

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ICNOFÓSILES DE INVERTEBRADOS  
DE LA FORMACIÓN TLAYÚA EN  
TEPEXI DE RODRÍGUEZ, PUEBLA,  
MÉXICO

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

ROSALÍA GUERRERO ARENAS



DIRECTOR DE TESIS: DR. PEDRO GARCÍA BARRERA

MÉXICO, D.F.

MAYO DE 2004



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA





UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
COORDINACIÓN**

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Rosalía Guerrero Arenas

FECHA: 4 de mayo, 2004

FIRMA: Rosalía Guerrero A.

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de la Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 11 de junio del 2001, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) del alumno(a) **Guerrero Arenas Rosalía**, con número de cuenta 89379493, y número de expediente 3991081 con la tesis titulada: "Icnofósiles de invertebrados de la formación Tlayúa en Tlapexi de Rodríguez, Puebla, México.", bajo la dirección del(a) **Dr. Pedro García Barrera**.

Presidente:	Dr. Francisco J. Vega Vera
Vocal:	Dra. Blanca Estela Buitrón Sánchez
Secretario:	Dr. Pedro García Barrera
Suplente:	Dr. Ismael Ferrusquía Villafranca
Suplente:	Dra. Elena Centeno García

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 27 de abril de 2004.

Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

**Este trabajo fue financiado parcialmente por el proyecto "Desarrollo en México de Nuevas Metodologías en Isótopos Estables aplicadas al estudio de Depósitos Minerales, Vulcanismo, sistemas Hidrotermales, Hidrología, Ecología y Biogeoquímica" CONACYT Número de proyecto G35442-T. Asimismo, agradezco de manera especial a los miembros del Comité Tutorial: Dr. Pedro García Barrera, Dr. Francisco J. Vega Vera, Dra. Elena Centeno García, Dra. Blanca Estela Buitrón Sánchez y Dr. Ismael Ferrusquía Villafranca.**

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es el resultado conjunto de los esfuerzos y del tiempo invertido de muchas personas: a todas ellas les agradezco infinitamente su apoyo.

En primer lugar, al principal responsable de que este trabajo concluyera de manera satisfactoria, Dr. Pedro García Barrera. Gracias por la atención que me brindaste todo este tiempo, por tu amistad y tu infinita paciencia.

A los miembros comité tutorial, quienes se molestaron en revisar este trabajo y por sus sugerencias para mejorarlo; en especial a la Dra. Elena Centeno, por su apoyo para la realización de los estudios isotópicos.

A Héctor Hernández, por las fotografías de los ejemplares; al Ing. Sergio Yussim, por la elaboración de las figuras de esta tesis; al personal del Laboratorio de Isótopos Estables, Instituto de Geología, UNAM: Caridad Hernández Bernal, Anastasio Lozano Cobo, Francisco Javier Otero Trujano, y en especial, al Dr. Pedro Morales y a la M. en C. Edith Cienfuegos.

A la Dra. Sara Quiroz Barroso y al M. en C. Jesús Alvarado Ortega, quienes se molestaron en revisar este trabajo, y cuyas sugerencias contribuyeron a mejorarlo considerablemente.

A todos los que laboran en el Museo de Paleontología, Facultad de Ciencias, UNAM, por su apoyo y su amistad durante este periodo.

También quiero agradecer a todos los que forman parte de mi vida cotidiana. A cada miembro de mi familia, a quienes amo profundamente: a mis papás, por que sin ellos definitivamente no podría haber concluido esta etapa, por que todavía creen en mí y por su incondicional apoyo en todo lo que hago. A Coral y Memo, por la sangre que nos une y por que son fundamentales en mi vida; a mi tío y mi abuelo, por que son infaltables en todo lo que hago. A todos aquellos de quien tengo el privilegio de ser su amiga, especialmente a Lauro, por su presencia constante. A Eduardo, por ser el cómplice de todas mis locuras, mi principal crítica, apoyo y confidente. ¡¡Gracias a todos!!

Finalmente, quiero dedicar este trabajo a la personita que transformó con su presencia mi vida. Por que quiero que sepas que el tiempo que no estuve contigo no fue tiempo perdido, y que me siento sumamente honrada por tenerte a mi lado: gracias Sebastián; espero que algún día te sientas orgulloso de mí, tanto como yo lo estoy de ti.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN.....</b>	<b>1</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>1</b>
<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>2</b>
<b>OBJETIVOS Y JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO.....</b>	<b>4</b>
<b>ANTECEDENTES</b>	
<b>GENERALIDADES DE LA ZONA DE ESTUDIO</b>	
<b>ACCESO A LA ZONA DE ESTUDIO.....</b>	<b>5</b>
<b>GEOLOGÍA DE LA FORMACIÓN TLAYÚA.....</b>	<b>5</b>
<b>EDAD DE LA FORMACIÓN .....</b>	<b>8</b>
<b>MATERIAL Y MÉTODO</b>	
<b>TRABAJO DE CAMPO.....</b>	<b>9</b>
<b>DEPÓSITO Y RESGUARDO DE LOS FÓSILES.....</b>	<b>11</b>
<b>DETERMINACIÓN DE ISÓTOPOS ESTABLES.....</b>	<b>11</b>
<b>RESULTADOS</b>	
<b>PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.....</b>	<b>14</b>
<b>ANÁLISIS DE LOS ISÓTOPOS ESTABLES.....</b>	<b>23</b>
<b>DISCUSIÓN</b>	
<b>USO DE LOS ISÓTOPOS DE CARBONO PARA DIFERENCIAR SEDIMENTOS</b>	
<b>MARINOS Y LACUSTRES.....</b>	<b>23</b>
<b>MODELOS PALEOAMBIENTALES DE LA FORMACIÓN TLAYÚA.....</b>	<b>29</b>
<b>CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS.....</b>	<b>34</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>36</b>
<b>APÉNDICE 1</b>	
<b>GENERALIDADES SOBRE ICNOFÓSILES</b>	
<b>INTERPRETACIÓN Y APLICACIONES DE LOS ICNOFÓSILES.....</b>	<b>40</b>
<b>CONCEPTO DE ICNOFACIES Y SU APLICACIÓN.....</b>	<b>41</b>
<b>CLASIFICACIÓN DE ICNOFÓSILES.....</b>	<b>44</b>
<b>GENERALIDADES DE LOS ISÓTOPOS ESTABLES.....</b>	<b>47</b>
<b>APÉNDICE 2.....</b>	<b>48</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

### FIGURAS

- Figura 1. Localización de la zona de estudio (modificado de Alvarado-Ortega, 1998).....3**
- Figura 2. A) Sección transversal de las Formaciones Pie de Vaca y Agua de Luna desde la Barranca Tlayúa y la Cantera Sordo Noriega (modificado de Pantoja-Alor y colaboradores, 1989).....6**
- Figura 2. B) Sección transversal de la cantera, mostrando los tres miembros de la Formación Tlayúa (modificado de Pantoja-Alor y colaboradores, 1989).....6**
- Figura 3. Sección idealizada de la Formación Tlayúa (modificado de Applegate, Espinosa-Arrubarrena y Montellano, 2000).....7**
- Figura 4. Mapa Geológico de la Cantera Tlayúa (modificado de Pantoja-Alor, 1990).....8**
- Figura 5. Ubicación de las localidades fosilíferas dentro de la Cantera Tlayúa (tomado de González-Rodríguez, 1996).....10**
- Figura 6. Frasco reaccionador de carbonatos (según Cienfuegos-Alvarado y Morales-Puente, 2000).....12**
- Figura 7. Línea de vacío (según Cienfuegos-Alvarado y Morales-Puente, 2000).....13**
- Figura 8. Icnoespecie A; categoría Fodinichnia. Ejemplar CT-3228. X 1.0.....15**
- Figuras 9-14. *Ophiomorpha* isp; categoría Domichnia. 9. Ejemplar CT-1201. X 1.0. 10. Ejemplar CT-1202. X 1.0. 11. Ejemplar CT-1655. X 1.0. 12. Ejemplar CT-1658. X 1.0. 13. Ejemplar CT-1659. X 1.0. 14. Ejemplar CT-2586. X 1.0.....16**
- Figura 15. *¿Scolicia?* sp. Categoría Paschichnia. Ejemplar CT- 1199. X 0.5.....18**
- Figura 16. *¿Scolicia?* sp. Categoría Paschichnia. Ejemplar CT- 1197. X 1.0.....18**

<b>Figura 17. Icnoespecie B; categoría Pascichnia. Ejemplar CT-1657. X 1.0.....</b>	<b>19</b>
<b>Figura 18. <i>Planolites</i> isp. Ejemplar CT-1200. Categoría Pascichnia. X 1.0.....</b>	<b>20</b>
<b>Figura 19. <i>Circulichnis</i> isp. Ejemplar CT-3410. Categoría Fodinichnia. X 7.0.....</b>	<b>21</b>
<b>Figura 20. Icnoespecie D. Categoría Equibrichnia. Ejemplar CT-3224. X 4.0...</b>	<b>22</b>
<b>Figura 21 A. Composición promedio de isótopos de Oxígeno en calizas ordenadas de acuerdo a su edad geológica (modificado de Keith y Weber, 1964).....</b>	<b>26</b>
<b>Figura 21 B. Composición promedio de isótopos de Carbono en calizas ordenadas de acuerdo a su edad geológica (modificado de Keith y Weber, 1964).....</b>	<b>27</b>
<b>Figura 22. Modelo paleoambiental propuesto por Pantoja-Alor (1992).....</b>	<b>29</b>
<b>Figura 23. Reconstrucción del medio ambiente según Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996).....</b>	<b>30</b>
<b>Figura 24. Modelo paleoambiental inferido a partir de este estudio.....</b>	<b>33</b>
<b>Figura 25. Las icnofacies arquetípicas y sus implicaciones ambientales generales (según Bromley, 1996).....</b>	<b>44</b>
<b>Figura 26. Clasificación etológica de los icnofósiles según Bromley (1996).....</b>	<b>46</b>
<b>TABLAS</b>	
<b>Tabla 1. Valores isotópicos del nivel Z-Ñ.....</b>	<b>24</b>
<b>Tabla 2. Valores isotópicos del nivel Z-W.....</b>	<b>25</b>
<b>Tabla 3. Valores promedio de las calizas tlayuanas, marinas y dulceacuícolas, estas dos últimas según Keith y Weber (1964).....</b>	<b>28</b>

## RESUMEN

Con el objetivo de aportar elementos para esclarecer el paleoambiente de la Formación Tlayúa –particularmente del Miembro Medio–se estudiaron los icnofósiles de invertebrados de este lugar. Se identificaron nueve tipos distintos de icnofósiles, correspondientes a cinco categorías etológicas (Fodinichnia, Dominichnia, Pascichnia, Agrichnia y Equilibrichnia); estos rastros sugieren el establecimiento de una comunidad bentónica –al menos en ciertos periodos de tiempo– compuesta por organismos vermiformes, crustáceos, gasterópodos y probablemente equinodermos. Los rastros sugieren que estos organismos explotaban el sustrato con fines de alimentación, habitación y forrajeo.

Por otro lado, se hicieron análisis de isótopos estables de Carbono 13 y Oxígeno 18 a calizas provenientes de los niveles en que se encontraron a las icnitas. Como resultado de estos análisis se infiere que el depósito de estos niveles se hizo en condiciones dulceacuícolas, con cambios en la salinidad debido al probable ingreso de aguas marinas. Estos resultados contrastan con los modelos paleoambientales propuestos anteriormente, por lo que se sugiere llevar a cabo análisis isotópicos y estratigráficos más detallados en todos los niveles de la cantera, a fin de establecer un modelo más exacto.

## ABSTRACT

The purpose of this work is to contribute with new data about the plaeoenvironmental conditions in Tlayua Formation; particularly the Middle Member. To obtain data, the invertebrate ichnofossils of this place were studied. Nine different types were identified, corresponding to five ethological categories (Fodinichnia, Dominichnia, Pascichnia, Agrichnia and Equilibrichnia). These ichnofossils suggest the settlement of a benthic community – at least in short time periods – composed by vermes, crustaceans, gastropods and probably echinoderms. The trace fossils suggest the substrate was exploited by the animals for feeding, dwelling and grazing.

On the other hand, stable isotopes 13 Carbon and 18 Oxygen analysis were done in the limestone leves where trace fossils were found. The results of this analysis suggest that the deposit of this levels was under freshwater conditions, and the possible entry of marine waters caused salinity changes and also dragged alive and death organisms into the depositional area. This data are different, compared with others published before respecting paleoenvironmental conditions. But to propose a more accurate model, it is necessary to make isotopic and stratigraphic analysis in every level of the quarry.

# ICNOFÓSILES DE INVERTEBRADOS EN LA FORMACIÓN TLAYÚA EN TEPEXI DE RODRÍGUEZ, PUEBLA, MÉXICO

## INTRODUCCIÓN

La interacción que los organismos y el medio sedimentario han mantenido a lo largo del tiempo está evidenciada en el registro fósil. Muchos sedimentos están modificados por la acción que ejercen en ellos los organismos, mientras que estos últimos están condicionados al tipo de sustrato en el que habitan. Esta relación organismo-sustrato ha quedado registrada en una parte importante por rastros en rocas, sedimentos y granos, conociéndose estas estructuras como fósiles traza o icnofósiles<sup>1</sup>.

Los icnofósiles se caracterizan por ser el resultado de una actividad específica del organismo; son individualmente distintivos y pueden relacionarse más o menos directamente con las partes morfológicas de los organismos que las produjeron, por lo que la información inferida a través de su estudio puede aplicarse en diferentes disciplinas como la Paleobiología y la Geología, ya que los icnofósiles representan un enlace entre los mundos orgánico e inorgánico.

Haciendo un poco de historia, los primeros estudios de icnofósiles fueron básicamente descriptivos; en las primeras etapas del desarrollo de la Paleontología, muchas de estas estructuras, especialmente las cilíndricas y en forma de "U", se consideraron como restos de algas marinas. Poco a poco se empezó a establecer la verdadera naturaleza de estas estructuras a partir de comparaciones con huellas y rastros modernos. El primer estudio formal se remonta a los años 20 del Siglo XX con el trabajo de Rudolf Richter (citado por Häntzchel, 1962), quien describió huellas en sedimentos marinos de invertebrados fósiles y recientes.

El desarrollo de estas investigaciones ha producido numerosos trabajos a nivel mundial, resultando en la disciplina que conocemos como Paleoicnología. Este conocimiento comprende básicamente la descripción de las trazas y distintas clasificaciones etológicas, así como su aplicación en la Estratigrafía y en la interpretación de ambientes (ver Apéndice 1).

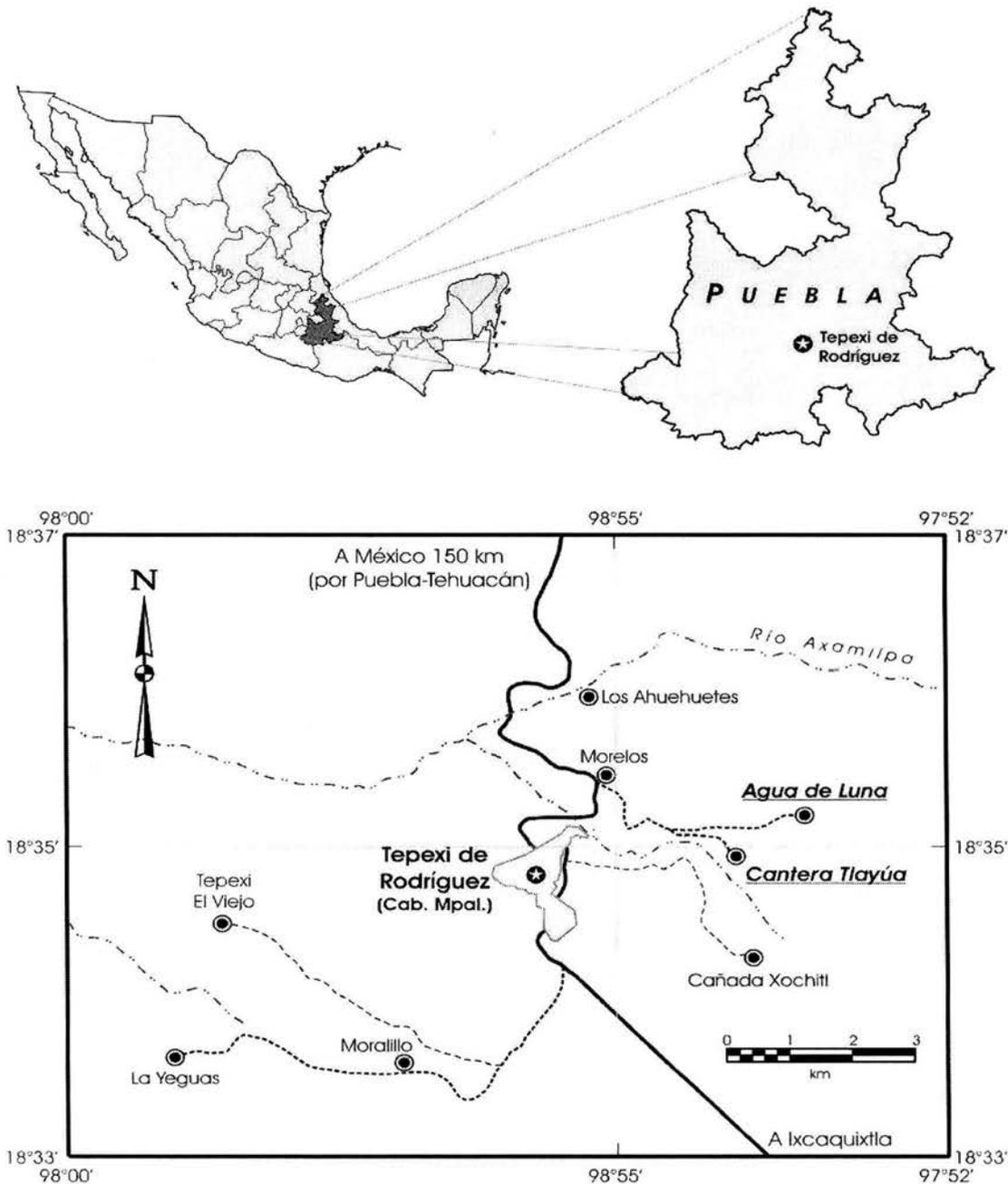
En México existen pocas investigaciones sobre icnitas, tanto las producidas por vertebrados (p.ej. Ferrusquía Villafranca, et al., 1978; Cabral-Perdomo, 1995; Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 1996; Ferrusquía-Villafranca et al., 1996), como por invertebrados, ejemplo de estas últimas son las realizadas por Contreras (1979), Buitrón-Sánchez y Pantoja-Alor (1994), y Vega-León (1996).

Uno de los yacimientos fosilíferos más importantes de nuestro país es la Cantera Tlayúa, en Tepexi de Rodríguez, Puebla, un pequeño poblado situado al sur del estado de Puebla, en la Mixteca poblana, a 220 Km de la Ciudad de México, y a 90 Km de la capital del estado. La Cantera Tlayúa se localiza entre las coordenadas 18° 35' Latitud Norte y 97° 55' Longitud Oeste, a 3 km al NE del centro de la población de Tepexi de Rodríguez y a 2 km al SE del Museo Paleontológico "Pie de Vaca", ubicado en la Colonia Morelos de este municipio (Applegate, 1992) Este yacimiento ha sido comparado por su paleobiota

---

<sup>1</sup> En inglés, *trace fossils* o *ichnofossils*.

con uno de los *Fossil Lagerstätten*<sup>2</sup> más famosos mundialmente -Solnhofen, en Alemania- y constituye, indudablemente, una de las localidades mexicanas fosilíferas más importantes (Figura 1).



**Figura 1. Localización de la zona de estudio (modificado de Alvarado-Ortega, 1998)**

<sup>2</sup> "Venero fosilífero". Palabra alemana que designa aquellos sitios fosilíferos en donde se encuentran ejemplares excepcionalmente bien conservados y son abundantes y diversos.

La Cantera Tlayúa se caracteriza por su abundante y variada paleobiota, que incluye foraminíferos, celenterados, poliquetos, amonitas, belemnites, bivalvos, gasterópodos, equinodermos, artrópodos, peces holósteos, teleósteos, reptiles, algas, restos de gimnospermas y angiospermas. Hasta la fecha han sido colectados más de 8000 ejemplares (Seibertz y Spaeth, 2002).

La cantera fue descubierta en la década de los 50 por miembros de la familia Aranguthy, dedicada a la explotación comercial de las lajas de caliza que hay en el lugar. Es hasta 1980 que por medio de una publicación hecha por Möller se dio a conocer a la luz pública uno de los más grandes hallazgos paleontológicos en nuestro país.

Las rocas de esta localidad tiene una edad aproximada de 110 millones de años y por lo tanto pertenece al Cretácico Temprano. A partir de diversas investigaciones se ha establecido su geología y la identificación de algunos de los muchos fósiles que se han extraído. En algunos de estos estudios se ha intentado establecer el ambiente en el que se generaron estas calizas, con el fin de explicar las condiciones que permitieron la excepcional preservación de los fósiles; sin embargo, hasta el momento ninguno ha sido comprobado en su totalidad.

El Instituto de Geología de la UNAM, a través del personal del Departamento de Paleontología, se ha encargado del resguardo y del estudio de los ejemplares fósiles tlayuanos, y gracias a diversos proyectos financiados por distintas instituciones ha sido posible el desarrollo de investigaciones que se encaminan a conocer los distintos aspectos geológicos y paleontológicos de este yacimiento.

## **OBJETIVOS Y JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO**

La mayoría de los estudios paleontológicos realizados en Tlayúa se enfocan en los organismos, tanto invertebrados como vertebrados. Hasta la fecha, se ha dejado de lado a los icnofósiles que existen en este depósito los cuales, a pesar de no ser muy abundantes, aportan datos relevantes para la interpretación del paleoambiente de este lugar; por ello, el objetivo principal del presente estudio es la identificación de los icnofósiles de invertebrados provenientes del Miembro Medio de la Formación Tlayúa, así como su interpretación en términos conductuales y ecológicos para discutir, y en su caso aportar, datos sobre las condiciones ambientales que imperaban en este depósito.

Un segundo objetivo es llevar a cabo un análisis de isótopos estables de los niveles en donde se encontraron las icnitas, para ofrecer mayor detalle respecto a las características del paleoambiente<sup>3</sup>; por lo anterior, es sumamente importante resaltar que los resultados obtenidos de los análisis geoquímicos solamente son válidos para los estratos portadores de icnitas –los cuales se encuentran en la parte superior del Miembro Medio- y de ninguna manera se trata de una generalización con respecto al depósito de todo este miembro.

---

<sup>3</sup> Cabe mencionar que este trabajo incluye al final una sección de apéndices cuya pertinencia queda justificada –en primer lugar- por el escaso conocimiento que se tiene de los icnofósiles, icnofacies e icnotaxonomía (sin hablar de su gran importancia como indicadores de conducta) y en cuyo caso, se aporta información adicional que coadyuva a comprender mejor el planteamiento de la tesis. En los apéndices se incluye también información de como se elaboraron ciertas sustancias químicas útiles en los análisis isotópicos, que resultarán de interés para quienes pretendan aplicar la técnica correspondiente.

**ANTECEDENTES**  
**GENERALIDADES DE LA ZONA DE ESTUDIO**  
**ACCESO A LA ZONA DE ESTUDIO**

El acceso a la zona se realiza por la autopista México-Puebla (190-D) con destino a esta última ciudad; de ahí se toma la carretera a Tehuacán (México, 150) y la desviación a San Juan Ixcaquixtla (carretera Puebla 455). Después de cruzar el río Axamilpa y tres kilómetros antes de la población de Tepexi de Rodríguez, se llega a la entrada de la zona paleontológica.

**GEOLOGÍA DE LA FORMACIÓN TLAYÚA**

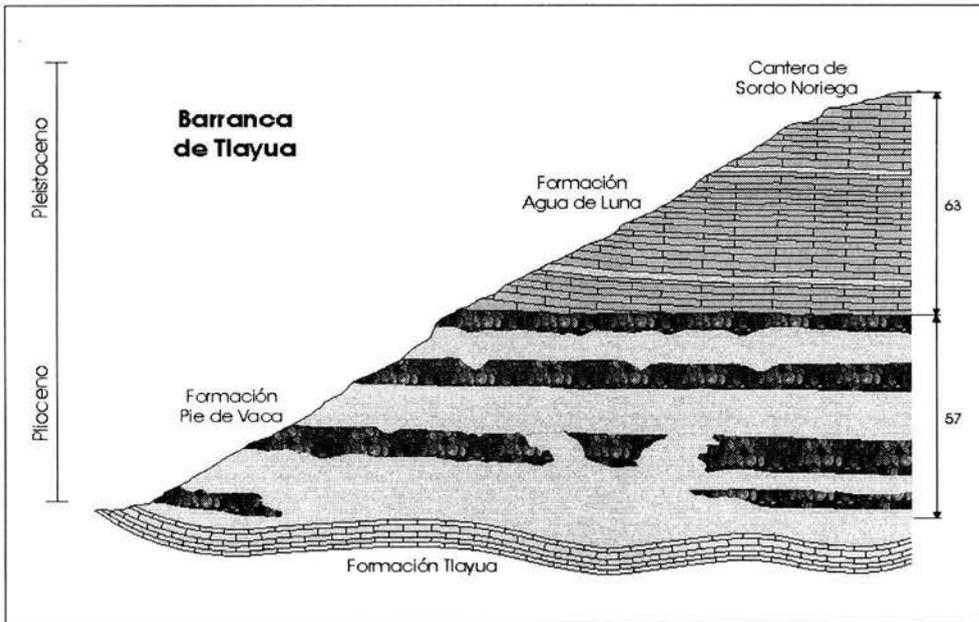
La secuencia litológica de la región de Tepexi de Rodríguez incluye como basamento de la plataforma calcárea al Complejo Acatlán, de edad paleozoica, el cual, de acuerdo a Ortega-Gutiérrez (1978) queda expuesto como una superficie de tierra durante el Jurásico, existiendo posiblemente hasta el Cretácico Temprano (Applegate, 1987). De acuerdo con Pantoja-Alor (1992), la formación está cubierta en una discordancia angular por conglomerados continentales terciarios (del Eoceno y Oligoceno) de la Formación Tepexi El Viejo y la Formación Balsas, los que a su vez están cubiertos por sedimentos de la Formación Pie de Vaca (Oligoceno) y la Formación Agua de Luna (Pleistoceno) (Figura 2A).

La Formación Tlayúa fue descrita formalmente por Pantoja-Alor (1992). Con este nombre se designa a la caliza albiana expuesta en la barranca de Tlayúa y sus alrededores, comprendiendo una secuencia de aproximadamente 300 m de espesor, la cual forma parte de una extensa plataforma carbonatada que se desarrolló en la región durante el Cretácico. Los afloramientos mejor expuestos de la formación se encuentran en esta barranca. Pantoja-Alor (1992) correlaciona a la Formación Tlayúa con la Caliza Orizaba de la Sierra del Tenzo, la Formación Morelos, parte de las Calizas Teposcolula en la Mixteca Alta y las calizas Cipiapa de la región de Tehuacán, Puebla.

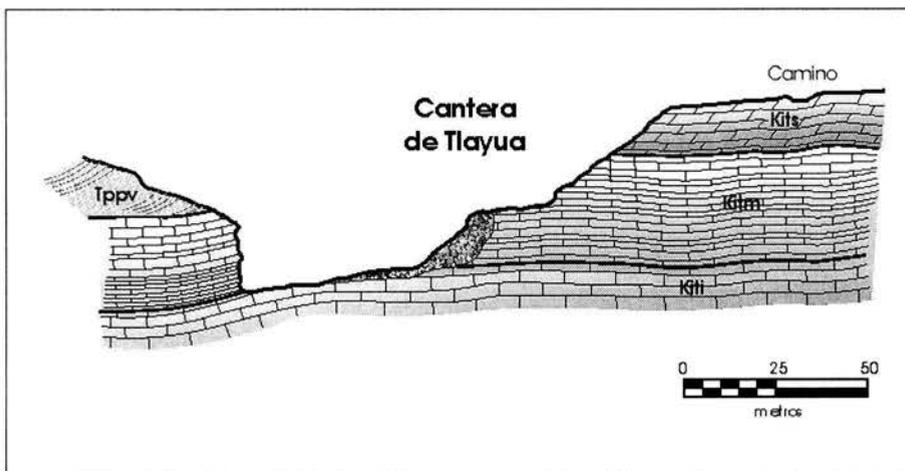
La Formación Tlayúa fue dividida en Miembro Inferior, Miembro Medio y Miembro Superior (Pantoja-Alor, 1992) (Figura 2B). El Miembro Inferior consiste en una secuencia de caliza micrítica con algunos intraclastos y abundantes foraminíferos miliólidos; la paleofauna incluye también rudistas y ostréidos. Dentro de la caliza aparecen concreciones de sílice blanca y negra y lentes de pedernal oscuros (Pantoja-Alor, 1992). En este miembro se hallaron fragmentos de gasterópodos con recubrimiento micrítico, franjas de recristalización de calcita en forma de cristales de diente de perro y en forma de menisco (Malpica-Cruz, et al., 1988).

El Miembro Medio, que contiene a la Cantera Tlayúa, está formado por caliza micrítica, con estratificación delgada, laminada y de color crema con tonalidades rojizas (Pantoja-Alor, 1992). La estratificación varía desde unos cuantos milímetros hasta 15 cm de espesor. Dentro de las capas hay lentes de pedernal oscuro. Generalmente, las capas y las laminaciones están onduladas y tienen estructuras de carga y grietas de desecación. Las variedades líticas que se observan en este miembro son de distinta índole: la predominante es de micrita con intraclastos y miliólidos; otra más corresponde a una intraesparita con foraminíferos biseriados, multiseriados, planiseriados y con una fauna bentónica de medios lagunares, al igual que cambios transicionales entre micrita y

microesparita; otra de las facies corresponde a una intramicroesparita y una más contiene microestilolitos incipientes. En cortes verticales, se observaron laminaciones de tipo estromatolítico y otras onduladas formadas aparentemente por pérdida de agua y por litificación muy rápida (Malpica-Cruz, et al., 1988). Este miembro se caracteriza por una paleobiota abundante; de este sitio provienen los icnofósiles que se estudiaron en la investigación presente.

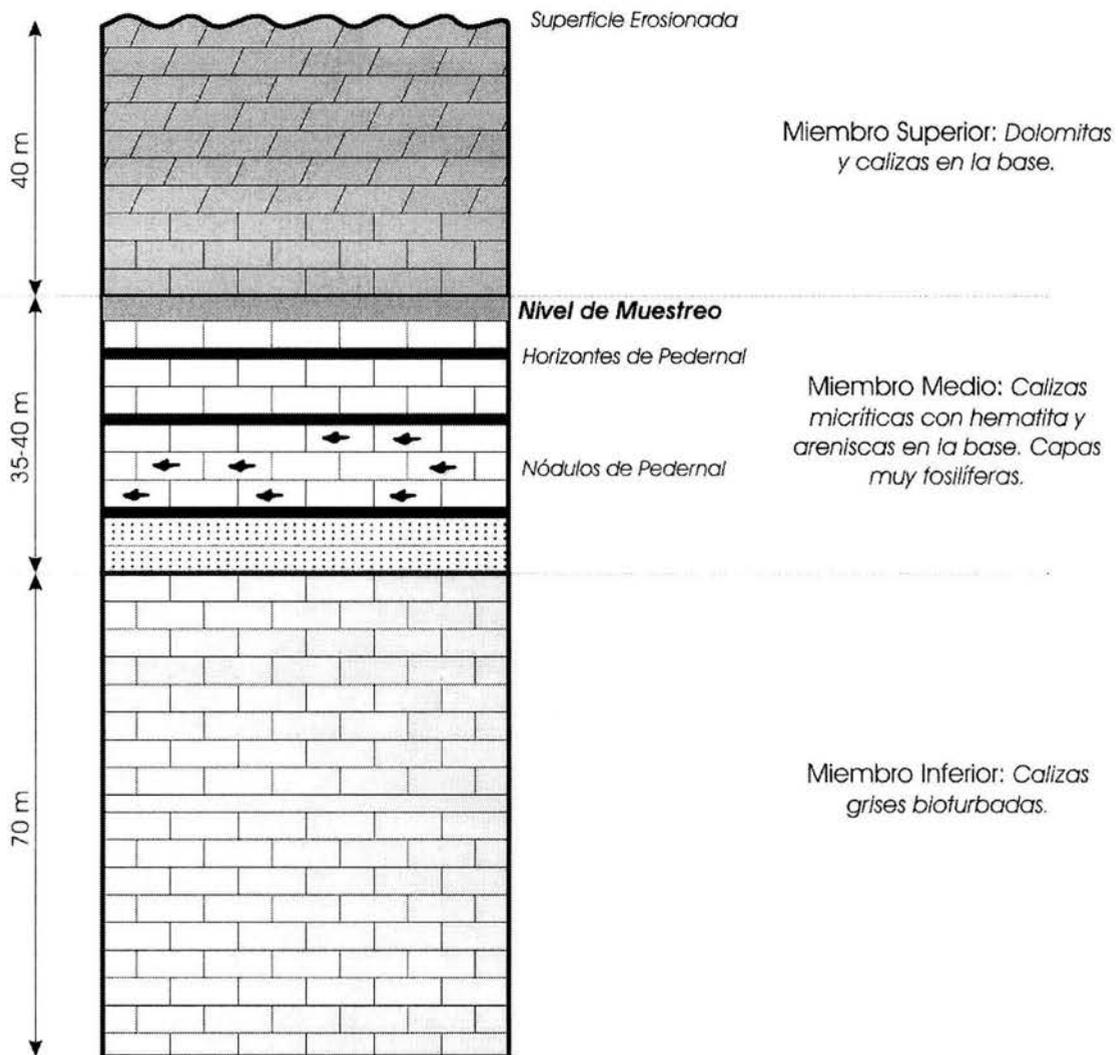


**Figura 2. A) Sección transversal de las Formaciones Pie de Vaca y Agua de Luna desde la Barranca Tlayúa y la Cantera Sordo Noriega (modificado de Pantoja-Alor y colaboradores, 1989).**



**Figura 2. B) Sección transversal de la cantera, mostrando los tres miembros de la Formación Tlayúa (modificado de Pantoja-Alor y colaboradores, 1989).**

Por último, el Miembro Superior consiste en una secuencia de capas medianas a gruesas, de dolomía y caliza dolomítica de color gris; los mejores afloramientos están expuestos inmediatamente arriba de la cantera, sobre la ladera septentrional de la Barranca de Tlayúa (Pantoja-Alor, 1992). Dos variedades líticas constituyen esta unidad: una está formada por cristales de dolomita, con intraclastos y abundantes miliólidos; otra por cristales de dolomita en una matriz micrítica. En ambos casos, la dolomita es secundaria (Malpica-Cruz, et al., 1988). Una sección idealizada de la formación se observa en la figura 3.

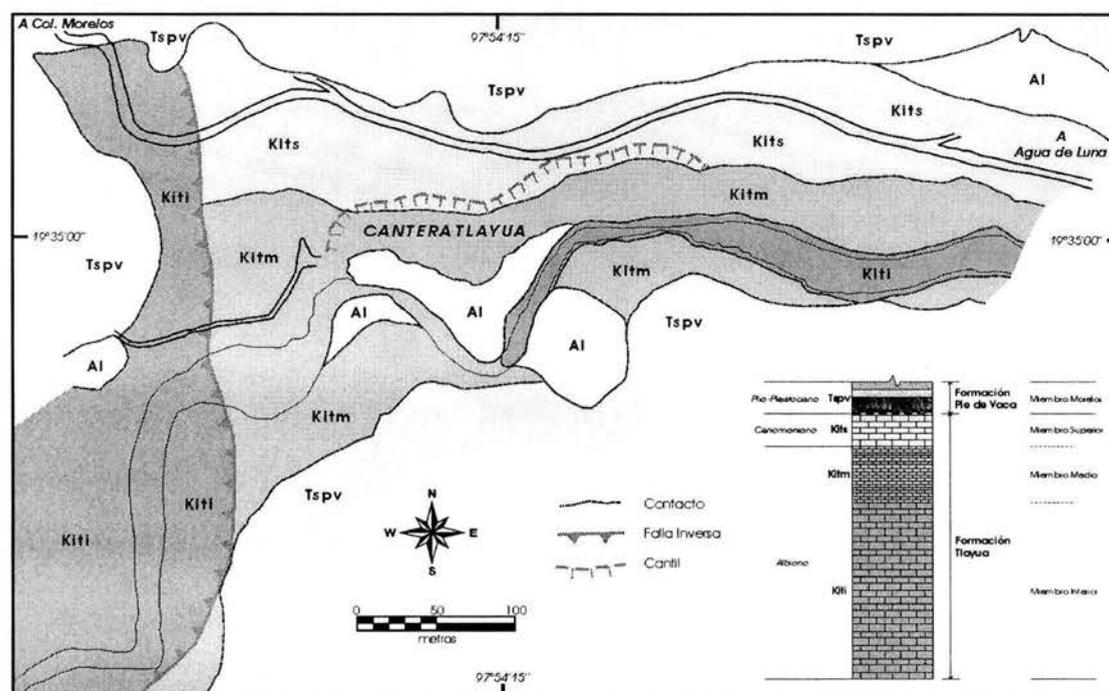


**Figura 3. Sección idealizada de la Formación Tlayúa (modificado de Applegate, Espinosa-Arrubarrena y Montellano, 2000)**

## EDAD DE LA FORMACIÓN

De acuerdo con los organismos encontrados en el Miembro Inferior, éste tiene una edad albiana, conclusión obtenida a partir de la ocurrencia del rudista *Toucasia polygyra* (Alencáster, 1973) y a ostreidos del género *Chondrodonta* (Pantoja-Alor, 1992). Por otro lado, la edad de la cantera -es decir, el Miembro Medio- no se ha establecido totalmente; basándose en la presencia de amonitas del género *Mortoniceras* y *Anisoceras*, Buitrón-Sánchez y Malpica (1987) sugieren que este miembro tiene una edad entre albiana media tardía y tardía. En este mismo año, Seibert y Buitrón-Sánchez (1987) ratifican esta edad basándose en la presencia de los belemnites *Neohibolites praeultimus*, *N. aff. minimus* y *N. minimus clavaformis*; un estudio posterior realizado por Seibert y Spaeth (2002) enuncia que además de estos géneros, también se encuentran ejemplares de *Mesohibolites*, por lo que se confirma la edad antes enunciada. Por otro lado, Cantú-Chapa (1987) identificó diversos especímenes de amonitas de los géneros *Mortoniceras*, *Hysterocheras* y *Anisoceras*, ratificando las observaciones anteriores. En un estudio posterior, Applegate (1992) sugiere una edad cretácica temprana, basándose en la abundancia de peces holósteos y los teleósteos con características primitivas. Finalmente, Kashiyama y colaboradores (2003), basándose en un conjunto de foraminíferos bentónicos, propone que la edad de este miembro sea aptiana.

Con respecto al Miembro Superior, se ha considerado Cenomaniano, debido a la presencia del miliólido *Dicyclina schlumbergeri* (Fernández-Becerra, 1985); por su parte, Pantoja-Alor (*op. cit.*) sugiere que se debe considerar al Miembro Superior dentro de la parte más alta del Cretácico Inferior. Un mapa geológico de la formación se aprecia en la figura 4.



**Figura 4. Mapa Geológico de la Cantera Tlayúa (modificado de Pantoja-Alor, 1990)**

## **MATERIAL Y MÉTODO**

### **TRABAJO DE CAMPO**

La Cantera Tlayúa se ha explotado de manera artesanal desde 1959 por sus propietarios, la familia Aranguthy. A partir de acuerdos establecidos con la Universidad Nacional Autónoma de México, desde 1981 todo el material fosilífero que se obtenga de la cantera ha sido depositado en el Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, para su posterior estudio.

Para ubicar los sitios de recolección, se utilizó un mapa topográfico de la zona con escala 1:50000, en este caso corresponde la hoja Molcaxac. Ya en las inmediaciones de la cantera, se realizó un recorrido tomando como base el mapa geológico elaborado por Pantoja-Alor (1992). Por otro lado, para la localización exacta de las localidades y el reconocimiento de las mismas, se utilizó el trabajo de González-Rodríguez (1996). Durante los recorridos y el trabajo de campo se empleó una brújula tipo Brunton para situar los mapas respecto al norte y posteriormente señalar los puntos de interés.

En caso de recolectar ejemplares, los datos –que más adelante se señalarán- se anotaron en una libreta de campo; para obtener las muestras, se emplearon martillos de geólogo y cinces de  $\frac{3}{4}$ " y de 1" para lajear la roca.

En la cantera, los trabajadores extraen las lajas al separar los estratos, siguiendo los planos horizontales de estratificación. La roca se golpea con una barreta y se fragmenta en grandes bloques; posteriormente y con ayuda de un cincel, los bloques se lajean, descubriendo los fósiles. Al aparecer éstos, las lajas se separan y se registran los datos siguientes:

1) Localidad en la que se encontró el organismo. La cantera ha sido explotada desde 1981 bajo la subvención de distintas instituciones extranjeras y nacionales (National Geographic Society, National Science Fundation, CONACyT, CONABIO y DGAPA), lo que originó su división en distintas "localidades", creadas a diferentes tiempos (Figura 5). Una descripción más amplia de esta división se encuentra en el estudio realizado por González-Rodríguez (1996).

Las localidades en donde se encontraron a los icnofósiles son tres:

- a) IGM-Localidad 370 "Cantera Tlayúa Aranguthy"
- b) IGM-Localidad 1970 "Cantera Alacranes"
- c) IGM-Localidad 2513

2) Zona y cuadrante. Desde hace tiempo, se ha tratado de llevar un registro estratigráfico de los niveles en donde se extrajeron los fósiles. Sin embargo, este control no se ha llevado de forma constante. La localidad 370 no tiene debido a que corresponde a la zona en donde se hicieron las primeras colectas por la familia Aranguthy y posteriormente por miembros del IGLUNAM.

Con respecto a la localidad 1970, ésta se localiza a 50 m al este de la localidad 370, está basada en una cuadrícula de 10 x 10 m y según su posición horizontal, a los fósiles se les asignaron dos números. El primero significa el cuadrante W-E, siendo el #1

el cuadro más occidental; el segundo número identifica al cuadrante N-S, siendo el #1,1 el cuadro más occidental y más al norte. La profundidad está controlada por intervalos de un metro y están marcados con letras. La capa con la letra A es la más superficial y la G la más profunda (González-Rodríguez, 1996). En la localidad 2513 se utiliza esta misma división para ubicar de que estratos se colectan a los organismos fósiles.

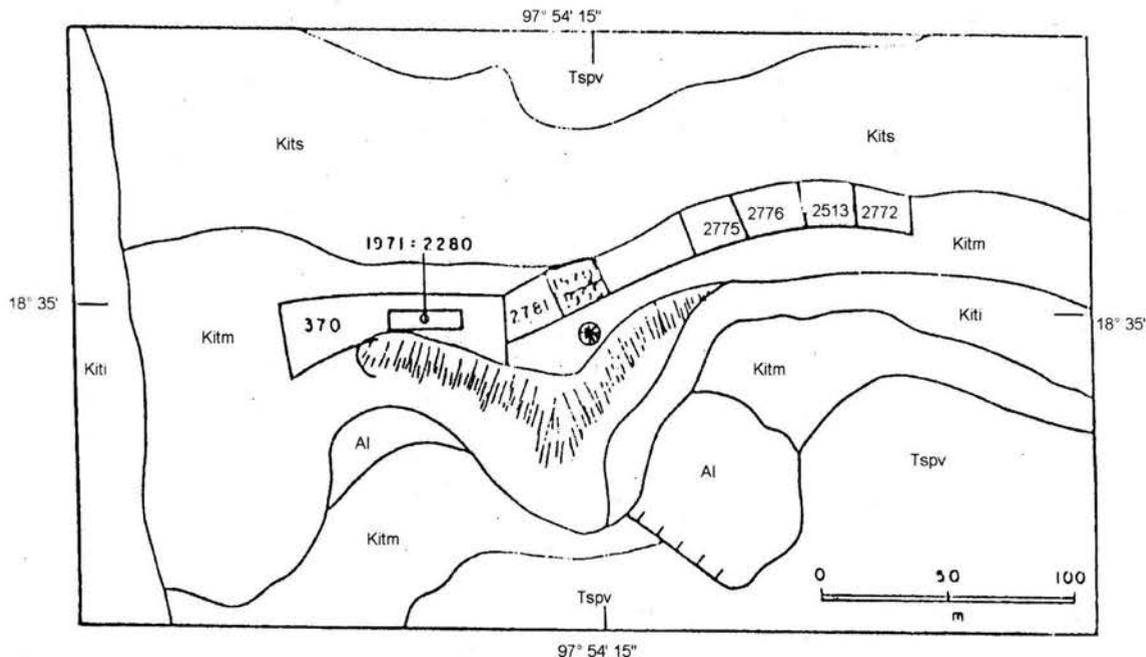
3) Determinación taxonómica. En esta se establece la categoría taxonómica más pequeña posible.

4) Número consecutivo de control.

5) Embarque en el que se envía.

Los organismos fósiles se empaquetan cuidadosamente y se trasladan a la Ciudad de México para su posterior resguardo en las instalaciones del IGLUNAM, así como para su limpieza, conservación y posterior estudio.

En nuestro caso, la limpieza del material se llevó a cabo con cepillos de cerdas plásticas y ácido clorhídrico diluido al 3%. Después se dejaron sumergidos en agua aproximadamente 72 horas, cambiando el agua cada 12 horas para eliminar la acción residual del ácido sobre los ejemplares. En ningún caso se utilizaron sustancias consolidantes o aglutinantes de roca.



**Figura 5. Ubicación de las localidades fosilíferas dentro de la Cantera Tlayúa (tomado de González-Rodríguez, 1996).**

## DEPÓSITO Y RESGUARDO DE LOS FÓSILES

Los ejemplares que llegan al Museo de Paleontología para su posterior estudio son registrados en una base de datos<sup>4</sup>, la que permite llevar un mayor control de los fósiles y toma en cuenta los siguientes datos:

- 1) Número consecutivo de control (**CT**). Se asigna a un ejemplar una vez que ha sido incorporado a la colección del IGLUNAM.
- 2) **IGM-\_\_\_\_\_**. Es un número que se le asigna a un ejemplar solamente cuando aparece en alguna publicación.
- 3) Localidad (número y nombre) en la que se encontró el fósil.
- 4) Determinación taxonómica del ejemplar. En ella se describe si es vertebrado o invertebrado, clase, orden y familia (solo en algunos casos) y de ser posible, el género y especie determinados.
- 5) Descripción general del ejemplar.
- 6) Ubicación física dentro de la colección. En ésta se registran el gabinete y el cajón en que son resguardados.

Por ser muy escaso y mal conservado el material recolectado en una primera visita a Tepexi, se recurrió a la colección del Instituto de Geología y después de revisarla se seleccionaron aquellas lajas que contenían icnofósiles. En una posterior visita a la cantera, se obtuvieron mas ejemplares completándose un total de 15 para la realización de este estudio. Las huellas y los rastros se describieron tomando en cuenta varias características como su tamaño, geometría y disposición espacial y con ayuda de bibliografía especializada, se identificaron y se determinó si están representando alguna icnofacies y las implicaciones que acarrearía en la interpretación del ambiente. Para identificar cada icnoespecie se utilizaron los trabajos de Häntzchel (1962), Vyalov (1971), Heinberg y Birkelund (1984) y Buatois y colaboradores (1998); se incluye también su clasificación etológica, de acuerdo a la propuesta por Bromley (1996), a menos que se indique lo contrario; esta clasificación se encuentra incluida en el Apéndice 1. Cada uno los ejemplares se fotografió y se incluyen en las figuras finales.

## DETERMINACIÓN DE ISÓTOPOS ESTABLES

Para estos análisis se utilizaron lajas provenientes de la localidad 2513, de los niveles Z-Ñ y Z-W, portadores de icnofósiles. Solamente se analizaron estos dos niveles debido a que se desconoce de que capas se extrajeron los icnofósiles en las demás localidades.

El método que se llevó a cabo en el laboratorio se encuentra referida con mayor detalle en el texto de Cienfuegos-Alvarado y Morales-Puente (2000). Los materiales de referencia que se utilizaron fueron NBS-18 (carbonatite), NBS-19 (limestone), NBS-20 (limestone) y TS (limestone).

---

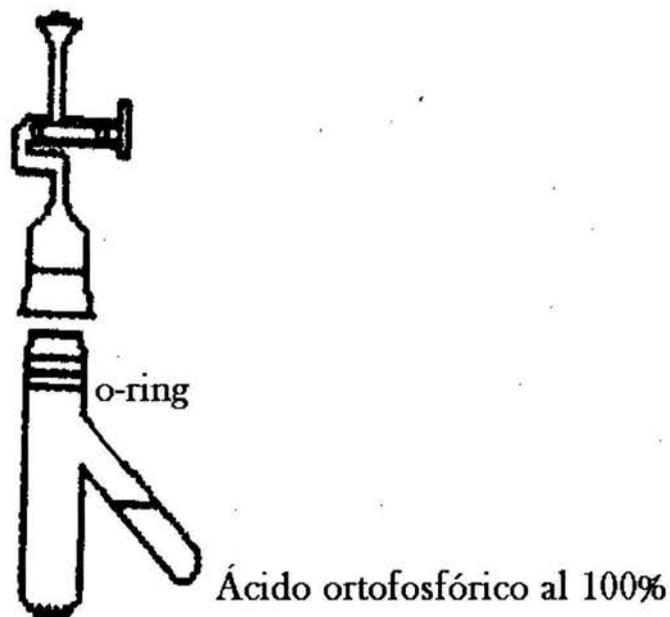
<sup>4</sup> Cabe mencionar que en la base de datos han sido registrado ejemplares de icnofósiles que en realidad no son tales; algunos corresponden a placas de equinoideos, fragmentos de conchas de bivalvos, restos vegetales y gorgonáceos. Lo anterior se detectó al revisar físicamente el material que se encuentra clasificado como "icnofósil" en la colección del museo.

1) La muestra de cada nivel se subdividió en las capas que lo conformaban dando un total de 46 muestras en el caso de la Z-Ñ y 20 muestras de la Z-W.

2) Cada muestra se pulverizó y se tomaron 30 mg de cada una, utilizando para esta medición una balanza analítica Sartorius modelo 2472<sup>5</sup>.

3) Cada muestra se colocó en un frasco reaccionador con tubo lateral para muestras de carbonatos con ácido ortofosfórico ( $H_3PO_4$ ) al 100%<sup>6</sup> (Figura 6). El ácido se prepara en un vaso de precipitado, al cual se le agrega pentóxido de fósforo ( $P_2O_5$ ) - aproximadamente 665.6 g- a un litro de ácido ortofosfórico ( $H_3PO_4$ ) al 85% muy lentamente, hasta que no exista reacción entre el agua del ácido y el pentóxido de fósforo. Con una espátula se le agregan unos cristales de trióxido de cromo. La solución es calentada a 200 °C durante siete horas continuas (el termómetro se introduce dentro de un tubo); posteriormente se le agrega 1 ml de peróxido de hidrógeno ( $H_2O_2$ ) y nuevamente se calienta durante cuatro horas y media a 220°C. Se enfría y se determina su densidad la cual deberá de ser entre 1.90-1.92 g/cm<sup>3</sup>. Si la densidad es menor, se agrega más pentóxido de fósforo, y si la densidad es mayor, se agrega un poco de agua destilada y se calienta durante cuatro horas más (Cienfuegos-Alvarado y Morales-Puente, 2000).

4) Cada frasco reaccionador se cerró y se colocaron en líneas de vacío (Figura 6).



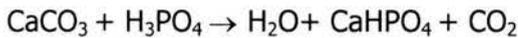
**Figura 6. Frasco reaccionador de carbonatos (según Cienfuegos-Alvarado y Morales-Puente, 2000)**

<sup>5</sup> Las muestras se pesan exclusivamente para garantizar que se tendrá, después de la reacción, suficiente  $CO_2$  para poder ser medido.

5) Se les hizo prevacío a los frascos hasta alcanzar una presión de  $10^{-1}$  torr. La válvula de prevacío se cerró posteriormente y se abrió la válvula de vacío medio y se esperó hasta lograr un vacío de  $10^{-3}$ ; hecho este paso, se cerró la válvula de vacío medio y las válvulas de paso de los frascos para después retirarlos de la línea.

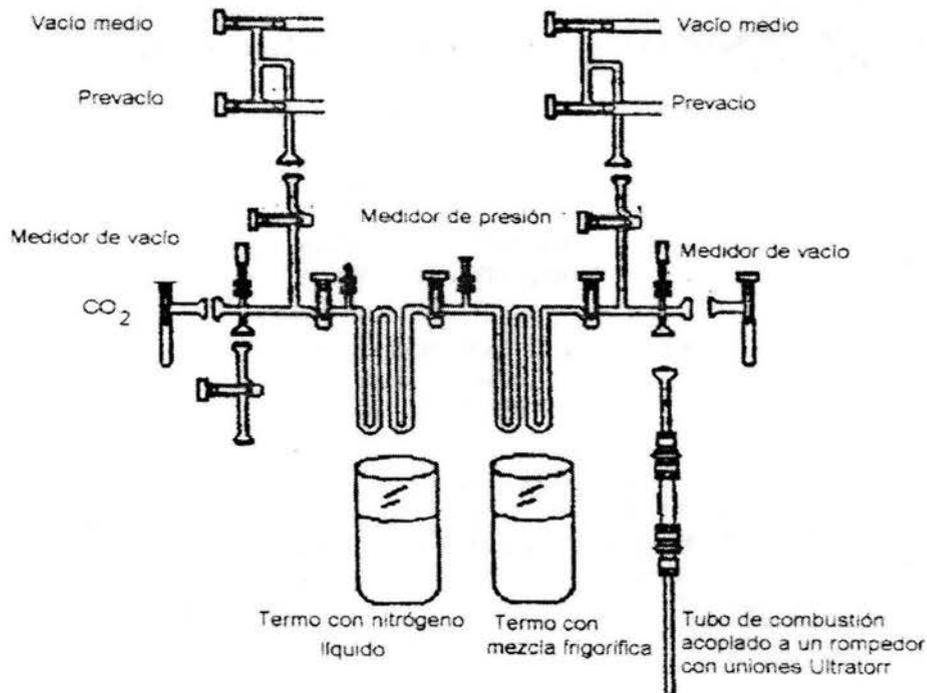
6) Los frascos se colocaron durante treinta minutos en un baño maría en el cual el agua se mantuvo a  $25^{\circ}\text{C} \pm 0.05^{\circ}\text{C}$  hasta que el ácido adquirió la temperatura del baño (La temperatura se regula ya que el factor de fraccionamiento entre el Oxígeno del agua y el del dióxido de Carbono dependen de aquella).

7) El ácido se vertió sobre la muestra de carbonato y se volvió a colocar en el baño durante una noche para que siguiera reaccionando. La reacción que se lleva a cabo es la siguiente:



8) A continuación, se purificó el  $\text{CO}_2$  por destilación criogénica utilizando trampas de nitrógeno líquido y una mezcla frigorífica de hielo seco y alcohol. En la primera se alcanzó una temperatura de  $-190^{\circ}\text{C}$  la cual condensa el  $\text{CO}_2$ , mientras que en la segunda se condensó el  $\text{H}_2\text{O}$  ya que la temperatura imperante fue de  $-80^{\circ}\text{C}$ .

9) El  $\text{CO}_2$  resultante de cada muestra se analizó en un espectrómetro de masas para isótopos estables tipo Finnigan Mat 250, en el cual se determinaron las abundancias relativas de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  y  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ . En la figura 7 se muestra la línea de vacío.



**Figura 7. Línea de vacío (según Cienfuegos-Alvarado y Morales-Puente, 2000)**

## RESULTADOS

### PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Los resultados obtenidos sugieren la presencia de al menos nueve tipos de icnofósiles distintos, los cuales se mencionan a continuación; cada una de las descripciones incluye una pequeña discusión, en la que se incluye quien pudo haber sido el probable autor de cada tipo de icnitas. Sin embargo, hay que recordar que, en el caso de los icnofósiles originados por animales invertebrados, es conocido y acreditado por distintos investigadores del área (por ejemplo, Bromley, 1996), el hecho de que no siempre es posible atribuir su origen a un organismo en particular, debido a que un mismo tipo de icnofósil pudo haberse formado por diferentes animales, de tal forma que no es posible asignar una marca a una especie, o incluso a un grupo. Cabe señalar que en el caso de los icnofósiles no es posible seguir una clasificación que refleje la filogenia del grupo, y pueden presentarse ordenados de acuerdo a diversas categorías (etológicas, por su posición en el sustrato o como entidades biológicas), o a la conveniencia del autor. En el apéndice 1 se ofrece una mayor explicación de las categorías mencionadas. En este trabajo los icnofósiles fueron arreglados de acuerdo a su categoría etológica, siguiendo la clasificación propuesta por Bromley (1996).

Por otro lado, es de suma importancia recordar que la mayoría de las huellas registradas en la Cantera Tlayúa se han encontrado en otros lugares del mundo como Estados Unidos de América, España, Francia, Inglaterra, Rusia, Venezuela, etc. No obstante, los hallazgos varían en cuanto al tamaño de la huella, el efecto de preservación, el tipo de sustrato, la edad geológica, entre otros factores. Lo anterior nos confirma que los icnofósiles de invertebrados no son, bajo ningún criterio, útiles para la determinación de la edad de las capas en donde se hallan y mucho menos para intentar una correlación entre unidades estratigráficas (Pemberton, Frey y Saunders, 1990; Frey y Pemberton, 1984). No obstante son de gran valor como indicadores de actividad biológica, conducta y ambiente de depósito (Donovan, 1994; Bottjer y Svrda, 1990; Prothero, 1998)<sup>7</sup>.

### CATEGORÍA FODINICHNIA

#### *Icnoespecie "A"*

#### Figura 8

**Material referido.** CT-3228 y CT-5345.

**Localidad.** IGM-2513.

**Niveles estratigráficos.** Z-R 9/5.

**Descripción.** Galerías sinuosas, cuyo ancho va desde 0.75 hasta 1.5 cm, sin una trayectoria definida.

**Discusión.** Las galerías pueden interpretarse como el resultado algún tipo de actividad relacionada con la alimentación y/o habitación, por parte de organismos oportunistas -por ejemplo, anélidos poliquetos-. Esta inferencia se da a partir del gran número de estructuras en una sola laja; de hecho, las estructuras se encuentran ocupando áreas de

---

<sup>7</sup> Con el objetivo de ampliar los datos sobre la presencia de los icnofósiles en nuestro territorio nacional se ha elaborado el apéndice 3 en donde el lector encontrará una lista de icnogéneros, el autor del trabajo y la localidad en donde se registraron.

varios metros cuadrados en algunos niveles de la cantera-. Bromley (1996) considera este icnofósil dentro de la categoría Fodinichnia.



**Figura 8.** Icnospecie A; categoría Fodinichnia. Ejemplar CT-3228. X 1.0.

### CATEGORÍA DOMICHNIA

#### *Ophiomorpha isp.*

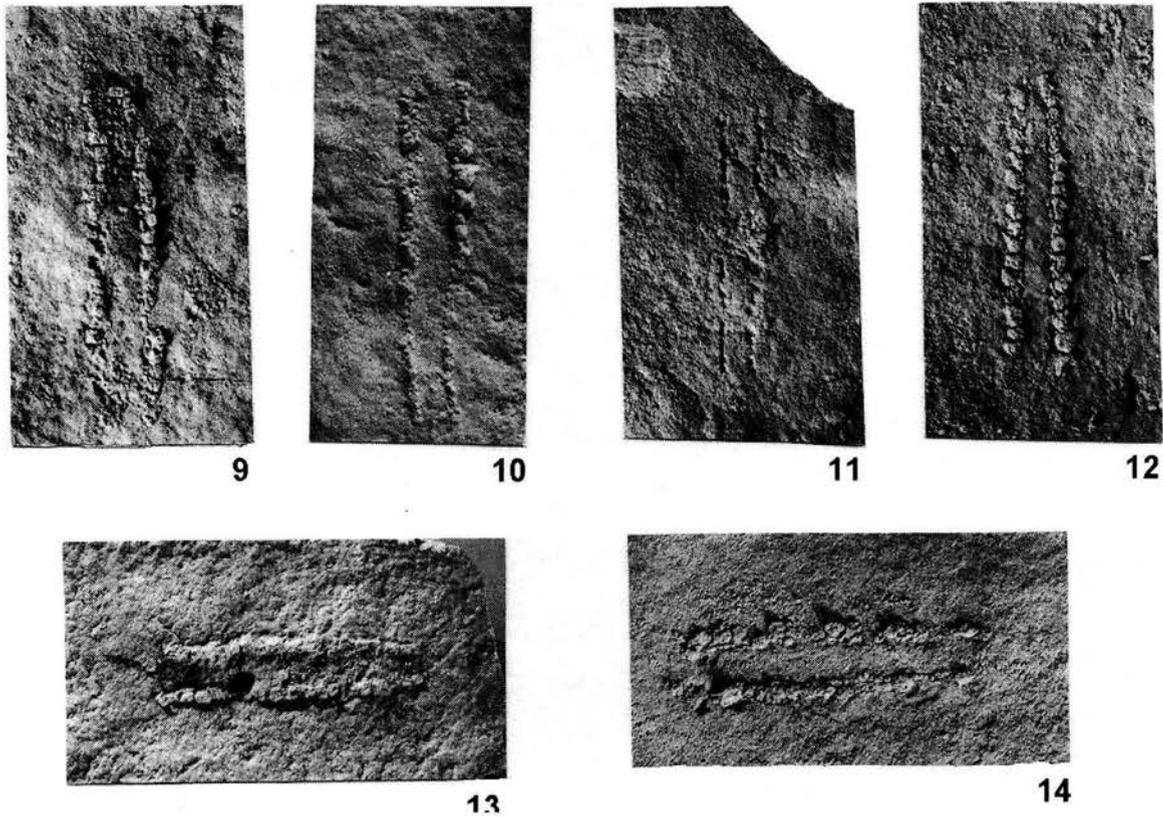
#### **Figuras 9, 10, 11, 12, 13 y14.**

**Material referido, localidad y nivel estratigráfico.** CT-1201 y CT-1202; localidad IGM-370; sin nivel estratigráfico. CT-1655, CT-1658, CT-1659 y CT-2586; localidad IGM-1970; niveles estratigráficos c-63, G-39 y F-79, el último ejemplar carece de este dato.

**Descripción.** Túneles con ornamentación tuberculosa o verrugosa en las paredes exteriores, pero lisa en las interiores. El ancho va desde 1 a 2 cm; puede estar ramificado (Häntzchel, 1962) En los ejemplares de Tlayúa se aprecian lo que serían cortes transversales de estos túneles, conformados por dos hileras casi paralelas de pequeños montículos, mostrando una trayectoria casi recta; el ancho entre estas dos hileras es variable por lo que se dan el ancho mínimo y el máximo.

LOCALIDAD	EJEMPLAR	ANCHO MIN-MAX (cm)	LARGO (cm)	NIVEL ESTRATIGRÁFICO
IGM-370	1201	0.78-0.95	4.69	no hay datos
IGM-370	1202	0.64-0.95	4.42	no hay datos
IGM-1970	1655 (contraparte)	0.56-0.60	3.39	C-63
IGM-1970	1658	0.75-0.93	3.82	G-39; No.118
IGM-1970	1659	0.55-0.82	3.62	F-79
IGM-1970	2586	0.87-0.98	4.37	no hay datos

**Discusión.** Este tipo de rastros es equivalente a los túneles que fabrican crustáceos anomuros hoy en día (Bromley, 1996). Se cree que *Ophiomorpha* es una madriguera que sirve como vivienda y refugio, perteneciendo a la categoría Domichnia; por otro lado, el material con el que están hechas las paredes de la madriguera -pequeños montículos- se obtienen del agua circundante por un proceso de filtración, principalmente de granos sedimentarios que incluyen pequeños cristales; por lo tanto, este icnofósil indica condiciones de un flujo sedimentario moderado, adaptado a sustratos suaves y a ambientes con condiciones estresantes -cambios en el nivel de Oxígeno, por ejemplo- para los organismos (Heinberg y Birkelund, 1984). Cabe señalar que otros autores, como Doyle y Lowry (1996), consideran a este icnogénero parte de la categoría Fodinichnia.



**Figuras 9-14.** *Ophiomorpha* isp; categoría Domichnia. **9.** Ejemplar CT-1201. X 1.0. **10.** Ejemplar CT-1202. X 1.0. **11.** Ejemplar CT-1655. X 1.0. **12.** Ejemplar CT-1658. X 1.0. **13.** Ejemplar CT-1659. X 1.0. **14.** Ejemplar CT-2586. X 1.0.

## CATEGORÍA PASCICHNIA

### ¿Scolicia?

#### Figuras 15 y 16.

**Material referido.** CT-1197 y CT-1199.

**Localidad.** IGM-370.

**Niveles estratigráficos.** No hay datos.

**Descripción.** Rastros bilobados, en ellos se aprecian ligeras crestas transversales y superficiales. En el ejemplar CT-1197 se aprecian cinco rastros cuyas medidas son las siguientes:

RASTRO	ANCHO PROMEDIO (cm)	LARGO (cm)
1	0.44	4.8
2	0.29	6.3
3	0.26	5.2
4	0.73	4.4
5	0.35	2.5

Por otro lado, en el ejemplar CT-1199 se aprecian dos rastros cuyas medidas son las siguientes:

RASTRO	ANCHO PROMEDIO (cm)	LARGO (cm)
1	0.66	12.4
2	0.53	5.3

**Discusión.** Estas icnitas son semejantes a las que forman los gasterópodos modernos, cuyo equivalente fósil serían los icnofósiles del grupo *Scolicia*. Este grupo se caracteriza por los rastros en forma de "V", son bilobados, con crestas transversales y superficiales. Sin embargo, se ha observado que en sustratos suaves, estos rastros son un poco más profundos y carecen de las crestas transversales (Knox y Miller, 1985), por lo tanto, el sustrato en el que se formaron debía de tener poca compactación. La categoría a la que pertenecen según Bromley (1996) es Pascichnia.



**Figura 15.** *¿Scolicia?* sp. Categoría Paschichnia. Ejemplar CT- 1199. X 0.5



**Figura 16.** *¿Scolicia?* sp. Categoría Paschichnia. Ejemplar CT- 1197. X 1.0.

## ***Ichnoespecie "B"***

### **Figura 17**

**Material referido.** CT-1657.

**Localidad.** IGM-1970.

**Niveles estratigráficos.** No hay datos.

**Descripción.** La laja que contiene al rastro está cortada por lo que éste se encuentra incompleto. Este rastro presenta una trayectoria irregular y serpenteante. El ancho va de los 0.54 a 0.72 cm, y el largo del rastro es de 34.0 cm. Este ejemplar carece de datos de nivel estratigráfico.

**Discusión.** Bromley (1996) considera a los icnofósiles horizontales extensos sin ningún lineamiento y un relleno que contrasta con el sedimento que se encuentra alrededor, como evidencia de una alimentación por depósito, por lo tanto pertenece a la categoría *Pasichnia*.



**Figura 17.** Ichnoespecie B; categoría *Pasichnia*. Ejemplar CT-1657. X 1.0.

## ***Ichnoespecie "C"***

**Material referido.** Sin número de control ya que se recolectó posteriormente.

**Localidad.** IGM-2513

**Nivel estratigráfico.** Z-Ñ

**Descripción.** Huellas bilobadas y simétricas serpenteantes de un ancho de 4 a 5 mm, sin una trayectoria definida.

**Discusión.** Este tipo de rastros es comparable a los icnogéneros *Scolicia* o *Aulichnites*, que son el resultado de que gasterópodos exploten el sustrato en busca de alimento conforme van avanzando, por lo que se considera dentro de la categoría *Pasichnia*, según Bromley (1996).

## ***Planolites isp.***

### **Figura 18**

**Material referido.** CT-1200

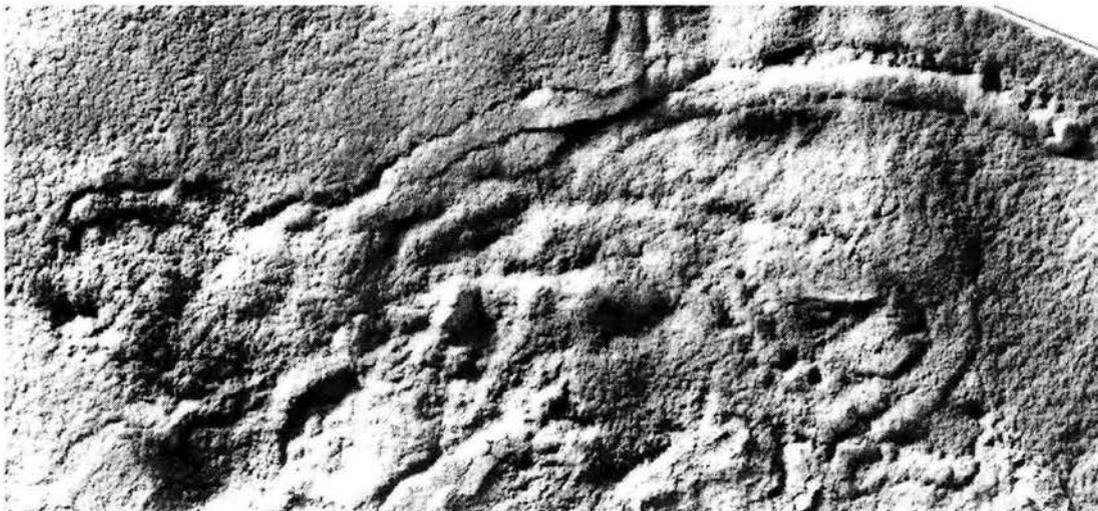
**Localidad.** IGM-370

**Nivel estratigráfico.** No hay datos.

**Descripción.** Este icnofósil se describe como un tubo cilíndrico simple y sin ramificaciones (Heinberg y Birkelund, 1984). La laja presenta cuatro tubos cuyas medidas son las siguientes:

RASTRO	ANCHO PROMEDIO (cm)	LARGO (cm)
1	0.65	11.9
2	0.47	4.6
3	0.55	0.34
4	0.37	11.4

**Discusión.** Heinberg y Birkelund (1984) consideran que este rastro es el resultado de un animal -presumiblemente vermiforme- que va ingiriendo alimento conforme se desplaza, por lo que lo asignan como Pascichnia.



**Figura 18.** *Planolites* isp. Ejemplar CT-1200. X 1.0. Categoría Pascichnia.

### CATEGORÍA FODINICHNIA

#### *Circulichnis* isp.

#### Figura 19

**Material referido.** CT-3410.

**Localidad.** IGM-2513.

**Nivel estratigráfico.** Z-W 9/2 y Z-W 9/3.

**Descripción.** Rastro casi circular, en forma de anillo, con un diámetro externo que va de 2.9 a 3.1 mm; el ancho de este "anillo" oscila entre los 0.5 y 0.8 mm.

**Discusión.** Este tipo de rastro puede relacionarse con el icnogénero *Circulichnis* Vyalov, 1971; sin embargo, el diámetro del ejemplar tlayuano es considerablemente más pequeño que los ejemplares que que el espécimen tipo de *Circulichnis* (10.3 mm) . A pesar de que

el tamaño no está considerado como una icnotaxobase<sup>8</sup> (Pickerill, 1994), la nomenclatura de este ejemplar permanece abierta.

Este tipo de rastros puede interpretarse como el resultado de organismos vermiformes que recorren el sustrato mientras buscan su alimento y por lo tanto, está considerado dentro de la categoría etológica Fodinichnia. Este rastro se ha encontrado en ambientes marinos, desde profundidades batiales hasta aguas poco profundas, al igual que en ambientes lacustres (Buatois et al., 1998)



**Figura 19.** *Circulichnis* isp. Ejemplar CT-3410. Categoría Fodinichnia. X 7.0

## CATEGORÍA EQUILIBRICHNIA

### *Iconoespecie "D"*

#### Figura 20

**Material referido.** CT-3224.

**Localidad.** IGM-2513.

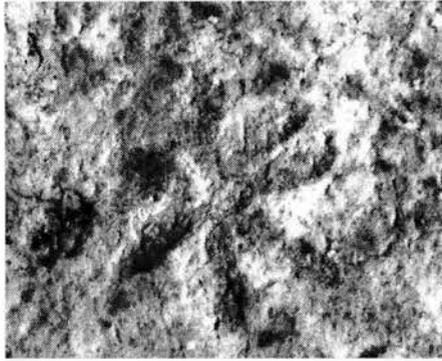
**Nivel estratigráfico.** Z-W 8/4.

**Descripción.** Este ejemplar consta de siete rastros cuya forma recuerda una lente biconvexa, dispuestos de manera concéntrica, semejando una flor. El largo de los rastros oscila entre los 0.25 y 0.31 cm, mientras que en su parte más ancha miden entre 0.09 y 0.11 cm.

**Discusión.** Esta icnita podría clasificarse dentro de la categoría Equibrichnia, ya que estos rastros son producidos por animales que viven en la capa superficial del sustrato y que cambian su posición a intervalos del tiempo; este ejemplar podría interpretarse como el rastro de un equinodermo del tipo de las estrellas de mar o quizá de un ofiuoideo. No se presenta una estructura pentámera característica de los organismos mencionados arriba, pero existe la posibilidad de que esto se deba al cambio de posición o movimiento de los organismos que produjeron la marca.

---

<sup>8</sup> Las icnotaxobases son las características morfológicas de un icnofósil que se consideran como una base válida para establecer la icnotaxonomía (Bromley, 1996).



**Figura 20.** Icnoespecie D. Categoría Equilibrichnia. Ejemplar CT-3224. X 4.0

### **CATEGORÍA AGRICHNIA**

#### ***Icnoespecie "E"***

**Material referido.** Sin número de control ya que se recolectó posteriormente.

**Localidad.** IGM-2513

**Nivel estratigráfico.** Z-W

**Descripción.** Se trata de huellas irregulares, pobremente preservadas que recuerdan vagamente a grafogliptidos del tipo de *Paleodycton*.

**Discusión.** Este tipo de icnitas pertenecería a la categoría etológica Agrichnia, según Bromley (1996). En el campo se encontraron por lo menos tres ejemplares de este tipo en el mismo nivel que este ejemplar, aunque un poco menos preservados.

## ANÁLISIS DE LOS ISÓTOPOS ESTABLES

Como ya se señaló anteriormente, solo se practicaron análisis isotópicos a los niveles de la localidad 2513 debido a que se desconoce la ubicación exacta de aquellos en los que se encontraron a los icnofósiles. En la Tabla 1 se encuentran referidos los valores obtenidos del bloque perteneciente al nivel Z-Ñ; los niveles inferiores van numerados desde el uno, por lo que el 46 representa el estrato más superior. Por otro lado, en la Tabla 2 se encuentran los valores del nivel Z-W. La ecuación a la que se refiere la última columna de ambas tablas, se explica más adelante con mayor detalle.

Según se observa en la Tabla 1, el valor mínimo de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$  en el Nivel Z-Ñ es de -4.84, mientras que el máximo es -5.19, dando como promedio -5.01. Por otro lado, el valor mínimo de  $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$  en este mismo nivel es de -6.52 y el máximo es de -7.29, por lo que el valor promedio es de -6.9. Al analizar los datos se advierte que las variaciones en el Carbono no son muy marcadas, mientras que los valores del Oxígeno tienden a disminuir en los niveles superiores.

Por otro lado y como se observa en la Tabla 2, los valores del Nivel Z-W con respecto al  $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$  van desde -4.96 hasta -5.16, dando como valor promedio -5.06; los valores mínimo y máximo del  $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$  son de -6.78 y -7.95, respectivamente, dando como promedio un valor de -7.36; por un lado, las variaciones en el Carbono no son muy marcadas, pero el Oxígeno tiende a cambiar drásticamente en el intervalo de las muestras 11 y 12; sin embargo, no se observa un cambio litológico notable en las laminaciones correspondientes a estas muestras.

## DISCUSIÓN

### USO DE LOS ISÓTOPOS DE CARBONO PARA DIFERENCIAR SEDIMENTOS MARINOS Y LACUSTRES

Uno de los trabajos más importantes que se realizó sobre la cuantificación de la paleosalinidad es el de Clayton y Degens (1959), en el cual se discute la aplicación de la abundancia de isótopos estables como posibles indicadores ambientales. Para ello se analizaron muestras de calizas, areniscas, lutitas y algunas conchas fósiles -provenientes de formaciones previamente documentadas- de origen marino o lacustre. De acuerdo con los resultados obtenidos, en las muestras de agua dulce los valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  en promedio eran inferiores en comparación con los de las muestras marinas.

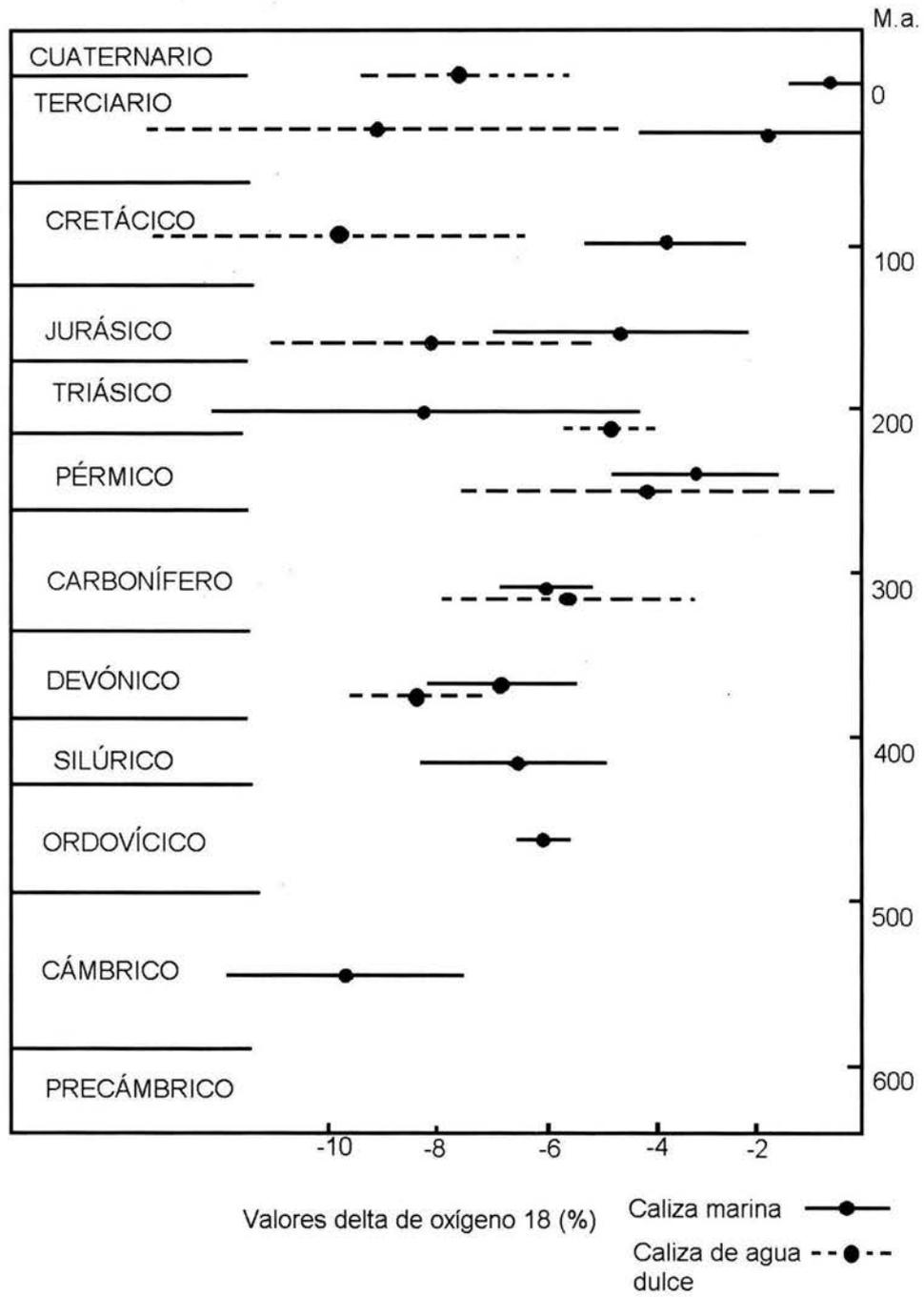
En 1964, Keith y Weber realizaron un estudio con calizas de diferentes edades, y según su origen -marino o dulceacuícola- tenían diferentes valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  (Figuras 21 A y B); según estos autores, las calizas de aguas marinas tienen un valor  $\delta^{18}\text{O}$  promedio de -5.58, mientras que en las de agua dulce es de -8.56, confirmando lo postulado anteriormente. Por otro lado, al analizar los valores  $\delta^{13}\text{C}$ , estos autores encuentran un valor promedio de -0.13 para las muestras marinas y -4.12 para las de origen lacustre; cabe destacar que estos valores deben de considerarse con precaución, ya que al manejarse individualmente y no en promedio, tienden a mostrar un leve solapamiento en los valores delta. Con fines de comparación, los valores promedio de las calizas de Tlayúa y los obtenidos por Keith y Weber (1964) se presentan en la Tabla 3.

Tabla 1. Valores isotópicos del oxígeno y carbono del nivel Z-Ñ de la localidad 2513

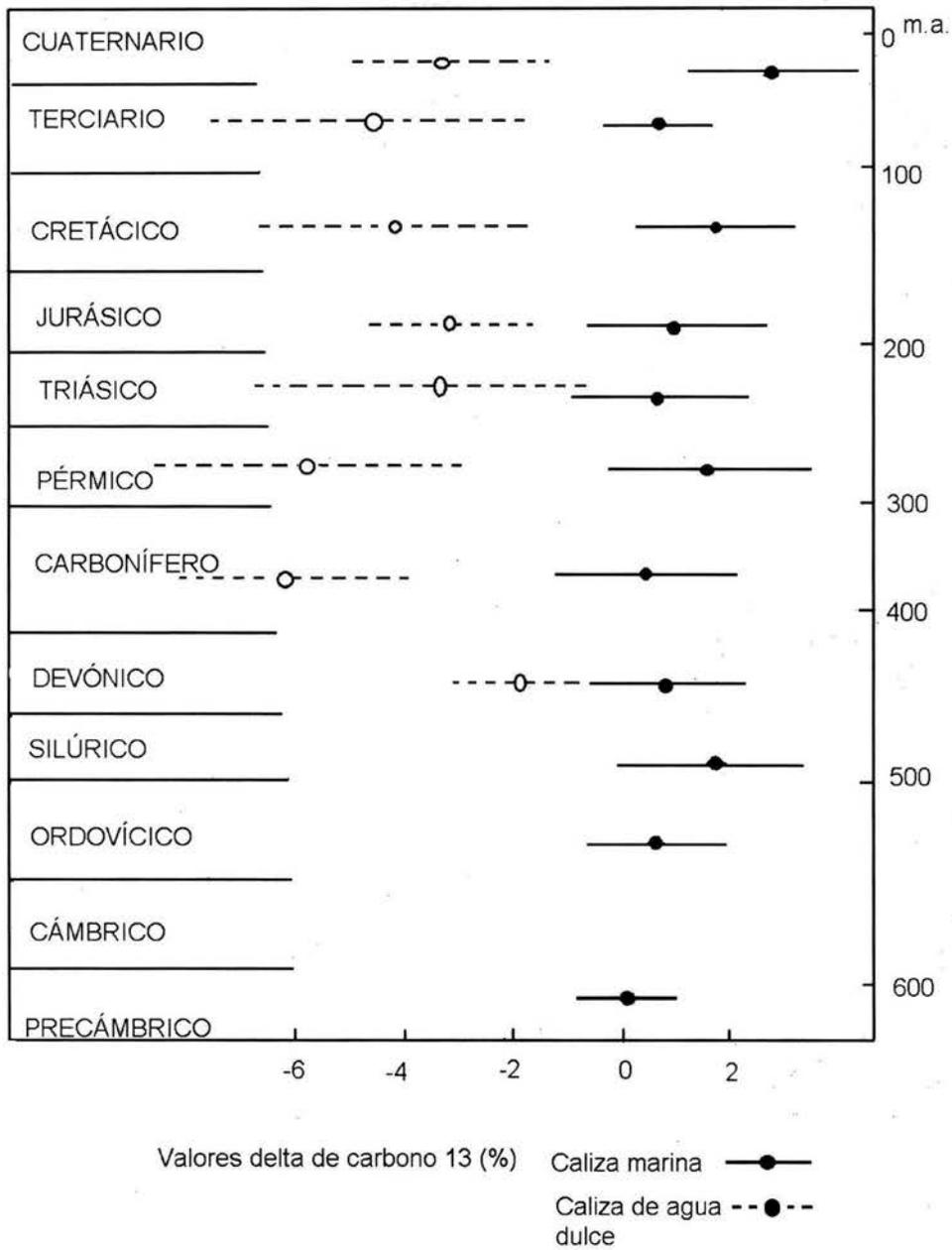
MUESTRA	Oxígeno 18 (VPDB)	Carbono 13 (VPDB)	Oxígeno 18 (VSMOW)	Resultado ecuación 1
1	-7.18	-5.15	23.51	113.181
2	-7.06	-5.15	23.63	113.245
3	-6.87	-5.03	23.82	113.567
4	-7.09	-5.14	23.6	113.236
5	-6.74	-5.06	23.96	113.591
6	-7.11	-5.11	23.58	113.3
7	-6.95	-4.99	23.74	113.626
8	-7.04	-5.06	23.65	113.439
9	-7.29	-5.18	23.4	113.068
10	-7.05	-5.09	23.65	113.368
11	-7.12	-5.04	23.57	113.432
12	-6.84	-5.04	23.86	113.579
13	-7.03	-5.01	23.66	113.546
14	-7.01	-4.99	23.69	113.584
15	-7.12	-5	23.57	113.513
16	-6.73	-4.94	23.97	113.833
17	-6.82	-4.95	23.88	113.158
18	-6.62	-5.08	24.08	113.598
19	-6.82	-4.95	23.88	113.758
20	-6.64	-5.15	24.06	113.437
21	-6.68	-5.09	24.02	113.547
22	-6.76	-4.99	23.94	113.714
23	-6.79	-4.95	23.91	113.771
24	-6.92	-5.16	23.78	113.282
25	-7.13	-5.07	23.56	113.36
26	-7.03	-5.12	23.66	113.324
27	-6.82	-5.11	23.88	113.445
28	-6.92	-5.14	23.78	113.317
29	-6.83	-5.15	23.87	113.355
30	-6.66	-5.12	24.05	113.493
31	-6.89	-5.07	23.81	113.49
32	-6.81	-5.02	23.89	113.625
33	-6.71	-4.84	23.99	113.054
34	-6.75	-4.88	23.95	113.934
35	-6.72	-5.02	23.98	113.664
36	-6.67	-5.03	24.03	113.672
37	-6.65	-4.97	24.06	113.809
38	-6.64	-4.96	24.06	113.841
39	-6.67	-4.95	24.03	113.839
40	-6.63	-4.91	24.08	113.935
41	-6.61	-4.91	24.09	113.943
42	-6.6	-5.02	24.11	113.74
43	-6.52	-5.19	24.19	113.426
44	-6.54	-5.14	24.17	113.523
45	-6.67	-5.09	24.03	113.55
46	-6.68	-5.01	24.02	113.704

Tabla 2. Valores isotópicos del oxígeno y carbono del nivel Z-W de la localidad 2513

Muestra	Oxígeno 18 (VPDB)	Carbono 13 (VPDB)	Oxígeno 18 (VSMOW)	Resultado ecuación 1
1	-6.85	-5.04	23.84	113.56
2	-6.92	-4.96	23.77	113.699
3	-6.95	-5.05	23.75	113.498
4	-6.78	-4.91	23.92	113.866
5	-6.95	-5.06	23.74	113.477
6	-6.86	-4.97	23.84	113.706
7	-6.79	-5.02	23.91	113.64
8	-6.83	-4.99	23.87	113.687
9	-6.8	-5.01	23.9	113.653
10	-7.01	-5.01	23.68	113.557
11	-6.71	-5.16	23.99	113.394
12	-7.81	-4.99	22.86	113.198
13	-7.87	-5.01	22.8	113.121
14	-7.45	-5.06	23.23	113.21
15	-4.62	-5.14	23.06	113.23
16	-7.64	-4.99	23.03	112.986
17	-7.95	-5.01	22.71	113.283
18	-7.84	-5.04	22.83	113.064
19	-7.85	-5.06	22.82	113.028
20	-7.63	-5.16	23.04	112.936



**Figura 21 A. Composición promedio de isótopos de Oxígeno en calizas ordenadas de acuerdo a su edad geológica (modificado de Keith y Weber, 1964)**



**Figura 21 B. Composición promedio de isótopos de Carbono en calizas ordenadas de acuerdo a su edad geológica (modificado de Keith y Weber, 1964)**

**Tabla 3. Valores promedio de las calizas tlayuanas, marinas y dulceacuícolas, estas dos últimas según Keith y Weber (1964)**

	$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ (promedio)	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ (promedio)
Nivel Z-Ñ	-5.01	-6.9
Nivel Z-W	-5.06	-7.36
Calizas marinas	-0.13	-5.58
Calizas dulceacuícolas	-4.12	-8.56

Como puede observarse, los valores delta del Carbono de las calizas tlayuanas tienden a acercarse más a los que se encuentran en calizas dulceacuícolas. Sin embargo, los valores del Oxígeno se encuentran entre los valores que se asignan a las de origen marino y las de origen dulceacuícola, por lo que se podría suponer que la salinidad puede compararse a la que impera en los ambientes salobres modernos. Comparando los valores de Oxígeno en las gráficas, se advierte que hay mayores cambios en el nivel Z-W que en el nivel Z-Ñ.

Por otro lado, en esta misma investigación, Keith y Weber (1964) analizaron alrededor de 500 muestras de calizas marinas y de aguas dulces y fósiles de edad cámbrica y algunos de edad superior. Encontraron que las conchas y calizas lacustres de edad jurásica y de edad superior tenían un bajo contenido de  $^{18}\text{O}$  en relación con las marinas. A partir de sus resultados, postularon una ecuación para diferenciar calizas marinas de agua dulce, siempre y cuando fueran de edad jurásica o más jóvenes:

$$Z = 2.048 (\delta^{13}\text{C} + 50) + 0.498 (\delta^{18}\text{O} + 50) \quad (\text{Ecuación 1})$$

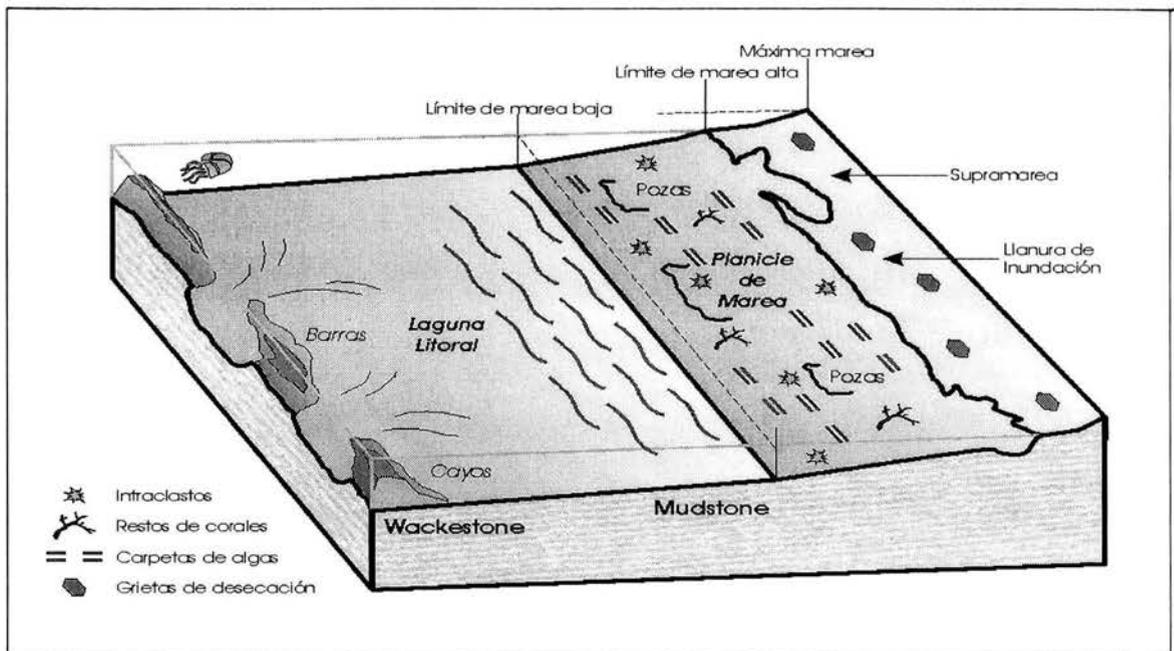
en donde los valores Z mayores a 120 indican un origen marino, mientras que valores menores a 120 se relacionan con condiciones lacustres, y en aquellas muestras de las cuales los valores son cercanos a 120 no se puede determinar su origen. De acuerdo a estos autores, no existe posibilidad de definir una categoría separada para los carbonatos de ambientes transicionales.

De acuerdo a los resultados obtenidos, y como se observa en la Tabla 1, los valores para el nivel Z-Ñ oscila entre 113.181 y 114.054, dando como valor promedio 113.617; mientras que los valores del nivel Z-W oscilan entre 112.936 y 113.986, y como valor promedio 113.461. Ambos valores sugieren que los niveles muestreados se formaron en un ambiente en donde predominaban condiciones de agua dulce.

## MODELOS PALEOAMBIENTALES DE LA FORMACIÓN TLAYÚA

Existen básicamente dos propuestas para el paleoambiente de la Formación Tlayúa: la primera formulada por Pantoja-Alor (1992) y la segunda por Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996). Con respecto a que significado tienen los icnofósiles en estas teorías, Pantoja-Alor (1992) señala la presencia en algunos estratos de huellas tridactilares pequeñas, que bien pudieran representar icnofósiles de invertebrados o de pequeños vertebrados; Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996) señalan que las estructuras observadas por Pantoja-Alor son estructuras de presión o marcas de desecación formadas en condiciones subacuáticas (sineresis).

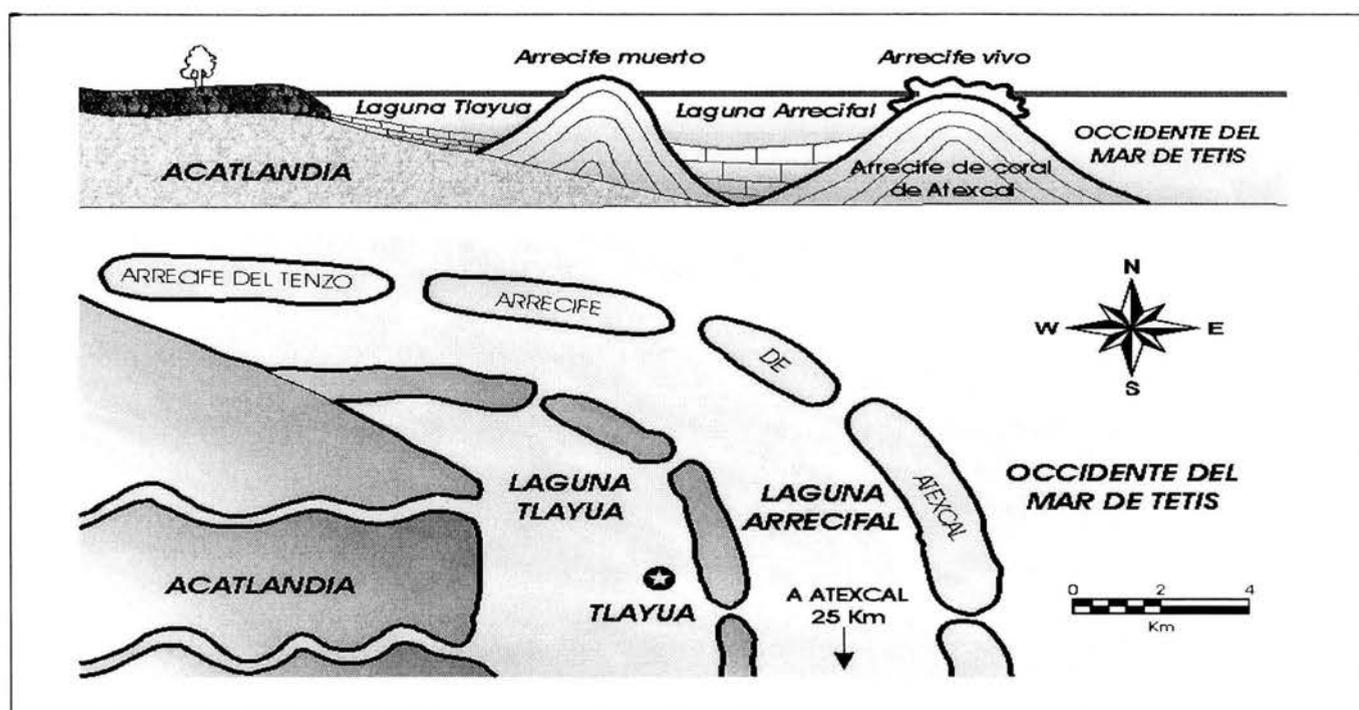
Pantoja-Alor (1992) propone que el ambiente de depósito correspondería a una zona de intermarea en un medio lagunar no restringido, con una amplia superficie de inundación-desección, que fue capaz en su tiempo de arrastrar restos provenientes de un arrecife, de la laguna o de mar abierto durante los fenómenos de marea alta y tormentas, en éstos se formaban pozas, trampas y oquedades que atrapaban a la fauna cuando bajaba la marea (Pantoja-Alor, 1990) (Figura 22).



**Figura 22. Modelo paleoambiental propuesto por Pantoja-Alor (1992)**

Con respecto a esta teoría, su autor señala que el depósito era una zona de intermarea con eventos de tormentas; si estas condiciones fueran ciertas, es probable que los organismos de fondo pudiesen sobrevivir a ellas; sin embargo, no hay evidencias de un oleaje marcado, y solamente pudiera ser una intermarea de muy bajo ángulo de pendiente y sin energía; por otro lado, no se ha detectado la presencia de tempestitas.

La segunda hipótesis es propuesta por Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996) quienes suponen que el depósito de las capas medias de la formación se realizó en una laguna, la cual al menos en cierto tiempo se encontraba completamente separada de otros cuerpos de agua y cuyo fondo estaba estancado. Como consecuencia de la falta de circulación, el fondo de la laguna era altamente tóxico debido a una extrema evaporación, creando un depósito con condiciones de hipersalinidad y anoxia. Al este de esta laguna, estaba una laguna arrecifal y el arrecife, ricos en biota; estos serían la fuente de los organismos fósiles. La acción de fuertes tormentas y de mareas arrastraría a los organismos al fondo de la laguna con las condiciones tóxicas. Esta laguna tendría también influencia de los sedimentos terrígenos de tierras emergidas al oeste del depósito y de ríos de agua dulce. Se propone que pudo haber existido un gran arrecife al este de la laguna, el cual también contribuiría a la diversidad de la biota (Figura 23). Se proponen como evidencias de las supuestas anoxia y la hipersalinidad la falta de infauna y de macrobentos, la presencia de carpetas cianobacteriales y la forma post-mortem en "L" que presentan los peces como consecuencia de un desequilibrio osmótico. Posteriormente, estudios hechos por Feldmann y colaboradores (1998) refuerzan la hipótesis de la influencia periódica de agua dulce en la laguna, basándose en la presencia de diferentes artrópodos, como ninfas de odonatos y algunos arácnidos.



**Figura 23. Reconstrucción del medio ambiente según Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996)**

Otros estudios que apoyan la hipótesis de Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996) son las siguientes: a partir del estudio de peces ichtyodectiformes de Tlayúa, Alvarado-Ortega (1998) propone un género nuevo semejante a *Cladocyclus*, el cual ha sido colectado en sedimentos africanos que corresponden a un ambiente lagunar salino y en sedimentos sudamericanos formados en ambientes marinos fuertemente influenciados por cuerpos de agua dulce, abriendo la posibilidad de que el género nuevo fuera capaz de habitar un ambiente parecido al propuesto por Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996).

Con base en un estudio hecho por González-Rodríguez (1996) en los peces macrosémidos fósiles de la cantera, menciona que a partir de la información que se tiene del hábitat propuesto para los representantes actuales de estos peces (aguas dulces y ambientes lagunares de baja energía asociados a arrecifes de coral y en probable comunicación con ríos), la interpretación de Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996) sería la más cercana. Sin embargo, se resalta la importancia de realizar un estudio anatómico que indique las posibles adaptaciones de estos peces al agua dulce.

Por su parte, Cabral-Perdomo y Applegate (1994) señalan la existencia de huesos (un húmero y dos escapulocoracoides) de pterosaurios -presumiblemente *Pterodon*-extraídos de la cantera. Su presencia reforzaría la idea de que la cantera fue depositada en una laguna cerrada cerca de la línea costera, debido a que los pterosaurios subadultos volaban sobre el mar, pero no tan lejos. Cuando el pterosaurio murió, el cuerpo fue flotando por un tiempo en la laguna y, conforme iba depositándose, se desarticuló y los huesos cayeron al fondo. Los autores explican que por esta razón se encuentran solamente unos pocos huesos en la cantera y no individuos completos. En otro estudio, estos mismos investigadores (Applegate y Cabral-Perdomo, 1994) proponen que la biodiversidad de vertebrados fósiles se utilizaría como una clave para establecer el modelo paleoambiental. Algunos taxa de los peces encontrados, como picnodontes y macrosémidos, representarían los habitantes del arrecife coralino. Algunos clupeomorfos tienen en sus contenidos estomacales extremidades de insectos, los cuales pudieron ser de agua dulce o salobre. Las tortugas halladas probablemente habitaban un área cercana en donde anidaban y los lagartos habitarían una zona terrestre cercana.

Por otro lado, Kashiyama y colaboradores (2003), basados en el estudio de una sección de 30 m del Miembro Medio y mediante análisis estadísticos basados en la transición de las microfacies -por medio de modelos logarítmicos lineares de quasi-independencia-, sugieren que éstas son comparables a las que se pueden observar en las partes distales de depósitos turbidíticos de grano fino y/o depósitos por suspensión. Con respecto a la singular preservación de los fósiles, se atribuye como causa principal condiciones anaeróbicas o disaeróbicas debido al estancamiento de las aguas; la biota debió de habitar bancos de arrecife marginales, y los de origen terrestre debieron de flotar y ser acarreados al depósito. El modelo paleoambiental que desarrollan es una cuenca marina profunda, la cual nunca sufrió una exposición subaérea, y en donde las aguas del fondo debieron de ser disaeróbicas, anaeróbicas, o posiblemente hipersalinas.

Los resultados obtenidos a partir de los icnofósiles tlayuanos en este estudio sugieren la existencia de al menos cinco categorías etológicas diferentes: Fodinichnia, Dominichnia, Pascichnia, Agrichnia y Cubichnia. Estos rastros serían los relictos de una comunidad de fondo compuesta por organismos vermiformes, gasterópodos, probablemente equinodermos y crustáceos. Ahora bien, de acuerdo con las hipótesis generadas sobre las condiciones ambientales que imperaban en la cantera, ninguna contempla la presencia de un bentos y en general, explican la presencia de animales

pertenecientes a éste como el resultado de un transporte. Se ha considerado que en la cantera no se podía establecer un macrobentos y que " *...todas las huellas o pistas (hechas presumiblemente por invertebrados) que se han encontrado en las canteras son muy restringidas y no hay indicación de organismos viviendo en el fondo*"... (Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996). Sin embargo, la variedad de conductas observadas indican que, por lo menos en ciertos periodos de tiempo, algunos animales pudieron establecerse, y explotaban el sustrato con fines de alimentación, habitación y forrajeo. Este sustrato probablemente no era muy firme - como lo sugieren algunos icnofósiles, estructuras de carga que se encuentran en diferentes niveles de la cantera y un belemnite que atraviesa casi siete capas del depósito (Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996)-.

La hipótesis de estos investigadores sostiene que las condiciones principales que impidieron la colonización infaunal y el establecimiento de un bentos en el fondo de esta cuenca de depósito fueron una hipersalinidad y una posible anoxia; sin embargo, en la actualidad se han encontrado animales que pueden sobrevivir en ambientes con bajas o nulas concentraciones de Oxígeno, como celenterados, braquiópodos, holotúridos, gasterópodos, poliquetos, crustáceos y equinodermos (Rhoads y Morse, 1971; Bromley, 1996); por lo tanto, la anoxia no sería un factor excluyente para la presencia de organismos, y es factible encontrar evidencias de la actividad de estos animales, tanto en el registro fósil como en la actualidad. Además, los rasgos de los ambientes anóxicos son de un tipo muy distinto al que impera en la Cantera Tlayúa; por ejemplo, se esperaría encontrar sedimentos oscuros con gran cantidad de materia orgánica, situación que no se observa en ninguna parte del depósito.

Por otro lado, González-Rodríguez (1996) menciona que en distintos niveles de la cantera se han extraído pequeñas cantidades de kerógeno, las cuales son indicativas de un ambiente rico en Oxígeno, al menos en ciertos niveles. Con respecto a la hipersalinidad, si existiera tal, es probable que no existieran icnofósiles ya que no hay organismos -excepto microorganismos- que toleren esta condición. En este estudio, por el contrario, se encontró una variedad de icnitas que permiten suponer que, al menos en el momento en que se formaron, existían condiciones más favorables para el asentamiento de organismos en el fondo de la laguna. Además, si hubiese hipersalinidad, debería tener una expresión directa en los sedimentos con la presencia de capas evaporíticas (yeso, haluros), la cual no se ha detectado.

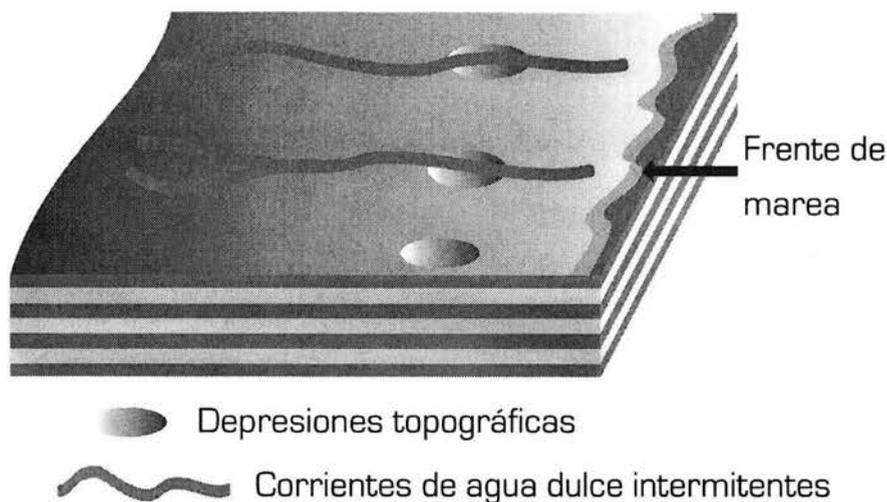
La teoría mencionada sugiere que el depósito del Miembro Medio se formó en una laguna cerrada de origen marino con influencia de ríos; no obstante, si esto fuera cierto, deberían de existir depósitos de sedimentos terrígenos en abundancia (arcillas, limos y arenas); lo anterior tampoco se observa en la cantera ni en lugares cercanos a ella. Como ya se explicó anteriormente, los estudios realizados con los isótopos sugieren que en la laguna predominaba temporalmente el agua dulce y en ella había variaciones de la salinidad -debido probablemente a la influencia de aguas marinas- que además arrastraban cierta cantidad de fauna, tanto de vertebrados como de invertebrados. De éstos últimos, algunos sobrevivían el tiempo suficiente para dejar sus rastros o establecerse por periodos cortos como comunidad bentónica.

Cuando se quiso establecer una correlación entre los organismos que se han recolectado de los niveles portadores de icnofósiles, solamente se logró en el caso de los niveles Z-Ñ y Z-W de la localidad 2513; en el nivel Z-Ñ se han extraído crustáceos, mientras que del Z-W se han recolectado ejemplares adultos y larvas de peces clupeidos, amonitas, belemnites, ofiúridos y crustáceos, al igual que organismos semejantes a algas (Alvarado-Ortega, comunicación personal, 2001). Esto sugiere que probablemente algunos

de estos organismos habitaban esos niveles y su presencia no fue producto de corrientes marinas, como arguyen las hipótesis anteriores.

Finalmente, y aclarando que el objetivo de este trabajo no es establecer un modelo paleoambiental, se propone que el depósito del Miembro Medio se realizó en una depresión topográfica, la cual recibía constante influencia de agua dulce, probablemente por pequeños arroyos –de tal manera que esta influencia no se observa en los sedimentos del área o cercanos-; ésta se encontraba en un frente de mareas, de modo que al subir la marea, también existía aporte de aguas marinas a la depresión, las cuales arrastraban restos orgánicos –e inclusive algunos organismos vivos- que se depositaban en dicha depresión. De esta manera, la biota que arrastraba la marea llegaba al lugar del depósito, en donde sobrevivía por poco tiempo (Figura 24). Nuevamente, y reiterando que se carecen de elementos suficientes para establecer un modelo, esta propuesta coincidiría con los resultados obtenidos en el presente estudio, al menos localmente.

Como conclusión de este estudio, se puede afirmar que no se encontraron evidencias suficientes para apoyar alguna de las dos hipótesis principales que se han manejado para explicar el paleoambiente que imperó en la Formación Tlayúa; al contrario, los nuevos datos aportados aquí, sugieren realizar un estudio más detallado para esclarecer las condiciones ambientales originales de este depósito.



**Figura 24. Modelo paleoambiental inferido a partir de este estudio.**

## **CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS**

Como resultado del estudio de los icnofósiles y los análisis isotópicos, es probable que el depósito del Miembro Medio de la Cantera Tlayúa se realizó en una laguna, con influencia de aguas marinas y en la cual se encontraba establecida una comunidad de fondo, compuesta por organismos vermiformes, gasterópodos, crustáceos y equinodermos -al menos en ciertos periodos de tiempo-. No se encontraron evidencias de anoxia o hipersalinidad, intermarea o tormentas, sugeridas en modelos paleoambientales anteriores; por el contrario, se observó que es muy probable la influencia de aguas dulces en el depósito, hecho que concuerda en parte con algunas de las hipótesis propuestas anteriormente, como la sugerida por Feldmann y colaboradores (1998)

Por otro lado, no fue posible asociar el conjunto de icnofósiles con alguna icnofacies previa. El modelo arquetípico de las icnofacies ha entrado en discusión los últimos años, debido a que solamente se ajusta en ambientes con condiciones "normales". Desde hace poco tiempo, se han desarrollado muy pocos estudios sobre icnofacies en ambientes aislados (p. e. Buatois y Mangano, 1990), y en nuestro caso, la cantera representa un ambiente muy particular, por lo que no fue posible ajustarlo con este modelo.

Es recomendable que se lleve a cabo un análisis isotópico en todos los niveles del Miembro Medio en las diferentes localidades, de manera que se compruebe si todo el depósito es de origen lacustre, tal y como se sugiere en este estudio.

El Miembro Medio de la Formación Tlayúa se ha considerado y representado -en la mayoría de las investigaciones- como una unidad litológica homogénea. Sin embargo, las características litológicas varían de localidad a localidad (Centeno-García, comunicación personal, 2000). Sería recomendable revisar la litología en este miembro, y a partir de este estudio, establecer una columna estratigráfica más detallada que las manejadas en trabajos anteriores. Por otro lado, el registro de los estratos fosilíferos que hay en la cantera no ha sido controlado de manera constante a través de los años, y como resultado, no hay una buena correlación entre los estratos de una y otra localidad, lo cual impidió, en el caso de este estudio, una relación directa entre los niveles portadores de icnitas. El control que se lleva en la cantera consiste en marcar los estratos más distintivos y cuando hay un paquete de capas sin ninguna diferencia se procede a marcar cada metro. Estas condiciones no pueden otorgar información si se quiere hacer un análisis más fino y detallado. Por lo tanto, es necesario revisar la metodología que se emplea al dividir los estratos y contemplar los puntos mencionados anteriormente para una mejor correlación entre las capas y un registro estratigráfico más detallado.

Los depósitos del Miembro Medio se caracterizan por una fina laminación, de la cual todavía no se establece su origen. Esta laminación puede deberse a cambios relacionados con épocas de sequía/ épocas de lluvia, con fluctuaciones del clima o con causas más complejas. El único estudio en el que se interpreta esta característica - basándose en múltiples análisis sedimentológicos- es el realizado por Kashiyama y colaboradores (2003). A partir de análisis espectrales con susceptibilidad magnética y color visible RGB, estos autores observaron patrones de ciclicidad de Milankovitch en el depósito, concluyendo además que la acumulación de sedimento sería en promedio de 1.9 cm/ año. Esta información, en un futuro y si se realizan más análisis de isótopos en todos los niveles del Miembro Medio, arrojaría datos más precisos sobre el paleoambiente imperante en este depósito.

Durante mucho tiempo el paleoambiente imperante en la Cantera Tlayúa se ha comparado con el que existió en Solnhofen, en Alemania, ya que se han observado similitudes en la geología y en la tafonomía de los organismos; sin embargo, en los últimos años se ha observado que presenta condiciones más similares a las de otros depósitos, como Nusplinger Plattenkalk, en Alemania (*i.e.* Seibertz y Spaeth, 2002). Los elementos que se presentan en este estudio no contradicen los modelos paleoambientales ya propuestos, pero sí dejan patente la necesidad de realizar estudios a detalle en todo el Miembro Medio, ya que es muy probable que las condiciones cambien a lo largo del tiempo, tal y como se propone en este trabajo. Finalmente, cabe señalar que la Cantera Tlayúa es uno de los yacimientos fosilíferos más importantes de México y también un patrimonio nacional, de tal forma que el seguir desarrollando investigaciones en este sitio nos permitirá comprender cada vez mejor una parte pequeña, pero muy significativa, la historia de la vida a través del tiempo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alencáster, G. 1973. Una nueva especie de *Toucasia* en el Cretácico medio de los estados de Oaxaca y Puebla. *Paleontología Mexicana* 36. 4-20 p.
- Alvarado-Ortega, J. 1998. Descripción preliminar de un Género Nuevo Ichtyodectiforme (Neopterygii: Teleostei) de la Cantera Tlayúa (Cretácico Temprano), en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. 88 pp. (inédita).
- Applegate, S.P. 1987. A preliminary study of the Tlayúa Quarry near Tepexi de Rodríguez. *Sociedad Mexicana de Paleontología*. 1: 40-50.
- Applegate, S.P. 1992. A new genus and species of picnodont from the Cretaceous (Albian) of Central México, Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Revista del Instituto de Geología, UNAM*. 10: 164-178.
- Applegate, S.P. y M.A Cabral-Perdomo. 1994. The biodiversity of the vertebrate fossils of the Tlayúa Quarries, as a key to the formation of an environmental model. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 14 (3): 15 A (Abstract).
- Applegate, S.P., Espinosa-Arrubarrena, L. y Montellano, M. 2000. Mesozoic: The Tlayúa Quarry. Guide book of the field trips. 60nd Annual Meeting of The Society of Vertebrate Paleontology. UNAM. México.
- Barrera, E. 1990. Oxygen and carbon isotopes: Utility for environmental interpretation of recent and fossil invertebrate skeletons *in* J.G. Carter (ed.) *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. Volumen I. Van Nostrand Reinhold. New York. 557-566 p.
- Bottjer, D.J. y C.E. Savdra. 1990. Trace fossil model for reconstruction of paleo-oxygenation in bottom waters. *Geology*. 14: 3-6.
- Bravo-Cuevas, V.M. y Jiménez-Hidalgo, E. 1996. Las dinosaurioicnitas de México: su significación geológico-paleontológica. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. 147 pp. (inédita)
- Bromley, R.G. 1996. *Trace Fossils: Biology, Taphonomy and Applications*. Chapman & Hall. United Kingdom. 361 pp.
- Bromley, R.G. y U. Asgard. 1991. Ichnofacies: a mixture of taphofacies and biofacies. *Lethaia*. 24: 153-163 p.
- Buatois, L.A. y M.G. Mangano. 1990. Una asociación de trazas fósiles del Carbónico lacustre del área de los Jumes, Caramarca, Argentina. 5. *Actas del Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. 1: 77-81.
- Buatois, L.A., M.G. Mangano, C.G. Maples y W.P. Lanier. 1998. Ichnology of an Upper Carboniferous fluvio-estuarine paleovalley: The Tonganoxic Sandstone, Buildex Quarry, Eastern Kansas, USA. *Journal of Paleontology*. 72 (1): 152-180.
- Buitrón-Sánchez, B.E. y R. Malpica-Cruz. 1987. Tepexi de Rodríguez, Puebla, una localidad fosilífera famosa de México. *Ier. Congreso Nacional de Paleontología*. Libro Guía de la excursión: 24 pp.

- Buitrón-Sánchez, B.E. y J. Pantoja-Alor. 1994. Esponjas perforantes de moluscos del Cretácico temprano en la Región Centroccidental de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 11 (2): 222-231 p.
- Cabral-Perdomo, M.A. 1995. Los icnofósiles de vertebrados terrestres del Terciario Tardío del área de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. Facultad de Ciencias. UNAM. Tesis de Licenciatura. 107 pp. (inédita)
- Cabral-Perdomo, M.A. y S.P. Applegate. 1994. Pterosaurs from the Tlayúa Quarries near Tepexi de Rodríguez, Central México and its palaeoecological significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 14 (3): 19A (Abstract).
- Cantú-Chapa, A. 1987. Las amonitas del Albiano Superior de Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Soc. Mex. Paleontología*. 1: 159-160.
- Cienfuegos-Alvarado, E. y Morales-Puente, P. 2000. Manual de Métodos de Prueba: Laboratorio de Espectrometría de Masas de Isótopos Estables. Instituto de Geología, UNAM. México (inédita).
- Clayton, R.N. y E.T. Degens. 1959. Use of carbon isotope analyses of carbonates for differentiating fresh-water and marine sediments. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*. 23: 890-897.
- Contreras, B.A.D. 1979. Contribución al conocimiento de los icnofósiles del Miembro Chicontepec, estado de Puebla. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. 73 pp. (Inédita).
- Dodd, J.R. y R.J. Stanton. 1981. *Paleoecology, Concepts and Applications*. John Wiley & Sons, U.S.A., p. 262-298.
- Donovan, S.K. 1994. Insects and other arthropods as tracemarkers in nonmarine environments and palaeoenvironments, *in* S. K. Donovan (ed.). *The Palaeobiology of Trace Fossils*. Wiley Chichester. 200-220 p.
- Doyle, P. y F.M.D. Lowry. 1996. *Understanding Fossils: an introduction to Invertebrate Palaeontology*. John Wiley and Sons. England. 409 pp.
- Espinosa-Arrubarrena, L. y S.P. Applegate. 1996. A paleoecological model of the México, *in* Arratia, C. y G. Viohl (ed.). *Mesozoic fishes-Systematics and Paleoecology*. Dr. Friedrich Pfeil. Munich, 539-550 p.
- Faure, G. 1986. *Principles of Isotope Geology*. John Wiley & Sons. USA. 589 pp.
- Fedonkin, M.A. 1994. Vendian body fossils and trace fossils *in* Bengtson, S. (Ed.) *Early life on Earth*. Nobel Symposium No. 84. Columbia U.P., New York.
- Feldmann, R., F.J. Vega., S.P. Applegate y G.A. Bishop. 1988. Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa Formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Journal of Paleontology*. 72(1): 79-70.
- Fernández-Becerra, S. 1985. Levantamiento a detalle de columnas estratigráficas en el área de Tepexi de Rodríguez, Puebla, Cantera Tlayúa. *Petróleos Mexicanos*, Superintendencia General de Exploración, Zona Centro, Distrito Poza Rica. 31 pp. (Inédito)
- Ferrusquía- Villafranca, I., S.P. Applegate y A.L. Espinosa. 1978. Rocas volcanosedimentarias mesozoicas y huellas de dinosaurios en la región suroccidental pacífica de México. *Revista del Instituto de Geología*. UNAM, México. 2 (2): 150-162.

- Ferrusquía-Villafranca, I., E. Jiménez-Hidalgo y V.M. Bravo-Cuevas. 1996. Footprints of small sauropods from the Middle Jurassic of Oaxaca, Southeast México *in* Morales, M. (ed.). Continental Jurassic. Special Volume of Bulletin of Museum of North Arizona, 119-126 p.
- Frey, R.W. and S.G. Pemberton, 1984. Trace fossil facies models *in* Walker, R.G. (ed.). Facies Models. Geoscience Canada, Reprint Series, no. 1, 189-207 p.
- Frey, R.W., S.G. Pemberton y T.D.A. Saunders. 1990. Ichnofacies and Bathymetry: a passive relationship. *Journal of Paleontology*. 64(1): 155-158 p.
- González-Rodríguez, K.A. 1996. Taxonomía de la familia Macrosemiidae (Osteichthyes: Holostei-Neopterygii) de la Cantera Tlayúa (Cretácico Temprano), Tepexi de Rodríguez, Puebla. Tesis de maestría, UNAM. 150 pp. (inérita).
- Häntzchel, W. 1962. Trace fossils and problematica *in* R.C. Moore (ed.) Treatise on invertebrate paleontology. Part W. Geological Society of America & Kansas University Press. New York 6 Lawrence. 177-245 p.
- Heinberg, C. y T. Birkelund. 1984. Trace-fossil assemblages and basin evolution of the Vardekloft Formation (Middle Jurassic, Central East Greenland). *Journal of Paleontology*. 58 (2): 362-397.
- Kashiyama, Y., D.E. Fastovsky, S. Rutherford, J. King y M. Montellano. 2003. Genesis of a locality of exceptional fossil preservation: paleoenvironments of Tepexi de Rodríguez (mid-Cretaceous, Puebla, México). *Cretaceous Research*. 24: 407-431 p.
- Keith, M.L. y J.N. Weber. 1964. Carbon and oxygen isotopic composition of selected limestones and fossils. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 28: 1787-1816 p.
- Knox, L.W. y M.F. Miller. 1985. Environmental control of trace fossil morphology. *SEPM Special Publications*. 35: 167-176 p.
- Malpica-Cruz, R., J. Pantoja-Alor y G. Galguera-Rosas. 1988. Microfacies de la Cantera Tlayúa, Puebla. III Simposium Geológico Regional, México. Memoria: 61-67 p.
- Maples, C.G. y R.R. West (eds.) 1992. Trace fossils. Short courses in Paleontology. Paleontological Society, 5.
- Ortega-Gutiérrez, F. 1978. Estratigrafía del Complejo Acatlán en la Mixteca Baja, Estados de Puebla y Oaxaca. *Revista del Instituto de Geología, UNAM*. 2 (2): 112-131.
- Pantoja-Alor, J. 1990. Playa exhumada. *Información Científica y Tecnológica*. 12(171): 33-39 p.
- Pantoja-Alor, J. 1992. Geología y Paleoambiente de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. *Revista del Instituto de Geología, UNAM*. n. 9: 156-169 p.
- Pantoja-Alor, J., R. Malpica-Cruz y G. Galguera-Rosas. 1989. Geología de los alrededores de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Memorias del Tercer Simposio sobre Geología Regional de México. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. 61-69 p.
- Pemberton, S.G., R.W. Frey y T.D.A. Saunders. 1990. Trace Fossils *in* Briggs, D.E.G. y P.R. Crowther (eds.). *Palaeobiology: a synthesis*. Blackwell Scientific Publications, University Press. Cambridge. 355-362 p.

- Prothero, D.R. 1998. Bringing fossils to life. An introduction to Paleobiology. Mc-Graw Hill, USA. 403-416 p.
- Pickerill, R.K. 1994. Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils *in* S.K.Donovan (ed.) The palaeobiology of trace fossils. Wiley, Chichester. 3-42 p.
- Rhoads, D. C. y J. W. Morse. 1971. Evolutionary and ecological significance of oxygen-deficient marine basins. *Lethaia*. 4: 413-428 p.
- Seibertz, E. y B.E. Buitrón-Sánchez. 1987. Paleontología y Estratigrafía de los Neohibolites del Albiano de Tepexi de Rodríguez, Edo. de Puebla (Cretácico Medio, México). *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*. 1: 285-299 p.
- Seibertz, E. y C. Spaeth. 2002. Cretaceous belemnites of México III. The Albian Neo- and Mesohibolites of the « Mexican Solnhofen » Tepexi de Rodríguez (State of Puebla) and their biostratonomy (Lower Cretaceous). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 225 (1) : 55-74 p.
- Seilacher, A. 1953. Studien zur Palichnologie I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*. 96: 421-452 p.
- Seilacher, A. 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*. 5:413-428 p.
- Sour-Tovar, F. y S. Quiroz-Barroso. 1990. Siguiendo la huella. *Investigación Científica y Tecnológica*. 12(171): 27-32 p.
- Vega-León, J.A. 1996. Icnofósiles terciarios del área de Gabriel Esquinca, Chiapas, y su significado paleoecológico. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. 56 pp. (Inédita).
- Vyalov, O.S. 1971. The rare Mesozoic problematica from the Pamir and the Caucasus. *Paleontologicheskii Sbornik*. 7: 85-93 p.
- Wetzel, A. y T. Aigner. 1986. Stratigraphic Completeness: Tiered trace fossils provide a measuring stick. *Geology*. 14(3): 234-237 p.

**APÉNDICE 1**  
**GENERALIDADES SOBRE ICNOFÓSILES**  
**INTERPRETACIÓN Y APLICACIONES DE LOS ICNOFÓSILES**

Entre los icnofósiles se incluyen a:

1. Pisadas, pistas y horadaciones en sedimentos sin consolidar
2. Raspaduras, agujeros y grabados en sustratos rígidos y
3. "Pellets" fecales, pseudoheces y coprolitos. Algunos geólogos también incluyen:
4. Estructuras de penetración de raíces de plantas
5. Láminas algales y estromatolitos (Bromley, 1996).

Para realizar una correcta interpretación de los icnofósiles se deben de tomar en cuenta las siguientes premisas:

1. Un organismo puede producir diferentes rastros; esto puede aplicarse también a la inversa, un solo tipo de rastro puede ser producido por distintos animales.
2. La morfología que presente un rastro depende de varias condiciones, tales como el tipo de sustrato y la mecánica de preservación
3. Los icnofósiles se pueden observar en dos o en tres dimensiones.
4. Un icnofósil es autóctono, raras veces encontramos alguno re TRABAJADO, y éstos son identificables fácilmente.

Los icnofósiles proporcionan información de aquella parte de la comunidad que no es preservada generalmente como fósil, es decir, de organismos de cuerpo blando que carecen de partes duras para fosilizar y de aquellos que las tienen y que por diversas razones no se preservaron; las icnitas tienen la reputación de ser buenos indicadores ambientales aunque también se utilizan para resolver problemas paleobiológicos y estratigráficos.

Con respecto a los problemas paleobiológicos, la información derivada de los icnofósiles se utiliza principalmente en estudios de evolución y de morfología funcional. Con respecto a los primeros, la paleoicnología otorga información valiosa sobre la evolución de los ecosistemas bénticos y la historia de la colonización del suelo marino (Fedonkin, 1994). Hoy sabemos que el primer indicio de metazoarios en la Tierra no fue a partir del hallazgo de un fósil, sino de rastros simples interpretados como resultado de conductas de estos organismos. Los icnofósiles tienen un registro muy amplio, en depósitos del Vendiano (680-570 millones de años) existen rastros que evidencian alimentación, forrajeo y locomoción.

En las investigaciones enfocadas a la morfología corporal, se han estudiado sobre todo los rastros dejados por locomoción y descanso. Ejemplo de ello son las huellas dejadas por dinosaurios, de las cuales se puede calcular una estimación de la velocidad con que se desplazaban, con base en cálculos matemáticos y los datos medibles que nos proporcionan las huellas. Por otro lado, en estudios etológicos de invertebrados, se ha encontrado que rastros identificados como *Cruziana*, *Protichnites* o *Rusophycus*, son producidos por trilobites y corresponden a diferentes actividades del animal (Doyle y Lowry, 1996). Uno de los inconvenientes más frecuentes en este tipo de estudios es que a

veces no es fácil encontrar los organismos que producen un determinado tipo de rastro, debido a que carecemos de un análogo moderno.

Con respecto a la aplicación de los icnofósiles en estudios estratigráficos, debemos señalar que su uso es limitado, debido a que poseen alcances estratigráficos muy grandes. Sin embargo, es importante señalar que gracias a ellos, se ha determinado el límite entre el Cámbrico y el Precámbrico, ya que se encuentran asociados con la primera colonización infaunal en el registro fósil.

Otra aplicación en la estratigrafía es la que propuesta por Wetzel y Aigner (1986). Ellos proponen que los icnofósiles pueden servir como calibradores para estimar que tan completa es una secuencia<sup>9</sup>. Para entender esto, debemos de partir de que, en ocasiones, podemos observar en un depósito asociaciones de rastros agrupadas o "compartimentalizadas" verticalmente en el sustrato, conociéndose esto como gradación<sup>10</sup>. En el campo, cuando los rastros de un "compartimiento" en particular están truncados por turbiditas, tempestitas u otro evento catastrófico, se estaría utilizando un sistema simple pero cuantitativo para determinar la cantidad de sedimento perdido por efectos de la erosión.

Finalmente, los icnofósiles se han usado como indicadores paleoambientales, siendo ésta quizá, la más conocida de sus aplicaciones. A partir del principio del actualismo, sabemos que las preferencias de los organismos modernos por las condiciones ambientales en las que viven pueden haber quedado evidenciadas en el registro fósil. Partiendo de la premisa de que condiciones específicas ambientales -como salinidad, Oxígeno, sustrato, etc.- condicionan un comportamiento específico, podemos interpretar los rastros que existan en una secuencia sedimentaria para determinar las condiciones ambientales en que se depositó. El primero que introdujo este tipo de estudios fue Seilacher (1967) quien comparó agrupamientos de rastros modernos con icnofósiles, demostrando que son recurrentes por depositarse en condiciones ambientales similares. A partir de esta observación introdujo el término "icnofacies", el cual será explicado a continuación.

## CONCEPTO DE ICNOFACIES Y SU APLICACIÓN

El término "icnofacies" fue propuesto por primera vez en 1953 por Seilacher, para referirse a aquellos conjuntos de icnotaxones determinados que suelen repetirse y que tienen implicaciones paleoambientales. Este modelo inicial proponía cuatro icnofacies, las cuales correspondían a facies de ambientes marinos. Una definición de icnofacie más contemporánea sería la siguiente: "...asociación de icnofósiles recurrentes en tiempo y espacio, que directamente refleja las condiciones ambientales como la batimetría, salinidad y características del sustrato..." (Bromley, 1996). Sin embargo, el concepto no es tan sencillo como parece: las icnofacies son básicamente facies sedimentarias definidas con base en el conjunto de los icnofósiles que ahí se encuentran, por lo que tienen características tanto biológicas como tafonómicas. Las icnofacies se dividen en dos grupos dependiendo de que es lo que domina en ellas: al primer grupo lo caracteriza predominantemente la ecología de los animales que dejaron las trazas (biofacies) y al segundo lo distingue su tafonomía (tafofacies). Hoy en día se reconocen formalmente

---

<sup>9</sup> El término en inglés es *stratigraphic completeness*.

<sup>10</sup> En inglés, *tiering*.

nueve, de las cuales se mencionan sus características generales (adaptado de Frey et al., 1990; Pemberton et al., 1990; Bromley y Asgard, 1991; Bromley, 1996):

#### Iconofacie *Scoyenia*

Cubre asociaciones de depósitos dulceacuícolas y de sustrato firme, en arenas y lodos conectados con sitios lacustres someros y fluviales, expuestos periódicamente. Son sitios de baja energía; puede existir vegetación semiacuática y las estructuras sedimentarias primarias incluyen grietas de desecación y relacionadas con éstas. Los icnofósiles son del tipo de *Scoyenia*, *Skolithos*, *Glossifungites* y *Rhizocorallium*, entre otros.

#### Iconofacie *Glossifungites*

Se reconoce como superficies marinas litorales y sublitorales, con sustratos firmes pero sin litificar, como fangos deshidratados y se reconoce también por ser una fase de sucesión de una comunidad bentónica, la cual pasa de un sustrato sin litificar a un sustrato de consistencia más sólida; son áreas con una energía moderada y protegidas o áreas con una alta energía en donde los sedimentos ofrecen resistencia a la erosión. No tiene una restricción batimétrica. Los icnotaxa característicos son *Glossifungites saxicava*, *Spongeliomorpha* ispp. y *Thalassinoides paradoxa*.

#### Iconofacie *Teredolites*

Son sustratos resistentes que consisten de madera que se encontraba flotando en el agua, depósitos de turba o sustancias xílicas relacionadas, muchas de las cuales aparecen como lignita o carbón. Pueden representar superficies en las que no hubo un depósito desarrolladas en clastos de madera o en materiales xílicos, o un depósito lento en áreas de acumulación de carbón. Es común en estuarios, deltas o en barreras lagunares. Las icnocenosis<sup>11</sup> de agua dulce consisten principalmente en perforaciones de isópodos o de bivalvos.

#### Iconofacie *Trypanites*

Se encuentra en el litoral y el sublitoral marino, son superficies de erosión consolidadas desarrolladas en costas rocosas, en las rocas de las playas o en sustratos duros carbonatados, o en sustratos orgánicos como arrecifes o capas de conchas. La bioerosión es un factor importante en este tipo de iconofacie, puesto que origina grandes cantidades de nuevo sedimento. En el desarrollo de una secuencia de sustrato duro, una suite<sup>12</sup> de *Trypanites* puede atravesar por una etapa de *Glossifungites* e incluso, una recién formada de *Cruziana*.

#### Iconofacie *Psilonichnus*

Se desarrolla en la zona litoral, entre el circalitoral y el medio continental. Se asocia con arenas que van desde una laminación variable a una estratificación cruzada. Se pueden encontrar huellas de vertebrados y de invertebrados, como los cangrejos fantasma.

#### Iconofacie *Skolithos*

---

<sup>11</sup> Se conoce como *icnocenosis* un conjunto de icnofósiles derivado del trabajo de una sola comunidad de organismos que viven entre el sedimento del suelo marino o de un lago (endobentos).

<sup>12</sup> Se define como *suite* un conjunto heterogéneo de trazas fósiles que representan una aproximación a una icnocenosis pura.

Las estructuras típicas de esta icnofacie tienen baja icnodiversidad, densidad y están orientadas verticalmente al producirse por animales que comen por suspensión. Es indicativa de niveles relativamente altos de olas o de corrientes de energía. Representa generalmente condiciones de energía moderada a alta en la zona litoral baja al infralitoral. Los sedimentos son bien clasificados y son sujeto de erosión o depósito abruptos.

#### Icnofacie *Cruziana*

Se asocia con sustratos marinos litorales someros representando una zona submareal por debajo del nivel de la base de la ola normal, pero por encima del nivel base de las olas generadas por tormentas. Los icnofósiles de esta icnofacie se caracterizan por ser altamente diversos y abundantes, y por presentarse como una asociación de pistas horizontales, verticales y/o inclinadas, del tipo Fodichnia o Pascichnia.

#### Icnofacie *Zoophycos*

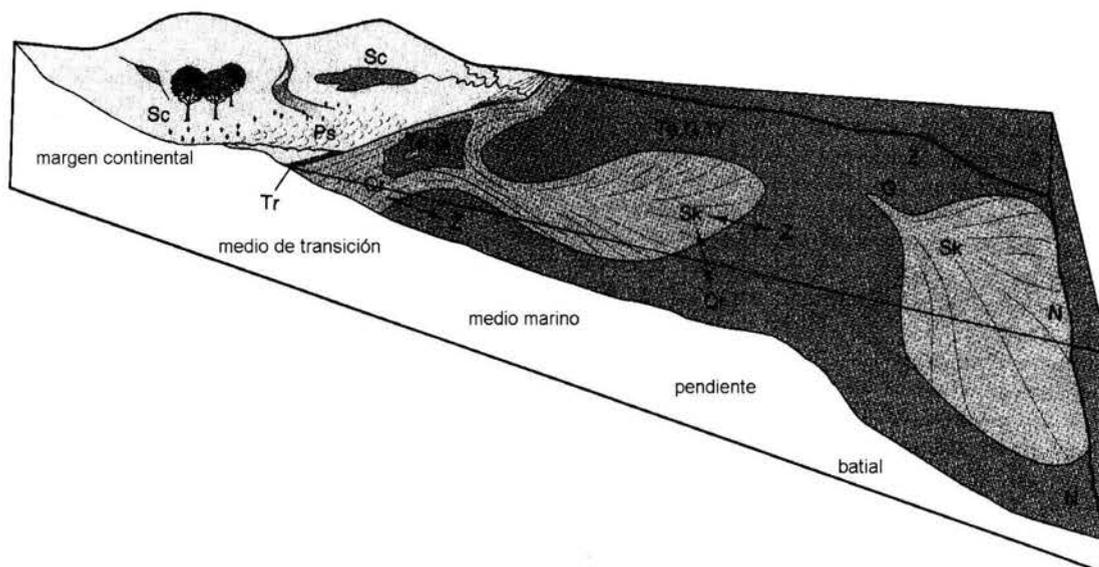
Representa condiciones de agua quieta, circalitorales a batiales, o sitios protegidos intracostales a epeiricos con una circulación pobre de agua, como lagunas restringidas; típicamente con areniscas lodosas y ricas en materia orgánica pero de alguna manera deficiente en Oxígeno. Los sedimentos muestran una total bioturbación y en muchas ocasiones, el icnotaxón *Zoophycos* es el único que se encuentra, aunque puede estar presente *Chondrites*, *Thalassinoides* y *Phycosyphon*.

#### Icnofacie *Nereites*

Los icnotaxa característicos son ornamentados y del tipo pascichnia y agrichnia. Es característica de zonas batiales a abisales, en donde las aguas son quietas pero oxigenadas. Pueden existir turbiditas o depósitos del tipo flysch. La tendencia evolutiva de esta icnofacie está bien documentada; durante el Cámbrico se restringía a zonas de aguas someras, mientras que en el Ordovícico corresponde a aguas profundas.

Estas icnofacies están representadas en la figura 25. Se han propuesto otras, como *Mermia* y *Fuersichnus* (Bromley, 1996), sin embargo, todavía está en discusión su reconocimiento.

El modelo de icnofacies se adoptó rápidamente desde su proposición debido a su simplicidad y elegancia. Sin embargo, en los años siguientes distintas investigaciones han identificado puntos débiles en el trabajo de Seilacher; un ejemplo de esto sería la investigación de Frey y colaboradores (1990), quienes mencionan que la sucesión de icnofacies funciona en situaciones "normales", y que es posible relacionarlas con la batimetría solamente cuando existen combinaciones particulares de parámetros ambientales relacionados con la batimetría.



**Figura 25. Las icnofacies arqueotípicas y sus implicaciones ambientales generales (según Bromley, 1996).**

### CLASIFICACIÓN DE ICNOFÓSILES

En los primeros tiempos de la investigación paleontológica, los icnofósiles se interpretaban mayormente como algas marinas, y se clasificaban exclusivamente de acuerdo a las características morfológicas. La forma del "thallus" y el ángulo de divergencia de las "ramas" eran las determinantes. Hoy en día, los icnofósiles se categorizan como:

- a. **Identities biológicas.** Se describen con base en las características morfológicas distintivas, las que reflejan las características geométricas del fósil. Este tipo de clasificación es difícil debido a varias razones, una de ellas es que la relación icnofósil/organismo causal es muy vaga. Además, existen casos en los que un mismo icnofósil es producido por distintos organismos. Por otro lado, un organismo produce distintas huellas.
- b. **Con base en el comportamiento representado.** Para poder interpretar las huellas con base en el comportamiento de un organismo, partimos de la premisa de que condiciones ambientales específicas permiten un comportamiento específico, por lo que la huella puede interpretarse para determinar el ambiente aún careciendo de datos que especifiquen que clase de animal fue el responsable de dichas huellas. Los inconvenientes que presenta la interpretación biológica se resuelven debido a esta premisa.
- c. **Por su posición en el sedimento.** Se han propuesto diferentes clasificaciones basadas en la posición estratigráfica del icnofósil, ya sea dentro de un estrato o si esta se encuentra sobre un plano de estratificación o la posición relativa a esta superficie. Los objetivos de esta clasificación son determinar si el resto se formó en la superficie, en un plano interno o en un estrato, y si el resto se formó en la superficie se intenta determinar de que manera se encontraba el organismo vinculado a éste. El icnofósil se relaciona

entonces geométrica, temporal y genéticamente al sustrato circundante (Dodd y Stanton, 1981).

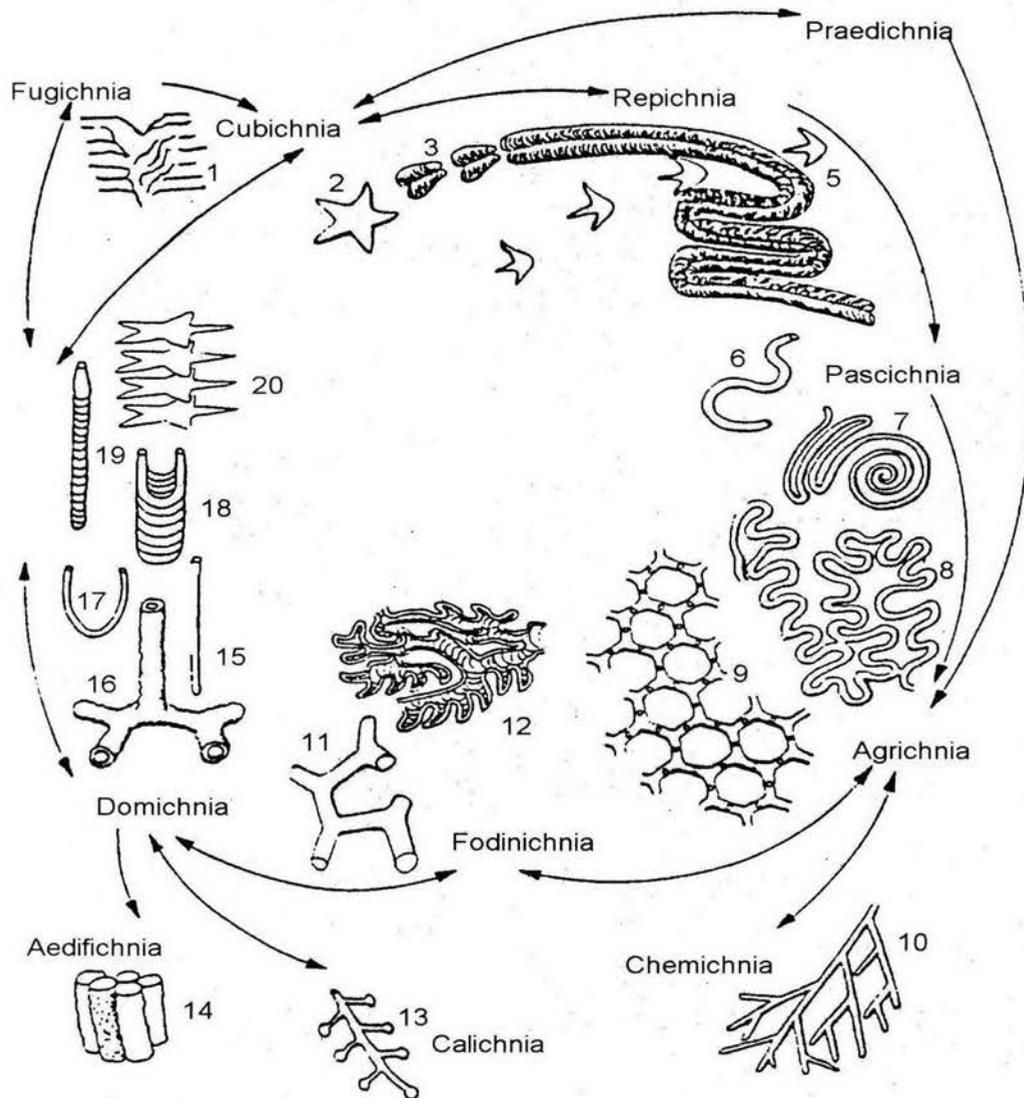
Una de las clasificaciones clásicas es la propuesta por Seilacher en 1953, quien basándose en la etología de los organismos y la semejanza de los rastros fósiles con los modernos reconoció cinco grupos principalmente: Repichnia (huellas de arrastre), Cubichnia (impresiones que corresponden a alguna clase de orientación como corrientes), Pascichnia (huellas de forrajeo o alimentación), Fodichnia (túneles producidos por animales hemisésiles como resultado de alimentación y en los que viven simultáneamente) y Domichnia (túneles que representan un domicilio permanente) (Häntzschel, 1962).

Una de las clasificaciones más recientes es la que elaboró Bromley (1996), quien basado en la clasificación de Seilacher, divide a los icnofósiles en 11 categorías (Figura 26). Entre estas existe un solapamiento natural, reflejando esto las intergradaciones inherentes en la naturaleza.

1. Cubichnia. A diferencia de Seilacher, él considera estas huellas como resultado de un refugio, o huellas de animales que comían estacionariamente pero que cambian su posición a intervalos.
2. Repichnia. Estas estructuras reflejan locomoción dirigida más que otra actividad. El animal causal se encontraría vagando de un lugar a otro. Podría ir comiendo conforme va avanzando, pero esta actividad no está registrada directamente en el resto fósil.
3. Pascichnia. Cuando la huella de la locomoción sigue un curso espiral o serpenteante, es claro que el animal ha explotado una región en particular en busca de comida.
4. Fodinichnia: Esta categoría se caracteriza por las funciones combinadas de alimentación por depósito y de habitación. La estructura tiene cierto grado de permanencia y la morfología refleja la explotación del sustrato por comida.
5. Dominichnia: Las estructuras de este grupo sirven como domicilios semipermanentes. Los causantes pueden ser organismos sésiles que se alimentan por suspensión, un carnívoro activo acechando, o un gusano comiendo del detrito circundante. Sin embargo, el icnofósil no refleja el grupo trófico.
6. Agrichnia: Regularmente, los modelos de estructuras que tienen varios significados ambientales, se agrupan juntos como grafoliptidos. Las estructuras más simples se utilizan como trampas para meiofauna migratoria. Estas tienen numerosas aberturas al suelo marino, siendo irrigados vigorosamente en sistemas de "jardinería" donde los microbios son los que cultivan la comida.
7. Praedichnia: estas estructuras se han clasificado como el resultado de actividades predatorias. Estas estructuras son comunes en sustratos duros como conchas. Los sustratos suaves se alteran y no es fácil reconocerlos en el registro fósil.
8. Equilibrichnia: Son el resultado de la posición de los organismos en el sustrato.
9. Fugichnia: Unas pocas especies endobentónicas pueden tolerar un enterramiento repentino por un paquete de sedimento. Bajo estas condiciones, las reacciones de escape se reflejan cuando el animal abandona el suelo marino, y el sedimento se retrabaja en una forma distintiva a la manera en que el sedimento se observa en las estructuras de equilibrio.

10. Aedifichnia: Son aquellas estructuras construidas por sedimento más o menos cementadas. Se aplica en el medio marino a "arrecifes" arenosos construidos por poliquetos sabeláridos.

11. Calichnia: Aquí se agrupan todas las estructuras hechas con propósito de crianza para larvas, juveniles, p. e. celdillas de abejas y nidos de escarabajos.



**Figura 26. Clasificación etológica de los icnofósiles según Bromley (1996).**

## GENERALIDADES DE LOS ISÓTOPOS ESTABLES

Se ha definido a los isótopos de un elemento como átomos con el mismo número de protones pero con diferente número de neutrones, es decir, tienen el mismo número atómico pero diferente masa atómica. En particular, los isótopos estables son aquellos que, a diferencia de los radioactivos, no emiten radiación nuclear y, por lo tanto, han permanecido en el mismo estado desde que se originaron.

Ahora bien, encontramos diferentes isótopos de un mismo elemento debido a que se fraccionan durante ciertos procesos físicos y químicos que ocurren en la Naturaleza. Este fraccionamiento isotópico se debe a pequeñas variaciones en las propiedades físicas y químicas de los isótopos, las cuales son proporcionales a las diferencias entre sus masas (Faure, 1986). Una consecuencia de este fraccionamiento es que los enlaces en una molécula que contenga un isótopo ligero, por ejemplo  $^{12}\text{C}$ , son muy débiles, y por lo tanto, son fáciles de romper; esta molécula será más reactiva que una similar con el isótopo más pesado -en nuestro ejemplo sería el  $^{13}\text{C}$ -. Por esta razón, los isótopos más ligeros reaccionan más rápido y en mayor medida.

Dos de los isótopos estables más utilizados en estudios de geología y geoquímica son los isótopos de Oxígeno ( $^{16}\text{O}$ ) y de Carbono ( $^{12}\text{C}$ ). La composición isotópica de una muestra se representa como un valor  $\delta$ , definido como la cantidad del Oxígeno (Carbono, Hidrógeno, etc.) como partes por mil con respecto a un estándar. En el caso del isótopo  $^{13}\text{C}$ , la relación sería la siguiente :

$$\delta^{13}\text{C} = \frac{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C} \text{ muestra} - {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C} \text{ estándar}}{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C} \text{ estándar}} \times 1000$$

Por otro lado, el valor  $\delta$  del isótopo  $^{18}\text{O}$  sería:

$$\delta^{18}\text{O} = \frac{{}^{18}\text{O}/{}^{16}\text{O} \text{ muestra} - {}^{18}\text{O}/{}^{16}\text{O} \text{ estándar}}{{}^{18}\text{O}/{}^{16}\text{O} \text{ estándar}} \times 1000$$

Los estándares que se utilizan normalmente para comparar el  $^{18}\text{O}$  y el deuterio (D) en aguas es el VSMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water); en el caso del  $^{13}\text{C}$  y el  $^{18}\text{O}$  provenientes de carbonatos y de conchas de invertebrados -bivalvos, gasterópodos, belemnites y braquiópodos- los valores son comparados con el estándar VPDB (Vienna Pee Dee belemnite).

La relación de los isótopos del Oxígeno ( $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ) se utiliza comúnmente para estimar la salinidad y la temperatura del agua; por su parte, la interpretación de la relación de los isótopos de Carbono ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) es más difícil debido a los efectos de fenómenos microambientales o fisiológicos en las composiciones de las muestras a analizar. Durante los últimos cincuenta años, estas proporciones se han utilizado para distinguir ambientes marinos de lacustres; para determinar salinidad, temperaturas, tendencias climáticas y cambios en la química de océanos a través del tiempo; para medir cambios estacionales y tasas de crecimiento de conchas en algunos organismos; y para estimar el volumen de los hielos polares (Barrera, 1990)

## APÉNDICE 2

Con respecto a los icnofósiles de invertebrados estudiados anteriormente (Contreras, 1979; Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 1990; Vega-León, 1996) se presenta en este apéndice los icnogéneros e icnoespecies descritas, al igual que el ambiente en que se depositaron. Cabe señalar que estos trabajos resultan insuficientes para representar los icnofósiles de invertebrados existentes en el país, ya que –desgraciadamente- el estudio de las icnitas a nivel nacional no está muy difundido.

Por un lado, Contreras (1979) describe los icnofósiles del Miembro Chicontepec Inferior de la Formación Chicontepec, Puebla, y deduce que la icnocenosis fue formada a una profundidad batial o abisal, bajo condiciones oxigenadas. Los icnogéneros e icnoespecies descritas son:

*Arthrophycus sp*

*Halymenidium oraviense*

*Halymenidium sp.*

*Jereminella sp.*

*Fucosopsis angulata*

*Scolicia prisca*

*Terebillina palachei*

*Paleochorda submontana*

*Protopaleodyction incompositum*

*Megragraption irregulare*

*Cosmorhappe sinuosa*

*Cosmorhappe helminthopsidea*

*Urohelminthoidea appendiculata*

*Helicolithus sampeloyi*

*Paleomeandron robustum*

*Paleodictyon miocenicum*

*Paleodictyon intermedium*

*Paleodictyon latum*

*Paleodictyon strozzi*

*Spirorhappe involuta*

*Lorenzina apenninica*

*Sublorenzina plana*

*Munsteria sp.*

De los icnogéneros descritos en este trabajo, solamente el icnogénero *Scolicia* se encuentra presente en la Cantera Tlayúa.

Por otro lado, Sour-Tovar y Quiroz-Barroso (1990) mencionan que en la Sierra del Tenzo se encuentran icnitas del género *Scolicia*, mientras que en Xicotepec, Puebla, se encuentran presentes *Paleodyction*, *Cosmorhapse sinuosa* y *Fucopsis angulata*. De nuevo, *Scolicia* es el único representante de la icnofauna en Tlayúa.

Finalmente, Vega-León (1996) describe los icnofósiles de Gabriel Esquinca, Chiapas, identificando 16 icnogéneros, la mayoría pertenecientes a profundidades batiales o abisales:

*Chondrites sp.*

*Cosmorhapse sp.*

*Desmograption sp.*

*Eophyton sp.*

*Helminthoidea sp.*

*Helminthopsis sp.*

*Keckia sp.*

*Megagraption sp.*

*Paleodyction sp.*

*Scolicia sp.*

*Spiroraphe sp.*

*Terebellina sp.*

*Unarites sp.*

*Erohelminthoidea sp.*

*Yakutatia sp.*

*Zoophycus sp.*

De los anteriores, solamente el icnogénero *Scolicia* se encuentra en Tlayúa.