñas son formas uniseriadas con un diámetro de 5  $\mu\text{m}$ , y preservadas exclusivamente por su capa externa mucilagenosa y contenido hialino, no obstante que no se distinguen los extremos del filamento. A este tipo de microfósiles filamentosos se les conoce como "fantasmas de filamento" y aunque no están agrupados, se encuentran a distancias entre ellos de aproximadamente de 15  $\mu\text{m}$  y están orientados verticalmente y paralelos entre sí (Lámina V - Figura 6). Otros filamentos solitarios y más pequeños corresponden a formas espirales de 2  $\mu\text{m}$  de diámetro elipsoidales en sección transversal y preservando su pared celular, con un contenido interno homogéneo y hialino. Los enrollamientos espirales se distancian cada 1  $\mu\text{m}$ , pero también se pueden observar formas más laxas con enrollamientos cada 5  $\mu\text{m}$  o distribuidos irregularmente (Lámina V - Figura 7).

También se encontraron filamentos preservados con pirita, de una diámetro que varía entre las 5 y 10  $\mu\text{m}$ , organizados como segmentos uniseriados de cristales eudrales y localizados muy puntualmente. Se cree que estas formas minerales son reemplazos de filamentos de miembros de las Oscillatoriales, ya que las unidades celulares reemplazadas con pirita son comparables a las dimensiones de filamentos de este grupo, además de su organización sin ramificar y con sus extremos ligeramente redondeados. Algunos de ellos alcanzan longitudes mayores a las 50  $\mu\text{m}$ .

### **3.2.2 Microfósiles de Eucariontes**

Aunque los morfotipos dominantes en este pedernal son microfósiles de cianobacterias y de diatomeas, ocasionalmente es posible también identificar algunos otros microorganismos preservados dentro de la matriz orgánica. Estos son morfotipos



esferoidales muy conspicuos en muchas muestras y que son de mayores dimensiones. A juzgar por su tamaño, bien puede tratarse de remanentes de células eucariontes; sin embargo, la carencia de caracteres taxonómicos definitivos impide identificarlas con algún grupo biológico en particular, por lo que se describen en esta sección tomando en cuenta únicamente su nivel de organización y morfología preservada, y que genéricamente se les conoce como **acritarcas**.

### 3.2.3 Acritarcas

Reciben este nombre aquéllos microfósiles unicelulares de tamaño eucarionte, dentro del intervalo comprendido entre 20 y 200  $\mu\text{m}$ , que por falta de caracteres morfológicos determinantes, es imposible asignarles una posición taxonómica específica, pero se consideran restos eucariontes que representan esporas o cistos de protistas en general y caracterizan gran parte de las sucesiones desde el Neoproterozoico (Lipps, 1993). Se distinguen aquéllos acritarcas simples llamados **esferomórficos**, que son generalmente esféricos pero otras formas no regulares también son comunes. Algunos exhiben una textura granulosa en sus paredes, otros presentan ornamentaciones complejas en sus paredes y procesos celulares conocidos como **enteromórficos** (Knoll, 1992).

Entre estos se incluyen morfotipos más conspicuos, donde se destacan formas vesiculares y esferoidales hialinas y solitarias de 20 a 30  $\mu\text{m}$  de diámetro, que presentan una pared celular constituida por la bicapa lipídica, mientras que otras vesículas muestran una cubierta externa unida a su pared celular. En general, no presentan ninguna ornamentación celular.

Se encontraron grandes vesículas esferoides de 60  $\mu\text{m}$  de diámetro rodeadas por una delgada pared oscura de 10  $\mu\text{m}$  de ancho, cuyo interior es homogéneo (Lámina VI-Figura 1), mientras que otras vesículas de dimensiones mayores (90  $\mu\text{m}$ ) tienen una



forma globosa (Lámina VI – Figura 2). Algunas veces es posible distinguir cierto contenido interno central granular de 1 a 2  $\mu\text{m}$  de diámetro (Lámina VI - Figura 3).

Otros microfósiles de dimensiones mayores son formas vesiculares solitarias de 50  $\mu\text{m}$  de diámetro con una pared hialina bien marcada, diferenciándose por tener un extremo angosto y redondeado que termina en forma de punta semejando el nudo de un globo, mientras que el otro extremo es casi rectangular y muy ancho, exhibiendo una pequeña prolongación central que podría representar parte de proyecciones extracelulares que indican el desprendimiento de otra célula por la parte más angosta o bien, alguna estructura de movimiento del citoesqueleto como en la exocitosis, dada la regularidad de esta microestructura en un tejido tan suave. Estos microfósiles aparecen con poca frecuencia en zonas donde los restos de plantas vasculares son abundantes. Algunos otros microfósiles vesiculares con tendencia a globosos y de más de 100  $\mu\text{m}$  de diámetro están delimitados por una pared continua y oscura. Su contenido interno es granular y en el extremo que parece anterior presentan una estructura circular de 20  $\mu\text{m}$  de diámetro y que más que un simbionte parece ser parte del microfósil globular. En el otro extremo tienen una abertura no muy pronunciada (Lámina VI - Figura 5).

Ciertos microfósiles con apariencia de esporas están distribuidos aleatoriamente a través de las láminas fosilíferas. Estas esporas tienen un diámetro que varía entre las 50 y 60  $\mu\text{m}$  de diámetro y presentan una gruesa pared sólida. La espora de la Figura 6 de la Lámina VI tiene un interior hialino y una pared continua de color café claro ornamentada con estrías que la atraviesan (Lámina VI – Figura 6). Otras esporas son mucho más grandes, de 100  $\mu\text{m}$  de diámetro, y muestran su doble capa de membrana: una pared oscura y gruesa de 15  $\mu\text{m}$  de ancho que se ensancha hacia el interior y rodeada por una segunda pared hialina y más delgada. Estas no son singénicas con el sedimento, sino que la textura mineral sugiere que se trata de organismos planctónicos depositados después del sedimento y antes de la litificación





## Cámina VI

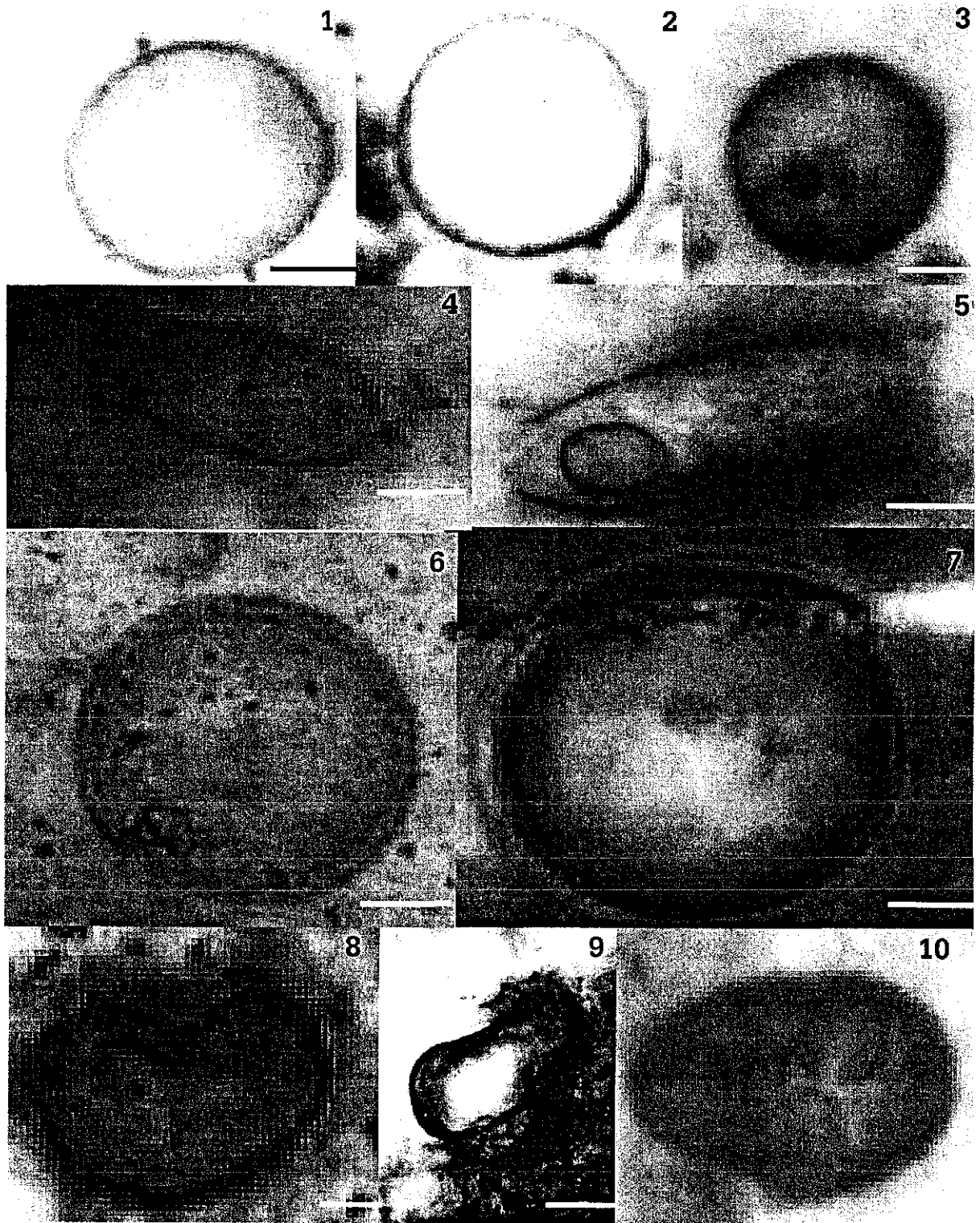


Figura 1. Célula esférica que conserva una pared celular hialina y continua. Figura 2. Acrítarca sólida delimitada por su pared celular. Figura 3. Célula esférica con un gránulo redondo. Figura 4. Acrítarca puntiaforme con un extremo hialino terminado en punta y un extremo ancho digitiforme. Figura 5. Acrítarca delimitada por una funda rectangular y con un objeto esférico en uno de sus extremos. Figura 6. Acrítarca que exhibe una doble envoltura celular hialina. Figura 7. Espora que exhibe tres capas, una oscura interna y dos capas claras externas. Figura 8, 9 10. Diferentes tipos de acrítarcas asimétricos que exhibiendo distintas morfologías y constitución de sus envolturas celulares. Escala: 20  $\mu\text{m}$  en 1, 2 y 3; 25  $\mu\text{m}$  en 4 y en 5. 100  $\mu\text{m}$  en 6 y en 7; 50  $\mu\text{m}$  en 8, 9 y 10.

63

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



de la roca, ya que no presentan continuidad petrográfica con la matriz circundante observada en el microscopio (Lámina VI – Figura 7).

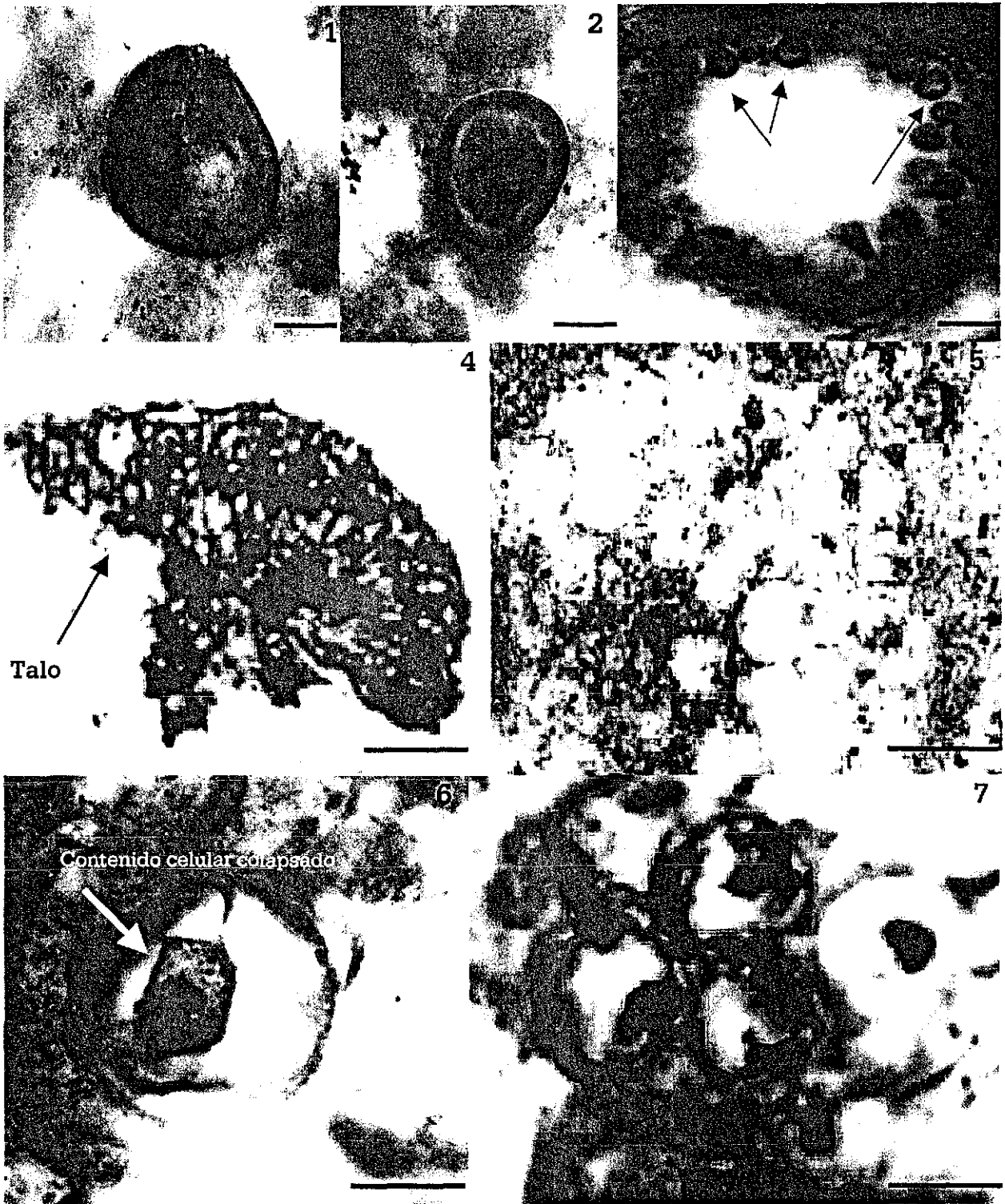
La presencia de granos de polen de diversas morfologías asimétricas principalmente, ya sea en forma de cesta y con una abertura central (Lámina VI – Figura 8), en forma de papa (Lámina VI – Figura 9), y en forma de pera (Lámina VI – Figura 10) es muy característica de las muestras más fosilíferas que preservan un gran contenido de materia orgánica desorganizada derivado de plantas vasculares principalmente.

Otros probables granos de polen con un alto contenido de materia orgánica madura se muestran en la Lámina VII. Hay granos de polen ricos en materia orgánica de colores muy oscuros (Lámina VII - Figura 1) y otros que se diferencian por tener sus paredes muy gruesas y un contenido amorfo central muy oscuro (Lámina VII- Figura 2).

También asociados a plantas vasculares se encontraron células fungales identificadas en base a su estructura externa y diferenciándolas de cianobacterias por el tamaño promedio y principalmente por el engrosamiento de sus paredes celulares. Los restos de hongos se encontraron dentro de las células poligonales de los restos de plantas vasculares como simbiosis (Lámina VII - Figura 3).

Se identificaron algunos microfósiles como miembros de algas mayores a 500  $\mu\text{m}$  de largo con una morfología característica que exhibe cierta diferenciación en la parte distal, que es delgada y corta en forma de talo, mientras que la parte proximal se extiende en forma de pseudoparénquima en forma de flor. Son morfotipos que exhiben paredes engrosadas y probablemente queratinizadas, y se han identificado con morfotipos similares a miembros de ciertas algas de agua dulce (Lámina VII - Figura 4) como las del género *Chaetomorpha*. Un nivel de organización superior se puede apreciar en lo que parecieran ser restos de algas calcáreas conformadas por células de más de 200  $\mu\text{m}$  de diámetro completamente compactas y silicificadas,

## Lámina VII



Figuras 1 y 2. Acritarcas semejantes a granos de polen con un gran contenido de materia orgánica. Figura 3. Células de hongos endosimbiontes (flechas) preservadas en los huecos de células de tejido vascular. Figura 4. Alga con paredes queratinizadas y pseudoparénquima con gran similitud morfológica a *Chaetomorpha sp.* Figura 5. Agrupación de células calcificadas de restos de un alga calcárea. Figura 6. Alga unicelular semejante a representantes de algas verdes. Figura 7. Colonia de algas eucariontes con semejantes a grupos de algas verdes. Escala: 20  $\mu\text{m}$  en 1, 2 y 3; 25  $\mu\text{m}$  en 4; 100  $\mu\text{m}$  en 5 y 6; 200  $\mu\text{m}$  en 7.

CS

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

donde no se aprecian las paredes celulares, pero su forma de organización sugiere cierto parecido con algas del tipo de las Dyasicadales (Lámina VII - Figura 5).

Entre otros microfósiles eucariontes se encuentran remanentes unicelulares similares a algas de un diámetro que varía entre las 200 y 250  $\mu\text{m}$ . Estos microfósiles aparecen solitarios (Lámina VII - Figuras 6) o bien formando agregados de 4 a 5 células que presentan en su interior un gran contenido de materia orgánica irregular y desorganizada, con texturas granuladas que parten de las paredes celulares y se diseminan hacia el interior (Lámina VII - Figura 7).

### **3.2.4 Diatomeas**

Se identificaron varios morfotipos correspondientes a frústulas de diatomeas, la gran mayoría de ellas penadas. En general, la diversidad de diatomeas es relativamente baja pero su abundancia en el campo de observación de una sola muestra es significativa. En la mayoría de los casos, las frústulas se encuentran fosilizadas por silicificación, donde la estructura biológica original se ha preservado, mientras que en el caso de fosilización de frústulas aisladas, éstas se encuentran recristalizadas en sílice. La ornamentación de las frústulas y otros detalles anatómicos como areola, velo o criba no se encontraron. Dado que la taxonomía moderna de diatomeas considera las ornamentaciones superficiales de las frústulas, no es posible determinar de modo preciso su identidad. Sin embargo, la forma exterior o silueta de las frústulas y la forma de preservación permiten suponer que se trata de diatomeas penadas aráfidas. En la mayoría de las láminas fosilíferas, las diatomeas más representativas corresponden a morfotipos preservados como frústulas penadas recristalizadas de forma cruciformes y achatadas en los polos, cuyas dimensiones longitudinales son de 15 a 50  $\mu\text{m}$  mientras que su ancho varía entre las 18 y las 40  $\mu\text{m}$ . Sus septos son ondulados y están preservados tridimensionalmente (Lámina VIII - Figura 1). Estas mismas frústulas, al unirse paralelamente son capaces de formar largos filamentos

## Cámina VIII

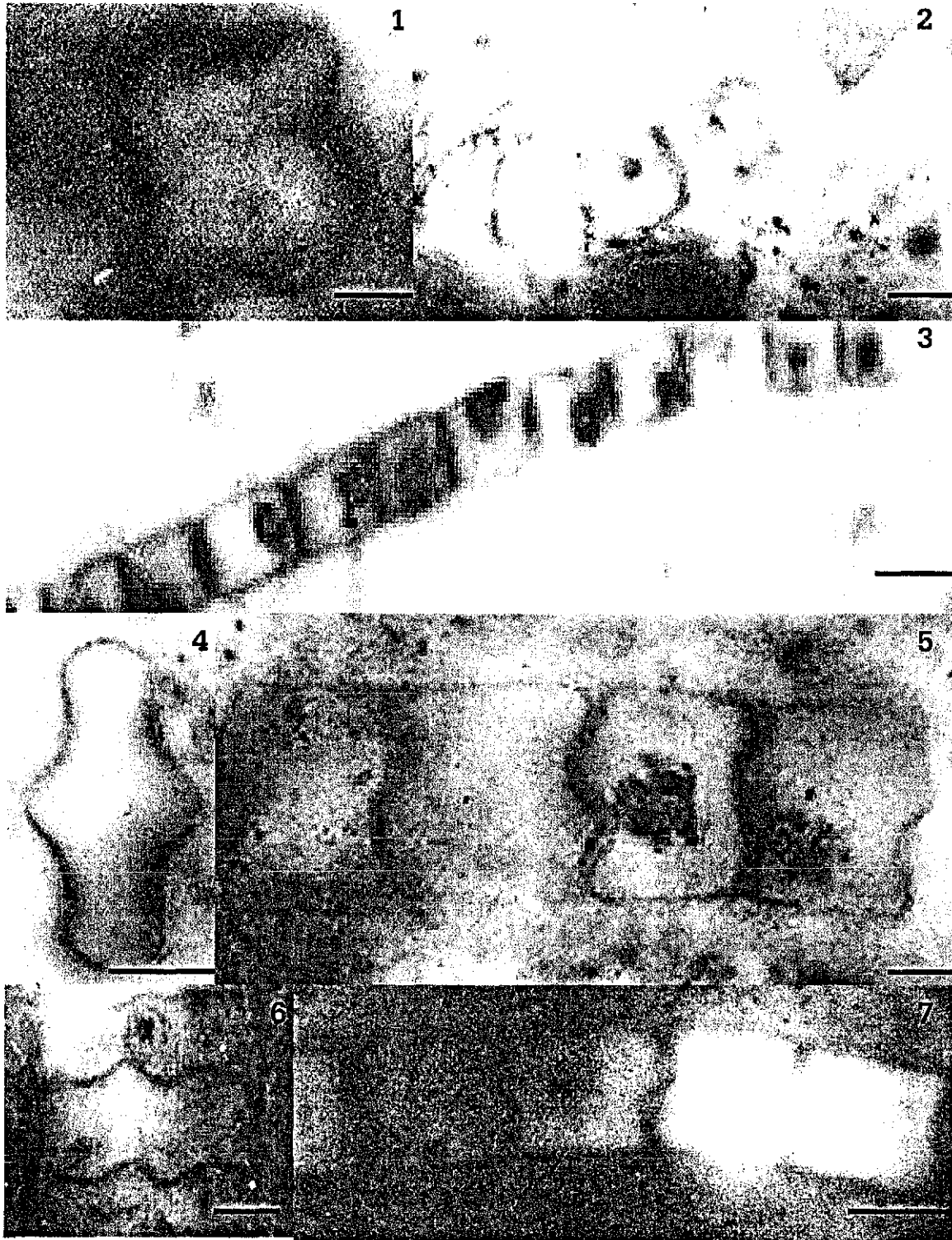


Figura 1. Frústula solitaria cruciforme y achatada silicificada por recristalización. Figura 2. Colonias filamentosas formadas por frústulas cruciformes achatadas apiladas paralelamente. Figura 3. Filamento largo uniseriado constituido por frústulas cruciformes en plano perivalvar. Figura 4. Frústulas solitarias cruciformes elongadas. Figura 5. Filamentos largos uniseriados formados por el apilamiento paralelo de frústulas cruciformes alargadas en plano perivalvar. Figura 6. Vista valvar de parte de un filamento grande formado por frústulas cruciformes. Figura 7. Filamento grande y uniseriado en plano valvar formado por frústulas cruciformes alineadas paralelamente. Escala: 10  $\mu\text{m}$  en 1, 5 y 6; 25  $\mu\text{m}$  en 2, 3, 4 y 7.

constituidos con más de 50 frústulas que se pueden observar en plano perivalvar y al ser observadas a mayor aumento, permiten distinguir un contenido intracelular central (Lámina VIII - Figuras 2 y 3).

Otras frústulas cruciformes mucho más elongadas, cuyas dimensiones varían entre 30 - 60  $\mu\text{m}$  de ancho y entre 20 - 30  $\mu\text{m}$  de largo, pueden ocurrir aisladas como frústulas recristalizadas (Lámina VIII – Figura 4) y más comúnmente, preservadas por silicificación y también formando parte de filamentos uniseriados muy grandes, donde se encuentran también apiladas paralelamente en plano valvar y apical (Lámina VIII - Figuras 5 - 7). Las ondulaciones de éstas valvas están muy pronunciadas. Característicamente se encuentran siempre en forma de largos filamentos en áreas asociadas con algas, y en las cercanías de la microfábrica estromatolítica del pedernal (Lámina IX – Figura 1), mostrando una excelente preservación en aquellas áreas con una distribución homogénea de materia orgánica de color muy tenue.

Otro tipo de filamentos mucho más pequeños, están formados por frústulas penadas simétricas de formas similares a las de la familia Fragilariiales. Estas frústulas miden 5  $\mu\text{m}$  de diámetro y se alinean paralelamente entre sí, y sus longitudes alcanzan alrededor de 25  $\mu\text{m}$  (Lámina IX- Figura 2).

Asociados a pequeños filamentos se encuentran otras frústulas penadas, solitarias y pequeñas que son evidentes sólo a resoluciones mayores a 40X, y sus dimensiones varían entre 10 - 20  $\mu\text{m}$  de largo. Presentan ambos polos ligeramente elongados y redondeados, con un espesor mayor a las 10  $\mu\text{m}$ , y en cuyo interior es frecuente la presencia de material intracelular colapsado en forma de un gránulo central rojizo, sugiriendo un microambiente de oxidación previo a la silicificación (Lámina IX - Figuras 3 y 4). Entre los filamentos uniseriados más largos de este ensamble se observa un par de gránulos centrales en plano perivalvar que sugieren estructuras intracelulares colapsadas hacia los septos de las valvas (Lámina IX – Figura 5).

## Lámina IX

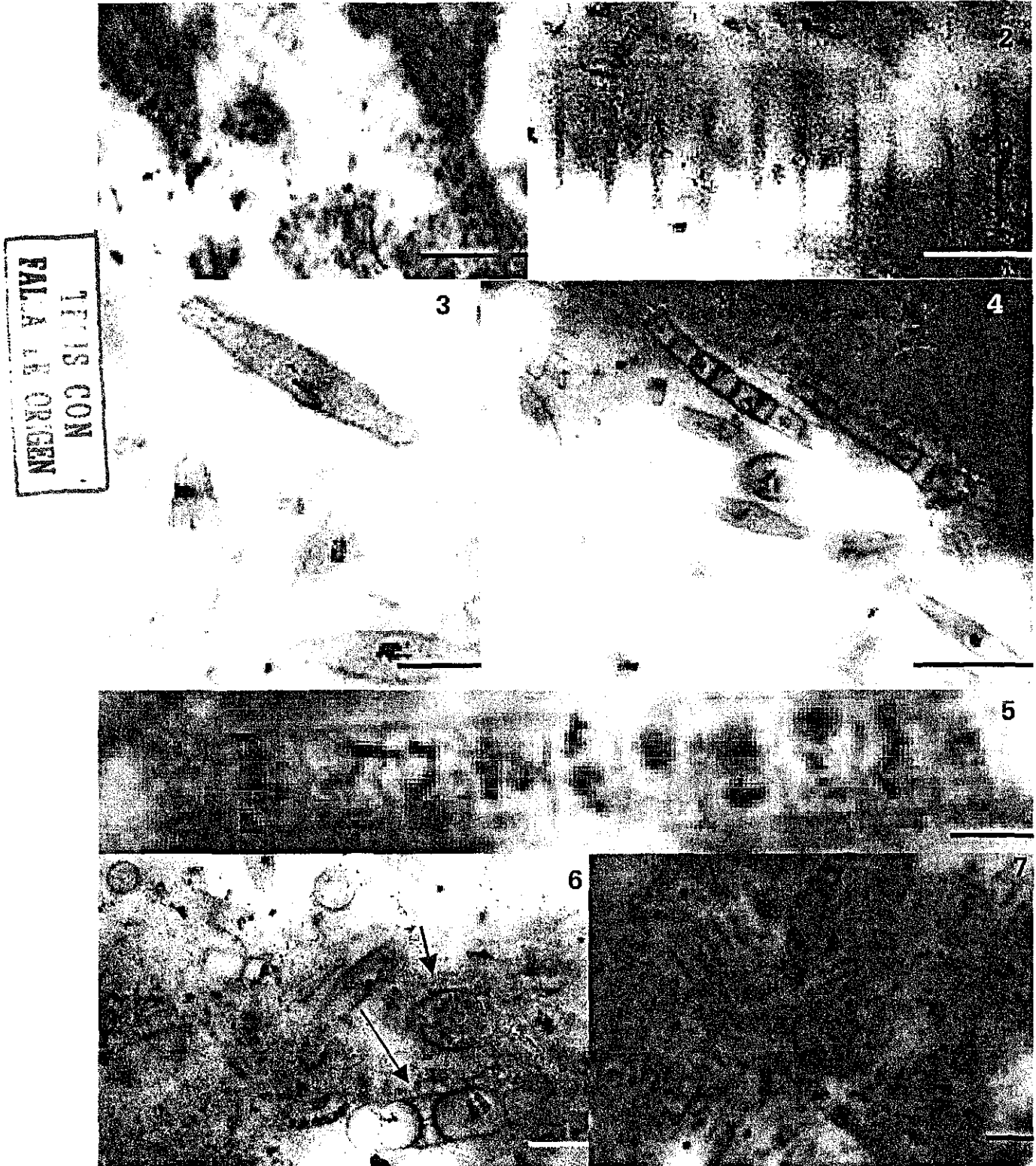


Figura 1. Filamentos largos uniseriados formados por frústulas cruciformes. Figura 2. Vista valvar de filamento uniseriado formado por frústulas del tipo *Fragilaria* spp. Figuras 3 y 4. Vista valvar de las frústulas pequeñas de polos elongados semejantes a *Fragilaria* spp. Figura 5. Acercamiento a (100X) en palno valvar del filamento constituido por frústulas cruciformes elongadas, mostrando su contenido intracelular. Figura 6. Acercamiento de la unión de los extremos de epivalvas mostrando la corona de espinas de *Skeletonema* sp. (flechas). Figura 7. Vista general de la preservación de frústulas de diatomeas penadas preservadas en diferentes planos geométricos. Escala: 100  $\mu$ m en 1; 10  $\mu$ m en 2, 4 y en 6; 5  $\mu$ m en 3; 50  $\mu$ m en 5 y 7.

Otros morfotipos abundantes corresponden a ciertas frústulas céntricas en pares y vistas en plano transversal que están unidos por sus extremos y presentan una corona de espinas que las conectan entre sí desde la periferia, donde se forma la cingula (Lámina IX - Figura 6). Este tipo de estructuras se encontraron en zonas donde abundan los filamentos grandes, todos estos morfotipos preservados en varios planos geométricos (Lámina IX – Figura 7). Se observaron frústulas esféricas que muestran un mayor engrosamiento en sus paredes. Los morfotipos mejor preservados corresponden a frústulas bipartitas donde es posible apreciar la **hipovalva** (de menor tamaño), la **epivalva** (que abraza a la hipovalva) y la cingula característica (Lámina X - Figuras 1 y 2). Ocurren en pares y exhiben la relación entre ambas valvas. Estas frústulas se encuentran abundantemente en zonas donde la distribución de materia orgánica es uniforme y clara, exhibiendo una excelente preservación tridimensional que permite seguir la frústula en los 3 ejes ajustando el tornillo micrométrico.

Otros morfotipos céntricos de mayores dimensiones que varían entre las 15 y las 20  $\mu\text{m}$  (Lámina X – Figuras 3 y 4) se encuentran como frústulas ornamentadas (sólo visibles a 100X) y son similares a esporas o **estatoesporas** semejantes a las que forma el género *Melosira spp.* (Lámina X – Figura 5). En morfotipos similares y de mayores dimensiones de simetría céntrica fue posible encontrar el contenido intracelular preservado por silicificación in situ de la materia orgánica original, donde se distinguen estructuras intracelulares en forma de orgánulos que sugieren cierta similitud con cloroplastos parietales. Existe cierta degradación que va concentrando materia orgánica en los polos de cada frústula (Lámina X- Figura 6). El mismo morfotipo también se encontró recristalizado, mostrando la unión entre ambas frústulas como se observa en miembros recientes de *Melosira* (Lámina X – Figura 7).



Lámina X

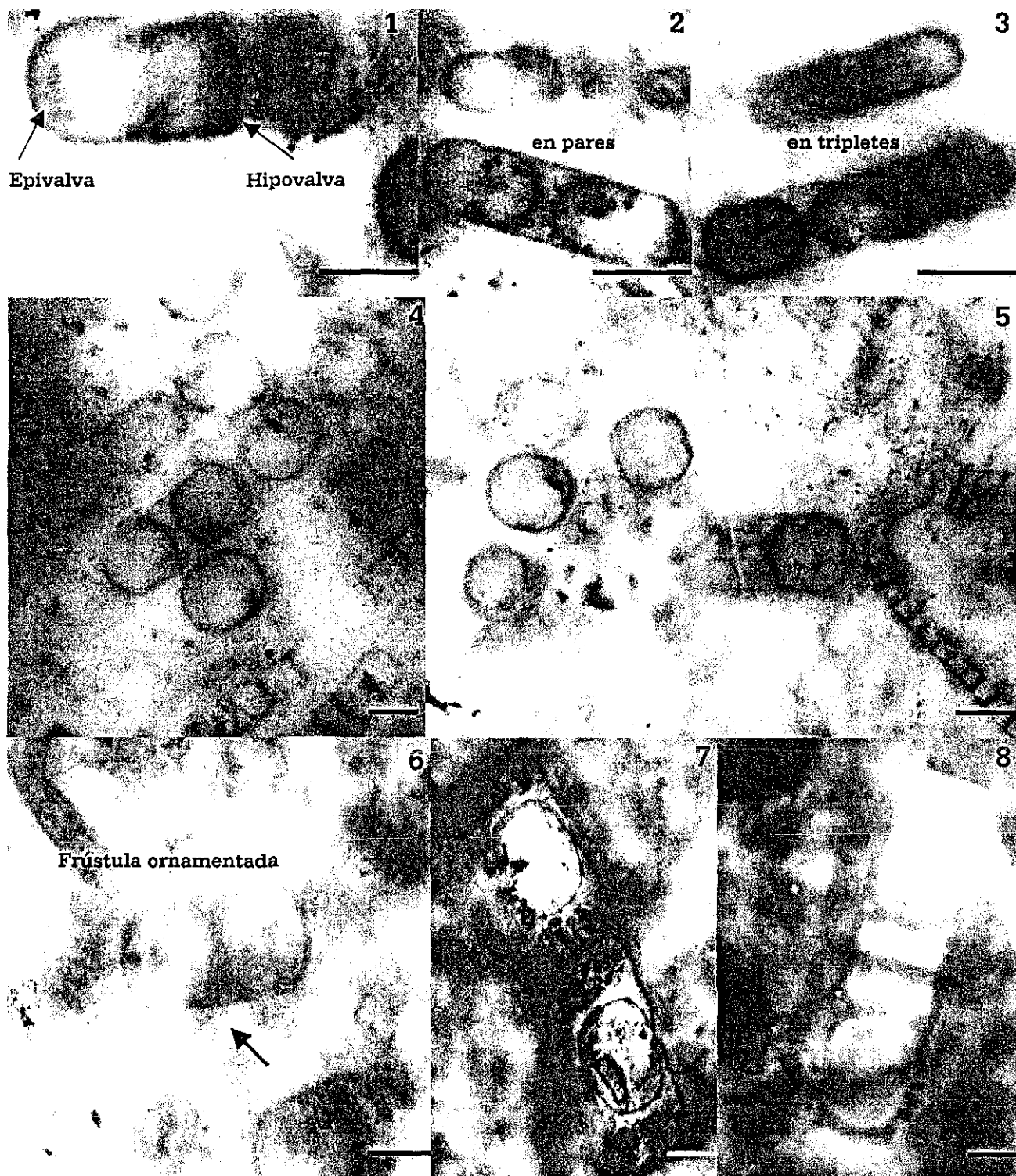


Figura 1. Plano apical mostrando un género céntrico con similitud a *Melosira* sp. y que muestra la frústula bipartita. Figura 2. Frústulas en pares exhibiendo la característica cingula formada por ambas valvas. Figura 3. Mismos morfotipos en tripletes. Figuras 4-5. Frústulas similares a *Melosira* preservadas en asociación con *Tabellaria* spp. Figura 6. Frústula bipartita mostrando la epivalva y la hipovalva de géneros céntricos. Figuras 7 y 8. Cortes transversal (7) y pleural de los géneros céntricos ilustrados en las Figuras 1- 3 y similares a representantes del género *Melosira*. Escala: 10  $\mu$ m en 1, 4, 5 y en 6; 20  $\mu$ m en 2 y 3; 5  $\mu$ m en 7 y en 8.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



### **3.3 Travertinos de Viterbo**

Los depósitos de travertinos de esta zona volcánica están asociados con un flujo constante de agua hidrotermal, resultando como sedimentos muy porosos y poco consolidados. La estructura tridimensional de estos travertinos consiste de la matriz mineral que abarca la parte más conspicua, y de tenues y delicados tapetes microbianos medianamente desarrollados que crecen en los márgenes de la interfase agua-sedimento, siempre están en contacto directo con agua rica en iones calcio y azufre (Pentecost, 1995). La macroestructura de los tapetes microbianos recientes del sistema de travertinos de Viterbo es de tipo estratiforme diagonal (Lámina XI - Figura 1), conformado por sedimentos de tamaño irregular y material detrítico a escala de centímetros. A medida que el travertino se desarrolla, se va perdiendo la macroestructura definida y se hace más porosa hasta tener una morfología amorfa. A nivel microscópico los tapetes microbianos no están restringidos a un área regular sobre el sustrato, sino que colonizan áreas extendidas sin sufrir desecación o disrupción por la energía turbulenta.

#### **3.3.1 Tapetes microbianos**

Los tapetes microbianos abarcan una extensión de varios centímetros de ancho y hasta entre 10 y 15 cm de largo, y se distribuyen a lo largo de un gradiente de temperatura que se ubica entre los 64°C y los 30°C aproximadamente. Los tapetes microbianos que se ubican a temperaturas mayores muestran más volumen y relieve, hasta de unos 3-5 mm sobre la superficie del sustrato, mientras que los tapetes ubicados en temperaturas más bajas no son tan extensivos y se aprecian sin ningún relieve a simple vista.

La microestructura de la sección transversal del tapete muestra la forma ondulada en la que se va extendiendo el tapete microbiano, donde el margen exterior delimitado por una zona más oscura de 0.5 mm aproximadamente, es continuado por una zona

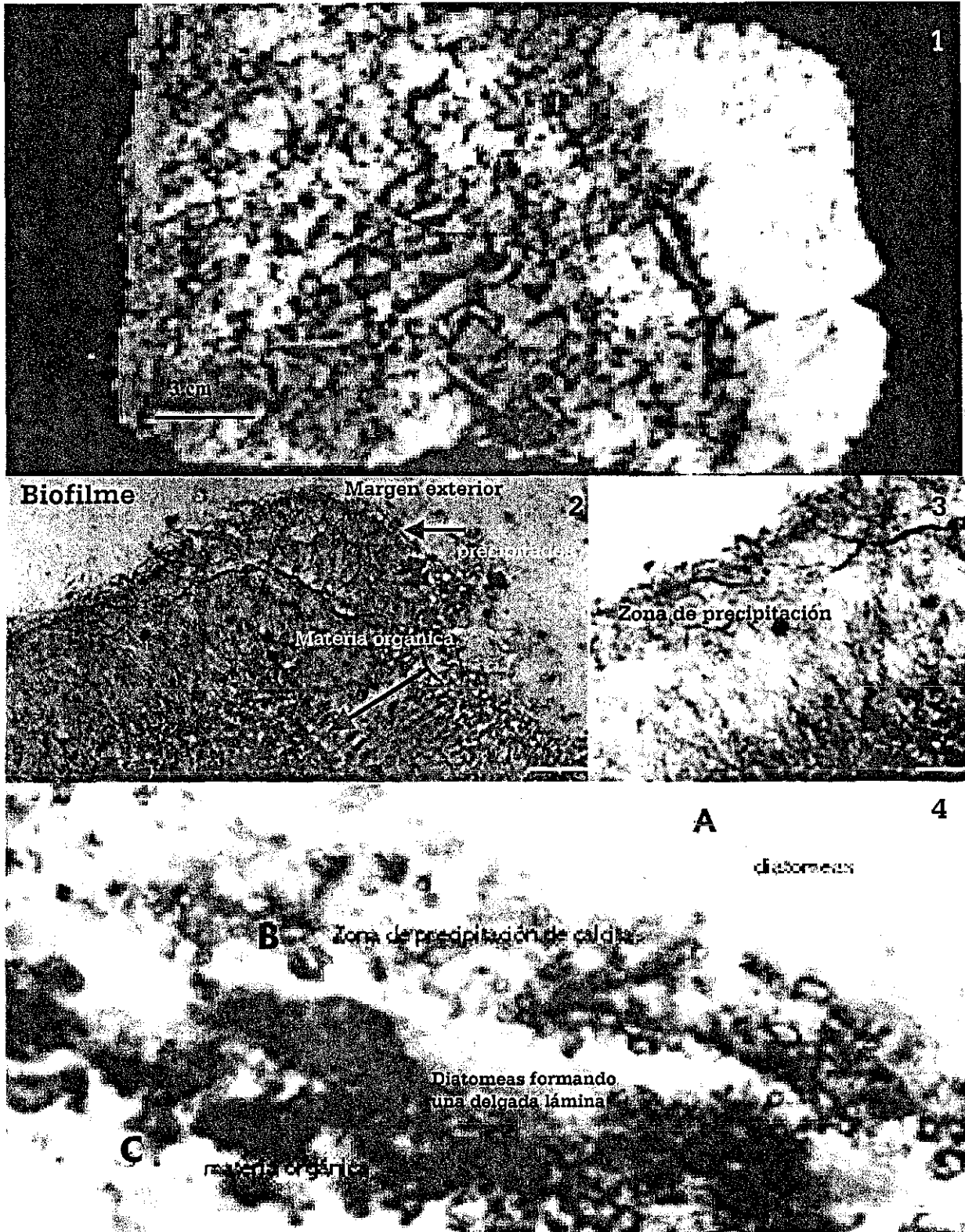


Figura 1. Muestra de mano de un travertino típico de Viterbo, Italia. Figura 2. Corte transversal del tapete microbiano que exhibe diferenciación de microzonas de precipitación de minerales de carbonatos desde el exterior hacia el interior. Figura 3. Acercamiento a mayor aumento de la zona de precipitación del minerales en el tapete microbiano. Figura 4. Corte longitudinal del tapete microbiano donde se muestra el margen exterior del mismo formado por diatomeas alineadas horizontalmente (Zona A), una zona central donde la precipitación de carbonatos es mayor (Zona B), y una zona oscura rica en materia orgánica (Zona C). Escala: 50  $\mu$ m en 2; 10  $\mu$ m en 3; 20  $\mu$ m en 4.

de precipitación activa de cristales de carbonato como la aragonita y la calcita, que cristalizan sobre las monocapas del tapete dando apariencia de microláminas. Del exterior al centro del tapete, el contenido de materia orgánica se va incrementando en lo que ya constituye el biofilme, y los precipitados de carbonato disminuyen marcadamente. El margen del tapete presenta hacia el exterior cristales de calcita precipitada entre los espacios de las cianobacterias filamentosas, mientras que en la cara interna del margen, las diatomeas penadas se alinean horizontalmente y están delimitadas por una microcapa fina de materia orgánica granular (Lámina XI- Figura 2).

Un acercamiento a la sección longitudinal del centro del tapete permite distinguir tres microzonas: el margen exterior formado por una capa clara de materia orgánica, que en realidad es el biofilme calcificado (Lámina XI - Figura 3) y que representa el borde de crecimiento del tapete, donde las diatomeas se alinean horizontalmente, seguida de una capa caracterizada por la precipitación activa de cristales de calcita, que precipita dentro de la matriz de materia orgánica. Una tercera capa clara donde se alinean las diatomeas nuevamente es seguida de una capa o lámina más oscura rica en materia orgánica y que contiene pequeños cristales de calcita en menor proporción y materia orgánica granular en mayor proporción (Lámina XI – Figura 4).

En zonas de temperaturas entre los 50°- 40°C y un pH mayor, existen tres microzonas bien diferenciadas: una zona muy tenue del margen exterior donde se alinean cianobacterias filamentosas mucilaginosas, seguida de una zona altamente calcificada distinguida por fluorescencia donde hay una precipitación activa de aragonita en forma de roseta situada en el centro del tapete, y una zona formada por capas pequeñas de materia orgánica donde se alinean las diatomeas horizontalmente (Lámina XII – Figura 1). Para las muestras ubicadas en temperaturas menores a los 40°C, la zona de precipitación de aragonita es mucho menor.

## Lámina XII

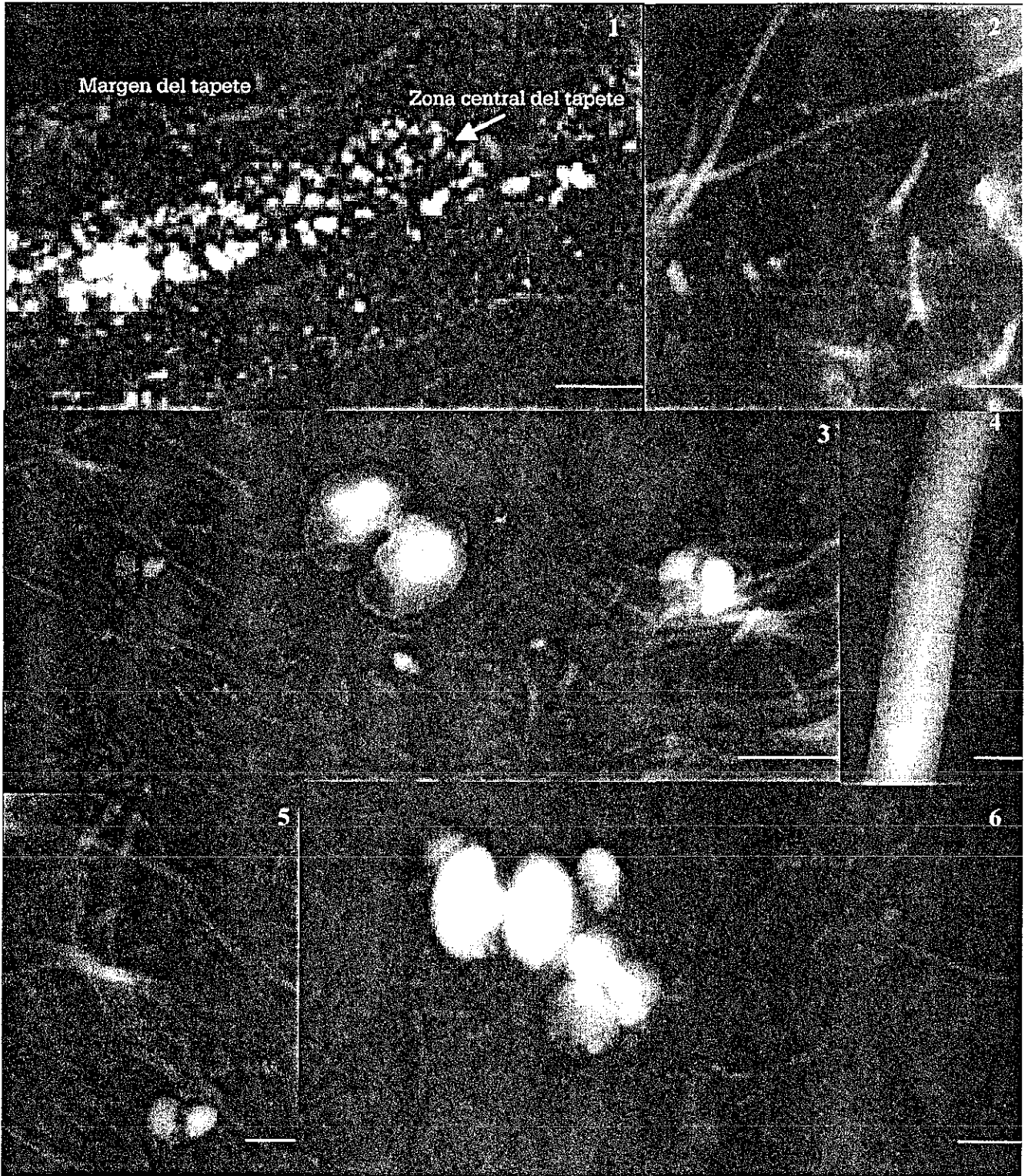


Figura 1. Tapete microbiano diferenciado en microzonas de precipitación de carbonatos. Figura 2. Filamentos de cianobacterias localizados en el margen exterior del tapete. Figura 3. Aragonita acicular precipitada en los espacios o intersticios del margen exterior del tapete microbiano. Figura 4. Filamento de cianobacteria que muestra la tenue capa mucilaginosa. Figura 5. Zona de filamentos orientados verticalmente donde hay precipitación de aragonita y diatomeas entre los filamentos. Figura 6. Precipitación de aragonita fibrosa perpendicular a filamentos de cianobacterias. Escala: 100  $\mu\text{m}$  en 1; 10  $\mu\text{m}$  en 3 y en 6; 25  $\mu\text{m}$  en 2 y en 5; 5  $\mu\text{m}$  en 4.

FALTA DE ORIGEN  
TESIS CON

Al analizar la microestructura de las muestras teñidas con calceína se distinguen cianobacterias filamentosas del tipo Oscillatoriales (Lámina XII – Figura 2), que se agrupan paralelamente entre los espacios abiertos donde se precipita aragonita en forma de roseta en cristales relativamente grandes (de 100 a 150  $\mu\text{m}$  de diámetro), y en menor frecuencia, cristales de aragonita mucho más pequeños sobre la superficie de los filamentos (Lámina XII- Figura 3). La capa mucilaginosa, de aproximadamente 4  $\mu\text{m}$  de ancho, es relativamente delgada y translúcida, por lo que se infiere poca producción de pigmentos (Lámina XII – Figura 4). Estas cianobacterias filamentosas varían únicamente en la longitud de sus filamentos, que tienden a una posición horizontal en lo que es el margen exterior del tapete (Lámina XII - Figura 5). Ocasionalmente se encuentran precipitados de cristales grandes de aragonita en zonas donde la abundancia de filamentos es mucho menor (Lámina XII - Figura 6).

En ciertas zonas se encontró precipitación de aragonita acicular como mineral primario simultánea a cristales de calcita. La aragonita acicular cuyas agujas tienen alrededor de 20  $\mu\text{m}$  de longitud, crecen perpendicular a la superficie del tapete y se orientan hacia el exterior (Lámina XIII – Figura 1). La calcita se distingue por su forma rombohédrica (Lámina XIII – Figura 2) y es más abundante en aquellas muestras que están situadas en las zonas de menor temperatura, mientras que la aragonita se precipita ya sea en forma de roseta también conocida como aragonita fibrosa, que en sección transversal se pueden apreciar sus ejes de simetría (Lámina XIII – Figuras 3 y 4). No obstante la abundancia de carbonatos, su precipitación ocurre sólo ocasionalmente sobre la superficie del mucílago pero nunca se observó dentro de la capa mucilaginosa o en el interior del filamento, a pesar de que se presentan ciertos cristales que pudieran servir como núcleos de acreción en ninguna muestra (Lámina XIII- Figura 5). Ocasionalmente se observó precipitación de calcita sobre la superficie del mucílago (Lámina XIV – Figura 1).

Algunas muestras teñidas con calceína se pudieron reconstruir tridimensionalmente por microscopía confocal evidenciando la distribución de los cristales de carbonato



Lámina XIII

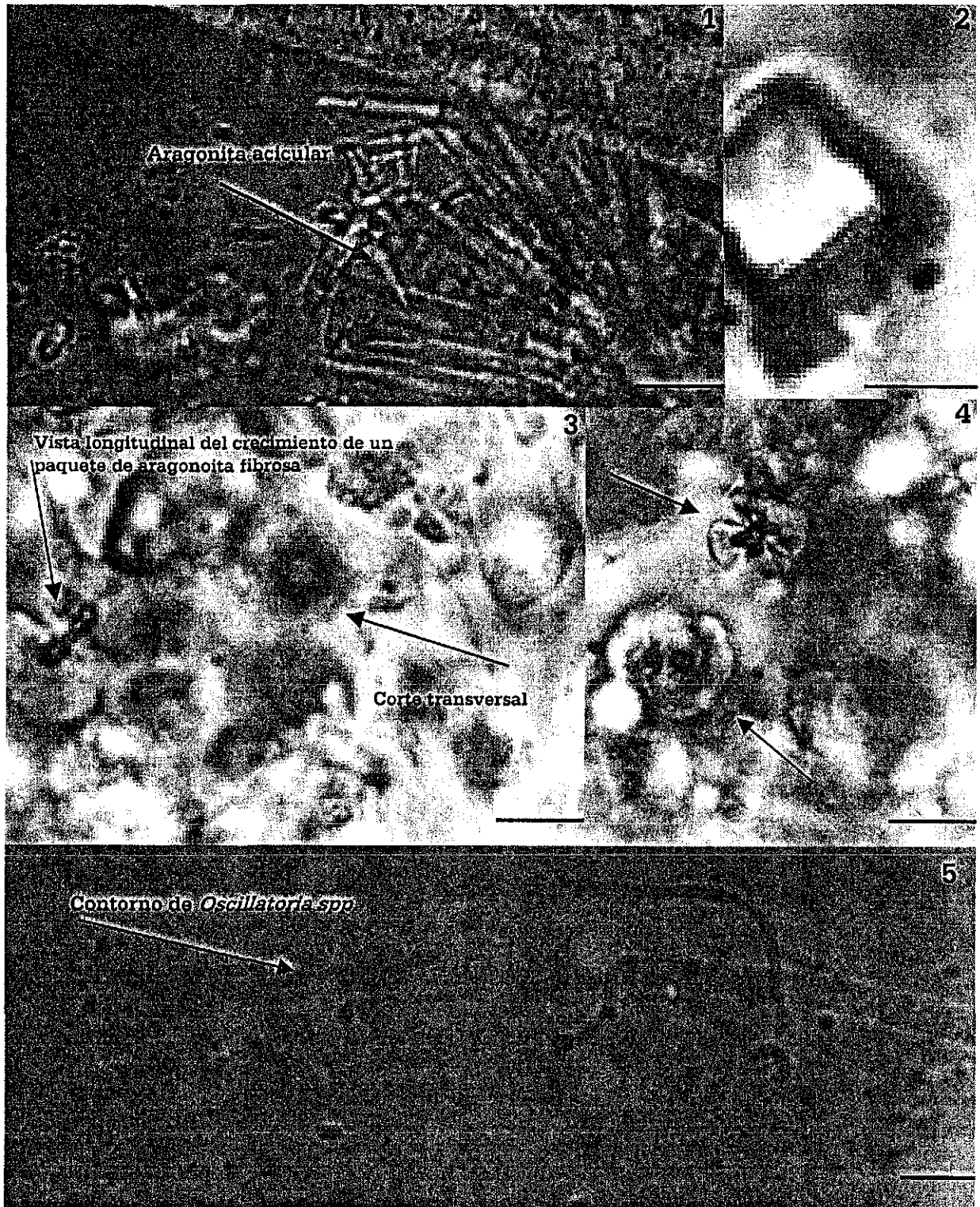


Figura 1. Precipitación de cristales aciculares de aragonita perpendicular a cristales más grandes de calcita. Figura 2. Cristales aislados de calcita en la zona del margen exterior. Figuras 3 y 4. Cortes transversales de los paquetes de aragonita fibrosa de diversos tamaños. Figura 5. Filamentos cianobacterianos del tipo de *Oscillatoria* sp. localizados en el margen exterior y cuyas capas mucilaginosas no contienen microcristales precipitados. Escalas: 5  $\mu\text{m}$  en 1; 100  $\mu\text{m}$  en 2; 20  $\mu\text{m}$  en 3 y 4; 50  $\mu\text{m}$  en 5.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

dentro de las capas centrales del biofilme. Se observaron pequeños filamentos de 3  $\mu\text{m}$  de diámetro, probablemente bacterianos, en cuyos alrededores se precipita simultáneamente aragonita y calcita en cristales pequeños (Lámina XIV – Figura 2). La microestructura del travertino esta conformada por grupos de diverso tamaños de precipitados de aragonita fibrosa relativamente pequeña, y en menor proporción por cristales de calcita (Lámina XIV – Figuras 3 y 4).

La infraestructura del travertino está literalmente tapizada en su interior por material orgánico constituido por material polimérico de fibras de carbohidratos o colágeno, secretadas por la comunidad microbiana. También hay grandes cavidades ya que su estructura es muy porosa (Lámina XV – Figura 1). Dentro de la matriz mineral existe sin embargo, cierto contenido de materia orgánica representada por fibras de polisacáridos, donde es posible observar una red trabecular constituida por paquetes de calcita y aragonita (Lámina XV – Figura 2). Estas fibras están interconectados también por cianobacterias que forman filamentos muy largas del tipo de *Spirulina sp.* Aparentemente una de las funciones de estas fibras es el atrapamiento de partículas sedimentarias de diversos tamaños y su adhesión a la macroestructura del travertino, por se material muy pegajoso.

Las fibras del biofilme se van extendiendo perpendicularmente a los paquetes, que a baja resolución permite distinguir la naturaleza polimérica dentro de la matriz mineral, donde una gran cantidad de material polimérico provee una gran cohesión a la infraestructura del travertino y literalmente tapiza los paquetes de aragonita fibrosa (Lámina XV – Figuras 3 y 4).

A mayor resolución se puede observar que hay grupos esféricos relativamente grandes y estrechamente aglutinados donde se concentran fibras más gruesas, mientras que en los grupos menores de forma de racimos de aragonita, se aglutinan fibras de polisacáridos mucho más delgadas; entre los intersticios de la matriz mineral existen

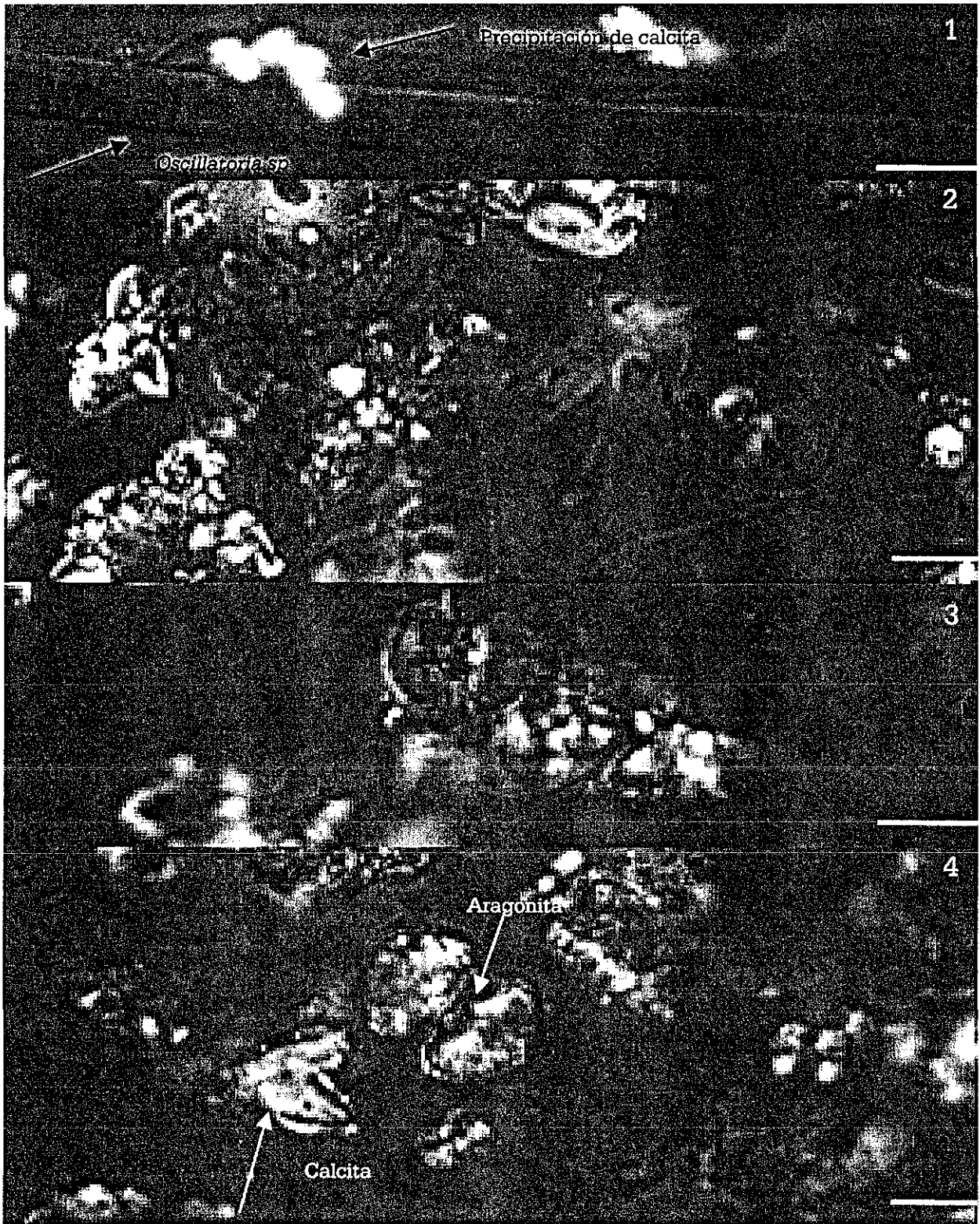


Figura 1: Cristales precipitados alrededor del filamento de *Oscillatoria spp.* Figura 2. Critstales de diversos tamaños que precipitan en los alrededores de microfilamentos y cocoides bacterianos. Figura 3. Acercamiento de aragonita acicular precipitada. Figura 4. Cristales de diámetro diverso de aragonita y calcita. Escala: 25  $\mu\text{m}$  en 3 y en 4; 25  $\mu\text{m}$  en 1 y en 2.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA



## Lámina XV

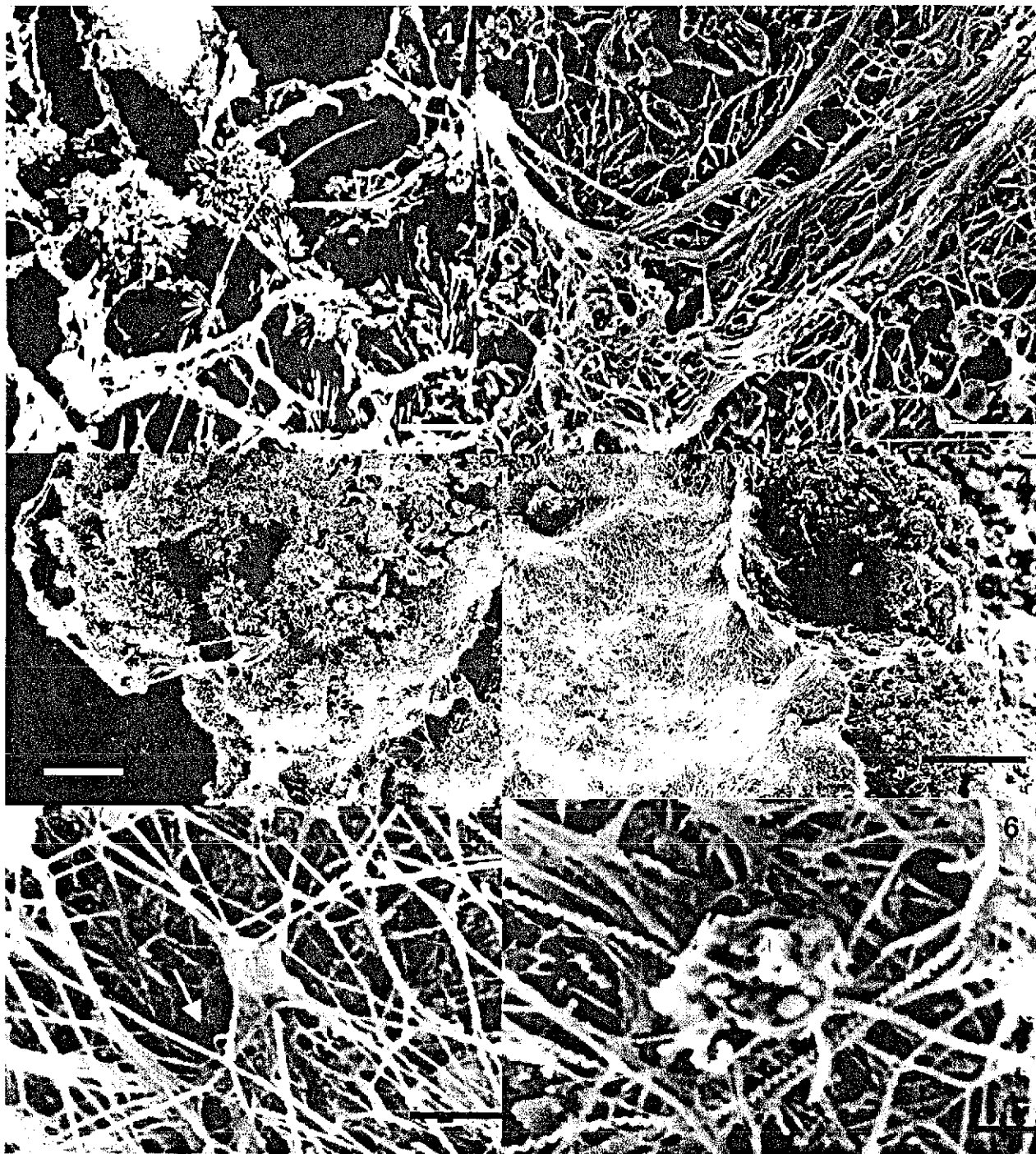


Figura 1. Paquete de aragonita fibrosa formando redes distribuidas regularmente dentro de la matriz mineral. Figura 2. Micrografía electrónica del biofilme dentro de la matriz mineral, en cuya superficie se asientan filamentos de eubacteria. Figura 3. Macroestructura del travertino conformada por la aglutinación de paquetes de aragonita. Figura 4. Superficie exterior del travertino constituida por aragonita fibrosa. Figura 5. Red trabecular formada por fibras de polisacáridos y ocasionalmente, por organismos como *Spirulina sp.* (flechas). Figura 6. Biofilme constituido por filamentos de *Spirulina sp.* que intersectan un núcleo mineral con morfotipos semejantes a miembros de eubacteria. Escala: 100  $\mu\text{m}$  en 1 y 2; 200  $\mu\text{m}$  en 3 y 4; 10  $\mu\text{m}$  en 5 y 6.

zonas donde se observa que las fibras forman verdaderas redes, por donde atraviesan miembros del género *Spirulina sp.* (Lámina XV – Figura 5), mientras que sobre las fibras más gruesas se observan microfilamentos constituidos por bacterias esferoides aglutinadas en el centro (Lámina XV - Figura 6).

### 3.3.2 Comunidad microbiana

Los tapetes microbianos están compuestos mayoritariamente por una gran cantidad de material orgánico que forma una verdadera matriz orgánica (también conocida como biofilme, descrito en el Capítulo I), constituido en su mayor parte por material mucilaginoso secretado por cianobacterias. Este biofilme muestra una textura regular y de un solo color en cada sitio de muestreo. A lo largo del gradiente de temperatura varían las coloraciones del tapete en tonos de rosa, anaranjado, verde y café, lo que sugiere que cada tapete muestreado es monoespecífico.

Los microorganismos más dominantes son procariontes representados por cianobacterias filamentosas que atraviesan la red trabecular (Lámina XVI – Figura 1) o bien, situadas alrededor de las cuales precipita aragonita fibrosa en cristales muy pequeños (Lámina XVI - Figura 2), por eubacterias en colonias aisladas situadas principalmente en el interior del tapete (Lámina XVI – Figura 3), y por diatomeas penadas. Un análisis cuidadoso de estas micrografías revela que este material orgánico sirve como material adhesivo que va uniendo los paquetes de precipitados, siendo más gruesos mientras más separados estén entre sí, y donde también se observó la presencia de cianobacterias del tipo de *Oscillatoria* o *Spirulina*, que sirven de "puente" ente los diferentes paquetes de aragonita (Lámina XVI - Figura 4). Esta función de aglutinación entre los precipitados permite que las estructuras de travertino se vayan acrecentando relativamente rápido. Además, permiten la adhesión de partículas sedimentarias relativamente grandes, que quedan atrapadas entre las redes orgánicas.

Lámina XVI



Figura 1. Fibras de polisacáridos dentro del biofilme, donde ocurre atrapamiento de sedimentos. Figura 2. Precipitación de aragonita fibrosa (flecha) en los alrededores de un filamento de *Oscillatoria sp.* Figura 3. Matriz orgánica formada por material polimérico extracelular donde se asientan bacterias filamentosas (flechas). Figura 4. Precipitación de aragonita fibrosa en paquetes circulares dentro de la red trabecular, formada dentro de la matriz mineral del travertino. Figura 5. Frústulas de diatomeas apiladas en forma de masas dentro de la matriz mineral. Figura 6. Filamento formado por la alineación paralela de diatomeas penadas dentro de lo que es la matriz mineral del travertino. Escala: 100  $\mu\text{m}$  en 1; 10  $\mu\text{m}$  en 2; 50  $\mu\text{m}$  en 3, 5 y 6; 25  $\mu\text{m}$  en 4.

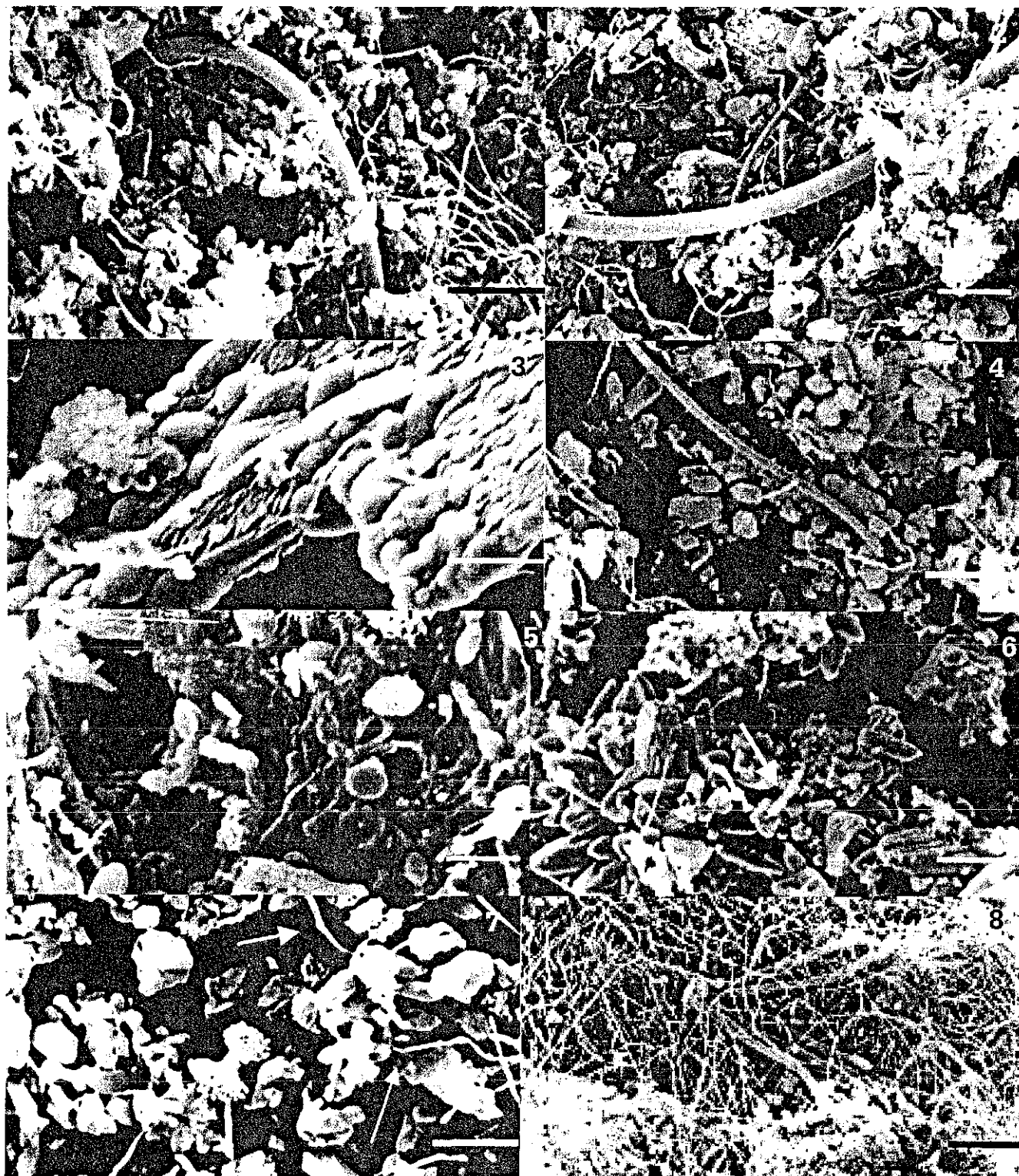
87

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Dentro de la matriz mineral y en aquéllas áreas donde la precipitación de calcita es relativamente mayor, se observaron grandes paquetes de diatomeas aglutinadas y en mucha menor proporción bacterias cocoides donde precipita más calcita que aragonita (Lámina XVI - Figura 5). Ocasionalmente las diatomeas se alinean paralelamente en vista perivalvar formando grandes filamentos de aproximadamente 100 de longitud en cuyos alrededores también se encuentran núcleos de acreción de calcita (Lámina XVI - Figura 6). Los filamentos no asociados a diatomeas se encuentran en zonas con abundantes cristales de aragonita fibrosa (Lámina XVII - Figuras 1 y 2), y están concentradas dentro de la infraestructura del travertino en zonas totalmente calcificadas es decir, sobre la matriz mineral (Lámina XVII - Figuras 3 y 4). Ciertos organismos cuya morfología y dimensiones son similares a bacterias, se encuentran asociadas a diatomeas y se localizan en las partes centrales del biofilme. Se observaron bacterias de 5  $\mu\text{m}$  de diámetro con formas cocoides y solitarias formando pequeños filamentos (Lámina XVII - Figura 5) donde se asocian a paquetes de calcita (Lámina XVII - Figura 6). También se encontraron microorganismos que recuerdan hábitos de hifas de hongos por la presencia de hifas extendidas de alrededor de 5  $\mu\text{m}$  de diámetro que se desarrollan a partir de los minerales precipitados (Lámina XVII - Figura 7), mientras que otros microorganismos filamentosos se encuentran entrelazados entre las fibras poliméricas (Lámina XVII - Figura 8) o bien, agrupados radialmente en zonas de alta precipitación de cristales pequeños de aragonita fibrosa sobre la superficie de la red trabecular (Lámina XVIII - Figura 1).

Al analizar con microscopía de barrido estas zonas otras colonias de cocoides se observó la estructura celular de células de diámetro donde se localizan granos de almidón dispuestos parietalmente (Lámina XVIII -Figura 2 y 3) mientras que otras se observan en proceso de división celular y sus membranas tilacoidales son evidentes (Lámina XVIII - Figura 4). Otras bacterias tienen una ultraestructura celular comparable a miembros modernos sulfurosos del género *Desulfovibrio* (Lámina XVIII - Figura 5).

## Lámina XVII



Figuras 1-2. Filamentos de cianobacterias intersticiales entre los paquetes de aragonita fibrosa distribuidos en la matriz mineral. Figura 3. Micrografía electrónica que muestra a *Spirulina sp.* sobre la matriz mineral. Figura 4. Filamentos de bacterias localizados en las zonas de precipitación de calcita. Figura 5. Células bacterianas cocoides y filamentosas dentro del material fibroso de la matriz mineral. Figura 6. Bacterias filamentosas en la matriz mineral del travertino (flecha). Figura 7. Hifas de hongos distribuidas irregularmente dentro de la matriz intercrystalina (flechas). Figura 8. Grupos de filamentos no identificados dentro de la red trabecular orgánica del biofilme. Escala: 50  $\mu\text{m}$  en 1 y 2; 250  $\mu\text{m}$  en 3; 25  $\mu\text{m}$  en 4; 10  $\mu\text{m}$  en 5, 6 y 7; 20  $\mu\text{m}$  en 8.

TENS COM  
 FALLA DE ORIGEN



Lámina XVIII

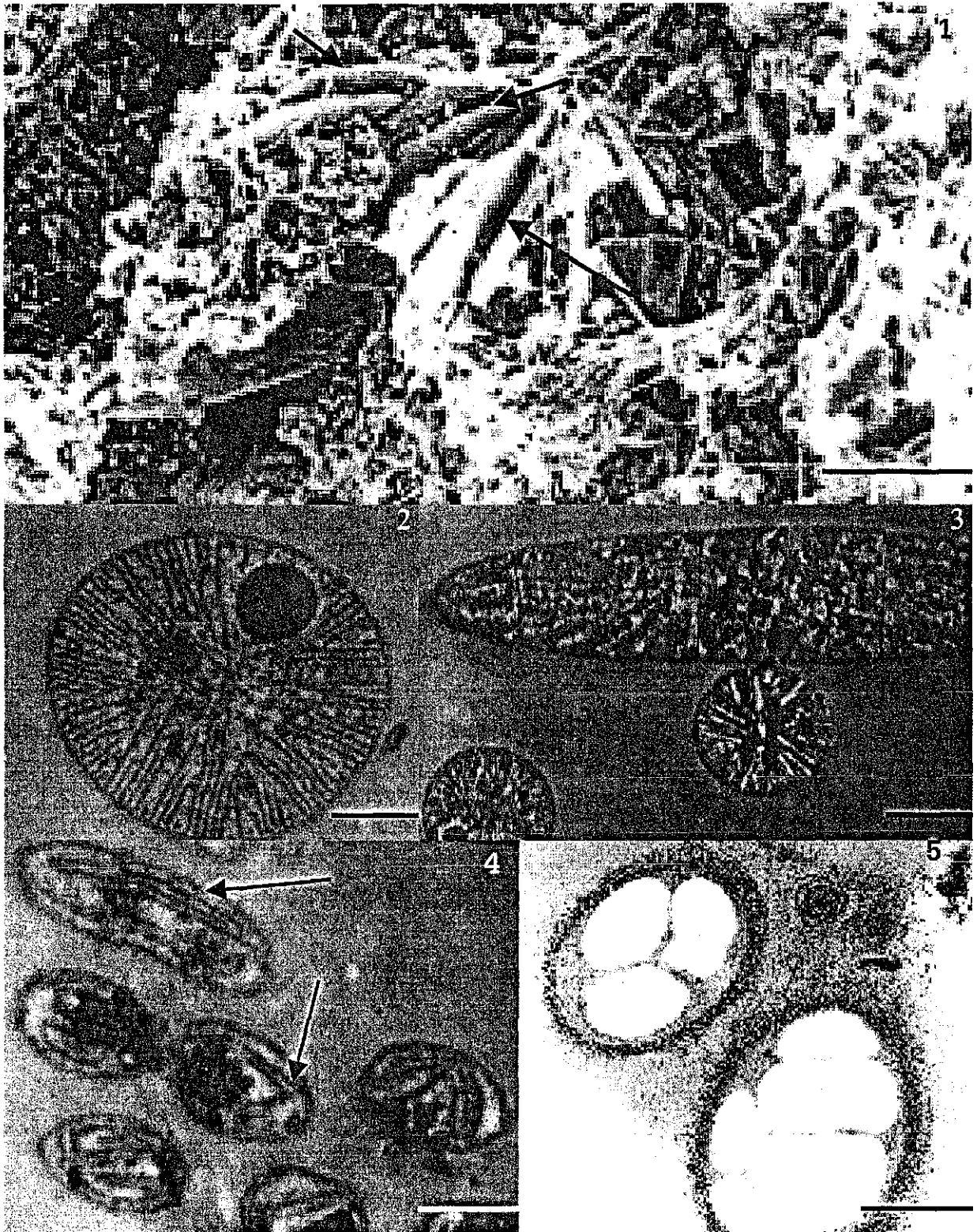


Figura 1. Bacterias bentónicas apiladas concéntricamente y paquetes de aragonita alrededor dentro del travertino. Figura 2, 3 y 4. Micrografías electrónicas de transmisión (TEM) del tapete microbiano donde se muestran cortes transversales de diferentes células procariontes y eucariontes que tienen un gran contenido de membranas de tilacoides (flechas). Figura 5. Micrografía electrónica de transmisión (TEM) del corte transversal de células bacterianas sulfurosas del tipo de *Desulfovibrio sp.* Escalas: 50  $\mu\text{m}$  en 1; 5  $\mu\text{m}$  en 2, 3, 4 y 5.

TESIS CON  
FOLIO DE ORIGEN

85

### **3.4 Biomarcadores**

Los resultados del análisis de la materia orgánica extraída a partir del pedernal y de los carbonatos (estromatolitos y travertinos) fueron analizados paralelamente con el estándar interno de Colestano, cuyo peso molecular es de 40 (u.m.a), y cuyo tiempo de retención y concentración se usaron como referencia. Las muestras fósiles fueron preparadas por el procedimiento normal, si bien los tiempos de digestión fueron más prolongados que para muestras recientes.

Los cromatogramas de las fracciones de hidrocarburos se muestran en las siguientes Figuras. Cada pico en el cromatograma corresponde a un compuesto individual, mientras que las áreas de los picos son directamente proporcionales a la concentración del componente respectivo.

#### **3.4.1 Estromatolitos y Travertinos.**

Los cromatogramas de las siguientes Figuras muestran el contenido de biomarcadores de la fracción de hidrocarburos de los travertinos (Figura 3.1) y del contenido de hidrocarburos en los estromatolitos (Figura 3.2).

En cada caso los principales componentes son n-alcenos con cadenas que varían entre 16 y 30 átomos de carbono, representando biomarcadores con carbonos pares y nones. Otros hidrocarburos individuales son los isoprenoides pristano y fitano. El compuesto individual de C<sub>19</sub> está presente en ambas muestras y es característico de cianobacterias cocoides, que en general contienen biomarcadores en el intervalo de C<sub>15</sub> a C<sub>20</sub>, ya sea saturados o con dobles enlaces (Brassell et al., 1981; Boon & De Leeuw, 1987; Chalansonnet et al., 1988; Robinson & Eglinton, 1990). En mucha menor proporción se encuentran representados algunos n-heptadecanos y monometilalcanos con ramificaciones intermedias.

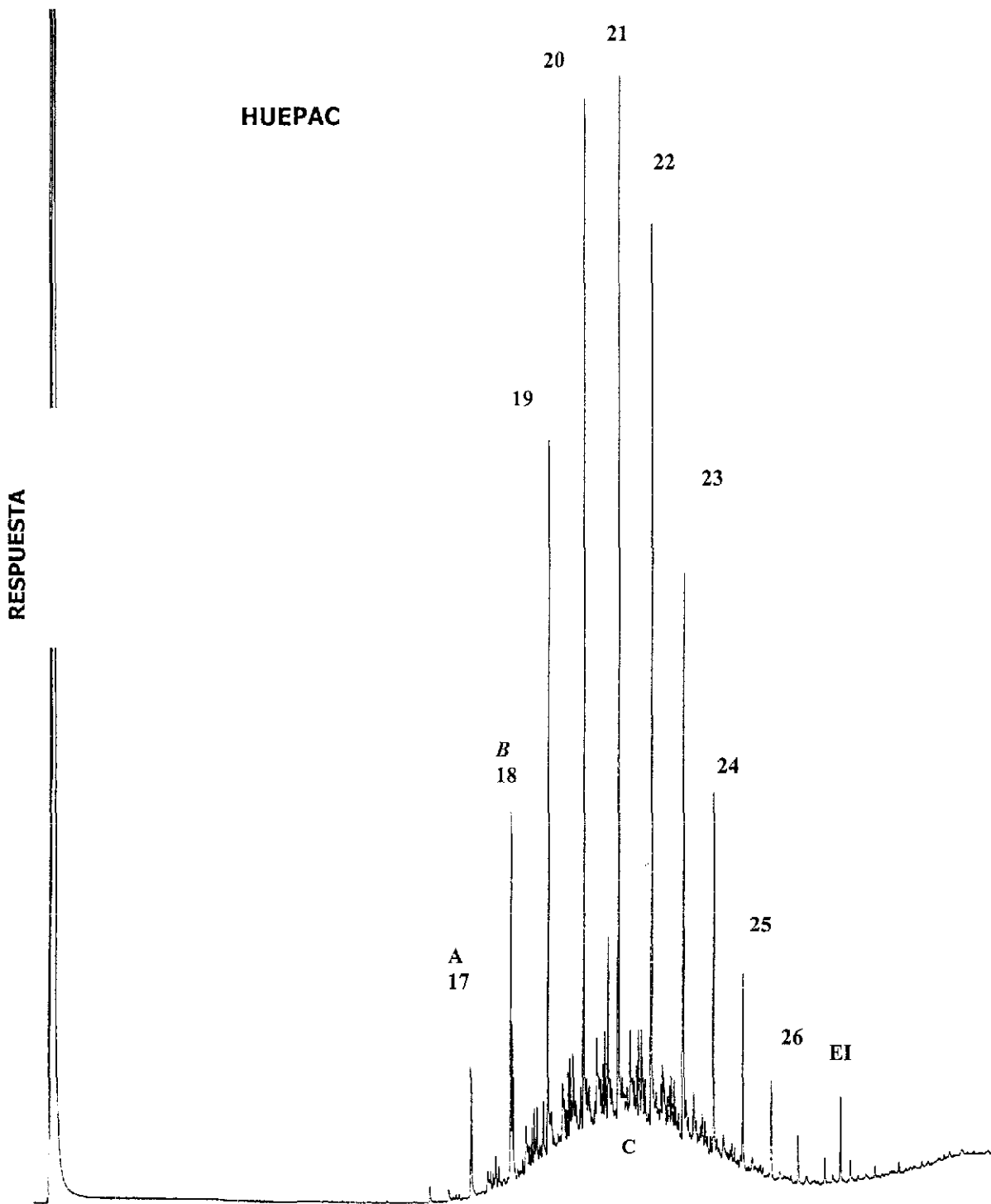


Figura 3.1 Cromatograma de la fracción de hidrocarburos contenida en los carbonatos fósiles (estromatolitos). Picos de  $C_{17}$  a  $C_{27}$  = Compuestos de hidrocarburos de n-alcános de n-número de carbonos. A = Pristano; B = Fitano; C = Mezcla compleja de compuestos orgánicos irresolubles; EI = Estándar interno (Colestano).



## VITERBO

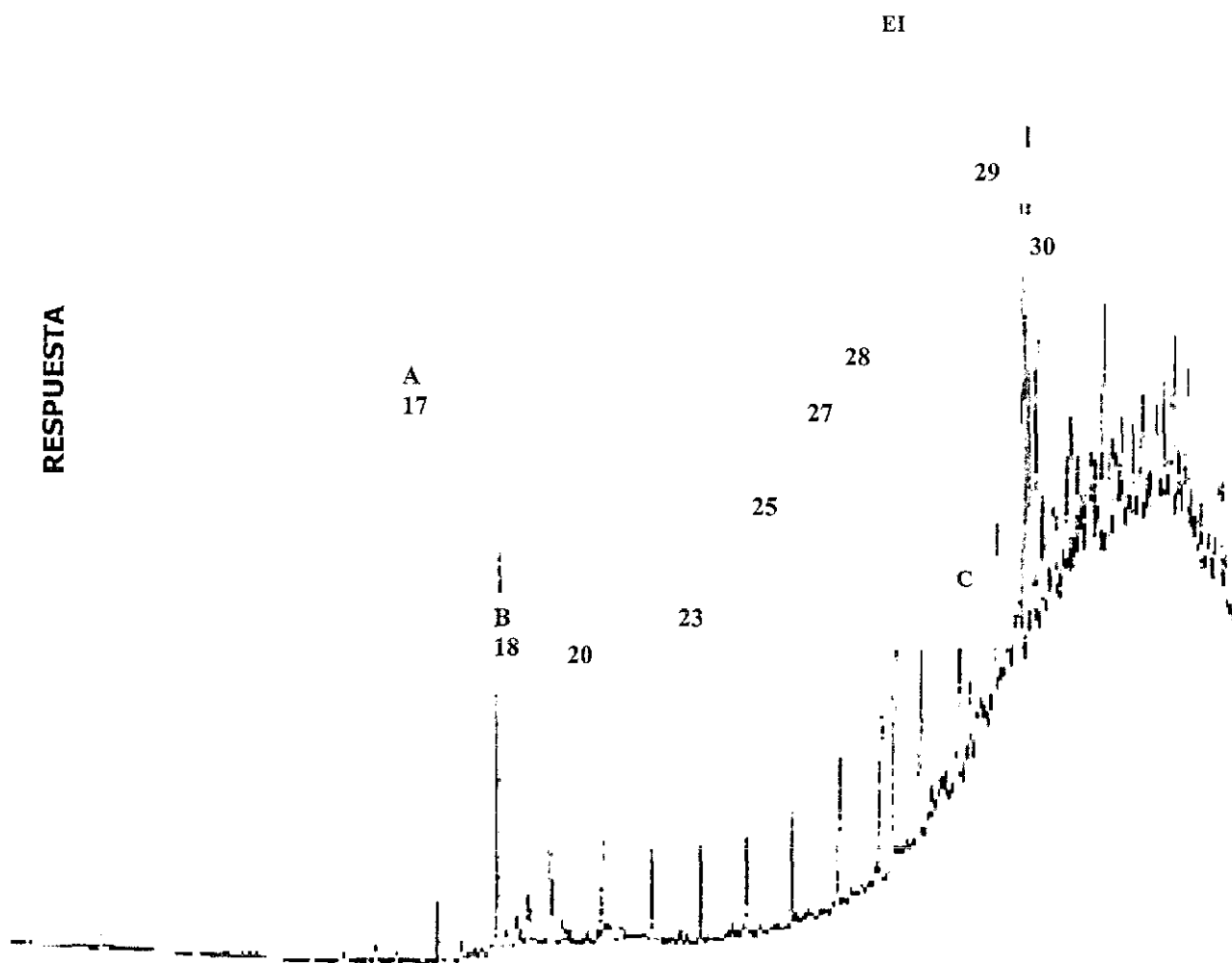


Figura 3.2 Cromatograma típico de la fracción de hidrocarburos de los carbonatos recientes (travertinos). Picos de C<sub>17</sub> a C<sub>27</sub> = Compuestos de hidrocarburos de n-alcános de n-número de carbonos. A = Pristano; B = Fitano; C = Mezcla compleja de compuestos orgánicos irresolubles; EI = Estándar interno (Colectano).

En el travertino los hidrocarburos más abundantes corresponden a compuestos de  $C_{19}$ , con una dominancia muy marcada de  $C_{20}$  a  $C_{28}$  en concentración similar. También se detectaron algunos isoprenoides altamente ramificados que varían entre  $C_{17}$  y  $C_{27}$  en orden decreciente de abundancia, pero hay una separación muy pobre de los picos del cromatograma. La dominancia de estos biomarcadores es indicativa de diatomeas, caracterizadas principalmente en carbonatos recientes (Thiel et al., 1996). La variación en la abundancia relativa de estos compuestos es indicativa el papel de diferentes fuentes de materia orgánica que contribuyen a estas facies. Dentro de ésta fracción también se identificó una mezcla compleja de compuestos cíclicos a partir de  $C_{30}$  y que corresponden a hopanoides, característicos de bacterias (Ourisson et al., 1987; Summons, 1990). Sin embargo, debido a su baja resolución no es posible detectarlos individualmente (Figura 3.2).

Aunque los hidrocarburos de los estromatolitos contienen gran parte de los biomarcadores detectados en el travertino, su abundancia y resolución es mayor, si bien en existe una gran parte de compuestos como mezcla compleja no identificada. Los hidrocarburos dominantes en el estromatolito corresponden a biomarcadores mayoritariamente con un número par de átomos de carbono, que varían entre  $C_{20}$  y  $C_{26}$ , y en menor proporción, compuestos que varían de  $C_{26}$  a  $C_{32}$ . Estos biomarcadores tienen sus sitios de ramificación cerca de los centros de las moléculas, como se determinó posteriormente por análisis de GC-MS.

La fracción ácida rindió menos ésteres metílicos en los estromatolitos que en los travertinos. En los ésteres metílicos extraídos de Viterbo se encontraron, en cierta abundancia, compuestos orgánicos en el intervalo de  $C_{20}$ - $C_{27}$  (Figura 3.3), mientras que la fracción ácida extraída de los estromatolitos también contiene  $C_{20}$  como componente mayor y en menor concentración compuestos que varían entre  $C_{17}$  y  $C_{25}$  (Figura 3.4).- Los ácidos grasos típicos de cianobacterias se ubican en series homólogas en el intervalo de  $C_{15}$ - $C_{25}$ ; sin embargo, no fueron evidentes en ésta separación.

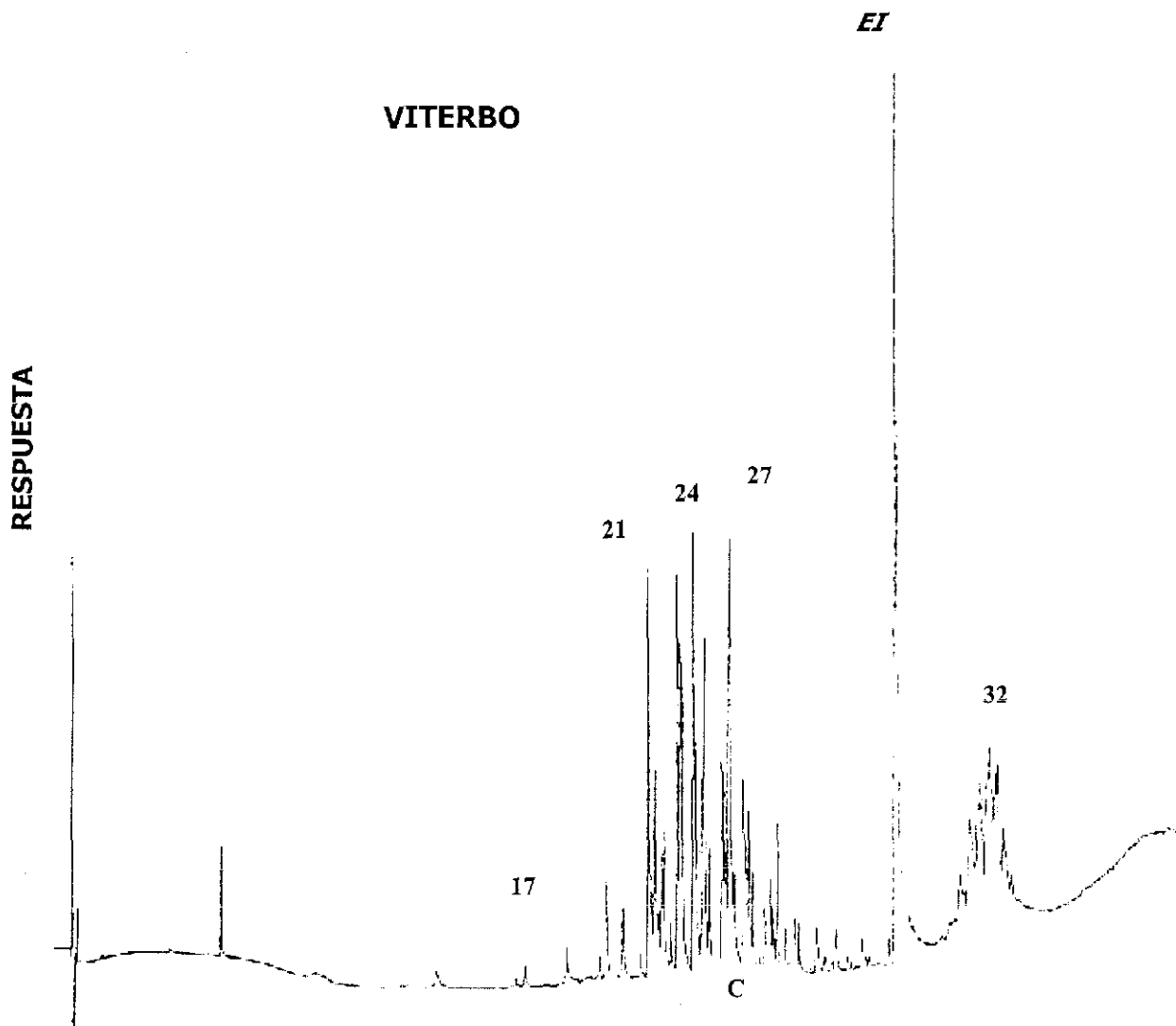


Figura 3.3 Esteres metílicos derivados de la fracción ácida de los carbonatos recientes (travertino). Picos de  $C_{17}$  a  $C_{27}$  = Compuestos de hidrocarburos de n-alcános de n-número de carbonos. C = Mezcla compleja de compuestos orgánicos irresolubles; EI = Estándar interno (Colestano).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

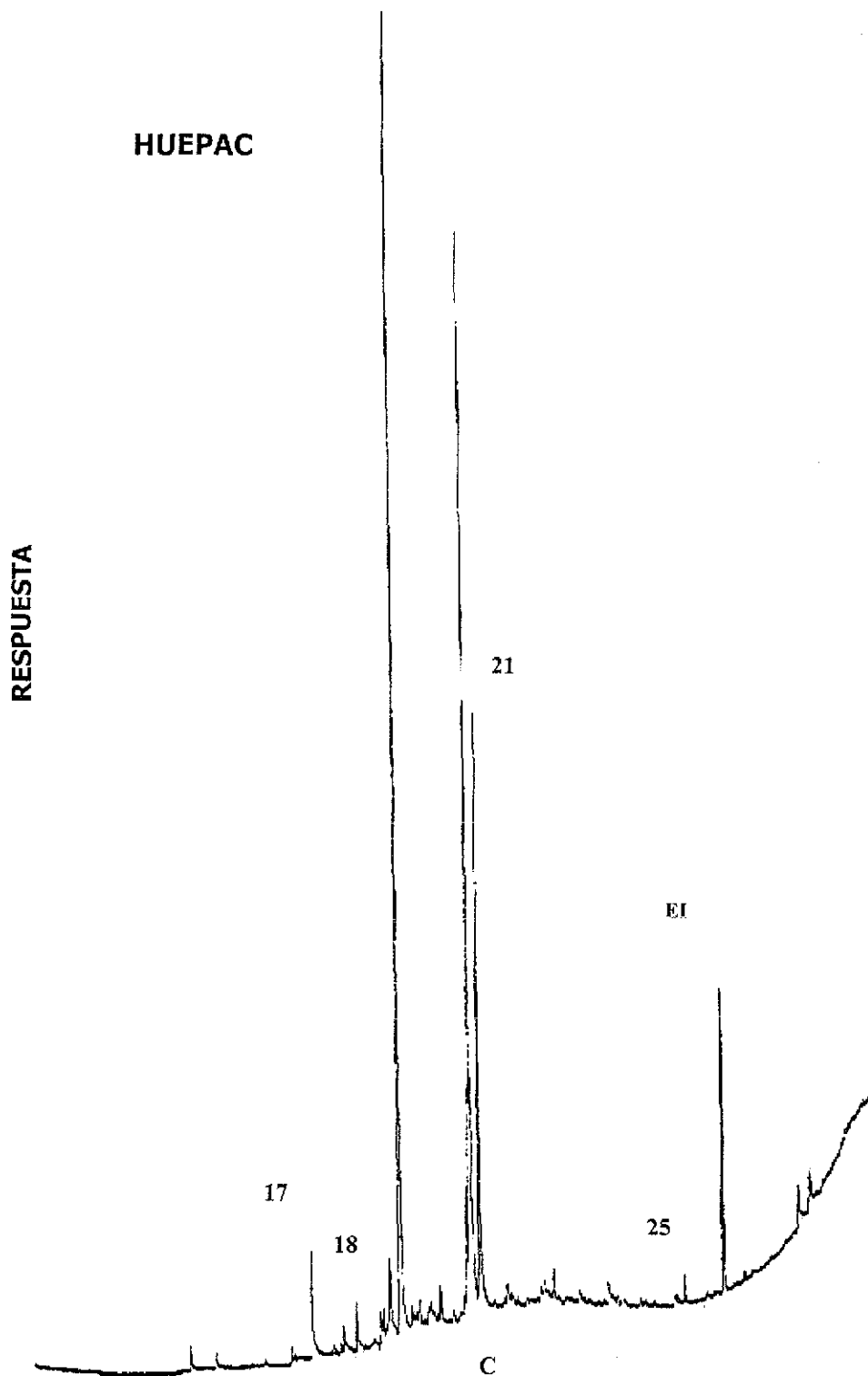


Figura 3.4 Fracción de ésteres metílicos de los carbonatos fósiles. Picos de  $C_{17}$  a  $C_{27}$  = Compuestos de hidrocarburos de n-alcános de n-número de carbonos. C = Mezcla compleja de compuestos orgánicos irresolubles; EI = Estándar interno (Colestano).

### 3.4.2 Pedernal

La Figura 3.5 es un típico cromatograma del análisis de la fracción de hidrocarburos derivada del pedernal ( $\text{SiO}_2$ ) de Huepac. Este cromatograma muestra una distribución que abarca hidrocarburos de 16 a 30 carbonos, entre los que destacan pristano, fitano y otros isoprenoides, presentes en cantidades relativamente altas.

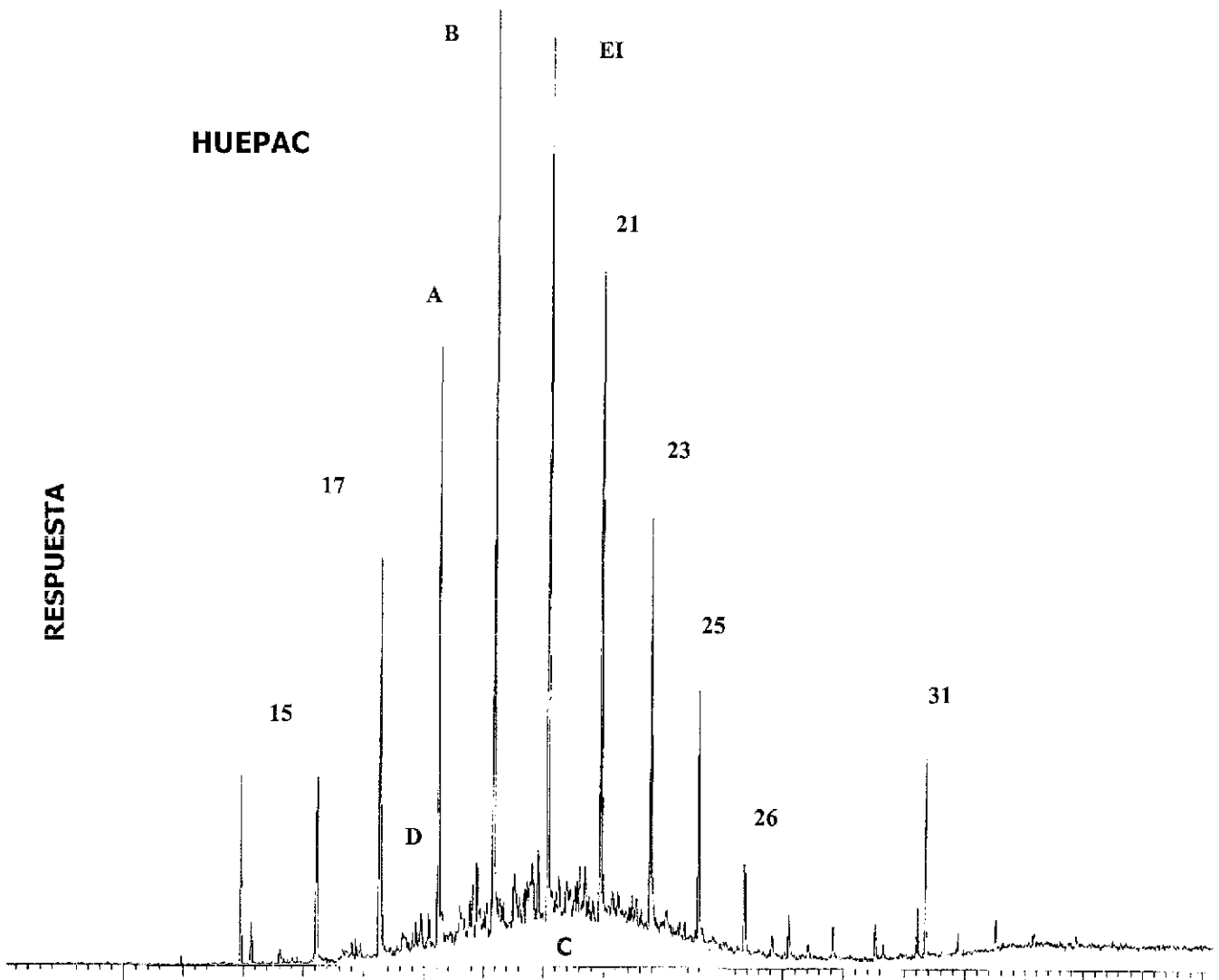


Figura 3.5 Fracción de hidrocarburos del pedernal de Huepac, Sonora. Picos de  $\text{C}_{17}$  a  $\text{C}_{27}$  = Compuestos de hidrocarburos de n-alcános de n-número de carbonos. A = Pristano; B = Fitano; C = Mezcla compleja de compuestos orgánicos irresolubles; EI = Estándar interno (Colestano); D = Mezcla irresoluble de compuestos tricíclicos.

Este patrón de distribución indica hidrocarburos con una alta alteración térmica, o en otros términos, un alto grado de diagénesis. Sin embargo, los picos correspondientes a compuesto de  $C_{20}$ ,  $C_{21}$ ,  $C_{23}$  y  $C_{28}$  tienen mayor resolución (Figura 3.5). Como se aprecia en ésta figura, el patrón de hidrocarburos del pedernal de Huepac esta representado por n-alcenos de cadena corta hasta cadenas de 30 carbonos. Esta composición muestra un pico distintivo del n-heptadecano ( $n-C_{17}$ ). Al incrementarse la longitud de las cadenas, la concentración de alcanos decrecen rápidamente; sin embargo, hay un segundo pico máximo de un homólogo de número de carbonos impar en la región de  $C_{29}$ . Otros constituyentes significativos de la fracción de hidrocarburos son monometilalcanos de cadena corta y varios isómeros del n-heptadecano. Aumentando la sensibilidad para ésta muestra se obtuvo una resolución mayor de los siguientes picos:

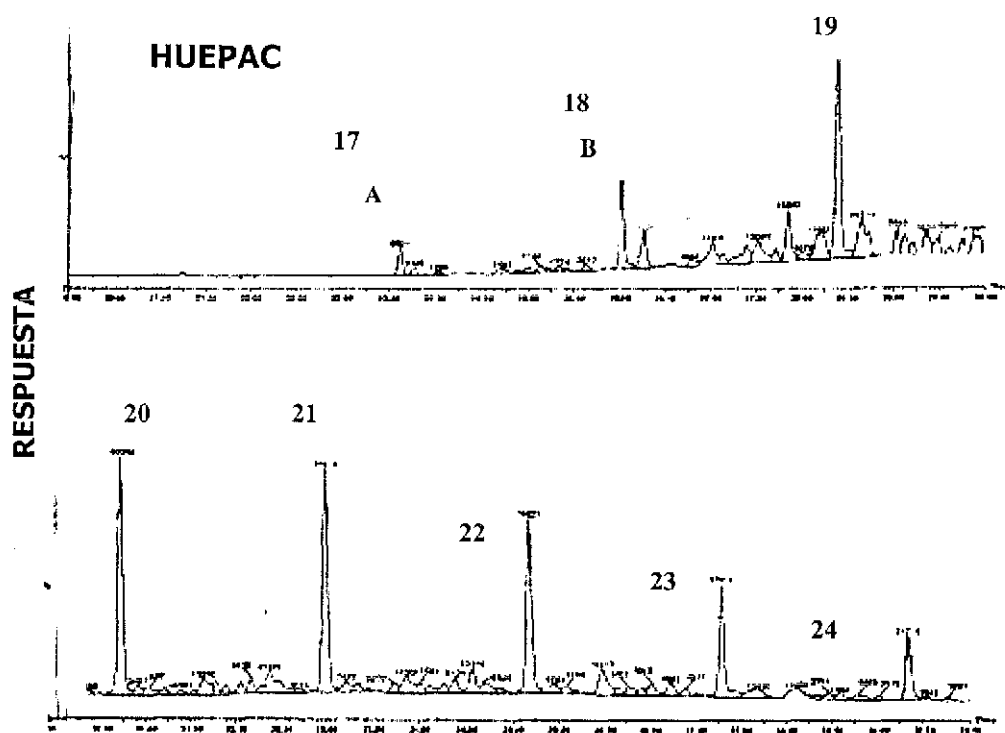
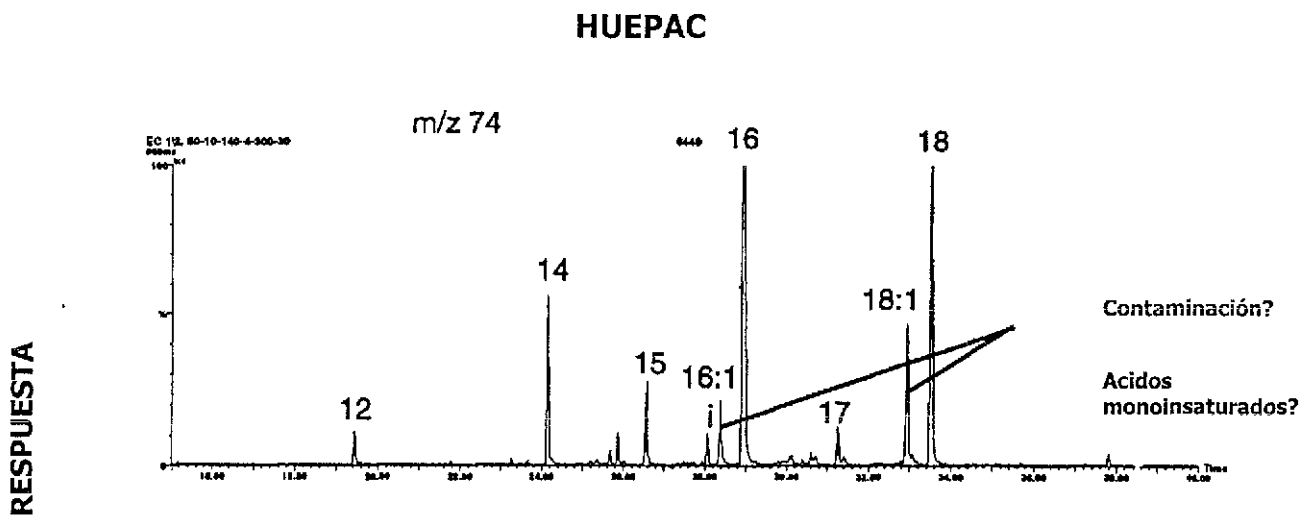


Figura 3.6 Cromatograma acoplado a espectro de masas de la fracción de hidrocarburos derivada del pedernal de Huepac ( $SiO_2$ ), aumentando la detección de la muestra representada en la Figura 3.5. Picos  $n = 17-24$  = Compuestos de hidrocarburos de n-carbonos.

Al analizar las fracciones de ésteres metílicos por cromatografía de gases acoplada a un espectro de masas se puede apreciar que estas muestras de pedernal también tienen un contenido mínimo de compuestos que varían entre 15 y 18 átomos de carbono. La distribución de ésteres indica una predominancia de ácidos monosaturados con posibles contaminantes, y una mezcla compleja de ácidos hopanoides no identificados individualmente, pero cuyos pesos moleculares son característicos del grupo de eubacterias por ser constituyentes principales de las paredes celulares (Summons, 1996).



**Figura 3.7 Patrón de fraccionamiento del ion 74 de los ésteres metílicos de los ácidos grasos del pedernal de Huepac.**

Las Figuras precedentes muestran que la materia orgánica es abundante en los tipos de roca analizados. Sin embargo, la identificación de biomarcadores se logró en algunos casos, ya que la gran mayoría de materia orgánica presenta un alto grado de alteración y degradación. En los carbonatos, tanto fósiles como recientes, el contenido de compuestos orgánicos identificables es relativamente alto y diverso, ya que muestra algunos biomarcadores ( $C_{16}$  -  $C_{20}$ ), que indican que probablemente derivan de cianobacterias. Otros biomarcadores identificables corresponden a isoprenoides

ramificados, característicos de diatomeas, además de ciertos compuestos alifáticos que se encuentran como metabolitos esenciales en el grupo de bacterias. La identificación de éstos biomarcadores también sugiere que la materia orgánica polimerizada o asociada a la matriz minera, resiste relativamente bien los cambios diagenéticos y es posible identificar algunos biomarcadores, a pesar de ser rocas muy porosas. Sin embargo, en el caso del pedernal, el análisis de la materia orgánica extraída presenta un alto grado de degradación y no hay una resolución buena de los biomarcadores correspondientes a compuestos de más de 26 carbonos. También se observa que la materia orgánica aislada del pedernal es muy abundante en comparación con la encontrada en carbonatos, y que un alto porcentaje de ésta se encuentra en forma de mezclas irresolubles. Además, la identificación de algunos hidrocarburos contenidos en el pedernal sólo fue posible analizando el patrón de fraccionamiento de los ésteres metílicos de ácidos grasos. Los resultados encontrados en el pedernal en comparación con los encontrados en los carbonatos, sugieren que la cantidad de materia orgánica en la roca no es el único factor determinante en la búsqueda de biomarcadores, sino que también debe influir en cierto grado el modo de preservación o las interacciones con la matriz mineral en el momento de fosilizar.

### 3.3.3 Familias de Biomarcadores.

Como lo indican las Figuras presentadas, la mejor resolución de biomarcadores se encontró en los carbonatos. En la siguiente Tabla se representa a nivel cualitativo, los biomarcadores obtenidos en este trabajo.

Roca	C <sub>14</sub>	C <sub>15</sub>	C <sub>17</sub>	C <sub>18</sub>	C <sub>19</sub>	C <sub>20</sub>	C <sub>21</sub>	C <sub>22</sub>	C <sub>23</sub>	C <sub>24</sub>	C <sub>25</sub>	C <sub>26</sub>	C <sub>27</sub>	C <sub>28</sub>	C <sub>29</sub>	C <sub>30</sub>	C <sub>31</sub>
CaCO <sub>3</sub> Hp	x	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xx	xx	x	X	x		
CaCO <sub>3</sub> Vt <sup>1</sup>	x	xxx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	Xx	xx		xx
SiO <sub>2</sub> Hp	x	xxx	xxx	xxx	xxx	x	xxx		xxx		xxx	xx	x		x	x	xxx

Hp = Localidad de Huepac      x = presente      xx = muy poco abundante      xxx = abundante  
Vt = Localidad de Viterbo





La abundancia de alcanos alifáticos ubicados entre  $C_{21}$  y  $C_{29}$  están presentes tanto en los estromatolitos como en los carbonatos recientes aproximadamente en las mismas cantidades.

Por otra parte, aunque la materia orgánica del pedernal de Huepac forma complejas mezclas irresolubles si es posible distinguir que la mayoría de los compuestos orgánicos identificados son hidrocarburos con un número impar de carbonos.

Los resultados observados también permiten correlacionar cualitativamente el contenido bioquímico de los carbonatos estromatolíticos fósiles con los carbonatos recientes de travertinos en cuanto a la materia orgánica preservada y su contenido de biomarcadores.

Por otra parte, resulta claro que las fracciones extraídas del carbonato del travertino de Viterbo, que es netamente continental, se correlacionan con los biomarcadores encontrados en el carbonato de Huepac muy estrechamente, ya que los biomarcadores más abundantes en ambas muestras corresponden a picos que representan los compuestos de hidrocarburos más abundantes de cianobacterias, lo que enfatiza la hipótesis de que estromatolitos de Huepac probablemente provienen de especies similares que habitaron un ambiente no marino como ambiente de depósito original.

Así mismo, los resultados de los cromatogramas derivados del análisis en el pedernal, indican que existe cierta correlación entre el análisis paleontológico y el análisis bioquímico en cuanto a su contenido biológico, lo que permite corroborar que la presencia de morfotipos de cianobacterias en el pedernal se han preservado también como biomarcadores característicos de cianobacterias que abarcan compuestos alifáticos de  $C_{16}$  a  $C_{23}$ , especialmente el biomarcador correspondiente a  $C_{19}$ . Esta correlación afirma la utilidad del análisis bioquímico en estas muestras.

El análisis de biomarcadores muestra cierto tipo de compuestos correspondientes a diatomeas, como son los isoprenoides ramificados, pero no indica a que tipo de diatomeas representa, ya que no se conocen análogos modernos recientes para cada uno de estos compuestos específicamente.

Con este procedimiento de extracción de materia orgánica en muestras fósiles, se está demostrando la utilidad de haber utilizado análogos modernos en el estudio y la interpretación de los estromatolitos, dada su estrecha similitud estructural y biológica. Este resultado es de gran alcance porque permite tener un buen modelo para comparar microbialitas fósiles con recientes.

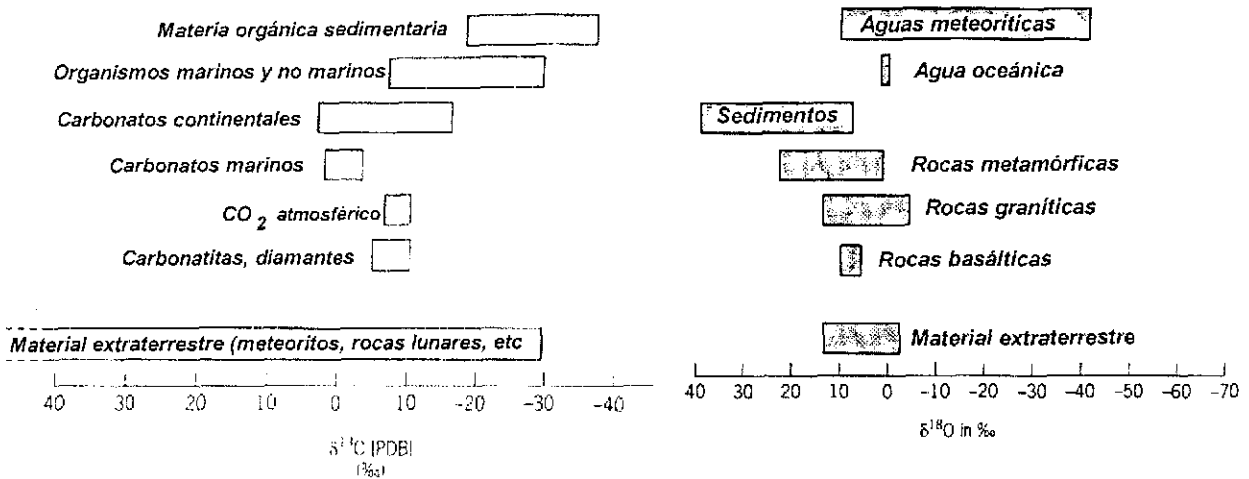
### 3.4 Análisis de Isótopos

Las muestras fósiles analizadas para Carbono y Oxígeno dieron los siguientes *valores del* en sus proporciones isotópicas:

<i>TIPO DE ROCA</i>	<i>ESTROMATOLITO (CaCO<sub>3</sub>)</i>	<i>TRAVERTINO (CaCO<sub>3</sub>)</i>	<i>PEDERNAL (SiO<sub>2</sub>)</i>
<b>Isótopo de Carbono (PDB)</b>	3.39	4.93	--
<b>Isótopo de Oxígeno (SMOW)</b>	-16.29	-13.45	12.50

Los valores estándar que proporcionan información acerca de los valores *del* reportados de diversos ambientes permiten observar que existe un cierto rango de valores para los sistemas continentales. Tanto para el Carbono como para el Oxígeno, también existe una tabla estándar de valores del que proporciona información acerca del probable ambiente de depósito.

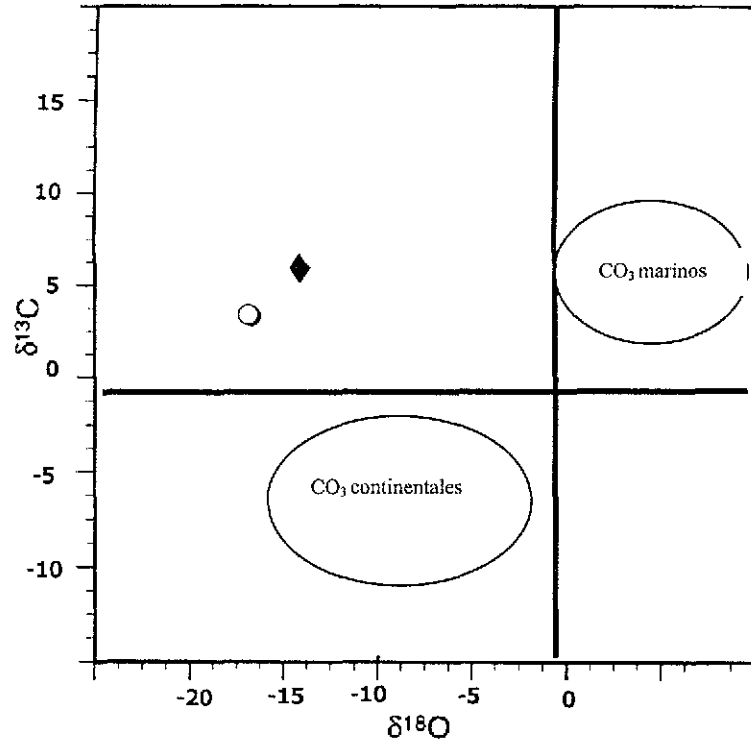
## Valores de ciertos materiales geológicamente importantes\*



\* Tomada de Libes, 1992.

Este análisis sugiere también un ambiente continental para los carbonatos de Huepac comparable a las aguas continentales de Viterbo.

Al integrar los valores de las muestras analizadas a los valores estándar para determinación de ambientes se puede apreciar que sus valores *del* caen dentro del intervalo de valores provenientes de aguas meteoríticas. Cuando se gráfica de forma cruzada los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  en el eje X vs.  $\delta^{13}\text{C}$  en el eje Y para cada muestra analizada (las muestras de carbonatos fósiles (estromatolitos) y de las muestras recientes (travertinos)) la zona de ajuste indica o sugiere que estos sedimentos tienen valores similares y son isotópicamente más ligeros, lo cual refleja un ambiente continental.



$\blacklozenge = \delta^{18}\text{O}/\delta^{16}\text{O}$  del  $\text{CaCO}_3$  reciente (Vt)

$\bullet = \delta^{18}\text{O}/\delta^{16}\text{O}$  del  $\text{CaCO}_3$  fósil (Hp)

## Capítulo IV

### DISCUSIÓN

#### 4.1 Estromatolitos

Los estromatolitos de Huepac presentan macroestructuras estratiformes regulares de bajo relieve que alternan con formas domales básicamente. La interpretación que sugiere esta macroestructura de domos y estratos horizontales establece ciertas condiciones ambientales uniformes, y sugiere un depósito muy regular de partículas sedimentarias derivadas de la columna de agua, y por tanto, condiciones de baja energía. Pequeñas variaciones en las condiciones energéticas del ambiente causarían una acumulación irregular de sedimento y por consiguiente, un cambio en la dirección de crecimiento del estromatolito. El cambio de domos asimétricos a domos ondulados que ocurre en Huepac podría representar estas últimas condiciones. Dado que los tapetes microbianos se desarrollan únicamente en asociación con agua, largos periodos de desecación resultarían en la interrupción del crecimiento estromatolítico (Dill et al., 1986). Algunas de estas características típicas que indican la terminación del crecimiento estromatolítico también se observaron en Huepac; entre ellas destacan: los límites bruscos de los sedimentos subyacentes y sobreyacentes, así como sus superficies erodadas. Esta observación se puede interpretar como una exposición subaérea con la subsecuente terminación del domo estromatolítico. Su potencial de preservación es alto entre otras cosas, por los procesos diagenéticos que conllevaron a la litificación y a su subsecuente enterramiento, protegiéndolos de la bioturbación. El encuentro aislado de cristales de dolomita en las muestras de estromatolitos y pedernal, la presencia de varias generaciones de cementantes y las

fracturas de calcita rellenas de cementante son evidencias que apoyan ésta historia diagenética.

Los estromatolitos cretácicos analizados exhiben una microfábrica esencialmente micrítica, presentando mucha regularidad en sus laminaciones y en la alternancia de éstas. Este tipo de lámina tan regular y las dimensiones relativamente pequeñas de estas microbialitas, aunado al hecho de que la macroestructura dominante de los estromatolitos es domal, son características típicas, mas no exclusivas, de ambientes no marinos principalmente (Awramik, 1984, 1997). La textura de la microfábrica micrítica regular con trazas de arcilla, indica la presencia de comunidades microbianas procariontes de ambientes continentales (Monty & Hardie, 1976; Arenas et al., 1993; Awramik, 1984). El tamaño mediano de los cristales que forman el borde de las láminas micríticas, así como su baja porosidad y permeabilidad, sugieren que pudo existir un flujo muy restringido de fluidos que podrían haber alterado los precipitados de carbonatos originales en cierto grado. Más evidencia respecto a ésta alteración es sugerida por la aparición frecuente de cristales aislados de dolomita distribuidos al azar en áreas micríticas y donde hay calcita espática. En particular, la precipitación de cristales de dolomita sugiere algún influjo de aguas intersticiales ricas en magnesio (Tucker, 1981). Las regiones donde se encuentran los cristales de dolomita son porosas y permeables y esto podría haber sido promovido por la circulación de fluidos ricos en Mg, aunado a la descomposición de materia orgánica bajo condiciones anóxicas y muy localmente evaporíticas (McKensie, 1981). Una probable explicación para ésta observación, sería el efecto de la descomposición de la materia orgánica por bacterias sulfato-reductoras, que producen un incremento en alcalinidad y en el pH de las aguas intersticiales (Leo & Barghoorn, 1976; Knoll, 1985), y proveen así la solución necesaria para que ocurra la precipitación de dolomita (Slaughter & Hill, 1991). Estas observaciones concuerdan también con otros trabajos en los que se ha demostrado que las capas de micrita dolomítica son características secundarias de los estromatolitos, debido a que los iones de Mg se encuentran en altas concentraciones en los tapetes microbianos cuando los microorganismos se descomponen (Gebelein & Hoffman, 1973). La presencia frecuente de filamentos semejantes a cianobacterias

preservados a lo largo de su tricoma por remplazamiento puntual con cristales de pirita, sugiere claramente un origen biológico y específicamente, la presencia de bacterias sulfato-reductoras dentro de la comunidad microbiana original.

El hecho de que las láminas micríticas sean seguidas de láminas más gruesas de peloides, sugiere un depósito de detritus atribuido a condiciones locales de corrientes, expuesto a fluidos circulantes, que subsecuentemente pudieron haber disuelto el carbonato de calcio, como se observa en los carbonatos modernos (Bathurst, 1971). Este mecanismo podría explicar la formación de huecos elongados comunes en los estromatolitos. La gran mayoría de estos poros están llenos de calcita espática, que característicamente indica un estado tardío de la cementación (Tucker, 1981, 1990). Sin embargo, también se observó calcita espática distribuida uniformemente en muchas regiones de cada muestra. La presencia frecuente de calcita espática en muestras de estromatolitos y en muestras de pedernal tiene varias interpretaciones. Una de ellas es que probablemente tenga un origen meteorítico, ya que éste tipo de diagénesis es típica de sedimentos de aguas dulces, en la etapa III donde ocurre la pérdida de magnesio (Bathurst, 1971); otra interpretación es que está espática podría ser indicativa de condiciones de enterramiento sufridas durante la diagénesis. La calcita espática encontrada en las láminas forma un mosaico de calcita en bloques, comúnmente conocida como *blocky calcite* (Bathurst, 1971), indicando condiciones de recristalización y neomorfismo agrandante durante la diagénesis bajo condiciones de enterramiento. Este proceso neomórfico incluye la alteración diagenética de micrita a calcita espática, donde el crecimiento neomórfico empieza en el sedimento parcialmente consolidado. Otra posible interpretación es que sea cemento de calcita espática y no un producto diagenético.

Por otra parte, el pedernal asociado a los estromatolitos presenta un alto contenido de materia orgánica y, en ciertas muestras, una excelente preservación tridimensional por silicificación. El pedernal puede ser de origen primario o secundario. La influencia del ambiente volcánico pudo haber proporcionado la fuente de sílice; sin embargo el

depósito de sílice pudo haber sido muy rápido y polimerizar sobre los estromatolitos. Por otra parte, no se encontró ningún relicto mineral de lámina estromatolítica en el pedernal que refleje una sustitución gradual de carbonatos por sílice, y esto implica que también pudo ocurrir una disolución total de carbonatos previa al reemplazo por sílice. Esta suposición esta respaldada por la evidencia paleontológica encontrada en varias muestras que preservan no sólo restos de microorganismos típicos constructores de estromatolitos, sino que también se puede observar claramente la microfábrica estromatolítica que formaban los tapetes, y que representa los bordes de las láminas donde se apilan filamentos en forma de una red trabecular alrededor de una matriz mineral silicificada, donde singénicamente se han silicificado estos microfósiles. Este aspecto en la microfábrica del pedernal es una característica preservable muy común en rocas estromatolíticas algales (Knoll & Golubic, 1979).

Debido a la naturaleza del pedernal, se puede considerar que la gran mayoría de estos microfósiles se han preservado como *Lagerstätten* (Seilacher, 1967), dado que los efectos de compresión o alteración, después del evento de silicificación, son mínimos. La silicificación temprana esta determinada, en cierto grado, por la composición química original de las estructuras biológicas de los microorganismos presentes (Knauth, 1979) y puede ser especie-específica (Leo & Barghoorn, 1976), por lo que hay un sesgo inevitable al trabajar con fósiles hacia las estructuras químicamente más resistentes a la degradación (Knoll, 1985).

## 4.2 Microfósiles

Entre los microfósiles similares a cianobacterias hay ciertos morfotipos identificados con mayor certidumbre y a los que se les puede interpretar como microorganismos constructores de estromatolitos. La morfología celular preservada permite asociar estrechamente estos microfósiles filamentosos con miembros del género de *Siphonoficuss*, *Myxococoides* y *Oscillatoria*. Los microfósiles coloniales más abundantes presentan similitudes estructurales y en su orientación con miembros



modernos pertenecientes a las Chroococales, entre ellas miembros del género *Microcystae* y de *Chlorobium*.

Los filamentos presentados en el capítulo III conservan su orientación original, y están organizados en forma de red. Algunos de ellos fueron identificados tomando como base el diámetro del filamento únicamente, como se hace en la gran mayoría de los estudios sobre microfósiles Precámbricos. Otras características, como su comportamiento (representado por su orientación y sus relaciones biológicas) sugieren que por lo menos, se trata de filamentos pertenecientes al grupo de cianobacterias. La identificación de microfósiles fue enriquecida porque los caracteres morfológicos de los microfósiles preservados en el pedernal de Huepac permiten una estrecha comparación no sólo con ciertos morfotipos del Precámbrico ampliamente descritos, sino también con géneros modernos de microorganismos que forman parte de tapetes microbianos actuales, y que son microorganismos estrictamente estromatolíticos (Schopf, 1968; Schopf & Klein, 1992; Knoll et al., 1991).

El hecho de que los microfósiles exhiban una amplia gama de categorías de preservación, desde restos celulares de constitución suave hasta paredes celulares de textura granular, es indicativo de que existe una descomposición diferencial de los componentes orgánicos autóctonos y alóctonos antes de que la actividad heterotrófica de degradación bacteriana haya cesado. En estos casos, los microfósiles se han preservado con muy poca alteración. La distribución selectiva de los microfósiles silicificados en planos de estrato y su modo de preservación, indica que la gran mayoría de ellos son bentónicos y probablemente fotosintéticos.

Sin embargo, los microfósiles semejantes a cianobacterias más abundantes corresponden a agregados de *Myxocoides spp*, que se han tratado en paleontología como remanentes celulares bentónicos *incertae sedis*, y que en muchos ensambles microfosilíferos constituyen un componente muy notorio (Stroter et al., 1983, Schopf, 1983; Allison & Awramik, 1989).

Los morfotipos identificados con mayor certidumbre corresponden a las frústulas de diatomeas penadas que tienen una gran semejanza estructural y anatómica a los miembros modernos que habitan aguas continentales. Al analizarlas a una magnificación de (100X) en plano valvar, no se encontró ninguna evidencia morfológica, petrológica o sedimentológica que evidenciara la presencia o remanente de alguna estructura central que indicara una rafa original o vestigios de ellas. Estudios en sedimentos cretácicos han demostrado que estas estructuras centrales son susceptibles de preservarse (Harwood & Gersonde, 1990; Gersonde & Harwood, 1990; Harwood & Nikolaev, 1995), por lo menos a nivel de textura. Estas observaciones sugieren que las frústulas encontradas muy probablemente pertenezcan a formas aráfidas relativamente simples (excepto en el caso de las frústulas céntricas). La naturaleza de las frústulas se hace evidente a grandes aumentos porque exhiben la típica ondulación, producto de la unión paralela de valvas. Algunas de ellas comparten suficientes características diagnósticas a nivel de género, de tal modo que permiten su ubicación dentro de la taxonomía moderna para diatomeas (Round et al., 1990). El ensamble de diatomeas está dominado principalmente por morfotipos con gran similitud a los géneros de *Tabellaria*, *Fragilaria*, y *Melosira*, y todos éstos son habitantes característicos de aguas dulces.

Los morfotipos identificados como frústulas de *Tabellaria* se encuentran ya sea como frústulas solitarias o más comúnmente, formando colonias parcialmente lineales. Es muy común encontrar este hábito filamentoso en diatomeas ancestrales del cretácico, por lo que el ensamble de diatomeas de Huepac pudiera estar reflejando caracteres ancestrales de colonizadores de aguas continentales como una adaptación a este nuevo habitat. y se ha descrito como una estrategia adaptativa, tanto al hábito bentónico (Tappan, 1980; Harwood & Nikolaev, 1995; Round et al., 1990), como a condiciones de menor salinidad.

Las frústulas solitarias se encontraron recristalizadas en regiones de alta concentración de materia orgánica mientras que los filamentos grandes se localizaron en áreas de

colores pálidos con una distribución homogénea de materia orgánica. Estas observaciones permiten suponer que la silicificación de los largos filamentos de diatomeas tuvo lugar en una etapa muy temprana diagenéticamente, mientras que el hecho de encontrar algunas frústulas aisladas presupone que su preservación fue posible en áreas del sedimento donde el influjo de sílice fue más rápido. Su asociación con cianobacterias cocoidales, es otra evidencia de que la fosilización ocurrió muy tempranamente, probablemente reemplazando completamente en su orientación original.

Otros morfotipos de diatomeas penadas están representados por microfósiles constituidos por frústulas relativamente pequeñas, con un gránulo central rojizo y mostrando la característica elongación en los polos, semejantes a ciertos miembros del género *Fragilaria*, y exhibiendo la disposición más común, que es en plano perivalvar, y corresponden a un género muy distintivo de aguas dulces (Round et al., 1990).

Las numerosas frústulas céntricas bipartitas de tamaños diversos preservadas en diferentes planos geométricos y estadios de su ciclo vital, incluyendo la presencia de esporas, donde muestran la diagnóstica corona de espinas en una sola valva, son morfológicamente comparables con especies de *Skeletonema* y las frústulas encontradas en tripletes comparables a *Melosira varians*, especie característica de aguas dulces.

La presencia de éstos géneros de diatomeas identificados, así como observaciones previas en ésta localidad, como son la presencia de fósiles vasculares (Cevallos-Ferriz & Ricalde-Moreno, 1995), licópodos de isoetales y una angiosperma acuática (Hernández & Cevallos, 1999) apoyan la interpretación de que los estromatolitos de Huepac se formaron en un ambiente de transición como previos estudios sugirieron (Cevallos-Ferriz & Ricalde-Moreno, 1995), dentro de un ambiente donde las condiciones continentales y marinas se mezclan, como un ambiente de estero o de costa; pero también pudo ser un lago no salino, y de condiciones relativamente

estables que propiciaron la formación de estratos laminados y de estromatolitos en la interfase agua-sedimento, donde se haya percolado material volcánico circundante en diferentes periodos.

### **4.3 Tapetes microbianos**

La distribución alternada de materia orgánica y de carbonatos es muy marcada en los tapetes de Viterbo, por lo que se infiere que representa lo que en los estromatolitos de Huepac vemos como laminaciones ricas en materia orgánica y laminaciones ricas en sedimento, respectivamente. Apoyando esta comparación microscópica se encuentran las microláminas (de sólo cientos de micras) de diatomeas alineadas horizontalmente entre la matriz orgánica hacia el interior y la zona más activa de precipitación hacia el exterior. Es decir, la lámina rica en materia orgánica está representada por la matriz orgánica del tapete más las diatomeas alineadas en el borde de esta zona, y lo que formaría la lámina rica en sedimento está representada por la zona de precipitación activa ubicada en el margen exterior del tapete microbiano.

En los tapetes microbianos de Viterbo, la presencia de cianobacterias filamentosas encontradas en el margen exterior del tapete en sección transversal, representa el borde de la zona de crecimiento del tapete y corresponde a una nueva lámina de crecimiento rico en materia orgánica. A su vez, dentro de la matriz orgánica del tapete microbiano, las zonas centrales presentan colonias de bacterias anaerobias y sulfato-reductoras del tipo de *Desulfovibrio*. La presencia de pequeñas colonias bacterianas aparentemente distribuidas al azar, puede estar relacionada con condiciones anóxicas en ciertas zonas interiores del tapete. Se presume que colonias de bacterias similares estarían dentro del tapete microbiano que originó los estromatolitos fósiles, y que en una microzona anóxica, como serían las zonas interiores del estromatolito, pudieran haber sido responsables de cierta degradación bacteriana, como lo atestigua el hecho de encontrar diferentes categorías de preservación en los microfósiles identificados.

Una observación de las que puede inferirse la presencia de bacterias del tipo *Desulfovibrio* en los estromatolitos de Huepac, es la presencia de filamentos piritizados asociados a cianobacterias, donde hay un remplazamiento exacto de cada célula del tricoma por pirita. En general, la presencia de pirita es más rara en ambientes lacustres que marinos (Canfield & Raiswell, 1991), y una localización tan específica como la presentan sólo ciertas muestras del pedernal, podría explicarse como resultado de microorganismos sulfatoredutores que propicien un microambiente anóxico.

A grandes rasgos los tapetes microbianos que habitan en temperaturas altas muestran una precipitación preferencial de aragonita respecto a calcita, mientras que en los tapetes microbianos de temperaturas menores esta relación se invierte.

Por otra parte, el proceso que conduce a la microestructura micrítica parece ser muy rápido, como lo indican el tamaño pequeño de los cristales. Es posible que estos dos procesos (atrapamiento y precipitación *in situ*) tuvieran que ver con el ancho de la laminación en los estromatolitos, siendo más anchas aquéllas láminas producidas por el atrapamiento de partículas mayores. El hecho de encontrar una gran concentración de fibras de polisacáridos uniendo partículas sedimentarias, además de cianobacterias filamentosas, claramente sugiere que estos productos orgánicos extracelulares juegan un papel fundamental en la cohesión y la acreción subsiguiente de la macroestructura de carbonato. También resulta evidente que otros microorganismos, además de las cianobacterias, están jugando un papel estructural más significativo del que comúnmente se considera. Los travertinos recientes mostraron una gran cantidad de diatomeas penadas alineadas entre las zonas de precipitación de carbonatos y la zona de la matriz orgánica, siendo partícipes en la construcción de la macroestructura del travertino. Los microfósiles de diatomeas penadas silicificadas en el pedernal, aunado a las observaciones de diatomeas penadas con una distribución específica dentro de los tapetes recientes del travertino, sugieren que estas tienen un papel estructural en la construcción de estromatolitos y permiten afirmar que parte de la macro y

microestructura de los estromatolitos de Huepac y de los tapetes de Viterbo, pudiera haber sido construida por materia orgánica de diatomeas penadas, ya sea como material extracelular en forma de fibras derivadas de diatomeas penadas, o constituyendo una fracción importante de la matriz orgánica, que eventualmente y dadas las condiciones propicias, se transformaría en lámina oscura estromatolítica. El análisis de biomarcadores típicos de diatomeas como son los isoprenoides ramificados también sustenta un aporte importante de diatomeas a la matriz orgánica.

Una predicción inmediata derivada del análisis de ambas muestras permite afirmar que, además de la clásica participación de cianobacterias, las diatomeas pueden considerarse también como organismos constructores de estromatolitos o diversas microbialitas del Fanerozoico, como se está perfilando en estudios recientes (Feldmann, 1995; Brian & Jones, 2001). El papel de las diatomeas y de otros organismos constructores de estromatolitos, ha sido evaluado sólo muy recientemente (Wingsborough & Golubic, 1987; Feldmann, 1998). Las hifas de hongos también han servido como núcleos de acreción en otros sistemas estromatolíticos (Brian & Jones, 2001).

Los tapetes microbianos están dominados por diferentes tipos de cianobacterias filamentosas del tipo LP (*Lyngbya-Phormidium*), filamentos de *Spirulina*, y por cianobacterias filamentosas con semejanza a los miembros de las Oscillatoriales. Previos estudios en Viterbo, mostraron la presencia de ciertas cianobacterias como *Oscillatoria*, *Schizotrix*, *Lyngbya*, *Spirulina* y *Phormidium* y una cierta diversidad de bacterias, entre las que destacan eubacterias fotosintéticas y bacterias sulfato-reductoras (Pentecost, 1995). En éste trabajo, además de los microorganismos descritos, se identificaron poblaciones de eucariontes de diatomeas penadas que presentan similitudes con las frústulas del género *Fragilaria*. Entre las características más sobresalientes observadas en éstos tapetes microbianos, destaca el hecho de que pueden estar parcialmente litificados desde la parte inferior hasta donde empieza el biofilme.

En general, la mayoría de las muestras analizadas mostraron tener un biofilme con diferentes grados de desarrollo, siendo más conspicuos en los tapetes microbianos que habitan temperaturas entre los 40 y 30°C. También se encontró en los tapetes de Viterbo, que su estructura interna tiene una gran cantidad de material orgánico extracelular, la mayor parte como fibras largas de polisacáridos. En algunas muestras las capas del tapete microbiano forman verdaderas láminas alineadas dentro del biofilme (la matriz orgánica) embebido en las sustancias extracelulares llamado EPS. En otros casos, éste es muy delgado y casi ausente, dependiendo de la comunidad que lo secrete. Aunque el papel del EPS es aún debatible, otros estudios han reportado que su composición es ácida y está constituido químicamente por polisacáridos, carboxilatos y ácido urónicos entre otras macromoléculas (Reitner, 1993; Decho, 1990; Costerton et al., 1995).

Sin embargo, las micrografías muestran que la matriz orgánica esta dominada por material mucilagenoso y por polisacáridos secretados extracelularmente por los microorganismos, donde los mayores contribuyentes son las cianobacterias y las diatomeas (Winsborough & Golubic, 1987; Feldmann, 1998). Los tapetes microbianos forman capas verticales o biofilmes embebidos en material extracelular polimérico, lo que sugiere para éste, un papel protector y de soporte para permitir la adhesión del mineral al sustrato. Las comunidades biológicas del tapete, están influenciadas fuertemente por el microambiente y por las pequeñas variaciones en la química del agua, temperatura, luz, salinidad y nutrientes (Chafetz et al., 1991; Arp et al., 1998; Kempe, 1990). Esto conduce a la zonación de comunidades microbianas bentónicas, como lo demuestran los modernos microorganismos de diversos ambientes (Arp et al., 1999b).

La interpretación más lógica para las diversas observaciones realizadas durante este análisis, sugiere que la precipitación de carbonato de calcio, está controlada por las condiciones fisicoquímicas específicas del microambiente, sin ningún control biológico ejercido por los organismos. Sin embargo, los espacios o sitios dentro del tapete más

favorables o menos favorables para esta precipitación si están influenciados por la comunidad microbiana que forma el tapete, como lo evidencian la precipitación preferencial de aragonita y calcita observadas en éstas muestras, donde existe una alta saturación de carbonato de calcio ambiental, y en teoría todo el espacio sería favorable la precipitación. En la práctica se observa que no en cualquier espacio microscópico se da la precipitación, sino que las zonas activas de calcificación corresponden a microzonas no regulares bordeadas por material extracelular, como lo atestiguan las muestras teñidas con calceína, mientras que el tamaño de la aragonita sin embargo, no mostró ningún patrón, por lo que se cree que sólo depende del espacio físico intersticial en que pueda proceder la nucleación. Las conclusiones derivadas de ésta investigación, son contrarias parcialmente a la idea generalizada acerca de la construcción de microbialitas, que las considera como productos de acreción, derivados de la precipitación bioquímica a través de la fotosíntesis de microorganismos y procesos de descomposición (Monty & Hardie, 1976). Contraria al punto de vista tradicional, la interpretación sedimentológica sostiene que el depósito y formación de travertinos ocurre en sitios donde el agua subterránea es rica en bicarbonatos y con una alta presión parcial de  $\text{CO}_2$ , el cual se desgasa en contacto con la atmósfera o en casos más comunes donde hay un escape rápido de  $\text{CO}_2$  como en las aguas hidrotermales, por lo que la precipitación a diversas escalas es de origen puramente fisicoquímico (Garside, 1982; Emeis et al., 1987; Kempe & Kazmierczak, 1990; Golubic, 1991). Este fenómeno podría también explicar las pequeñas construcciones de travertinos de Viterbo, donde hay un constante depósito de  $\text{CaCO}_3$  a lo largo del gradiente de temperatura, pero no explica por qué hay una precipitación diferencial en las diferentes microzonas del tapete, o por qué hay espacios intersticiales sin precipitación y espacios con una precipitación regular de aragonita.

Estas diferencias tan sutiles a escala microscópica son las que debieran ser analizadas con mayor atención para discernir en qué zonas ocurre la precipitación y cuáles son las relaciones geométricas que guardan con la materia orgánica. Tradicionalmente se ha aceptado que la calcificación es un proceso puramente fisicoquímico estimulado por la



alta tasa de fotosíntesis (Chafetz & Folk, 1984; Jones et al., 2000), aunque el punto de vista que sostiene que la calcificación ocurre por mediación absolutamente biológica también ha sido apoyado (Gebelein, 1969; Emeis et al., 1987; Riding, 1991)

Los resultados encontrados aquí sugieren que la precipitación activa de carbonato de calcio es independiente del metabolismo del microorganismo que forma parte del tapete microbiano, pero es dependiente de la cantidad de materia orgánica extracelular, de su orientación dentro de la matriz mineral y de su posición y distancia de la interfase agua-sedimento.

#### **4.4 Biomarcadores**

Analizando los biomarcadores encontrados en los estromatolitos y en los travertinos, es evidente que comparten una gran similitud, ya que ambos presentan el mismo patrón de distribución de biomarcadores alcanos de cadenas alifáticas con números de carbonos que varían entre  $C_{15}$  y  $C_{28}$ , por lo que se cree que ambos tipos de biomarcadores provienen a partir de compuestos similares específicos de algas cianofitas y de bacterias, respectivamente. La proporción relativa entre compuestos con número de carbonos pares e impares es similar en los carbonatos recientes como en los fósiles, mientras que en el pedernal predominan los compuestos con número de carbono impares. Esta observación podría sugerir que son diagenéticamente más maduros que sus carbonatos correspondientes. Otra gran similitud se encuentra en la fracción de ácidos carboxílicos entre ambos sistemas de estudio, como se ejemplificó en los cromatogramas representativos ilustrados en el capítulo anterior, si bien los biomarcadores difieren marcadamente en sus abundancias. Los hidrocarburos hopanoides de 28 átomos de Carbono son otro tipo de biomarcadores comunes que corresponden probablemente a un origen bacteriano y que muestran una distribución regular en estos sedimentos. El bajo contenido de isoprenoides acíclicos encontrados podría ser una consecuencia de que la mayoría de los microorganismos no son

fotosintéticos y por tanto no contienen clorofila o bien porque son organismos ricos en lípidos.

Otra información significativa respecto al paleoambiente y derivada del análisis de biomarcadores en los estromatolitos y en los travertinos, es que ambos sistemas sugieren un ambiente de circulación restringida. Tanto en el pedernal como en los carbonatos fósiles y recientes, mucha de la materia orgánica extraída corresponde a mezclas complejas e irresolubles de biomarcadores alifáticos de cadenas de C<sub>15</sub> a C<sub>25</sub> y de C<sub>29</sub> a C<sub>34</sub>, y éstos tienen una distribución muy similar a las reportadas en la literatura de sistemas lacustres modernos. Los estromatolitos de Huepac podrían representar zonas de depósito donde se mezclan aguas continentales y marinas.

Por otra parte, la fuente principal de fitano y pristano y de otros isoprenoides de bajo peso molecular, también parece ser una constante en el análisis de sistemas lacustres fósiles y recientes. Existe cierto debate al respecto, ya que muchos investigadores argumentan que ambos compuestos son derivados diagenéticamente a partir de la cadena lateral de fitol de la molécula de Clorofila a, dando como productos más estables el fitano y pristano (Kvenvolden & Hodson, 1969; Winters et al., 1969; Shiea et al., 1990).

Otros geoquímicos en cambio, sostienen que derivan de procesos diagenéticos pero su presencia no indica necesariamente que provengan de la clorofila a, ya que otro tipo de reacciones a altas temperaturas también podrían generarlos (Michaelis et al., 1986; Thiel et al., 1996), además de otras fuentes probables como son a partir de fosfolípidos de arqueobacterias (Mackenzie et al., 1982; Brassell et al., 1981) de tocoferoles de algas (Thiel et al., 1999) y del pristano del zooplancton (Seifert et al., 1984; Venkatesan, 1989).

El hecho de encontrar que el carbonato preservó una mayor cantidad y abundancia de biomarcadores respecto al pedernal es un poco inesperado, ya que uno esperaría

encontrar justamente lo contrario, puesto que el pedernal es una roca indeformable, con poca porosidad y altamente resistente a la diagénesis. Sin embargo, los resultados demuestran que aunque cuantitativamente la cantidad de materia orgánica preservada en el pedernal es mucho mayor, los biomarcadores identificados fueron mucho más escasos que en las rocas de carbonatos, tanto fósiles como recientes. Al analizar el contenido fosilífero del pedernal resulta evidente que su potencial de preservación es sobradamente mayor en comparación a los carbonatos, no sólo en éstas muestras sino en todos los pedernales reportados de la literatura. Al extraer biomarcadores se esperarían resultados similares.

Estos resultados, al ser comparados con otros análisis de biomarcadores de rocas precámbricas, coinciden en el hecho de que la búsqueda de biomarcadores es mucho mayor en carbonatos (que difícilmente preserva materia orgánica organizada) que en otras rocas fosilíferas que son menos porosas y más resistentes (Thiel et al., 1999; Summons, comunicación personal). Es decir, comparten más biomarcadores los carbonatos de diferentes localidades y edades que los biomarcadores encontrados en el pedernal y en el carbonato.

Esta preservación diferencial entre carbonatos y pedernal también nos habla de que los carbonatos tienen una mayor resolución y abundancia de biomarcadores, lo cual está indicando que existe una asociación intermolecular muy cercana que protege la materia orgánica asociada a minerales. Además, el potencial de ciertos biomarcadores alcanos está influenciado en cierto grado, por el tipo de roca y por cómo están asociados los compuestos orgánicos a la matriz mineral (Thiel et al., 1999). Pero no sólo es la asociación de la materia orgánica a la matriz mineral lo que causa la preservación porque esta asociación también podría darse en otras rocas, sino que parece ser más importante la forma de depósito original la que determina la preservación de biomarcadores moleculares dentro de la matriz mineral.

Finalmente, los resultados del análisis de la composición isotópica del fraccionamiento  $C^{13}/C^{12}$  de las láminas estromatolíticas y del fraccionamiento  $O^{18}/O^{16}$  en los carbonatos y en el pedernal, pudieran sugerir cierta influencia de aguas continentales. No obstante, la falta de más valores del para graficar y de mayor número de muestras analizadas no permite hacer ninguna afirmación respecto a la fuente isotópica original para éstos sedimentos.

Los valores encontrados aquí respecto al fraccionamiento isotópico  $O_{18}$  de los carbonatos, sugieren que corresponden a facies formadas probablemente en ambientes fluviales o en áreas lacustres marginales conectadas a un sistema de drenaje que periódicamente tuvieran entradas de aguas continentales, pero se necesitan muestras testigos para probar ésta hipótesis.

#### **4. 5 Discusión General**

Los resultados obtenidos en ambos tipos de carbonatos, estromatolitos y travertinos, permiten sugerir que la materia orgánica secretada extracelularmente y asociada a matriz mineral es fundamental en el desarrollo estructural de la construcción de rocas organosedimentarias que se acrecientan por el aporte constante de partículas sedimentarias y que paralelamente, la materia orgánica estructurada presente en los microorganismos provee sitios de precipitación química.

Los biomarcadores encontrados sugieren también que existe una similitud entre los procesos biogeoquímicos que involucran la formación del estromatolito y la materia orgánica depositada dentro de la matriz orgánica dentro del tapete microbiano, influenciando la mineralogía primaria y la roca que se está formando. Esta materia orgánica representada en el biofilme y/o en el EPS, además de mediar la nucleación del  $CaCO_3$ , el crecimiento cristalino, la acumulación de  $Ca^{++}$  y la microfábrica de los carbonatos, estaría interviniendo también en la preservación de la materia orgánica derivada de las paredes celulares de los microorganismos que estructuran el tapete.

Se asume que la lámina de los estromatolitos de Huepac refleja dos procesos dinámicos: el crecimiento microbiano y la sedimentación, como se acepta ampliamente a partir de los estudios de otros estromatolitos (Park, 1976). Las laminaciones de los estromatolitos se distinguen por sus variaciones en textura y mineralógica. La alternancia entre láminas finas de micrítica y láminas gruesas de peloides con intercalaciones de microsparita en los estromatolitos, es comparable estructuralmente a la observada en el análogo reciente de Viterbo.

La formación de estromatolitos ha sido controvertida y confusa desde sus inicios. Hoy día existen numerosos modelos sedimentológicos que tratan de explicar la precipitación y generación de micrita. La periodicidad de las láminas y su alternancia cíclica clara-oscura-clara-oscura nos habla de un fenómeno periódico probablemente bajo diferentes condiciones ambientales. Aparentemente la micrita puede ser poligenética.

Por otra parte, se sabe que las microestructuras micríticas en estromatolitos, son típicas de tasa altas de abastecimiento de carbonatos, mientras que las formas aciculares, son el resultado de un crecimiento preferencial en el eje c, ya que ésta es la dirección más rápida de crecimiento tanto para la calcita y para la aragonita.

Las observaciones realizadas en el modelo reciente del travertino, no apoyan la teoría que afirma que los organismos calcifican mientras están vivos, puesto que la calcificación no se observó en ninguna estructura biológica, sino adyacente a los microorganismos.

Además, numerosos estudios de biología celular demuestran que el calcio, aunque es un segundo mensajero crucial, en altas concentraciones puede resultar muy tóxico a los microorganismos (Darnell et al., 1986). Al haber calcificación, la respuesta natural de los organismos es a migrar verticalmente (Pentecost & Riding, 1986). De acuerdo a

esto, la calcificación circundante propicia la migración, y por tanto, la acreción del tapete microbiano.

Sin embargo, tampoco es cierto que la precipitación esta dada puramente por las condiciones fisicoquímicas del microambientes, ya que nuestras observaciones no indican que exista una precipitación indiscriminada o al azar. Estos resultados indicaron que la matriz orgánica gelatinosa secretada por los microorganismos, es de importancia fundamental en inducir la precipitación, o el inicio de la nucleación de cristales, ya sea por adhesión electrostática del catión  $\text{Ca}^{++}$  con grupos orgánicos negativos, o por el desplazamiento del equilibrio químico del anión  $\text{CO}_3^{-2}$ , en cualquier tipo de microbialita, sea estromatolito o travertino.

Todas las observaciones sugieren que aunque el influjo de carbonato de calcio pueda ser constante y alto en los alrededores de las microbialitas, existe cierta preferencia dentro del tapete microbiano para los sitios de precipitación aunque la unión y el atrapamiento se den simultáneamente. Las láminas de los estromatolitos de Huepac muestran una microtextura regular pero no tan fina por el tamaño de cristales, lo que indirectamente sugiere que hay procesos de atrapamiento y unión al mucílago del tapete de sedimentos y aunque los procesos de diagénesis homogeneizan la micrita a nivel microscópico se puede distinguir que existe además de la precipitación, estos procesos. El hecho de que los grupos ácidos de moléculas orgánicas estén relativamente expuestos permite suponer que aunque exista una alta concentración de carbonato de calcio alrededor ( $\text{Ca}^{++}$ ) una parte significativa estaría siendo secuestrados por los grupos ácidos negativos por simple química ( $\text{COO}^-$ ), impidiendo así, la precipitación de carbonato al azar.

Lo interesante ahora sería estudiar dónde exactamente se distribuyen las moléculas ácidas que impiden una calcificación extensiva de los tapetes microbianos estudiando varios modelos naturales recientes.

Tradicionalmente se ha creído que la única reacción química que inducen la precipitación de calcio y la posterior calcificación de los tapetes microbianos, es la remoción fotosintética del CO<sub>2</sub>, la oxidación de materia orgánica que libera CO<sub>2</sub> y la oxidación de compuestos nitrogenados que bajo condiciones anaerobias libera NH<sub>3</sub> y CO<sub>2</sub>, así como la reducción de sulfatos (Brewer & Goldmann, 1976; Golubic, 1983; Chafetz & Buczynski, 1992).

Aunque no se sabe exactamente qué controla si precipita aragonita o calcita de alto magnesio, parece ser que un abastecimiento alto de carbonatos favorece la precipitación de la aragonita (Tucker, 1990), ya que las tasas de flujo son más rápidas y los sedimentos más permeables, además del control por el sustrato (Reitner, 1996). Los cristales ecuantes son el resultado de tasas de crecimiento lentas (un bajo influjo de CO<sub>2</sub>) y por tanto, son típicas de ambientes meteóricos o diagenéticos, donde la calcita espática es común como cementante (Bathurst, 1971; Feldmann, 1998).

El análogo moderno de los estromatolitos descrito para fines comparativos en este trabajo resultó ser un excelente análogo de los estromatolitos, dada que el ambiente de sedimentación está sobresaturado respecto al carbonato de calcio y es una variable menos que controlar. Afortunadamente en el travertino también se encontraron diatomeas como parte esencial del tapete microbiano, mostrando las mismas asociaciones con ciertas cianobacterias filamentosas como en el caso de los estromatolitos de Huepac.

Las observaciones derivadas del análisis del estromatolitos y las derivadas del travertino, permitieron encontrar una estrecha relación entre estos dos sistemas de carbonato de calcio. Las similitudes biológicas como son la abundancia de microorganismos de cianobacterias filamentosas congregadas en los márgenes de cada lámina, la presencia de diatomeas penadas formando un componente importante en ambas rocas, en especial la presencia de géneros como *Fragilaria* y *Tabellaria*, aunado a la presencia de plantas herbáceas como *T.sophii* (Hernández & Cevallos,

1999), además de la similitud sedimentológica en ambos sistemas sugiere un ambiente de origen continental en condiciones muy similares de depósito inicial, pero que pudo haber recibido influjo de aguas marinas eventualmente.

Por otra parte, a pesar de no tener datos certeros sobre la fuente de sílice, ya sea de origen biológico, derivado de la disolución de diatomeas circundantes o de origen inorgánico, derivado de las emanaciones volcánicas, la hipótesis más parsimoniosa apoyaría el aporte volcánico, donde la secuencia litológica debió haber estado muy activa en esa época.

En éste trabajo, la interpretación del pedernal asociado a estos estromatolitos sugiere los influjos de sílice fluido pudieran disolver a los carbonatos por un decremento en el pH causando la total disolución del carbonato estromatolítico y al aumentar el pH el gel se precipita alrededor de toda la materia orgánica de la localidad rica en plantas vasculares, lo que conlleva a un ambiente altamente reductor de alta productividad orgánica y anóxica, permitiendo así una buena silicificación y preservación de microorganismos de textura blanda antes de su completa degradación bacteriana (Leo & Barghoorn, 1976).

Sin embargo, este mismo material polimérico en este ambiente evitó la preservación de biomarcadores aislados. No así en los carbonatos, que almacenaron la materia orgánica mas paulatinamente permitiendo el aislamiento de ciertos biomarcadores que corresponden mayoritariamente a grupos de cianobacterias fotosintéticas y a eubacterias de diversas capacidades metabólicas, de las cuales sólo los lípidos de sus paredes pudieron ser medianamente preservados sin mucha alteración como lo atestiguan los resultados.



## Capítulo V.

### CONCLUSIONES

Los estromatolitos Cretácicos de Huepac de la Formación Tarahumara de acuerdo a las evidencias descritas, sugieren un ambiente de aguas someras continentales, como pudieran ser las de un lago o laguna, que fueron depositados en un ambiente vulcanosedimentario, como lo sugiere la evidencia geológica. La microfábrica estromatolítica que exhiben las muestras de Huepac manifiestan que los estromatolitos estaban periódicamente sumergidos en los que se formaba lámina oscura y periódicamente aumentaba el crecimiento de las comunidades microbianas autótrofas que formaban el tapete microbiano. Las laminaciones ricas en carbonato de calcio periódica indican por otra parte, un influjo mayor de sedimentación por su cercanía al continente. Los valores delta del fraccionamiento isotópico estimados para el carbono y el oxígeno también concuerdan con cierta influencia continental.

Por otra parte, la evidencias paleontológicas como son la presencia de ciertas plantas vasculares, la abundancia de raíces vasculares en el pedernal, el tipo de vegetación descrita en trabajos previos, sumadas a las observaciones descritas de los microfósiles identificados, nos está indicando que el ambiente de depósito original estaba en cercanía inmediata con el continente, además de la ocurrencia ocasional de restos de insectos en ciertas muestras. La evidencia proveniente de los morfotipos de las diatomeas penadas identificadas como representantes del género *Fragilaria*, *Tabellaria* y *Melosira*, todas estas con representantes actuales de aguas dulces, asociada a la presencia de ciertos morfotipos semejantes a modernas algas continentales como son las clorofitas y los miembros del género *Chaetomorfa*, por lo menos sugieren que no se trata de condiciones marinas normales.

En suma, tomando en cuenta el análisis de estromatolitos, de los tapetes recientes y del pedernal, las múltiples evidencias geológicas (geología regional que abarca la Formación Tarahumara), sedimentológicas (textura de la microfábrica), paleontológicas (microfósiles representativos de aguas dulces), geoquímicas (valores del  $C^{13}$  y  $O^{18}$  de los tres tipos de muestras) y bioquímicas (distribución y abundancia de alcanos entre  $C_{16}$  y  $C_{28}$  en general), permiten afirmar que éstas estructuras organosedimentarias se depositaron en un ambiente de transición, con gran influencia continental, como podrían ser los depósitos de cuencas de lagos, lagunares o de esteros, o cualquier ambiente costero de transición, en áreas superficiales (la predominancia de láminas micríticas son características de aguas superficiales y de temperaturas subtropicales), y con incursiones frecuentes o periódicas de pedernal en forma de gel que silificó en sitios de polimerización de materia orgánica derivada de la microbiota presente. Este modo de fosilización permitió la silificación de microorganismos asociados a estromatolitos, en condiciones reductoras y anóxicas, generadas por la gran cantidad de materia orgánica, la alta productividad, además de un probable circulación restringida que permitiera la conservación *Lagerstätten* observada en el pedernal de Huepac.

La fuente de sílice probablemente es de origen volcánico, a pesar de la presencia de diatomeas, la forma y dimensión de los bloques de pedernal y el tipo de contacto que tiene con las calizas sugiere una depósito masivo, por lo menos en tres periodos volcánicos activos.

La materia orgánica debió jugar un papel preponderante en los procesos de acreción de los estromatolitos, especialmente durante el atrapamiento de partículas sedimentarias más que en la precipitación de éstas. Las observaciones realizadas en el análogo reciente evidenciaron que la estructura de la matriz mineral tiene una gran coherencia interna debido a la gran cantidad de materia orgánica secretada extracelularmente, que además de servir como soporte y proveer sitios de unión al calcio, forma redes cristalinas donde se preserva de alteraciones diagenéticas a lo

largo del tiempo y de donde fue posible obtener algunos biomarcadores de la microbiota presente.

Los biomarcadores identificados en los estromatolitos de Huepac, demuestran que la preservación y protección de una buena cantidad de compuestos orgánicos durante la historia diagenética, conservando sus características primarias. Por tanto, se infiere que existió una asociación mineral con la materia orgánica antes de la fosilización, durante las etapas de depósito, como se observó en los travertinos de Viterbo. Además, la calidad de microfósiles preservados en el pedernal sugiere también que la materia orgánica alrededor de ciertos tipos de filamentos y colonias, secretada en forma de mucílago, pudo funcionar como un biofilme, probablemente también compuesto por fibras de polisacáridos o pequeños polímeros similares, que permitieron su preservación *in situ*, aunque no se puede precisar si el biofilme circundante de los microfósiles fue secretado mayoritariamente por las cianobacterias preservadas o por las colonias bacterianas que se encargan de la degradación de materia orgánica en ambientes reductores.

El análisis de biomarcadores para rocas fósiles y recientes provee una buena herramienta para la reconstrucción paleoambiental o ambiental. Sin embargo, es evidente que es un área que apenas comienza y es necesario formar un banco de datos de biomarcadores aislados de ambientes diferentes para tener un sistema de referencia para comparar aquéllos compuestos fósiles y recientes difíciles de identificar o interpretar porque se carece de datos suficientes que permitan deducir su fuente biológica.

# APÉNDICE I

## Escala del Tiempo Geológico \*

<b>Eon Fanerozoico</b> <b>( 544 Ma -Presente)</b>	<b>Era Cenozoica</b> <b>(65 Ma - Presente)</b>	<b>CUATERNARIO (1.8 - Presente)</b> Holoceno (11 000 - Presente) Pleistoceno (1.8 Ma - 11 000) <b>TERCIARIO ( 65 - 1.8 Ma)</b> Plioceno (5 - 1.8) Mioceno (23 - 5) Oligoceno (38 - 23) Eoceno (54 - 38) Paleoceno (65 - 54)
	<b>Era Mesozoica</b> <b>(245 - 65 Ma)</b>	Cretácico Superior- (110 - 65 Ma) Maastriquiano Campaniano, Santoniano, Turoniano, Cenomaniano Cretácico Inferior - (146-110 Ma) Aptiano-Albiano Jurásico (208 - 146 Ma) Triásico (245 - 208 Ma)
	<b>Era Paleozoica</b> <b>(544 - 245 Ma)</b>	<b>Pérmico (286 -245 Ma)</b> <b>Carbonífero (360 a 286 Ma)</b> <b>Devónico (410 - 360 Ma)</b> <b>Silúrico (440 - 410 Ma)</b> <b>Ordovícico (505-440 Ma)</b> <b>Cámbrico (544 - 505 Ma)</b>
<b>Precámbrico</b> <b>(4500 - 544 Ma)</b>	<b>Era Proterozoica</b> <b>(2500 - 544 Ma)</b>	<b>Neoproterozoico (900 - 544 Ma)</b> <b>Mesoproterozoico (1600 - 900 Ma)</b> <b>Paleoproterozoico (2500 - 1600 Ma)</b>
	<b>Arqueano (3800 - 2500 Ma)</b>	
	<b>Hadeano (4500 - 3800 Ma)</b>	

\* <http://www.ucmp.berkeley.edu/help/timeform.htm>

## APÉNDICE II

### Glosario de Términos

**Acíclicos:** Hidrocarburos alifáticos compuestos de moléculas en las que el carbono está unido en cadenas acíclicas (si están unidos en anillos se les denomina alicíclicos).

**Adsorción:** Capacidad de todas las sustancias sólidas de atraer a su superficie moléculas o gases en solución con las cuales entran en contacto.

**Alifáticos:** Compuestos orgánicos de cadena abierta y compuestos orgánicos cíclicos que semejan compuestos de cadena abierta. Excepto por la aparición ocasional de un grupo fenil ( $C_6H_5$ ) las porciones de hidrocarburos

**Aloquímico:** Abreviación de constituyente aloquímico que se refiere a todos aquellos materiales que se han formado por precipitación química o bioquímica dentro de la cuenca de depósito pero organizados en agregados discretos y que han sufrido algún cierto grado de transporte.

**Ambiente de depósito:** Características generales de un depósito donde se acumula material por diversos mecanismos, por aire, agua precipitación química evaporación, etc.

**Aragonita:** Mineral ortorómbico de carbonato de calcio cuya composición química es  $CaCO_3$ , pero difiere de la calcita en su dureza, en su gravedad específica y en su arreglo espacial respecto al grupo  $CO_3$  y en su coordinación con los nueve átomos de Oxígeno.

**Biostromas:** Estructura organo-sedimentaria estratiforme embebida en rocas de diferente litología y cuyo ancho mínimo es cien veces mayor o igual a cien veces su diámetro máximo.

**Bitumen:** Una de varias mezclas semisólidas de hidrocarburos que se obtienen como residuos de la destilación del petróleo o del gas. En Europa éste término se emplea únicamente como referencia a las sustancias de color negro o petrolíferas de color café oscuro o ámbar.

**Calcedonia:** Mineral silíceo de cuarzo criptocristalino con una microtextura compacta y fibrosa.

**Calcita:** Mineral que consiste de carbonato de calcio cristalizado en forma hexagonal.

**Caliptra:** Estructura biológica en forma de capucha o gancho cuya función es proteger.

**Caliza:** Roca sedimentaria de carbonato compuesta por más del 50 % del mineral carbonato de calcio ( $CaCO_3$ ).

**Calcita espática:** Mosaico de cristales mayores que la micrita formados como cementantes o por neomorfismo.

**Cementación:** Proceso de diagénesis química que incluye la precipitación de nuevos minerales dentro de los espacios de los poros y requiere la sobresaturación del fluido dentro de los poros respecto al mineral que precipita.

**Cianobacterias:** Procariontes unicelulares de eubacterias también conocidas como algas verde-azules o cianofitas.

**Clasto:** Constituyente individual, fragmento o grano formado por fragmentación de una roca preexistente.

**Conglomerado:** Roca sedimentaria de textura gruesa con clastos mayores a 2  $\mu m$ .

**Diagénesis:** Todos los cambios físicos, químicos y/o biológicos que ocurren en un sedimento después del enterramiento inicial y antes de la litificación de la roca. Se usa tanto para la diagénesis de materia orgánica como de carbonatos.

**Diatomeas:** Cualquier miembro unicelular y protista del filum Bacillariofitas algunos viviendo en colonias acuáticas y distinguidas por dos testas que consisten de dos valvas silíceas llamadas **frústulas**.

**Dolomita:** Roca sedimentaria de carbonato compuesta de más del 50% del mineral Carbonato de calcio-magnesio ( $\text{CaMg}[\text{CO}_3]_2$ ). Casi todas las dolomitas se producen por la recristalización de calizas preexistentes.

**Dasicladales:** Orden del filum Clorofita de algas calcáreas y abundantes en el Paleozoico.

**Endolítico(a):** Hábito de vivir dentro de las rocas.

**Espatita:** Cristales gruesos de  $\text{CaCO}_3$  que forman granos más grandes de 0.02 a 0.1 mm de diámetro y que rellenan los espacios porosos, generalmente debido a recristalización.

**Espora:** Estructura biológica microscópica que funciona como agente de reproducción y es capaz de desarrollarse en organismos maduros o activos. Algunas son estructuras de resistencia al calor o a la desecación.

**Esteres:** Compuestos orgánicos cuya fórmula general es  $\text{RCOOR}'$ . Reaccionan con agua para producir alcoholes y ácidos orgánicos e inorgánicos. Los ésteres derivados de ácidos carboxílicos son los más comunes.

**Euhedral:** Término descriptivo de la forma de los cristales de un mineral en el cual las caras cristalinas están presentes.

**Fábrica:** El arreglo de cristales en una roca en términos de su tamaño, forma y orientación cristalográfica.

**Facies:** Aspecto, apariencia y suma total de todas las características litológicas y biológicas de una dada unidad estratigráfica, depositada al mismo tiempo y en continuidad litológica.

**Fenestrado (da):** Un espacio abierto en la roca que puede estar completamente rellena por un cementante y generalmente mucho más grande que los intersticios soportados por los granos sedimentarios. Los espacios abiertos no tienen soporte en la infraestructura de los granos primarios que forman el sedimento.

**Formación:** Unidad fundamental y genética en la clasificación litoestratigráfica que se refiere a los productos de condiciones uniformemente alternadas que contiene rocas de un solo tipo litológico, repeticiones de dos o más tipos o bien, una heterogeneidad extrema de estratos que en sí misma constituye una forma de unidad que los separa de los estratos adyacentes.

**Glucocalix:** Capa de glucopolisacáridos que cubre la superficie celular exterior de ciertos organismos.

**Heterocisto:** Células alargadas de pared gruesa que sirven para protección y donde se realizan generalmente reacciones de fijación del nitrógeno atmosférico.

**Hidrocarburos:** Compuestos orgánicos formados por carbono e hidrógeno. Son los principales constituyentes del petróleo y del gas natural, su abundancia es mayor en plantas. Son insolubles en agua.

**Isopreno:** Hidrocarburo también conocido como 2-metil-1,3-butadieno. Muchas sustancias de origen biológico son pequeños múltiplos del  $\text{C}_5\text{H}_8$ . Moléculas como el colesterol y casi todos los terpenos tienen su esqueleto de carbono construido paso a paso por unidades de isopreno (la regla del isopreno).

**Isoprenoides:** Cualquier compuesto orgánico compuesto de dos o más unidades de isopreno (unidades de cinco átomos de carbono) en un determinado patrón. Los isoprenoides contienen de dos a miles de unidades de **isopreno** y tienen una amplia gama de funciones en los seres vivos, desde pigmentos y fragancias a vitaminas y precursores de hormonas sexuales.

**Kerógeno:** Material polimérico insoluble y de alto peso molecular formado por degradación de material biológico o por reacciones de condensación a altas temperaturas.

**Lámina:** La unidad más pequeña de estructura sedimentaria en forma de capas.

**Lípidos:** Una clase de biomoléculas insolubles en agua que se pueden extraer de las células por medio de solventes orgánicos como

**Litificación:** Proceso por medio del cual un sedimento se endurece convirtiéndose en roca sedimentaria.

**Litología:** La descripción sistemática de rocas en términos de composición y textura.

**Micrita:** Un precipitado de lodo calcáreo cuyos cristales son de 1 a 4  $\mu\text{m}$  de diámetro y formado dentro de la cuenca de depósito y que no muestra ninguna evidencia de transporte.

**Minerales detríticos:** Son minerales como el cuarzo y feldespato, que sobreviven a la erosión y son transportados al sitio de depósito como clastos.

**Minerales autigénicos:** Son minerales como la calcita, la halita y el yeso que se forman *in situ* dentro del ambiente de depósito en respuesta a procesos geoquímicos.

**Morfotipo:** Término usado en taxonomía para referirse a un organismo o estructura con una forma distinguible (o forma inducida ambientalmente) cuando la identificación taxonómica es incierta.

**Mucílago:** Material polimérico adhesivo de origen orgánico que protege a las células de la desecación.

**Mudstone:** Se refiere a la textura de depósito de carbonatos cuya matriz está soportada por lodo calcáreo (menos del 10% de granos); si tiene más del 10% de granos se denomina **wackstone**.

**Nucleación:** Es el proceso inicial de mineralización que involucra una matriz.

**Oncolito:** Estromatolito oblongo de laminación envolvente y no asociado al estrato sedimentario.

**Ostrácodos:** Clase perteneciente al filum Artropoda.

**Pedernal:** Roca sedimentaria silíceas con impurezas menores, dura, compacta y químicamente resistente.

**Peloide:** Un aloquímico formado por material criptocristalino o microcristalino independientemente de su tamaño y origen. Se le da este nombre a los granos compuestos por micrita o microesparita.

**Planctónicos(as):** hábito propio de muchos microorganismos de flotar en aguas superficiales.

**Pirita:** Mineral cuya composición es  $\text{FeS}_2$ .

**Porosidad:** La porción volumétrica de la roca no ocupada por granos, cristales o material cementante natural; también se entiende como la proporción de volumen hueco a volumen total.

**Pseudoparénquima:** Es un grupo de pseudotejido no especializado que puede ser compacto o extensivo.

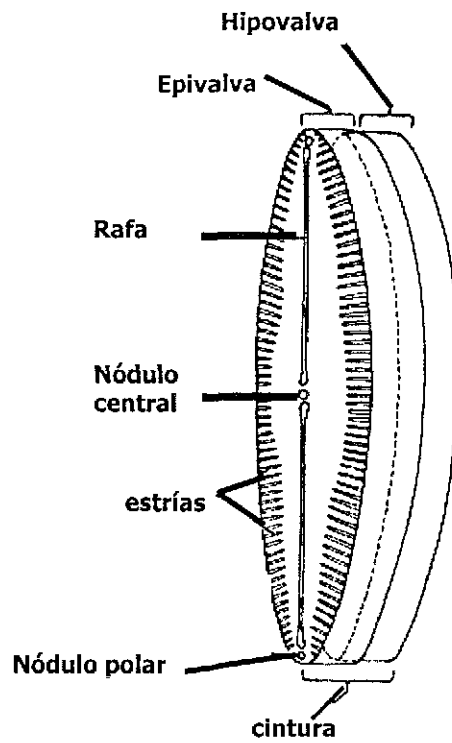
**Radial-fibroso(a):** Descriptivo de una fábrica de fibras cristalinas arregladas con sus ejes más largos radiando de un centro.

**Terpenos:** Los isoprenoides también se conocen como terpenos. Los más pequeños son aquellos que contienen 10 átomos de carbono y se denominan monoterpenos. Los terpenos que se incrementan por cada unidad de cinco carbonos se denominan sesquiterpenos, diterpenos, triterpenos y tetraterpenos respectivamente.

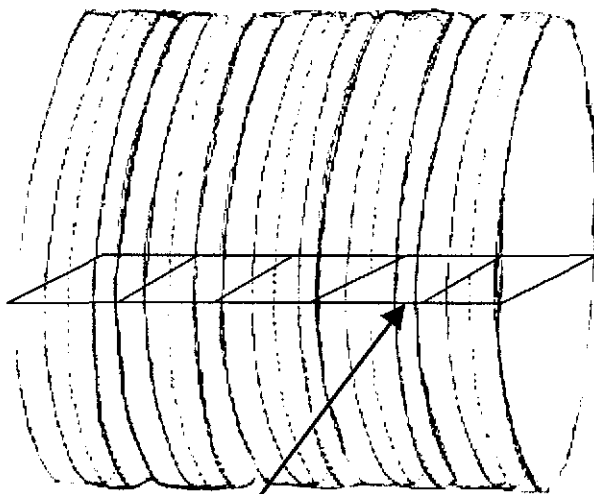
**Tricoma:** Término morfológico que se refiere a la forma filamentososa o forma de hebra (una sola hilera de células que forman el filamento exclusivo de cianobacterias).

# APENDICE III

## Planos Geométricos en las Diatomeas.

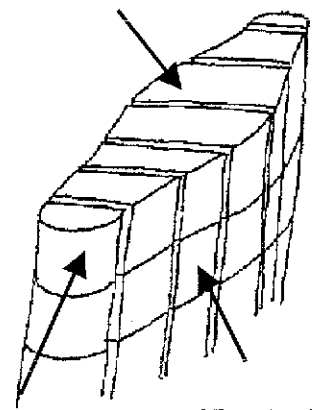


FALLA DE ORIGEN



Vista perivalvar

Vista Valvar



Vista Apical

Vista Perivalvar



# BIBLIOGRAFÍA

Allison, W. C. & Awramik, S. M., 1989, Organic-walled Microfossils from Earliest Cambrian or Latest Proterozoic Tindir Group Rocks, Northwest Canada., *Precambrian Res.* **43**: 253-294.

Amaya-Martinez, R. & M. M. C. Gonzalez., 1993, Las rocas volcánicas de la Formación Tarahumara y su relación con las secuencias vulcano sedimentarias en la porción centro-oriental del estado de Sonora. *Memorias del III Simposio de Geología de Sonora y Areas adyacentes, Sonora 93. Hermosillo, Sonora, México. 29-30 de Marzo de 1993. Instituto de Geología, UNAM y Departamento de Geología de la Universidad de Sonora. (Abstract).*

Arenas, C., Pardo, G. & Casanova, J., 1993, Bacterial stromatolites in lacustrine Miocene deposits of the Ebro Basin (Aragón, Spain)., *Boll. Soc. Paleont. Ital., Spec. Vol* **1**: 9-22.

Arp, G., Hofmann, J. & Reitner, J., 1998, Microbial Fabric Formation in Spring Mounds ("Microbialites") of Alkaline Salt Lakes in the Badain Jaran Sand Sea, PR China., *Palaio* **13**: 581-592.

Arp, G., Thiel, V., Reimer, A., Michaelis, W. & Reitner, J., 1999a, Biofilm exopolymers control in microbialite formation at thermal springs discharging into the alkaline Pyramid Lake, Nevada, USA., *Sedimentary Geol.* **126(1-4)**: 159-176.

Arp, G., Reimer, A. & Reitner, J., 1999b, Calcification in cyanobacterial biofilms of alkaline salt lakes., *European J. Phycol.* **34(4)**: 393-403.

Awramik, S. M., 1971, Precambrian columnar stromatolites diversity., *Science* **174**: 825-827.

Awramik, S.M., 1977, Paleobiology of Stromatolites, en: Ponnamperuma, C. (ed.), Chemical Evolution of the Early Precambrian, Academic Press, N.Y., 111-131.

Awramik, S.M., 1984, Ancient stromatolites and microbial mats, en: Cohen, Y., Castenholz, R.W. & Halvorson, H.O. (eds.), Microbial Mats: Stromatolites, New York, A. R., Liss Inc., 1-22.

Awramik, S. M., 1997, Archean and Proterozoic Lacustrine Stromatolites., *Facies* **36**: 195-284, Erlangen, Alemania.

Awramik, S. M., Margulis, L. & Barghoorn, E. S., 1976, Evolutionary processes in the formation of stromatolites, en: Walter, M. R. (ed.), Stromatolites, Developments in Sedimentology 20, Elsevier, Amsterdam, 149-162.

Barghoorn, E. S. & Schopf, J. W., 1966, Microorganisms three billion years old from the Precambrian of South Africa., *Science* **152**: 758-763.

Barron, J. A., 1993, The Paleobiology of Diatoms, en: Lipps, J. H. (ed.), Fossil Prokaryotes and Protists, Blackwell Sci. Publ., Boston, 155-167.

Bathurst, R. G. C., 1971, Carbonate Sediments and their Diagenesis, Developments in Sedimentology 12, Elsevier, Amsterdam.

Beraldi-Campesi, H. B., Chacón Baca, E. & S. R. Cevallos-Ferriz., 1997, Microfossils of an Upper Cretaceous (Campanian) vulcano-sedimentary sequence in Sonora, México., *American Journal of Botany* **84**: 6 (Abstract).

Beraldi-Campesi, H. B., Tetrahedrum and other diatoms (en preparación).

Boon, J.J., Hines, H., Burlingame, A. L., Rupstra, W. I. C., De Leeuw, J.W., Edmunds, K. E. & Eglinton, G., 1983, Organic geochemical studies of Solar Lake laminated cyanobacterial mats, en: Bjroy, M., et al., (eds.), Advances in Organic Geochemistry, 1981, N. Y., Wiley, 201-227.

- Boon, J. J. & De Leeuw, J. W., 1987, Organic geochemical aspects of cyanobacterial mats, en: Fay, P. & Baalen van, C. (eds.), *The Cyanobacteria*, Elsevier Sci. Publ., 471-491.
- Böhm, F. & Brachert, T. C. 1993, Deep-water stromatolites and *Frutexites* Maslov from the Early and Middle Jurassic of S-Germany and Austria., *Facies* **28**: 145-168.
- Borowitzka, M. A., 1989, Carbonate Calcification in algae. Initiation and control., en: Mann, S., Webb, J. & Williams, R. J. P. (eds.), *Biom mineralization*, Verlag-Chemie, Weinheim, 63-94.
- Brading, M. G., Jass, J. & Lappin-Scott, H. M., 1995, Dynamics of bacterial biofilm formation, en: Lappin-Scott, H. M. & Costerton, J. W. (eds.), *Microbial biofilms*, Cambridge University Press, Cambridge, 43-63.
- Brassell, S. C., Wardroper, A. M. K., Thomson, I. D., Maxwell, J. R. & Eglinton, G., 1981, Specific acyclic isoprenoids as biological markers of methanogenic bacteria in marine sediments., *Nature* **290**: 693-696.
- Brassell, S. C., Lewis, C. A., De Leeuw, J. W., de Lange, F. & Sinninghe, D. J. S., 1986, Isoprenoid thiophenes: Novel diagenetic products in sediments., *Nature* **320**: 160-162.
- Brewer, P. G. & Goldmann, E., 1976, Alkalinity changes generated by phytoplankton growth., *Limnol. Oceanogr.* **21**: 108-117.
- Brook, T. D., 1976, Environmental microbiology of living stromatolites, en: Walter, M. R. (ed.), *Stromatolites*, Developments in Sedimentology 20, Elsevier, Amsterdam, 141-161.
- Buick, R., 1990, Microfossil recognition in Archean rocks: An appraisal of spheroids and filaments from 3500 M. Y. old-chert barite unit at North Pole, Western Australia., *Palaaios* **5**: 441-459.
- Burne, R. V. & Moore, L. S., 1987, Microbialites: Organosedimentary deposits of benthic microbial communities., *Palaaios* **2**: 241-254.
- Byerly, G. R., Lowe, D. R. & Walsh, M. M., 1986, Stromatolites from the 3300-3500 Myr Swaziland Supergroup, Barbeton Mountain Land, South Africa., *Nature* **319**: 489-491.
- Canfield, E. D. & Raiswell, R., 1991, Pyrite Formation and Fossil Preservation, en: Allison, A. P. & Briggs, E. G. D. (eds.), *Releasing the Data Locked in the Fossil Record*, Topics in Geobiology 9, Plenum Press, N. Y., 338-391.
- Caudwell, Ch., 1987, Étude expérimentale de la formation de micrite et de sparite dans les stromatolites d'eau douce a *Rivularia*, *Bull. Soc. Geol. France* **8(3/2)**: 299-306.
- Cevallos-Ferriz, S. R. & Ricalde-Moreno, O., 1995, Palmeras Fósiles del Norte de México., *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Botánica* **66(1)**: 37-106.
- Chacón-Baca, E., H. B. Beraldi-Campesi., S. M. Awramik. & Cevallos-Ferriz, S. R., Phanerozoic Stromatolites and their associated chert from the Tarahumara Formation (en preparación).
- Chacón-Baca, E. & Cevallos-Ferriz., 1995, Microbial Sediments and their biological contents of the Tarahumara Formation, Sonora, México., *American Journal of Botany* **84(6)** (Abstract)
- Chafetz, H. S. & Folk, R. L., 1984, Travertines: Depositional morphology and the bacterially constructed constituents., *J. Sedimentary Petrology* **54**: 289-316.
- Chafetz, H. S., Rush, P. F. & Utech, N. M., 1991, Microenvironmental controls on mineralogy and habit of CaCO<sub>3</sub> precipitates: An example from an active travertine system., *Sedimentology* **38**: 107-126.
- Chafetz, H.S. & C. Buczynski, C., 1992, Bacterially induced lithifications of Microbial Mats., *Palaaios* **7**: 277-293.

Chalansonnet, S., Largeau, C., Casadevall, E., Berkaloff, C., Peniguel, G. & Couderc, R., 1988, Cyanobacterial resistant biopolymers. Geochemical implications of the properties of *Schizothrix sp.* resistant material., en: Mattavelli, L. & Novelli, L. (eds.), Advances in Organic Geochemistry 1987, Pergamon Press, Oxford, *Organic Geochem* **13**: 1003-1010.

Cidu, R., Fantani, L. & Zuddas, P., 1990, The travertine deposit at Funtona Maore., *Chemical Geology* **84**: 198-200.

Cloud, P., 1976, Beginnings of Biosphere evolution and their biogeochemical consequences., *Paleobiology* **2**: 351-387.

Costerton, J. W., Lewandowsky, Z., Caldwell, D. E., Korber, D. R. & Lappin-Scott, H. M., 1995, Microbial biofilms., *Ann. Rev. Microbiol.* **49**: 711-746.

Dabrio, C. J., Esteban M & Martín, J. M., 1981, The coral Ref. of Nijar, Messinian (uppermost Miocene), Almeria Province, SE Spain., *J. Sed. Petrol.* **51**: 147-171.

Darnell, J., Lodish, H. & Baltimore, D., 1986, Molecular Cell Biology, Sci. Am. Books, 1189.

Decho, A. W., 1990, Microbial exopolymer secretions in ocean environments: Their role in food webs and marine processes., *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **28**: 73-153.

Degens, E. T., 1979, Why do organisms calcify?., *Chem. Geol* **25**: 257-269.

Degens, E. T., 1989, Perspectives in Biogeochemistry, Springer-Verlag, Berlin, 423.

De Leeuw, D., & Largeau, C., 1993, Review of Macromolecular Organic Compounds that comprise Living Organisms and Their Role in Kerogen, Coal and Petroleum Formation, en: Engel, M. H. & Macko, S.A. (eds.), Organic Geochemistry, Plenum Press, N.Y., 23-72.

Dill, R. F., Kendall, C.G.S.C., & Shinn, E. A., 1986, Giant subtidal stromatolites forming in normal salinity water., *Nature* **324**: 55-58.

Dill, R.F., 1991, Subtidal stromatolites, ooides and crust-lime muds at the Great Bahama Bank margin: SEPM (Soc.Sed. Geology), *Special Public.* **46**: 147-171.

Dravis, J., 1983, Hardened Subtidal Stromatolites, Bahamas., *Science* **219**: 385-386.

Dunlop, J.S.R., Muir, M.D., Milne V.A. & Groves, D.I., 1978, A new microfossil assemblage from the Archean of Western Australia., *Nature* **274**: 676-678.

Eglinton, G. & Hamilton, R. J., 1967, Leaf epicuticular waxes., *Science* **156**: 1322-1335.

Eglinton, G. & Murphy, M. T. J., 1969, Organic Geochemistry, Springer-Verlag, New York.

Emeis, K. C., Richnow, H. H. & Kempe, S., 1987, Travertine formation in Plitvice National Park, Yugoslavia. Chemical versus biological control., *Sedimentology* **34**: 595-609.

Farrimond, P. & Telnaes, N., 1996, Three series of rearranged hopanes in Toarcian sediments (North Italy)., *Org. Geochem.* **25**: 165-177.

Feldmann, M., 1995, Controls on stromatolite formation: A comparative study of modern stromatolites from the Bahamas with Messinian examples from southeast Spain, PhD thesis., ETH Zürich, 128.

Feldmann, M. & McKenzie, J. A., 1998, Stromatolite-Thrombolite Associations in a Modern Environment, Lee Stocking Islands, Bahamas., *Palaios* **13**: 201-212.

Fogel, M. L. & Cifuentes, A. L., 1993, Isotope Fractionation during Primary Production, en: Engel, M. H. & Macko, S. A. (eds.), Organic Geochemistry, Plenum Press, N.Y., 73-99.

- Folk, R. W., 1993, SEM Imaging of bacteria and nanobacteria in carbonate sediments and rocks., *J. Sed. Petrol.* **63**: 990-1000.
- Fortin, D., Ferris, F. G., & Beveridge, T. J., 1997, Surface-mediated mineral development by bacteria., *Rev. Mineral.* **35**: 161-180.
- Garret, P., 1970, Phanerozoic stromatolites: non-competitive ecology restriction by grazing and burrowing animals., *Science* **169**: 171-173.
- Garside, J., 1982, Nucleation, en: Nancollas, G. H. (ed.), Biological mineralization and demineralization, Springer-Verlag, Berlin, 23-35.
- Gebelein, C., 1969, Distribution, morphology and accretion rate of Recent subtidal algal stromatolites, Bermudas., *J. Sediment. Petrology* **39**: 49-69.
- Gebelein, C.D., 1974, Biologic control of stromatolites microstructure: Implications for Precambrian time stratigraphy., *Am. J. Sci.* **274**: 575-598.
- Gebelein, C. D., 1976, Open Marine Subtidal and Intertidal Stromatolites (Florida, The Bahamas and Bermuda), en: Walter, M. R. (ed.), Stromatolites, Developments in Sedimentology 20, Elsevier, Amsterdam, 381-388.
- Gebelein, C.D. & Hoffman, P., 1973, Algal origin of dolomite laminations in stromatolitic limestones., *J. Sed. Petrol.* **43**: 603-613.
- Geitler, L., 1932, Cyanophyceae: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, v. 14, 2nd ed., Költz Sci. Books (Reprint 1985), Königstein, 1196.
- Gelpi, E., Schneider, H., Mann, J. & Oró, J., 1970, Hydrocarbons of geochemical significance in microscopic algae., *Phytochemistry* **9**: 603-612.
- Gemerden van, H., 1993, Microbial mats: a joint venture., *Marine Geology* **113**: 3-25.
- Gersonde, R. & Harwood, D. M., 1990, Lower Cretaceous Diatoms from ODP Leg 113 Site 693 (Weddell Sea). Part 1: vegetative Cells., en: Barker, P. F. (ed.), Proceedings of the Ocean Drilling Program, College Station, Texas.
- Ginsburg, R. N., Hardie, L. A., Bricker, O. P., Garret, P. & Wanless, H. R., 1977, Exposure index: a quantitative approach to defining position within the tidal zone; en: Hardie, L.A. (ed.), Sedimentation on the modern Carbonate Tidal Flats of Northwest Andros Island, Bahamas: Baltimore, Johns Hopkins University Press, 7-11.
- Golubic, S., 1973, The relationship between blue-green algae and carbonate deposits, en: Carr, N. & Whitton, B. A. (eds.), The Biology of the Blue-Green Algae, Blackwell Sci. Publ., Oxford, 434-472.
- Golubic, S., 1976, Organisms that built stromatolites, en: Walter, M. R. (ed.), Stromatolites, Developments in Sedimentology 20, Elsevier, Amsterdam, 113-126.
- Golubic, S., 1983, Stromatolites, Fossil and Recent: A case history, en: Westbroek P. & De Jong, E. W. (eds.), Biomining and Biological Metal Accumulation, Biological and Geological Perspectives, Dordrecht, Holland/ Boston USA/ London, England, D. Reidel Publ. Comp., 313-326.
- Golubic, S., 1991, Modern Stromatolites: a Review., en: Riding, R. (ed.), Calcareous Algae and Stromatolites, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 21-51.
- Golubic, S., 1994, The continuing importance of Cyanobacteria., en: Bengtson, S. (ed.), Early Life on Earth, Nobel Symposium 84, Columbia University Press, N. Y., 245-258.

- Grotzinger, J. P., 1990, Geochemical model for Proterozoic stromatolite decline., *Am. J. Sci.* **290-A**: 80-103.
- Grotzinger, J. P., 1994, Trends in Precambrian carbonate sediments and their implications to understand evolution, en: Bengtson, S. (ed.), *Early Life on Earth*, Nobel Symposium 84, Columbia University Press, N. Y., 245-258.
- Grotzinger, J. P. & Knoll, A. H., 1995, Anomalous carbonate precipitates: Is the Precambrian the key to the Permian?., *Palaios* **10**: 578-596.
- Grotzinger, J. P. & Rothman, D.H., 1996, An abiotic model for stromatolite morphogenesis., *Nature* **383**: 423-425.
- Harwood, D. M. & Gersonde, R., 1990, Lower Cretaceous Diatoms from ODP Leg 113 Site 693 (Weddell Sea). Part2: Resting Spores, Chrysophycean Cysts, an Endoskeleton Dinoflagellate, and Notes on the Origin of Diatoms, en: Barker, P. F. (ed.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, Vol. 113, 403-425.
- Harwood D. M. & V. A. Nikolaev, 1995, Cretaceous Diatoms: Morphology, Taxonomy, Biostratigraphy, en: Blome, et al., (eds.), *Siliceous Microfossils*, Paleontological Society, Short Courses in Paleontology 8,1-26.
- Hedges, J. I. & Pahl, F. G., 1993, Early Diagenesis: Consequences for Applications of Molecular Biomarkers, en: Engel, M. H. & Macko, S. A. (eds.), *Organic Geochemistry*, Plenum Press, N.Y., 237-254.
- Hefter, J., Thiel, V., Jenisch, A. Galling, U., Kempe, S. & Michaelis, W., 1993, Biomarkers indicators for microbial contribution to recent and late Jurassic carbonate deposits., *Facies* **29**: 93-106.
- Hernández-Castillo, G. & Cevallos-Ferriz, S. R., 1999, Reproductive and vegetative organs with affinities to *Haloragaceae* from the Upper Cretaceous Huepac Chert locality of Sonora, México., *American Journal of Botany* **86(12)**: 1717-1734.
- Hoffman, P., 1976b, Stromatolite morphogenesis in Shark Bay, Western Australia, en: Walter, M. R. (ed.), *Stromatolites*, *Developments in Sedimentology* 20, Elsevier, Amsterdam, 261-272.
- Hoffman, P., 1976a, Environmental diversity of Middle Precambrian Stromatolites, en: Walter, M. R. (ed.), *Stromatolites*, *Developments in Sedimentology* 20, Elsevier, Amsterdam, 599-611.
- Horodoksky, R. J., Bloeser, B. & Vonder Haar, S., 1977, Laminated algal mats from the coastal lagoon, Laguna Mormona, Baja California, Mexico., *J. Sedimentary Petrology* **47**: 680-696.
- Irion, G. & Müller, G., 1968, Mineralogy, petrology, and chemical composition of some calcareous tufa from the Schwäbische Alb, Germany., en: Müller, G. & Friedman, G. M. (eds.), *Recent developments in carbonate sedimentology in Central Europe*, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 157-171.
- Jackson, L. L. & Blomquist, G. J., 1976, Insect waxes, en: Kolattukudy, P. E. (ed.), *Chemistry and biochemistry of natural waxes*, Elsevier, Amsterdam, 201-229.
- Jacques-Ayala, C., B. García, J. C. Dejong, N. M. Grajales, M. M. López, and P. Layer. 1983. Age constraints for Cretaceous early-Tertiary thrusting and folding, northwestern Sonora, Hermosillo, Sonora. *Memorias del III Simposio de Geología de Sonora y Areas adyacentes, Sonora 93. Hermosillo, Sonora, México. 29-30 de Marzo de 1993. Instituto de Geología, UNAM y Departamento de Geología de la Universidad de Sonora. (Abstract).*
- James, N. P., & R. N. Ginsburg., 1979, The seaward margin of Belize Barrier and atoll reefs., *Spec. Publ. Assoc. Sedimentol.* **3**: 191.
- Jones, B., Renaut, R. W. & Rosen, M., 2000, Trigonal dendritic calcite crystals forming from hot spring waters at Waikite, North Island, New Zealand., *J. Sed. Res.* **70**: 586-603.

- Jones, B., Renaut, R.W., & Rosen, M. R., 2001, Stromatolites forming in Acidic Hot-springs waters, North Island, New Zealand., *Palaios* **5**: 450-475.
- Kalkowsky, E., 1908, Oolith und Stromatolith im norddeutschen Buntsandstein., *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* **60**: 68-125.
- Kempe, S., 1990, Alkalinity: The link between anaerobic basins and shallow water carbonates., *Naturwissenschaften* **77**: 426-427.
- Kempe, S., & J. Kazmierczak., 1990, Calcium Carbonate supersaturation and the formation of in situ calcified mats, en: Ittekkot, V. A., Kempe, S., Michaelis, W. & Spitzzy, A. (eds.), *Facets of Modern Biogeochemistry*, Festschrift for E. T. Degens on occasion of his 60<sup>th</sup> birthday, Springer-Verlag, Berlin, 255-278.
- Keniig, F., Sinninghe-Damste, J. S., Kock-Van Dalen, A. C., Rupstra-Crupstra, W. I. C., Huc, A. Y. & De Leeuw, J. W., 1995, Occurrence and origin of mono- di-, and trimethylalkanes in modern and Holocene cyanobacterial mats from Abu Dhabi, United Arab emirates., *Geochim. Cosmochim. Acta* **59**: 2999-3015.
- Keupp, H. & Arp, G., 1990, Aphotische Stromatolithe aus dem süddeutschen Jura (Lias, Dogger)., *Berliner Geowiss. Abh., A* **124**: 3-33.
- Klok, J., Cox, H. C., Bracis, M., De Leeuw, J. M. & Schenck, P. A., 1984b, Carbohydrates in recent marine sediments. I Origin and Significance of the oxy- and O-methyl-monosaccharides., *Org. Geochem.* **7**: 73-84.
- Knauth, L. P., 1979, A model for the origin of chert in limestone., *Geology* **7**: 274-277.
- Knoll, A. H., 1985, Exceptional preservation of photosynthetic organisms in silicified carbonates and silicified peats., *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **311**: 111-122.
- Knoll, A. H. & Golubic, S., 1979, Anatomy and taphonomy of a Precambrian algal stromatolite., *Precambrian Res.* **10**: 115-151.
- Knoll, A. H. & J. Bauld, 1989, The evolution of ecological tolerance in prokaryotes., *Trans. Roy. Soc. Edim. Earth Sci.* **80**: 209-223.
- Knoll, A. H., Swett, K. & Mark, J., 1991, Paleobiology of a Neoproterozoic Tidal Flat/Lagoonal Complex: The Draken Conglomerate Formation, Spitsbergen., *J. Paleont.* **64(4)**: 531-570.
- Knoll, A. H., Fairchild, I. J. & Swett, K., 1993, Calcified Microbes in Neoproterozoic carbonates: Implications for our understanding of the Proterozoic/Cambrian transition., *Palaios* **8**: 512-525.
- Knoll, A. H. & Semikhatov, M. A., 1998, The Genesis and Time Distribution of two Distinctive Proterozoic Stromatolites Microstructures., *Palaios* **13**: 408-422.
- Krylov, I. N., 1976, Approaches to the Classification of Stromatolites, en: Walter, M. R. (ed.), *Stromatolites*, Developments in Sedimentology 20, Elsevier, Amsterdam, 31-43.
- Krumbein, W. E., 1979, Calcification by bacteria and algae, en: *Biogeochemical Cycling of Mineral-forming elements*, en: Trudinger, P.A. & Swaine, D. J. (eds.), Elsevier, Amsterdam, 47-68.
- Krumbein, W. E., 1983, Stromatolites. The challenge of a term in space and time., *Precambrian Res* **20**: 493-531.
- Krumbein, W. E., & Cohen, Y., 1977, Primary production, mat formation and lithification chances of oxygenic and facultative anoxygenic cyanophytes (cyanobacteria), en: Flügel, P (ed.), *Fossil Algae*, Springer-Verlag, Berlin, p. 37-56.
- Krumbein, W. E., Cohen, Y. & Shilo, M., 1977, Solar Lake (Sinai) 4. Stromatolitic cyanobacteria mats., *Limnol Oceanogr* **22**: 635-656.

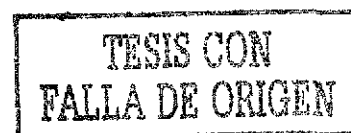
- Kvenvolden, K. & Hodgson, G. W., 1969, Evidence for porphyrins in Early Precambrian Swaziland System sediments., *Geochim. Cosmochim. Acta* **33**: 1195-1202.
- Land, L. S., & C. H. Moore., 1980, Lithification, micritization and syndeositional diagenesis of biolithites on the Jamaican Island slope., *J. Sed. Petrol.* **50**: 357-370.
- Leo, R. F. & E. S. Barghoorn., 1976, Silicification of wood., *Bot. Mus. Leaflets Harvard Univ.* **25**: 1-46.
- Libes, S. M., 1992, Marine Biogeochemistry, Wiley & Sons, Inc., N.Y., 734 p.
- Lipps, J. H., (ed.), 1993, Fossil Prokaryotes and Protists, Blackwell Sci. Publ., Boston, 155-167.
- Little, B. J., Wagner, P. A., & Lewandowski, Z., 1997, Spatial relationships between bacteria and mineral surfaces., *Rev. Mineral.* **35**: 123-159.
- Logan, B. W., 1961, Cryptozoan and associated stromatolites from the Recent, Shark Bay, Western Australia., *J. Geology* **72**:517-617.
- Logan, B.W., R. Rezak, R. N. Gisburg., 1964, Classification and environmental significance of algal stromatolites., *J. Geology* **72**: 68-83.
- Lowe, D. R., 1980, Stromatolites 3,400 MYR-old from the Archean of Western Australia., *Nature* **284**: 441-443.
- Lowe, D. R., 1994, Abiological origin of described stromatolites older than 3.2 Ga., *Geology* **22**:387-390.
- Lowestam, H. A., 1981, Minerals formed by organisms., *Science* **211**: 1126-1131.
- Mann, S., 1986, Biomineralization in lower plants and animals- Chemical Perspectives., en: Leadbeater, B. S. C. & Riding, R. (eds.), Biomineralization in lower plants and animals, Syst. Assoc. Spec. Vol. **30**: 39-54.
- Mann, S., 1988, Molecular recognition in biomineralization., *Nature* **332**: 119-124.
- McDowell, F. W., Roldan-Quintana, J. & Connelly, J., 2001, Duration of Late Cretaceous-early Tertiary magmatism in east-central Sonora, México., *Geol. Soc. Am. Bull.* **113(4)**: 521-531.
- McKenzie, J. A., 1981, Holocene dolomitization of calcium carbonate sediments from coastal sabkhas of Abu Dhabi, UAE: a stable isotope study., *J. Geol.* **89**: 185-198.
- Mendelson, C. V. & Schopf, J. W., 1992, Proterozoic and selected Early Cambrian microfossils and micorfossils-like objects, en: Schopf, J. W. & C. Klein (eds.), The Proterozoic Biosphere: A Multidisciplinary Study, Cambridge, University Press, Cambridge, 865-951.
- Merz, M. U. E., 1992, The Biology of Carbonate Precipitation by Cyanobacteria., *Facies* **26**: 81-102.
- Merz, M. P., 1997, Facies Anlysis in Upper Jurassic Stromatolites: Supported by palynological and Stable Isotopic Data., *Facies* **36**: 242-245.
- Michaelis, W., & Albrech, P., 1979., Molecular fossils in kerogen., *Naturwissenschaften* **66**: 420-422.
- Michaelis, W., Mycke, B. & Richnow, H. H., 1986, Organic chemical indicators for reconstruction of Angola Basin Sedimentation Process., *Mitt-Geol-Palaontol. Inst, Univ. Hamburg* **60**: 90-113.
- Mincley, W. L., 1962, Studies of the ecology of a spring stream-Doe Run, Meade County, Kentucky, USA, Atomic Energy Comm. Rept. Contract AT (40-1)-2595, Lousville University, 374.
- Moldowan, J. M., & Albrecht, P., 1979, Molecular fossils of archeobacteria in kerogen., *Naturwissenschaften* **66**: 420-422.,

- Monty, C. V. L., 1967, Distribution and structure of Recent stromatolitic algal mats, Eastern Andros Islands, Bahamas., *Ann. Soc. Geol. Belg.* **90**: 1966-1967.
- Monty, C. V. L., 1973, Precambrian background and Phanerozoic history of stromatolitic communities, an Overview., *Ann. Soc. Geol. Belg.* **96**: 585-624.
- Monty, C. V. L., 1977, Evolving concepts on the nature and the ecological significance of stromatolites. en: Flügel, E. (ed.), *Fossil Algae*, Springer-Verlag, Heidelberg, 15-35.
- Monty, C. L. V. & Hardie, L. A., 1976, The geological significance of the freshwater blue-green algal calcareous marsh., en: Walter, M. R. (ed.), *Stromatolites*, Developments in Sedimentology 20, Elsevier, Amsterdam, 447-478.
- Muir, M. D. & Grant, P. R., 1976, Micropaleontological evidence from the Overwacht Group, South Africa, en: Windley, B. F. (ed.), *The Early History of the Earth*, Wiley Inc., London, 595-603.
- Obenlünenscholss, J., 1991, Biologie und Ökologie von drei rezenten Süßwasser-Rivularien (Cyanobakterien)-Übertragbarkeit artspezifischer Verkalkungsstrukturen auf fossile Formen., *Göttinger Arb. Geol. Paläont.* **50**: 86.
- Ourisson, G., 1994, Biomarkers in the Proterozoic record, en: Bengtson, (ed.), *Early Life on Earth*, Nobel Symposium 84, Columbia University Press, N. Y., 259-269.
- Ourisson, G., Albrecht, P. & Rohmer, M., 1982, Predictive microbial biochemistry: from molecular fossils to procaryotic membranes., *Trends Biochem. Sci.* **148**: 77-79.
- Ourisson, G., Rohmer, M. & Albrecht, P., 1987, Prokaryotic hopanoids and other polyterpenoid sterol surrogates., *Ann. Rev. Microbiol.* **41**: 301-333.
- Park, R., 1976, A note on the significance of laminations in stromatolites., *Sedimentology* **23**: 379-393.
- Pentecost, A., 1978, Calcification and Photosynthesis in *Coralina officinalis*., *Phycol. J.*, **13**: 383-390.
- Pentecost, A., 1978, Blue-green algae and freshwater deposits., *Proc. R. Soc. London. B*, **200**: 43-61.
- Pentecost, A., 1995, The microbial ecology of some Italian hot-spring travertines., *Microbios* **81**: 45-58.
- Pentecost, A., 1995b, The Quaternary travertine deposits of Europe and Asia Minor., *Quaternary Science Reviews* **14**: 1005-1028.
- Pentecost, A. & Riding, R., 1986, Calcification in Cyanobacteria., en: Leadbeater, B.S.C. & Riding, R. (eds), *Biomineralization in lower Plants and Animals*, Syst. Assoc. Spec. Publ 30, 73-90.
- Pentecost, A. & Terry, C., 1988, Inability to demonstrate calcite precipitation by bacterial isolates from travertines., *Geomicrobiol. J.* **6**: 185-194.
- Peters, K. E. & J. M. Moldowan, 1993, *The Biomarkers Guide*, Prentice Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- Pflug, H. D., 1972, Zur Fauna der Nama-Schichten in Südwest-Afrika III: Erniettomorpha, Bau und Systematik., *Pälaeontographica Abt. A* **139**: 134-170.
- Playford, P. K., A. E. Cockbain., E. C. Druce, J. L. Wray., 1976, Devonian stromatolites from the Canning Basin, Western Australia, en: Walter, M. R. (ed.), *Stromatolites*, Developments in Sedimentology 20, Elsevier, Amsterdam, 543-563.
- Pratt, B. R., 1992, Stromatolite decline - A reconsideration., *Geology* **10**: 512-515.
- Pratt, L. M., Comer, J. B. & Brassell, S. C., 1992, *Geochemistry of Organic Matter in Sediments and Sedimentary Rocks*, SEPM Short Course 27, Tulsa, Oklahoma.





- Reid, R. P. & Browne, K. M., 1991, Intertidal stromatolites in a fringing Holocene reef complex, Bahamas., *Geology* **19**: 15-18.
- Reitner, J., 1993a, Modern cryptic microbialites/metazoan facies from Lizard Island (Great Barrier Reef, Australia). Formation and concepts., *Facies* **29**: 3-40.
- Reitner, J., 1993b, Microbialites and associated benthic community of cryptic environments of fringing and barrier reefs of the Lizard Island Section (Great Barrier Reef, Australia), en: Flugel, E. (ed.), Evolution of Reefs, A German Priority Research Program, Topics and Results, Erlangen.
- Reitner, J., P. Gautret & F. Neuweiler, 1996, Microfabric, Histology and Biogeochemistry of Modern Zones of Automicrite Production, *30<sup>th</sup> International Geological Congress*, Beijing, Vol. **2**: 144 (*Abstract*).
- Riding, R., 1991, Classification of microbial carbonates in Phanerozoic reefs, en: Riding, R. (ed.), Calcareous Algae and Stromatolites, Springer-Verlag, Berlin, 1-51.
- Riding, R., Braga, J. C. & Martin, J. M., 1991, Oolite stromatolites and thrombolites Miocene, Spain: Analogues of Recent giant Bahamian examples., *Sedimentary Geology* **71**: 121-127.
- Robinson, N. & Eglinton, G., 1990, Lipid chemistry of Icelandic hot springs microbial mats., *Organic Geochemistry* **15**: 291-298.
- Roldan-Quintana, 1993. Nuevos datos sobre la Geología de la Hoja Dura en Sonora centro-oriental. *Memorias del III Simposio de Geología de Sonora y Areas adyacentes, Sonora 93. Hermosillo, Sonora, México, 29-30 de Marzo de 1993. Instituto de Geología, UNAM y Departamento de Geología de la Universidad de Sonora. (Abstract)*.
- Rothpletz, A., 1896, Über die Flysh-Fucoiden und einige andere fossil Algen, sowie über liasische Diatomeen führende Hornschwämme., *Z. Dt. Geol. Ges.* **48**: 854-914.
- Round, F. E., Crawford, R. M. & Mann, D. G., 1990, The Diatoms., Cambridge University Press, Cambridge, 988.
- Schildowsky, M., 1993, The initiation of Biological Processes on Earth., en: Engel, M. H. & Macko, S. A. (eds.), Organic Geochemistry, Plenum Press, N.Y., 639-655.
- Schildowsky, M., Golubic, S., Kimberley, M. M., McKirdy, D. M. & Trudinger, P.A. (eds.), 1992, Early Organic Evolution, Springer-Verlag, Berlin, 861.
- Scholle, P. A., 1978, A Color Illustrated Guide to Carbonate Rock Constituents, Textures, Cements and Porosities, Tulsa AAPG Memoir **27**:241.
- Schopf, J.W., 1968, Microflora of the Bitter Springs Formation, Late Precambrian, Central Australia., *J. Paleontology* **42**: 651-668.
- Schopf, J. W. (ed.), 1983, The Earth's Earliest Biosphere, Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Schopf, J.W. & Klein, C., 1992, (eds.), The Proterozoic Biosphere: A Multidisciplinary Study, Cambridge University Press, Cambridge.
- Schopf, J.W., 1993, Microfossils of the Early Archean Apex Chert: New evidence of the antiquity of life., *Science* **260**: 640-646.
- Schopf, J. W., 1994, The oldest known records of Life: early Archean stromatolites, microfossils and organic matter, en: Bengtson, S. (ed.), Early Life on Earth, Nobel Symposium 84, Columbia University Press, N. Y., 193-207.
- Seifert, W. K., Moldowan, J. M. & Demaison, G. J., 1984, Source correlation of biodegraded oils., *Organic Geochemistry* **6**: 633-643.



- Seilacher, A., 1967, Bathymetry of trace fossils., *Marine Geology* **5**: 413-428.
- Semikhatov, M.A., Gebelein, C. D., Cloud, P., Awramik, S. M. & Benmore, W. C., 1979, Stromatolites morphogenesis-progress and problems., *Can. J. Earth Sci.* **16**: 992-1015.
- Serebryakov, S. N. & Semikhatov, M. A., 1974, Riphean and Recent stromatolites: A comparison., *Am. J. Sci.* **74**: 556-574.
- Shiea, J., Brassell, S. C. & Ward, D. M., 1990, Mid-chain branched mono and dimethyl alkane in hot spring cyanobacterial mats: A direct biogenic source for branched alkanes in ancient sediments., *Org. Geochem* **15**: 223-231.
- Slaughter, M. & Hill, R. J., 1991, The influence of organic matter in organogenic dolomitization., *J. Sed. Petrol.* **61**: 296-303.
- Southgate, P.N., 1989, Relationship between cyclicity and stromatolite form in the Late Proterozoic Bitter Springs Formation, Australia., *Sedimentology* **36**: 323-339.
- Strother, P. K., Knoll, H. A. & Barghoorn, E. S., 1983, Microorganisms from the Late Precambrian Narssarsuk Formation, north-western Greenland., *Palaontology* **26**: 1-32.
- Stumm, W. 1992, Chemistry of the solid-water interface, Wiley, N.Y., 428.
- Summons, R. E., 1993, Biogeochemical Cycles: A Review of Fundamental Aspects of Organic Matter Formation, Preservation and Composition, en: Engel, M. H. & Macko, S. A. (eds.), Organic Geochemistry, Plenum Press, N. Y, 3-19.
- Summons, R. E. & Powell, T. G., 1986, *Chlorobiaceae* in Paleozoic Seas revealed by biological markers, isotopes and geology., *Nature* **319**: 763-765.
- Summons, R. E. & Powell, T. G., 1987, Identification of arylisoprenoids in source rocks and crude oils: Biological markers for the green sulphur bacteria., *Geochim. Cosmochim. Acta* **51**: 557-566.
- Summons, R. E. & Walter, M. R., 1990, Molecular Fossils and microfossils of prokaryotes and protists from Proterozoic sediments., *Am. J. Sci.* **290-A**: 212-244.
- Summons, R. E. & Hayes, D., 1992, Principles of Molecular and Isotopic Biochemistry., en: Schopf, J. W. & Klein, C. (eds.), The Proterozoic Biosphere: A Multidisciplinary Study, 309-324, Cambridge University Press, Cambridge.
- Summons, R. E., Jahnke, L. L. & Roksandic, Z., 1994, Carbon isotopic fractionation in lipids from methanotropic bacteria: Relevance for interpretation of the geochemical record of biomarkers., *Geochim. Cosmochim. Acta* **58**: 2853-2863.
- Summons, R. E., Jahnke, L. L., Hope, J. M. & Logan, G. A., 1999, 2-methylhopanoids as biomarkers for cyanobacterial oxygenic photosynthesis., *Nature* **400**: 554.
- Sumner, D. Y., 1997, Late Archean calcite-microbe interactions: Two morphologically distinct microbial communities that affected calcite nucleation differently., *Palaios* **12**: 302-318.
- Sumner, D. Y. & Grotzinger, J. P., 1996, Where the kinetics of calcium carbonate precipitation related to oxygen concentration?., *Geology* **24**: 119-122.
- Suzuki, N. & Taguchi, T., 1987, Diagenesis of extractable bound fatty-acids in possible source rocks in Japan., *Org. Geochem* **6**: 125-133.
- Swaine, D. J. & Skyning, G. W., 1979, Biogeochemical Cycling of Mineral-Forming Elements, en: Trudinger, P. A. & Swaine, D. J. (eds.), Mineral-Forming Elements, Elsevier, Amsterdam, 293-314.

- Talbot, M. R., (1990), A review of the paleohydrological interpretation of carbon and isotopic ratios in primary lacustrine carbonates., *Chem. Geol.* **80**: 261-279.
- Tappan, H., 1980, The Paleobiology of Plant Protists, Freeman, San Francisco, 567-676.
- Thiel, V., Reitner, J. & Michaelis, W., 1996, en: Reitner, J., Neuweiler, F. & Gunkel, F. (eds.), Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation. Reef Evolution/ Research Reports, Göttingen, Göttinger Arb. Geol. Pálaont. **Sb2**: 129-132.
- Thiel, V., Peckmann, J., Seifert, R., Wehrung, P., Reitner, J. & Michaelis, W., 1999, Highly isotopically depleted isoprenoids: Molecular markers for ancient methane venting., *Geochim. Cosmochim. Acta* **63** (23/24): 3959-3966.
- Thompson, J. B. & Ferris, F. G., 1990, Cyanobacterial precipitation of gypsum, calcite, and magnesite from natural alkaline lake water., *Geology* **18**: 995-998.
- Tissot, B. P. & Welte, D. H., 1984, Petroleum formation and occurrence, Springer-Verlag, Berlin.
- Tucker, M. E., 1981, Carbonate Sedimentology and Petrology, Blackwell Sci. Publ., Boston.
- Tucker, M. E. & Wright, V. P., 1990, Carbonate Sedimentology, Oxford London, Blackwell Sci. Publ., Boston.
- Venkatasan, M. I., 1989, Tetrahymanol: Its widespread occurrence and geochemical significance, *Geochim. Cosmochim. Acta* **53**: 3095-3101.
- Volker, T., Peckmann, J., Seifert, R., Wehrung, P., Reitner, J. & Michaelis, W., 1999, Highly isotopically depleted isoprenoids: Molecular markers for ancient methane venting., *Geochim. Cosmochim. Acta* **63**: 3959-3966.
- Volkman, J. K., Johns, R. B., Gillan, F. T., Perry, G. J. & Bavor, H. J., 1980, Microbial lipids of an intertidal sediment, I. Fatty Acids and hydrocarbons., *Geochim. Cosmochim. Acta* **44**: 1133-1143.
- Walter, M. R., 1976, (ed.), Stromatolites, Developments in Sedimentology 20, Elsevier, Amsterdam.
- Walter, M. R., 1983a, Filamentous Fossil Bacteria., *Precambrian Res* **20**: 357-374.
- Walter, M. R., 1983b, Archean stromatolites: Evidence of Earth's earliest benthos, en: Schopf, J. W. (ed.), The Earth's Earliest Biosphere, Princeton University Press, Princeton, N. J., 187-213.
- Walter, M. R., 1994, Stromatolites: The main geological source of information on the evolution of the early benthos, en: Bengston, S. (ed.), Early Life on Earth, Columbia University Press, N.Y., 270-286.
- Walter, M. R., Buick, R. & Dunlop, J. S. R., 1980, Stromatolites 3400-3500 Myr old from the North Pole area, Western Australia., *Nature* **284**: 443-445.
- Walter, M. R. & Heys, G.R., 1985, Links between the rise of the metazoa and the decline of stromatolites., *Precambrian Res.* **29**: 149-174.
- Weckesser, J. & Drews, G., 1979, Lipopolysaccharides of photosynthetic Prokaryotes., *Ann. Rev. Microbiol.* **33**: 215-239.
- Weiner, S., Traub, W. & Lowestam, H. A., 1983, Organic matrix in calcified exoskeletons, en: Westbroek, P. & De Jong, E. W. (eds.), Biom mineralization and biological metal accumulation, Elsevier, Amsterdam, 205-224.
- Wingsbourough, B. M. & Golubic, S., 1987, The role of diatoms in stromatolite growth: two examples from modern freshwater settings., *J. Phycol.* **23**: 195-201.
- Winters, K., Parker, P. L. & Van Baalen, C., 1969, Hydrocarbons of Blue-Green Algae: Geochemical Significance., *Science* **163**: 467-468.