



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

PALEONTOLOGÍA MOLECULAR: PRESERVACIÓN
EXCEPCIONAL DE TEJIDOS NO-MINERALIZADOS FÓSILES
DEL CRETÁCICO TEMPRANO (ALBIANO) DE LA CANTERA
TLAYÚA, UNA KONSERVAT-LAGERSTÄTTE DE PUEBLA,
MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A :

FRANCISCO RIQUELME ALCANTAR

TUTOR: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA
CO-TUTOR: DR. JOSÉ LUIS RUVALCABA SIL

2009





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ix. Contribución y Agradecimientos.....	3
x. Resumen.....	4
Palabras clave.....	5
xi. Contenido.....	6
Capítulo 1. Antecedentes y Conceptos.....	9
1.1 La Cantera Tlayúa.....	10
Ambiente Geológico.....	12
Paleobiología.....	14
Una <i>Konservat-Lagerstätte</i> al Occidente del Mar de Tetis.....	19
1.2 Paleobiología molecular.....	20
Tafonomía molecular.....	22
Biomarcadores.....	24
Paleometría.....	25
Preservación excepcional.....	27
Capítulo 2. Planteamiento.....	29
2.1 Introducción.....	30
2.2 Preguntas.....	30
Fosilización selectiva en localidades <i>Konservat- Lagerstätten</i>	30
2.3 Objetivos.....	31

Capítulo 3. Metodología experimental.....	32
3.1 Material Fósil.....	33
Ejemplares.....	35
Muestras.....	35
Condiciones experimentales.....	37
3.2 Método analítico.....	38
Análisis TAIR (Técnicas Analíticas con Invasión Restringida).....	38
i. Microscopía SEM.....	38
ii. Microsonda EDS.....	39
iii. Difracción de Rayos-X (DRX).....	39
Análisis TAND (Técnicas Analíticas No Destructivas).....	40
i. Fluorescencia Visible Inducida por Luz UV.....	40
ii. Técnicas basadas en Aceleradores de Iones: PIXE.....	41
Capítulo 4. Resultados y Discusión.....	43
Introducción.....	44
4.1 Fluorescencia Visible Inducida por Luz UV.....	45
4.2 Microscopía SEM y Microsonda EDS.....	55
4.3 Espectroscopía de Emisión de RX Inducida por Partículas (PIXE).....	74
4.4 Difracción de Rayos-X (DRX).....	84
4.5 Tafonomía de tejidos no mineralizados.....	89
Biom mineralización fósil: apatitas biológicas <i>HAP</i> , <i>FAP</i> y <i>CARFAP</i>	89
Bacterias Fósiles.....	100
Biomarcador: Bacteria como indicador tafonómico.....	102
Fingerprints fósiles.....	105
i. <i>Arsénico</i>	106
ii. <i>Manganeso</i>	109
iii. <i>Uranio</i>	113
iv. <i>Vanadio</i>	116
4.6 Geobiología de Lagerstätten.....	118
<i>Continuum</i> Estancamiento-Sellado Bacteriano-Abrupción.....	119

i. La Zona Tafonómicamente Activa (TAZ).....	119
ii. La Oxiclina y la Haloclina.....	122
Micritización de calizas fósiles.....	127
Ambiente de Depósito.....	128
Capítulo 5. Conclusiones.....	134
5.1 Preservación excepcional de tejidos no-mineralizados fósiles.....	135
Fosfatización, Elementos metálicos traza y Tierras raras (REE).....	135
5.2 Futuras aproximaciones.....	137
Paleometría.....	137
Tafonomía Molecular Experimental.....	138
Imagen Molecular.....	139
xii. Referencias.....	140

Resumen

*Los depósitos de conservación fósil o **Konservat-Lagerstätten** son considerados como novedades tafonómicas que exhiben una preservación excepcional, generalmente significan afloramientos emblemáticos en la evolución de las biotas del planeta. Los trabajos actuales en estos depósitos buscan resolver interrogantes paleoambientales y paleobiológicas generadas en el estudio del comportamiento de la materia orgánica en la geósfera.*

*Con el avance reciente de la **Paleobiología Molecular**, que utiliza técnicas analíticas de origen nuclear, técnicas de microscopía electrónica, análisis de bioquímica y geoquímica orgánica, se genera información puntual de las condiciones biológicas, sedimentarias, geoquímicas y ambientales que propician la preservación de tejido blando y biomoléculas en el registro fósil. El presente trabajo utiliza algunas de estas técnicas y protocolos para generar información tafonómica que contribuya a los estudios paleobiológicos de la Cantera Tlayúa, una Lagerstätte fósil cretácica conocida del centro de México. A partir de esta investigación inicial se define el término **Paleometría** como el uso de técnicas analíticas no destructivas en el trabajo paleontológico.*

Los resultados preliminares sugieren que la preservación fósil ocurre de manera selectiva: dado por controles taxonómicos, y de manera diferencial: dado por la naturaleza de las moléculas (lábilis o refractarias) que componen los distintos tejidos y órganos. Además de los factores conocidos que afectan la fosilización, como el ambiente de depósito y la transferencia diagenética.

*La formación de minerales autigénicos involucrados en la permineralización de tejido blando, puede ocurrir por biosíntesis microbiana y/o por un sustrato enriquecido. Para el depósito de Tlayúa, la preservación inusual es intermediada, es decir, ocurre por efecto de biorreducción microbiana y por sustrato enriquecido. La permineralización de tejido blando está influenciada por la precipitación de apatitas biológicas: **FAP (Fluorapatita)**, **CARFAP (Carbonatofluorapatita)** y **OCP (fosfato octacálcico)**. Así como por el incremento de elementos traza (**fingerprints fósiles**) que forman aniones que interactúan químicamente con las bioapatitas (Cl, Ba, S, Zn, Sr, Cu, K, Na, Mo, Ti, Cr, Al, Si, V, As, Y, y U). Y adicionalmente, por la presencia de feldespatos alcalinos (ceniza) como productos de la disolución de material detrítico volcanogénico.*

Se discute las implicaciones directas e indirectas del incremento de Arsénico y Uranio en los tejidos y en las interfases laminares fosilíferas. Se caracterizó y se cuantificó la concentración de arcillas autigénicas o marinas (Goethita, Hematita, Montmorellita, Birnesita) en las calizas laminares e interfases fosilíferas. Y se sugiere un origen marino para las arcillas ocre-rojizas estratiformes que alternan los horizontes laminares, su ocurrencia está dada por fluctuaciones ambientales y por una posible ciclicidad tipo Transgresión-Regresión, la cual moldeaba la forma del litoral costero en las plataformas carbonatadas del centro de México (Cretácico). Igualmente, importantes episodios globales de estratificación marina, pobre circulación de oxígeno y cambios en el nivel del mar, se reportan para ese periodo.

De los grupos representados en la biota de Tlayúa, se identifica la preservación de tejido blando únicamente en los distintos taxones de peces (músculo, tracto intestinal, tracto reproductor, adipocito, pigmento sanguíneo, cromatóforos y melanina).

*Por otra parte, se reporta por primera vez en una cantera Mexicana el hallazgo de microbios fósiles y se discute el taxa al cual pertenecen; bacterias coccoideas y baciliformes de posibles grupos de **Enterobacterias** y **Geobacter**; además de hongos del posible grupo de los **Oomicetos** (acuáticos y endoparásitos de peces).*

*En este trabajo de investigación se presenta el primer estudio metodológico completo con especímenes fósiles empleando técnicas con haces de iones para análisis multielementales no-destructivos, como la Espectroscopía de Emisión de Rayos X Inducida por Partículas (**PIXE**), mediante el uso de un acelerador de iones Tandem **Pelletron** 3MeV perteneciente al Instituto de Física de la UNAM. De manera semejante, se emplea por primera vez la exploración por **Fluorescencia visible inducida por Luz UV** sobre material fósil.*

*Continuando con la dinámica de los estudios en las Konservat-Lagerstätten, se sigue un modelo de continuum **Estancamiento-Sellado Bacteriano-Abrupción**, donde la preservación atípica de tejidos no mineralizados en Tlayúa ocurre por eventos de estancamiento en una estratificación marina (suboxia); por sellado bacteriano en un sedimento enriquecido; y ocasionalmente, por posibles episodios de abrupción (enterramiento acelerado). Las evidencias generadas en esta investigación no soportan la hipótesis paleoambiental de la laguna hipersalina, y la hipótesis tafonómica de las pozas de enterramiento intermareal.*

De esta manera, ampliando la dinámica de las Lagerstätten fósiles, las implicaciones son evidentes: asumiendo un modelo que incluya el mayor número de variables, Tlayúa pudo depositarse en una cuenca marina de plataforma. La cual se incluía en un sistema costero tropical y de arrecifes someros, esta cuenca marina con regímenes de salinidad normales, estratificada, con pobre circulación en el fondo en un intervalo óxico-subóxico, físicamente

*perturbada y biológicamente subdesarrollada, favoreció la preservación inusual de tejidos blandos. Así, incluyendo la dinámica que ocurre en ambientes recientes, un modelo reconstruido de ésta cuenca marina somera es el de una posible **Bahía Costero-Arrecifal**, ubicada en una zona tidal o subtidal de la plataforma. Si bien una reconstrucción detallada del ambiente de depósito no es posible, dado que las dimensiones laterales de Tlayúa son desconocidas. Se han reconocido extensiones no investigadas al Noreste-Sureste (NE-SE) a una distancia de hasta de 10 Km. del afloramiento, pero las extensiones de Noroeste-Suroeste (NW-SW) , nunca afloran, porque depósitos Cenozoicos (Agua de Luna y Pie de Vaca) las mantienen constreñidas.*

*Trabajos en proceso y aproximaciones recientes con el uso de **Biomarcadores** y **Fingerprints** diagnósticos, aportarán evidencias para establecer la influencia marina en el depósito, para identificar la biomasa microbiana, entendiendo así su papel en el sostén geoquímico del paleoambiente y en el proceso de fosilización, permitiendo, de esta manera, la caracterización formal de las biomoléculas preservadas.*

- **Palabras clave**

Konservat-Lagerstätten, Paleobiología Molecular, Cantera Tlayúa, Tafonomía Molecular, Paleometría, Estancamiento, Sellamiento Bacteriano, Abrupción, Estratificación Marina, Cuenas Sedimentarias Carbonatadas, Biomineralización bacteriana, Biomarcadores, Fingerprints, Arsénio, Uranio, Vanadio, Fluorescencia visible inducida por radiación UV, PIXE, FAP, CARFAP, OCP, HAP.

CAPÍTULO 1. ANTECEDENTES Y CONCEPTOS

1.1 La Cantera Tlayúa

El interés científico que despierta la cantera Tlayúa está dado porque es un banco de fósiles, que reúne una biota de más de 100 taxones entre grupos de animales, microorganismos y remanentes de plantas vasculares.

La Cantera Tlayúa es el nombre informal para el afloramiento fosilífero del miembro medio de la Formación Tlayúa (Pantoja *et al.*, 1992). Se localiza a 3 Km. al noreste del pueblo de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Sus coordenadas geográficas son: 18° 35' de latitud norte y 97° 55' de longitud oeste. Aproximadamente a 92 Km. de la Ciudad de Puebla y a unos 200 Km. de la Ciudad de México (Applegate, 1987). Dentro de la región históricamente conocida como la mixteca alta poblana, Tlayúa en lengua náhuatl significa **“Lugar umbrío”** o **“Sitio crepuscular”**.

Los ejemplares de este banco de fósiles están preservados en calizas micríticas laminares con textura tipo *mudstone-wackestone*. Estas láminas de roca sedimentaria, de grano fino y espesor variable, compuestas entre un 95 a 98% por carbonato de calcio, han sido aprovechadas comercialmente como artefactos de pisos y fachadas arquitectónicas por la familia Aranguthy, propietarios actuales que encontraron el afloramiento sobre un arroyo de temporal conocido antiguamente como **“La Balsa de los Duendes”**. El origen del descubrimiento y aprovechamiento de la barranca de Tlayúa data desde 1956. Y a partir de 1982, se ha establecido un grupo de trabajo entre investigadores y miembros de la familia Aranguthy, los cuales sistemáticamente se dedican a coleccionar el material fósil, curar y depositar en la **Colección Nacional del Museo de Paleontología**, perteneciente al **Instituto de Geología de la UNAM (IGLUNAM)**.

Figura 1. Localización de la Cantera Tlayúa: Colonia Morelos, Tepexi de Rodríguez, Puebla (18° 35′ Norte y 97° 55′ Oeste). Existen al menos dos sitios en la barranca donde se explota comercialmente el Miembro Medio fosilífero, pero es la cantera principal, bajo la protección de la UNAM y la Familia Aranguthy, el sitio científicamente más activo.

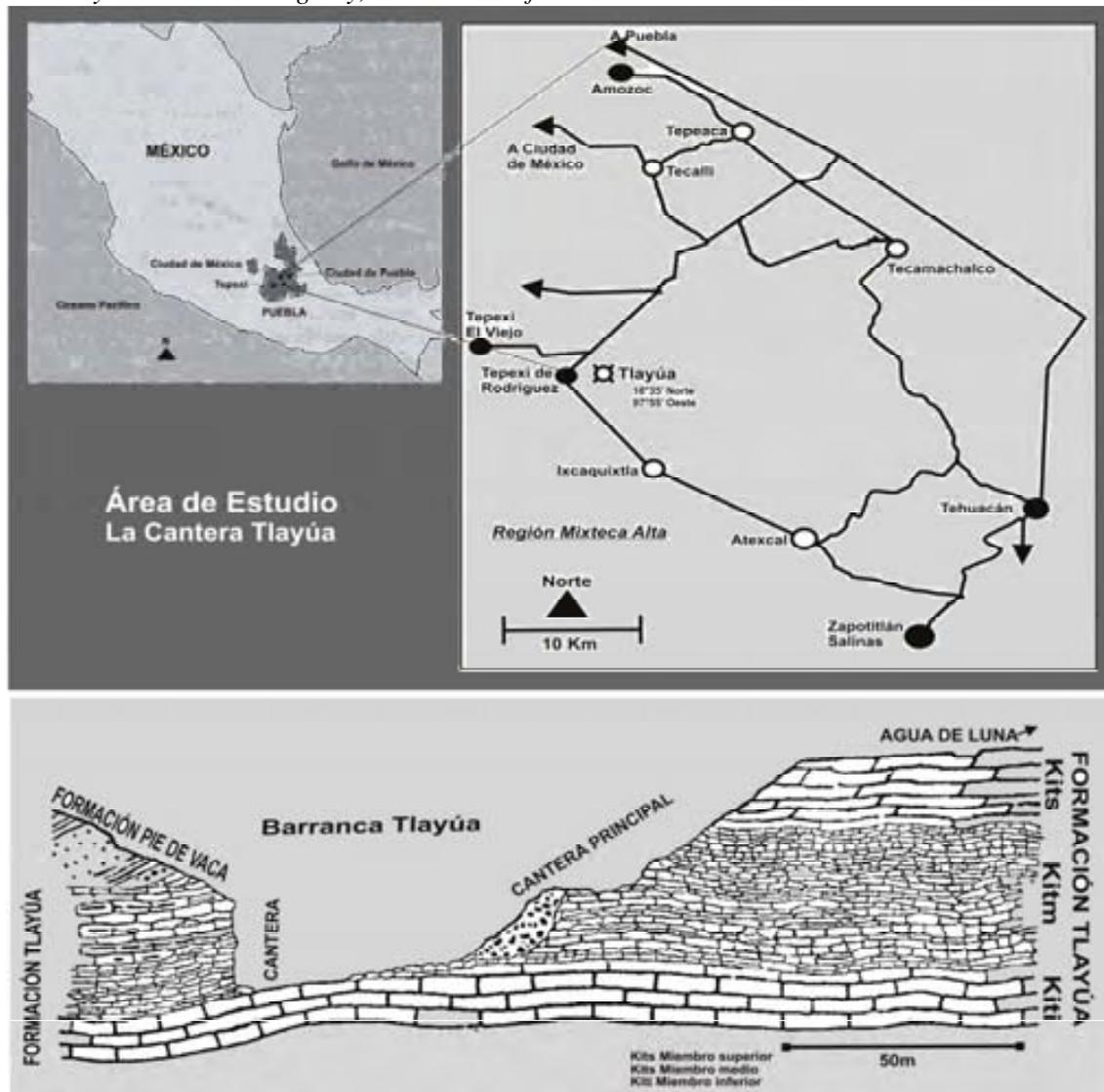


Fig. 2. La cantera principal, fotografía verano 2004.



- **Ambiente Geológico**

La geología de la Cantera Tlayúa ha sido discutida e interpretada por estudios iniciales de geología regional (Fernández-Becerra , 1985; Martill, 1989) ; por análisis de biofacies y tectónica de placas (Pantoja-Alor *et al.*, 1989 y 1992; Malpica -Cruz *et al.*, 1989); por análisis cicloestratigáficos de transición de microfacies y análisis espectral de series de profundidad (Kashiyama *et al.*, 2003); por estudios magnetoestatigráficos (Bennami *et al.*, 2004); por fechamiento isotópico radio Ar/K (Pi & Centeno-García, 2008) , y por análisis paleohidrológicos de composición isotópica estable de microfacies (Suárez *et al.*, 2009).

Por debajo de **La Formación Tlayúa** afloran rocas metamórficas de esquistos y filitas de edad Cámbrico- Devónico del **Complejo Acatlán** (Ortega-Gutierrez ,1978). De acuerdo a Ortega-Guerrero (1989) sobre éstas antiguas rocas paleozoicas existe una discordancia angular de capas rojas terrígenas y lentes calcáreos de edad transicional Jurasico Superior-Cretácico Inferior, y que para Applegate (2006), sugiere un posible afloramiento continental.

Por arriba de la Formación Tlayúa ocurre una discordancia angular por un paquete de conglomerados continentales de edad Cenozoico (Eoceno-Oligoceno) de la **Formación Tepexi el Viejo** y de la **Formación Balsas**. Y finalmente, rodeando la Formación, emergen rocas de edad más reciente, que tienen un origen continental aluvial y fluvio-lacustre, de las formaciones **Pie de vaca** (Plioceno) y **Agua de Luna** (Pleistoceno) (Alvarado-Ortega, 2003).

La unidad de roca sedimentaria descrita formalmente como La Formación Tlayúa (Pantoja-Alor *et al.*, 1992) presenta un espesor estimado de aproximadamente 300 metros de roca caliza, pero cuyos límites inferior y superior se desconocen. Para esta unidad litoestatigráfica se han caracterizado al menos tres miembros que la componen: Un Miembro Inferior, Un Miembro Medio y un Miembro Superior, donde el Miembro Medio será el de mayor interés paleontológico por representar un peculiar depósito de conservación fósil.

→ **El Miembro Inferior** está determinado por calizas micríticas plegadas con textura tipo *wackestone*, de un color gris cremoso y que van de gruesas a masivas. Adicionalmente, presenta abundantes horizontes de miliólidos, nódulos y lentes de pedernal, bioclastos,

intraclastos, siliclastos; y es caracterizada por bioestromas del rudista *Toucasia polygyra* y por ostreidos del género *Chondrodonta* (Applegate, 2006; Alvarado-Ortega, 2003). Finalmente, la secuencia se describe incompleta, con el límite inferior desconocido dado que no ocurre afloramiento.

→ ***El Miembro Medio*** fue descrito inicialmente a partir del afloramiento conocido de la Cantera Tlayúa, recientes trabajos de campo en el área no publicados, revelan la presencia de nuevos afloramientos. Lo anterior permite ampliar la secuencia extendiéndola hasta unos 10 Km. en dirección Noreste-sureste, y de hasta 2.5 km en dirección Oeste-Este (Applegate *et al.*, 1991) (Alvarado-Ortega, 2003). A partir de análisis de facies a muestras de núcleos de la cantera (Kashiyama *et al.*, 2003; Benammi *et al.*, 2004), se ha reconstruido la secuencia estratigráfica del Miembro Medio, estimándole un espesor de hasta unos 35 m., y compuesta (en la cantera principal) por planos de estratificación continua de aproximadamente un kilómetro a lo largo del depósito. Un patrón de estratificación laminar dominante en la roca le confiere una cualidad aplanada y comprimida. Los estratos de caliza micrita son interrumpidos por capas alternadas de arcilla rojiza y nódulos de pedernal. Los planos laminares tienen un patrón ascendente y de un grosor delgado a medio. Presentan un cierto grado de ondulación, facturación, compresión y marcas de deshidratación por esfuerzo mecánico y/o diagenético. El contacto entre los planos no es completamente regular ni lineal, lo que sugiere que alguna presión de solución actuó en las fases interlaminares durante la diagénesis (Kashiyama *et al.*, 2003)

La roca sedimentaria que compone el Miembro Medio es una caliza micrítica casi pura con texturas del tipo *mudstone* y *wackestone*. Estos estratos superpuestos de caliza de grano fino son de color amarillo cremoso y están alternadas por interfases laminares no carbonatadas enriquecidas por un sustrato arcilloso pardo-rojizo. Es característica la presencia de macrofósiles bien preservados en estas delgadas interfases laminares. Adicionalmente, la secuencia presenta microestilolitas paralelas al plano de estratificación. Esta secuencia es la de mayor producción paleontológica, ocurre aquí una abundancia de ejemplares de macrofauna, remanentes de plantas vasculares y microorganismos fósiles (Applegate, 1987; Applegate *et al.*, 2006; Alvarado-Ortega, 2003). En su conjunto, ésta biota fósil representa distintos grados de preservación, tanto entre los estratos laminares

donde aparece, como entre los taxa y ejemplares encontrados, significando así que ocurre una preservación diferencial.

El Miembro Medio es un depósito fósil de edad **Albiana, 102.5 (± 2.5) Ma.**, sugerida por la presencia de fósiles índice, amonites de los géneros *Mortonoceras*, *Hysterocheras* y *Anisoceras*, y belemnites del género *Neohibolites* (ver Applegate *et al.*, 2006; Alvarado-Ortega, 2005).

Una discrepancia en la edad, surgida de los estudios basados en la asociación de foraminíferos, ha propuesto una posible edad Aptiana (ver discusión en Kashiyama *et al.*, 2003). Sin embargo, un posterior análisis magnetoestratigráfico combinado con la bioestratigrafía de amonites, identifica una serie de inversiones del campo magnético correlacionadas con la parte media del Crón C34n (Crones C34n.1n -C34n.2n, que coincide con una edad de entre 100 a 105 Ma.) (Benammi *et al.*, 2006), De esta manera, se asigna una edad medio-tardía durante el Albiano, al depósito de estas rocas carbonatadas.

→ **El Miembro Superior** representa una secuencia incompleta de dolomitas transicionales que cambian de grano fino a grueso y de color rosa cremoso a grisáceo (Pantoja-Alor *et al.*, 1992). Esta secuencia se compone de estratos delgados de dolomía arenosa y calizas tipo *wackestone* a *grainstone*. Finalmente, se le asigna una edad probable durante el Cenomaniano, por la presencia del fósil índice *Dicyclina schlumbergeri* (Fernández-Becerra, 1992).

- **Paleobiología**

La Cantera Tlayúa es una secuencia de rocas de influencia marina, cuyos fósiles, no obstante, no se presentan como una comunidad biológica única. En la asociación fósil están representados mayoritariamente organismos de hábitos marinos, y un grupo reducido de organismos no marinos, depositados en una cuenca cuya geomorfología se desconoce.

Entre la biota de origen marino se incluye una variedad de organismos con distintas formas y hábitos de vida: bénticos, pelágicos, móviles, sésiles. Entre los cuales existen vertebrados, invertebrados, protozoarios, algas y microbios fósiles. Y los organismos de origen terrestre están escasamente representados por artrópodos, reptiles voladores y

lacertilios, restos de plantas vasculares y granos de polen (ver Martínez-Hernández & Ramírez-Arriaga, 1996)

El depósito representa una abundancia creciente de ejemplares fósiles encontrados hasta la actualidad de más de seis mil ejemplares; que significa una diversidad taxonómica que sobrepasa el centenar de taxas, y donde los animales (invertebrados y vertebrados), son el grupo mejor caracterizado y estudiado (ver listado de la biota fósil en Applegate *et al.*, 2006; y Alvarado-Ortega, 2004).

Los microfósiles de origen marino incluyen cianofitas, calciesferas, decápodos, nannoplacton calcáreo, ostrácodos, gasterópodos, miliolidos, palinomorfos, foraminíferos bénticos y pelágicos, y material biogénico indeterminado. Mientras que de origen terrestre existe polen de plantas vasculares.

Los macrofósiles de invertebrados marinos incluye organismos bentónicos, tales como bivalvos, anélidos, equinodermos de las familias Equinoidea, Ophiuroidea, Asteroidea y Holothuroidea, isópodos del género *Archaeoniscus*, cangrejos anomúridos de la familia *Aeglidae* y brachiúridos del género *Tepexicarcinus*. Así mismo, fauna arrecifal que incluye esponjas, gorgónidos y crinoideos. Finalmente, organismos pelágicos como belemnites del género *Neohibolite* y amonites de los géneros *Anisoceras*, *Hystoceras*, y *Mortoniceras*. En contraste, los invertebrados terrestres están representados por el arácnido *Atocalis ranulfoi*, por restos (alas) de un díptero tipúlido, y por el insecto anisoptérico *Ixtahua benjamini*.

En el grupo de vertebrados terrestres se encuentran reptiles del grupo de los lacertilios, como *Huehucuetzpalli mixtecus* y *Tepexisaurus Tepexi*; además de restos fragmentados de un probable pleurosaúrido y de pterosaúridos voladores.

En contraste, los vertebrados de hábitos marinos se encuentran representados por reptiles tales como quelonios de la familia *Araripemydidae*, cocodriliformes, y los esfenodontes *Ankylosphenodon pachyostosis* y *Pamizinsaurus tlayuaensis*, de hábitos anfibios.

Pero el grupo de vertebrados más abundante y mejor preservado, es el de los peces, abarcando unos cincuenta taxas, la mayoría nuevos para la ciencia, y significando hasta el 70 % del total de los macrofósiles recolectados en Tlayúa (Applegate *et al.*, 1994 y 2006; Alvarado-Ortega, 2005). Adicionalmente, el mayor rango de información

tafonomía del depósito proviene del análisis de los peces fósiles, dado su estudio sistemático y la cualidad excepcional de su preservación.

Los peces tlayuanos representan poblaciones distintas a varios niveles tróficos, cuya distribución a lo largo de la cuenca permanece no resuelta. Los peces clupeiformes, por ejemplo, uno de los mayores grupos representados en el depósito, por su abundancia en formas juveniles, pudieron tener una distribución dependiente-de-costa a dulceacuícola en alguna edad de su ciclo de vida (ver hipótesis de nicho y distribución en Blaber, 1985; Horn, 1985). Otros peces de talla variable y distribución amplia como aspidorhynchiformes (*Belenostomus*, *Vinctifer*), semionotiformes (*Lepidotes*), elopomorfos (*Megalops*, *Notelops*), gonorrhynchiformes y pholidophoridos, pueden describirse como especies costeras (McHugh, 1985). Por otra parte, Pycnodontes como *Tepexichthys aranguthyrum* y *Neoprosclinetes sp.*, Macrosemíidos como *Macrosemuicotzus americanus* y *Notagogus novomundi*, Ionoscopiformes como *Teoichthys kallistos*, y el celacanto *Axelrodichthys*, están asociados a zonas arrecifales y pelágicas. Finalmente, Ichthyodectiformes como la especie *Unamichthys*, pueden ser consideradas como especies dependientes-de-océano dada su anatomía de nadadores activos semejantes a atunes modernos (Alvarado-Ortega, 2004). La posición paleogeográfica del depósito durante el Albiano, está planteada en las coordenadas 18° 30' Latitud Norte y 97° 54' Longitud Oeste (Benammi *et al.*, 2004), ubicándola en una región tropical al Occidente del Océano de Tetis. Otros análisis de la implicación paleogeografía del depósito (Kashiyama *et al.*, 2003) y estudios paleobiogeográficos de la distribución de moluscos marinos y reptiles fósiles en los mares someros del Cretácico Temprano (ver Alvarado-Ortega, 2005), coinciden con esta posición próxima a la región Ecuatorial. Durante este periodo los mares someros invadían extensamente plataformas, cuencas y bajíos continentales -Ciclos de *Transgresión* y *Regresión*- (Morán-Zenteno *et al.*, 1998); ocurriendo crecientes episodios eustáticos (cambios globales en el nivel del mar) y efectos regionales por tectónica, consolidación sedimentaria e influencia climática (Matsumoto, 1980; Skelton, 2003).

A pesar de un sesgo en la colecta, y de análisis tafonómicos preliminares en el depósito, se identifica usualmente una buena preservación de los fósiles a través de las distintas facies y zonas informales de la cantera. Los fósiles de Tlayúa aparecen generalmente completos, articulados, típicamente aplanados y con una preservación diferencial en las

interfases laminares de la caliza micrítica. Considerando la asociación fósil y la geología regional, se han propuesto al menos cuatro modelos generales que buscan explicar las condiciones paleoambientales y post-deposicionales del depósito:

→ Un modelo de pozas o trampas de enterramiento en una laguna costera post-arrecifal (Malpica- Cruz, 1989, Pantoja-Alor, 1989).

→ Un modelo de laguna somera secundaria (***La Laguna Tlayúa***) restringida por una doble barrera (barra y arrecife) en un sistema de margen costero y humedales del tipo ***Lagerstätte Sonnhofen-Like***. Al Oeste, la laguna coincide con tierra emergida (***Acatlántida***), del cual provienen los organismos terrestres y los sedimentos terrígenos. Una primera barrera hipotética (barra) restringe la laguna, convirtiéndola en un cuerpo de agua somero, anóxico e hipersalino. Mientras que al Este ocurre la segunda barrera de origen arrecifal (Atexcal y El Tenso) con una biota abundante y diversa que, durante las tormentas estacionales, será arrojada hasta la laguna restringida. Y más allá del arrecife quedan las aguas abiertas de la porción ecuatorial al Occidente del Tetis (Applegate 1987, Martill 1987, Espinosa-Arrubarena y Applegate 1996; Applegate *et al.* 2006).

→ Un modelo de cuenca marina oceánica con una circulación restringida en el fondo y una depositación episódica, alterada solo por eventos de tormentas estacionales del tipo doble monzón (Kashiyama *et al.*, 2003).

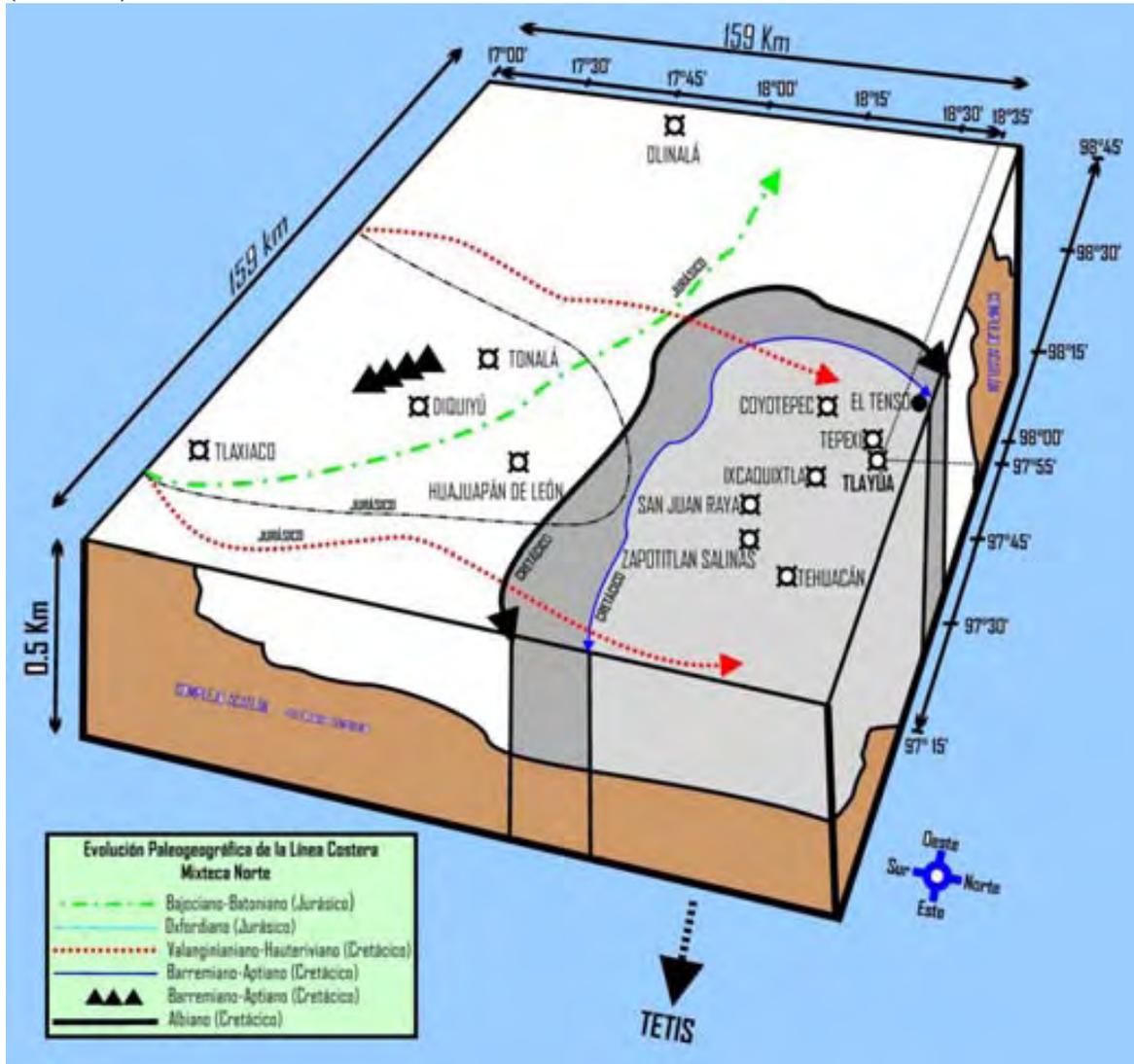
→ Un modelo de depresiones o trampas de enterramiento en una fisiografía de bajo relieve en una plataforma intermareal (Guerrero-Arenas, 2004)

En términos generales, se pueden dividir las anteriores hipótesis paleoambientales, en dos geomorfologías opuestas con historias de depósito distintas.

Por una parte, la hipótesis de una cuenca marina oceánica, estancada (anóxica) y alterada por una pobre sedimentación estacional (ver Kashiyama *et al.*, 2003)

Y por otro lado, la hipótesis más usual de una cuenca restringida (laguna, pozas, depresiones), estancada (anóxica), hipersalina, letal, post-arrecifal, con una tasa de sedimentación contradictoria, alterada por eventos climáticos estacionales y extremadamente somera en la zona intersticial del litoral costero (ver Applegate *et al.*, 2006; Guerrero-Arenas, 2004; Malpica- Cruz, 1989; Pantoja-Alor, 1989).

Figura 3. Reconstrucción de la evolución paleogeográfica del margen costero para la región de la Mixteca Norte durante el Jurásico (Bajociano) al Cretácico Medio (Albiano).



→ Tlayúa formaba parte de un sistema de cuencas someras en una plataforma carbonatada. En el Bajociano, un mar somero cubría la mayor parte de la región (Sureste- Noroeste), y durante el Oxfordiano ocurría la formación de la llamada Bahía de Tlaxiaco; mientras que para el Valanginiano el borde costero se extendía hacia el norte con límites desconocidos. Por otra parte, durante el Barremiano-Aptiano episodios de regresión marina empujaban el margen costero hacia el norte (cercañas de Zapotitlán Salinas-Tehuacán); por otra parte, en la zona de Diquiyú (a unos 120 km de Tlayúa) ocurría un afloramiento volcánico subaéreo, el cual pudo ser una de las fuentes principales de material detrítico que se incorporaba a la formación sedimentaria de la paleocuenca de Tlayúa, este material enriquecido con hierro, feldespatos alcalinos y aluminosilicatos tendría posteriormente implicaciones tafonómicas en la consolidación sedimentaria y la fosilización de la biota de Tlayúa (ver Cap. 4, Resultados y Discusión). Para el Albiano, ciclos de Transgresión-Regresión ampliaban los márgenes marinos someros hacia el suroeste de la región. (Esquema desarrollado a partir de los trabajos de Morán-Centeno et al., 1998)

- **Una *Lagerstätte* fósil al occidente del Mar de Tetis**

La cantera Tlayúa es una *Lagerstätte fósil* que representa uno de los afloramientos emblemáticos para la región del Norte de América (límites occidentales del Mar de Tetis) en el Cretácico temprano. Durante el cual, de manera global, la ocurrencia de sucesiones marinas *-Regresión-Transgresión-* causaban periodos sedimentarios cíclicos (Matsumoto, 1980; Haq *et al.*, 1988; Skelton, 2002)

A los contados afloramientos de material fósil bien preservado, y que pueden caracterizar hasta biotas completas excepcionalmente conservadas, se les llama generalmente *Lagerstätten fósiles* (Seilacher 1970; Seilacher *et al.*, 1985; Allison 1988; Brett & Seilacher 1991). Bajo este concepto, para el Profesor Seilacher (1985), se pueden reconocer al menos dos grandes grupos o tipos: Los *Konzentrat-Lagerstätten*, o Depósitos de Concentración Fósil y los *Konservat-Lagerstätten*, o Depósitos de Conservación Fósil.

Los *Konzentrat-Lagerstätten*, se definen por una abundancia de material fósil acumulado a lo largo de periodos de tiempo significativo. Son depósitos de concentración de partes duras o mineralizadas con un grado importante de desarticulación (Ej. Camas de huesos, coquinas), donde la presencia de ejemplares puede pertenecer a distintos órdenes y taxones. Para esta clase de depósitos de concentración, la abundancia anómala de material fósil está dada por el posible decaimiento de las tasas de sedimentación y un desbalance en la historia de vida ocurrida en los organismos enterrados, es decir, un incremento de la tasa de mortandad, o por el contrario, un incremento desproporcionado (“florecimiento”) de la tasa de reproducción (Seilacher ,1985).

Para este tipo se reconocen al menos tres categorías mayores:

- i. Depósitos de condensación**, donde decrece la tasa de sedimentación.
- ii. Trampas de preservación**, como ocurre en fosos, cavernas y pozas.
- iii. Depósitos de placer**, dadas por concentraciones hidrodinámicas causadas por corrientes y remolinos.

Los *Konservat-Lagerstätten*, se distinguen por ser resultado de eventos sedimentarios y geoquímicos particulares que pueden representar periodos breves en el tiempo geológico. De esta manera, la preservación del material fósil tiene cualidades atípicas: remanentes de partes blandas o no mineralizadas preservadas y esqueletos bien articulados. Y este es,

precisamente, su atributo, ya que son depósito de conservación de tejidos esclerotizados, lábiles o no mineralizados (Allison, 1988)

Para los depósitos de conservación o ***Konservat-Lagerstätten***, la preservación atípica esta dada dentro de un *continuum* de causa y efecto, categorizado usualmente por fenómenos de estancamiento, abrupción y sellado bacteriano (Seilacher, 1985, Brett & Seilacher, 1991). Es decir, la preservación inusual de formas articuladas y estructuras no mineralizadas (en flora, fauna y microorganismos) son el resultado de extraordinarias condiciones hidrográficas, sedimentológicas, bióticas y diagenéticas. Para este tipo se determinan al menos cuatro categorías mayores:

i. Depósitos de Estancamiento, donde persisten condiciones generales de anoxia, baja energía o toxicidad.

ii Depósitos de Abrupción, donde suceden enterramientos inmediatos por transporte.

iii. Trampas de Conservación, como ocurre en ámbar, chapopoterías, ceniza volcánica, permafrost y pantanos de *Sphagnum*.

iv Depósitos de Sellado Bacteriano, donde la actividad microbiana dominante regula el ambiente sedimentario.

1.2 Paleobiología Molecular

Como una disciplina emergente, la Paleobiología Molecular estudia la estructura, composición y el origen de la materia orgánica ancestral preservada de manera excepcional (ver Peterson *et al.*, 2007). En un inicio el término se define por una serie de trabajos que agrupaban métodos analíticos geoquímicos y bioquímicos para entender la fuente de origen y la preservación de biomoléculas en el material ancestral, tanto de ejemplares fósiles como de ejemplares más recientes o subfósiles (ver Allison & Briggs 1991; Calvin 1969; DeSalle 2002; Eglinton 1983; Pääbo & Wilson, 1989; Poinar & Pääbo 2003; Summons *et al.* 1996; Stankiewicz *et al.* 1997; Schweitzer *et al.* 2008).

La Paleobiología Molecular abre un paréntesis en los estudios paleontológicos tradicionales y cambia de escala: es el conjunto de análisis químicos, microscópicos y moleculares del material orgánico fósil y subfósil. Utiliza técnicas analíticas de alta sensibilidad y

resolución para extraer información composicional y estructural, abarcando los campos de la Geoquímica Orgánica, la Física Nuclear, la Geomicrobiología, la Bioquímica y la Biología Molecular. En los trabajos de Paleobiología Molecular se distinguen al menos dos líneas generales de investigación

1. La tafonomía de moléculas de origen orgánico (patrones de degradación y preservación inusual)
2. Origen y genealogía de las biomoléculas (hipótesis filogenéticas)

De manera general, la investigación molecular en Paleobiología busca entender el origen y transformación de los compuestos orgánicos a distintos niveles, bióticos y abióticos, a través del tiempo geológico (Calvin 1969; Curry 1987, Summons 1993). Lo anterior implica una caracterización de la composición, estructura y función de la materia orgánica preservada. De acuerdo a Allison y Briggs 1991, los estudios paleontológicos en el ámbito molecular son necesariamente multidisciplinarios, involucrando aspectos básicos de las ciencias biológicas, de las ciencias de la tierra y las ciencias químicas. Por otro lado, su contacto directo con otras disciplinas como la Exobiología, la Geomicrobiología, la Arqueometría, la Antropología Física y la Medicina Forense, es evidente (ver Prikhodko *et al.*, 2007; Westall *et al.*, 2000)

Recientemente, con el apoyo de técnicas analíticas de alta resolución (Cromatografía de gases-Espectrometría de masas, Síncrotron-Microdifracción de RX, Electroforesis, Amplificación de secuencias de DNA por PCR, Microscopía de Transmisión (*TEM*), Microscopía electrónica de Barrido (*SEM*), por mencionar algunas), se ha explorado los aspectos básicos del material biogénico en depósitos fósiles (Pääbo & Wilson 1989; Westall *et al.* 2001; Stankiewicz 1997; Schweitzer 2005). La investigación molecular en tejidos y biomoléculas fósiles abarca un amplio rango de organismos distintos y niveles estratigráficos variados, (ver Eganhouse 1997; Summons *et al.* 1993 y 1996; Briggs, 2003).

Se reconocen usualmente tres grandes niveles de información generadas en el ámbito molecular; primero, un nivel estructural, luego, un nivel composicional, y finalmente, un nivel filogenético.

1. **Información estructural:** empleando una combinación de técnicas de microscopía (Ej. TEM, SEM, De Fuerza Atómica) se identifican microestructuras (células,

filamentos, péptidos) de origen biológico (ver Alvarado- Ortega *et al.*, 2007; Briggs *et al.*, 2005; Martill, 1990, Schweitzer *et al.*, 2005, Toporski *et al.*, 2002)

2. Información composicional: mediante análisis multielementales (Ej. Espectroscopía de Emisión de Rayos X Inducida por Partículas (PIXE), Pirólisis-Cromatografía de gases-Espectrometría de masas (PY-GC-MS), Sincrotrón-Microdifracción de RX), se encuentran *Fingerprints* y *Biomarcadores*, los cuales son indicadores diagnósticos muy útiles al trazar escenarios paleoambientales y tafonómicos (ver Donoghue *et al.* 2006; Gupta *et al.*, 2005; Ruvalcaba-Sil 2002; Stankiewicz 2003)

3. Información filogenética: mediante el análisis de trazas o remanentes peptídicos de posible origen genético o metabólico (DNA ancestral, proteínas), se utiliza una combinación de técnicas bioquímicas y moleculares (Ej. PCR, Electroforesis, Secuenciador, Radioinmunoensayo (REI), (ver Poinar 2003; Collins *et al.* 1991, Logan 1991; Schweitzer 2005)

La Paleobiología Molecular rastrea y trae a la vida (en el escenario evolutivo), biomoléculas y tejidos extintos. Produce información importante que no se obtiene por otros medios. Una interpretación de esta información requiere entender la **Tafonomía Molecular**, es decir, el proceso de descomposición orgánica, las rutas de la preservación y la historia diagenética en ambientes de depósito diversos.

- **Tafonomía molecular**

La investigación tafonómica surge a la par con la Paleontología, está ya implícita desde el descubrimiento de los primeros fósiles al intentar explicar su proceso mismo de fosilización. Sin embargo, de acuerdo a Allison & Briggs, 1991, los primeros estudios sistemáticos comienzan con los trabajos de Bioestratonomía de Richter en 1928, Weigelt en 1929, y Hecht en 1933, al aplicar incipientes modelos actualísticos a la problemática tafonómica de la preservación fósil. Posteriormente, Efremov (1941) considera que el registro fósil es el resultado de materia orgánica transferida desde la biosfera hasta la

litósfera por una variedad de procesos biológicos, físicos y químicos, que determinan el tipo y grado de fosilización. Al estudio de estos procesos le llama **Tafonomía**.

En los primeros intentos para estimar la variación del potencial de preservación en tejidos blandos se implementan metodologías basadas en el comportamiento de las biotas recientes (ver Schopf, 1978) y con el auxilio de trabajos experimentales, celulares y bioquímicos contemporáneos (Allison 1988; Pääbo *et al.* 1989; Stankiewicz *et al.* 1997; Summons 1993). La Tafonomía no es percibida ya simplemente como el estudio de la información *post-mortem* perdida durante la fosilización. La Tafonomía moderna involucra cada vez más trabajos experimentales y analíticos, además de aproximaciones más precisas que implican un trabajo multidisciplinario, al integrar los procesos bioquímicos, ecológicos, microbianos, sedimentarios, diagenéticos, que ocurren en el ambiente antes y después del enterramiento de los organismos (Allison y Briggs, 1991).

Se sabe actualmente que no todas las evidencias de los organismos extintos quedan restringidas solamente a un nivel anatómico-funcional (huesos, conchas, impresiones, huellas), de manera notable, los microbios y las macromoléculas de origen biológico persisten en el registro fósil, ya sea ligadas a remanentes de tejidos mineralizados y no mineralizados, o formando complejas matrices biominerales de origen diagenético (ver Westall *et al.*, 2003). Los estudios a este nivel conducen a la **Tafonomía Molecular** (Logan *et al.*, 1991).

De acuerdo a Logan y colaboradores (1991), para entender la Tafonomía Molecular es necesaria una interpretación fidedigna de los datos moleculares obtenidos a partir de los fósiles, considerando al menos dos líneas principales a seguir:

1. Que las biomoléculas son susceptible de alterarse en el proceso de degradación a distintas tasas de acuerdo a su clase.
2. Y que existe una división temporal y espacial de la descomposición orgánica.

La materia orgánica se comporta de acuerdo a la clase de tejidos y moléculas que la constituyen. Si estos son tejidos blandos (no mineralizados) o duros (mineralizados). Y si éstas son moléculas volátiles (ácidos nucleicos, carbohidratos, proteínas hidrosolubles, aminoácidos, colágeno) o si son moléculas refractarias (glicolípidos, aminas, lípidos,

resinas, biopolímeros complejos, lignina, esporopolenina, cutina, suberina, celulosa, quitina)

Finalmente, de acuerdo a Botjer *et al.* (2002) y Davies *et al.* (1989), como un concepto fundamental, se identifica espacialmente la **Zona Tafonómicamente Activa** (*Taphonomic Active Zone, TAZ*), como aquel lugar o microambiente donde se concentra la actividad descomponedora microbiana y ocurre la disolución química.

- **Biomarcadores fósiles**

Las biomoléculas tienen un potencial de preservación restringido, y varía de acuerdo a una jerarquía de controles:

1. A la clase de molécula que pertenece (volátil o refractaria)
2. A la fuente de origen
3. Al ambiente de depósito
4. A la comunidad bacteriana presente en la descomposición
5. Y a la transformación diagenética.

No obstante, existe una proporción sorprendente de biomoléculas que son preservadas exitosamente en depósitos fósiles (Logan *et al.* 1991; Pääbo & Wilson 1989; Brocks & Summons 2003). Los mecanismos de la preservación molecular son diversos y aún permanecen incomprendidos. De este modo, la investigación a nivel molecular busca probar la presencia de trazas o remanentes o grupos indicadores de estas biomoléculas preservadas, llamadas por su utilidad **Biomarcadores fósiles**. Ya sea que estas moléculas orgánicas fueran originales de la biomasa de los organismos extintos, es decir, materia endógena, o que aparezcan como remanentes metabólicos microbianos o como productos diagenéticos. (Brocks & Summons, 2003; Simoneit, 2004; Tegelaar *et al.*, 1989) De donde será crucial determinar esta correlación para poder trazar hipótesis filogenéticas y/o tafonómicas.

De entre muchos biopolímeros complejos (la lignina, esporopolenina, cutina, suberina, celulosa, quitina), son los lípidos de la pared celular biomoléculas recalcitrantes muy exitosas en el marcaje molecular. Los lípidos son componentes ubicuos en las células de todos los seres vivos, son polipéptidos hidrofóbicos de naturaleza refractaria que se preservan bien, y que por su relativamente fácil extracción de muestras fósiles,

representan biomarcadores excelentes, pues preservan información original del organismo que los sintetizó (Brocks & Summons, 2003).

Para Eganhouse (1997) los dos criterios centrales para elegir un biomarcador ideal son que se comporte de manera conservativa y que tenga una fuente de origen específica.

Las fuentes sedimentarias y biológicas más importantes de biomoléculas fósiles son:

1. El Kerogeno, un abundante macropolímero heterogéneo, insoluble y amorfo.
2. El Betumen y los ácidos húmicos
3. El carbón sedimentario
4. Lodos y lutitas ricas en materia orgánica
5. Tejidos fósiles no mineralizados con preservación excepcional
6. Y en menor cantidad, conchas y huesos fósiles

Ya sean productos endógenos o metabólicos o diagenéticos, los marcadores moleculares (bioquímicos o geoquímicos), pueden generar bajo circunstancias favorables, información acerca de la fuente que los originó. Por lo tanto, se define que los Biomarcadores son señales químicas diagnosticas de un origen biológico.

De acuerdo a Eganhouse y colaboradores (1997), es posible categorizar los biomarcadores por su origen en tres tipos principales:

1. Marcadores Antropogénicos: por su origen sintético específico y generalmente tóxico.
2. Marcadores Biogénicos Contemporáneos: por su origen microbiano y vegetal en análisis de fluctuaciones ambientales recientes.
3. Biomarcadores Fósiles: por su origen antiguo en depósitos geológicos.

- **Paleometría**

La **Paleometría** es el estudio composicional del material fósil mediante técnicas analíticas **no destructivas**. Esta disciplina emergente combina técnicas de Espectroscopía Atómica de Rayos X en estudios de composición global del fósil, hasta la obtención de modelos virtuales (escaneo) y su prospección en el depósito (teledetección), sus técnicas se inscriben dentro de la Paleobiología Molecular.

La caracterización biogeoquímica del fósil abarca desde microcartografías composicionales (fases isotópicas y minerales), hasta la obtención de modelos reconstruidos del ejemplar (imágenes virtuales) no alterando su matriz rocosa, y finalmente, la teledetección en el afloramiento fósil. Trabajos aislados de mineralogía, modelado tridimensional y prospección geofísica en Paleontología, son antecedentes de esta disciplina (ver Hemleben 197 ; Orr *et al.* 1998; Briggs *et al.* 2002; Lak *et al.* 2008).

Las técnicas nucleares con haces de iones destacan por su naturaleza no invasiva, por su resolución visual, por su carácter cuantitativo, y por su capacidad sensible de detectar Elementos Traza diagnósticos (*fingerprints*), de interés biológico y geoquímico (ver Fraser 1995; Johansson & Campbell 1988; Lecuyer *et al.* 2002; Ruvalcaba-Sil 2002, Smith & Rivers 1995).

Los Elementos Traza existen en concentraciones bajas en un material heterogéneo cualquiera, y dado su carácter de impurezas son útiles para determinar origen biológico, fluctuaciones ambientales y alteraciones diagenéticas. Es decir, pueden funcionar como huellas dactilares diagnósticas (*fingerprints*) en un material heterogéneo como los fósiles.

La caracterización de la composición elemental se basa en el uso del acelerador *Pelletron* y la técnica **PIXE**: mediante un haz de protones se irradian regiones específicas del fósil y se detectan radiaciones secundarias asociadas a los elementos que lo componen. El *Pelletron* del Instituto de Física de la UNAM (IFUNAM), es un acelerador de protones Tandem 3 MeV, con una línea de salida externa para análisis en Arqueometría y Paleometría.

La técnica **PIXE** (*Espectroscopía de Emisión de Rayos X Inducida por Partículas*) tiene un alto poder de resolución (sensibilidad a elementos traza y conteo rápido), realiza análisis multielementales y puede considerarse como una espectroscopía no destructiva (Johansson & Campbell, 1988; Tsuji *et al.*, 2004). La profundidad del análisis PIXE dependerá de la energía del haz de protones y de la naturaleza del material fósil (>100 μ m), su sensibilidad es hasta 100 veces mayor que el análisis EDS, y su límite de detección es $z > 12$ (elementos mayores a Na) (ver Fraser, 1995; Ruvalcaba-Sil, 2008).

- **Preservación excepcional**

La cualidad de la preservación resulta ser un indicador de los patrones de la descomposición que antecede siempre a la fosilización excepcional. Además de ser una evidencia del efecto diagenético sobre la biología del organismo (ver Briggs, 1997 y 2003b). De acuerdo a Allison & Briggs (1991) ,existen al menos cinco modelos generales de preservación fósil de tejidos:

1. **Tejidos Blandos tridimensionales diagenéticamente biomineralizados:** Ej. Agallas, tracto digestivo, ligamentos óseos, músculo.
2. **Tejidos Blandos impresos en roca fósil:** Ej. Invertebrados de cuerpo blando.
3. **Tejidos Volátiles carbonizados y/o geopolimerizados:** Ej. Piel, músculo, hojas.
4. **Tejidos Refractarios inalterados y/o geopolimerizados:** Ej. Lignina, cutícula, adipocere.
5. **Tejidos Mineralizados auténticos:** Ej. Conchas, huesos.

1. Si la descomposición es inhibida y la actividad biológica eventualmente cesa en los primeros estados del enterramiento, ocurriendo además un inmediato remplazamiento mineral, se genera una preservación tridimensional de partes blandas que conservan muchos detalles internos,(Ej. Piel y músculo). El remplazamiento por fosfatos (*fosfatización*) es el más espectacular de los ejemplos (ver Martill 1988, Allison 1988, Briggs 2003 a ; Müller 1985, Raffa *et al.* 2008)

2. Si la descomposición progresa y la sustitución mineral es incompleta, las características internas de partes blandas se eliminan, pero queda una impresión detallada sobre el sedimento y quedan remanentes de tejidos refractarios. Ejemplos de esta preservación son la Biota de Ediacara sobre las pozas de cuarcita en el Flinders Range de Australia (Wade, 1968), las lutitas carboníferas de Francis Creek, Illinois (Nitecki, 1979) y las calizas jurásicas de Solnhofen, Alemania (Barthel *et al.*, 1990).

3. Si la descomposición aumenta su tasa eliminando tejidos lábiles, y la mineralización se condensa, quedará una película insoluble de residuos carbonosos mostrando detalles incorruptos y/o se formarán geopolímeros con minerales menos compactos. Un ejemplo

notable es la preservación de la hormiga *Azteca alpha* del depósito terciario de ámbar, en la República Dominicana (Poinar & Poinar, 1999)

4. Si la descomposición persiste y existe un complejo gradiente químico, en el límite inferior de la Diagenesis (cesación de la actividad biológica e inicio de la consolidación sedimentaria), se forma un policondensado de residuos orgánicos o geopolímeros que generalmente contienen material orgánico refractario inalterado (ácido húmico, betumen, carbón de lignita en sistemas terrestres y Kerógeno en sedimentos marinos y lacustres) (Tegelaar *et al.*, 1989 ; Killops & Killops, 1993)

5. Finalmente, si la descomposición es lenta, total o existe una disolución química agresiva, el tejido blando colapsa definitivamente, solo las partes duras y los tejidos mineralizados se preservan (hueso, concha y esqueletos calcáreos) (Denys *et al.*, 2003)

CAPÍTULO 2. PLANTEAMIENTO

2.1 Introducción

La fosilización es un proceso que ocurre por una jerarquía de condiciones, en las cuales la interacción de procesos bióticos y abióticos es muy estrecha: las reacciones entre la materia orgánica y las superficies minerales. De esta forma, las causas y el tipo de preservación fósil de tejidos blandos está determinado por una escala de controles, los cuales son:

- 1 La clase de biomoléculas que componen el tejido
- 2 La mineralogía original del depósito
- 3 La degradación orgánica
- 4 La disolución química
- 5 Y la historia diagenética

Un estudio de las características de estos controles ayudará a explicar porque la fosilización selectiva se restringe a ciertos organismos, ambientes y a una cadena de eventos que conducen a la preservación excepcional de partes lábiles y tejidos no-mineralizado en biotas fósiles.

2.2 Preguntas

El proyecto de Tafonomía molecular de la Cantera Tlayúa comienza al intentar explicar una serie de interrogantes que surgen, algunas casi desde el inicio del descubrimiento del depósito, y otras al ir avanzando en su estudio.

► *¿Que procesos dirigen la preservación fósil excepcional de partes blandas y tejidos no mineralizados?*

► *¿Por qué la fosilización selectiva está restringida a ciertos ambientes sedimentarios?*

- **Fosilización selectiva en localidades *Konservat- Lagerstätten***

La evolución de los ecosistemas actúa selectivamente a favor de organismos con un alto potencial de fosilización dada su morfología, la bioquímica de sus tejidos y por controles

taxonómicos (factores intrínsecos). No toda fosilización está dada únicamente por factores extrínsecos (anoxia y/o enterramiento rápido) del ambiente sedimentario.

► *¿Que combinación de factores intrínsecos y extrínsecos ocurrió en la fosilización selectiva de la biota de Tlayúa?*

► *Y dado estos factores determinantes, ¿Cual es un ambiente de depósito viable, dado un alto potencial de preservación, para la biota extinta de Tlayúa, una Konservat- lagerstätte?*

2.3 Objetivos

Los estudios de Tafonomía molecular en localidades *Konservat- lagerstätten* tiene un significado muy amplio, los organismos preservados selectivamente proporcionan la evidencia de las rutas la descomposición orgánica, la formación de minerales autigénicos, los cambios ocurridos en el ambiente de depósito, la biología del organismo preservado y la evolución del ecosistema. Es decir, hay implicaciones tanto biológicas como sedimentarias y ambientales. Y las propuestas iniciales del proyecto de Tafonomía molecular en la Cantera Tlayúa van de lo particular a lo general.

► *El objetivo particular* de este trabajo de investigación consiste en extraer estas evidencias (biogénicas y geoquímicas) con el uso de técnicas de la Paleobiología Molecular. Y posteriormente, con el apoyo de estos indicadores diagnósticos (Biomarcador y Fingerprints), proponer una interpretación tafonómica. Cuya finalidad es caracterizar el proceso y ambiente de fosilización excepcional ocurrido en la biota cretácica de Tlayúa.

► *El objetivo general*, se divide en dos partes: Primero, busca generar evidencias tafonómicas para construir un escenario viable del paleoambiente de Tlayúa y sus condiciones post-deposicionales, contribuyendo así a los estudios de la evolución de los ecosistemas en las lagerstätten fósiles. Segundo, busca iniciar de manera sistemática los estudios de Paleobiología Molecular en el ámbito de la Paleontología en México y en nuestra universidad.

CAPÍTULO 3. METODOLOGÍA EXPERIMENTAL

3.1 Material Fósil

La Cantera Tlayúa se explota de manera permanente con fines comerciales y científicos. La excavación, la separación de bloques masivos, la extracción y el corte final de láminas delgadas de roca, se realiza mediante el uso de explosivos, maquinaria civil y técnicas artesanales. Los planos de estratificación se extienden de manera continua a lo largo de la cantera principal (± 1 Km), que aflora como un bloque aislado, comprimido y depositado de manera lateral. Sobre una matriz rocosa de micrita fina ocurren interfaces laminares fosilíferas bien definidas de tonalidades pardo-rojizas, dada la presencia de sustrato enriquecido.

Para fines prácticos (tanto comerciales como científicos), la cantera principal se ha subdividido en diferentes localidades, nombradas y catalogadas formalmente dentro de La Colección Nacional de Paleontología del IGLUNAM, como *Localidades-IGM*. Sumado a esto, la secuencia se encuentra subdividida paralelamente a la estratificación por un plano general de zonificación litológica, que va del techo a la base, encontrándose al menos 46 zonas delimitadas y reconocidas por su grosor, textura, coloración, y rasgos particulares (ocurrencia de pedernal, arcilla, clastos).

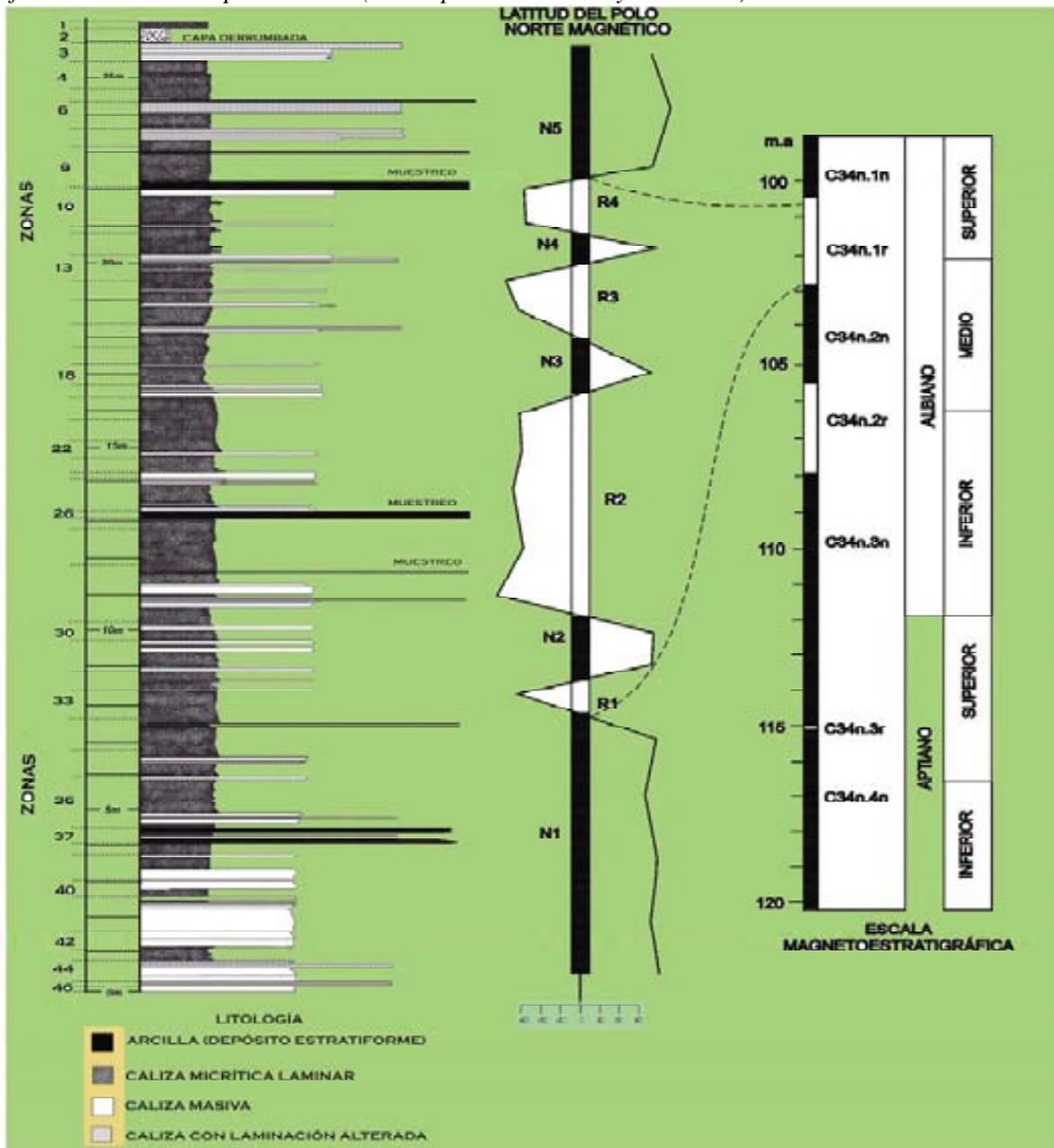
Cada fósil recuperado, curado y depositado en La Colección Nacional de Paleontología, tiene un número consecutivo de colecta o número CT (Cantera Tlayúa). Posteriormente, cuando el ejemplar es descrito y publicado en un trabajo científico, se le asigna un número formal de catálogo o número IGM.

Muestreo

La colecta en el depósito de ejemplares bien preservados y una revisión global al catálogo de la Cantera Tlayúa en La Colección Nacional de Paleontología, IGLUNAM, forman la base de este trabajo. Ejemplares completos, muestras de hueso y tejido no-mineralizado fueron seleccionadas para analizar su composición química, caracterizar su tipo de preservación e identificar micromorfologías y características histológicas. A los ejemplares no catalogados de la Cantera Tlayúa se les ha asignado un código de colecta CTTB (Cantera Tlayúa Tejido Blando); para los ejemplares provenientes de Muzquiz, Coahuila, México, se le asignó un código de colecta CPM (Cantera Pilotes Muzquiz); mientras que para los ejemplares provenientes de Santa Ana, Brasil, se le asignó un código de colecta

FSAN (Formación Santa Ana); finalmente, para los ejemplares provenientes de Solnhofen, Bavaria, Alemania, se les asignó un código de colecta CSON (Cantera Solnhofen). Adicionalmente, se mencionan las siguientes claves de colecta: JAO: Jesús Alvarado-Ortega; HCP: Héctor Porras; FEA: Don Félix Aranguthy; y FRI: Francisco Riquelme.

Figura 3.1.1. Perfil magnetoestratigráfico del Miembro Medio de la Formación Tlayúa. Sistema práctico de zonación litológica (después de Kashiyama et al., 2003 y Benamini et al., 2004), esquema modificado a partir de Alvarado-Ortega, 2005. En la presente investigación el muestreo abarca desde la Zona 9 a la Zona 30. En la columna está señalada las tres zonas (9, 26 y 28) de las cuales se tomó muestra de las arcillas ocre-rojizas depositadas de manera estratiforme para efectuar análisis composicionales (ver Cap. 4 Resultados y Discusión).



Ejemplares

Dado el carácter analítico y tafonómico del presente trabajo, en la selección de ejemplares completos se siguieron criterios de cualidad de preservación, diversidad de estructuras orgánicas conservadas y representatividad de las varias zonas o facies sedimentarias (de la zona 9 a la zona 30, ver Figura 3.1.1)

El total de Muestra incluye 17 ejemplares completos, que incluye 12 peces : 8 CT, 2 CPM y 1 CSON; 1 reptil : CT; 1 cangrejo :CT; 1 amonite: CSON; y 2 artrópodos terrestres FSAN.

Tabla 3.1.1. Precedidas con el código por el cual serán identificados y mencionados en adelante, dichos ejemplares son:

Muestra	Ejemplar	Ubicación ó Colecta
CT729	<i>Michin scernai</i>	CNP Colocación 98-4
CT1644	<i>Belenostomus</i>	CNP colocación 120-8
CT745 (IGM9048)	Ichthyodectiforme	CNP Colocación 98-7
CT4844	Clupeiforme	CNP Colocación 126-5
CT5266 (a, b, c y d)	<i>Michin scernai</i>	CNP Colocación 107-3
CT5673	Ichthyodectiforme	CNP colocación 132-12
CT5813	Clupeiforme	CNP Colocación 133-3
CT6510	Tortuga (<i>Chelonia</i>)	CNP colocación 133-3
CTTB2828	Clupeiforme	Colectado por FRI-2008
CTTB28	Cangrejo	Colectado por JAO-2007
CTTB4672	Gonorrhynchiforme	Colectado por FEA-2008
FSAN02	Ninfa	Colectado por JAO-2007
FSAN04	Grillo	Colectado por JAO-2007
CPM13	Pachirhyzodontiforme	Colectado por HCP- 2008
CPM26	Pachirhyzodontiforme	Colectado por HCP-2008
CSON11	<i>Ischyodus</i>	Colectado por JAO-2008
CSON22	Amonite	Colectado por JAO-2008

Muestras

Cada muestra tomada del cuerpo de los fósiles fue preparada y fijada para su análisis siguiendo protocolos bien establecidos (ver Milliken 2002, Schweitzer 2008; Gil-Cid *et al.* 2006). Proponiendo nueve grupos histológicos generales (ver Takashima & Hibiya, 1995; Tischlinger, 1998):

- i. Tracto digestivo
- ii. Tejido muscular
- iii. Tracto reproductivo
- iv. Tejido óseo

v. Agallas

vi. Melanóforo: Cromatóforo y melanina

vii. Pigmento Sanguíneo

viii. Huevo

ix. Pellet fecal

Tabla 3.1. 1. Tejido Fósil.

Muestra	Histología	Ejemplar
CT6241	Tejido Muscular	Clupeiforme
CT6231	Tracto Digestivo	Pachirhyrizodontiforme
CT5701	Tracto Digestivo	Pycnodonte
CT5673	Tejido Muscular	Ichthyodectiforme
CT6200	Agalla	Ichthyodectiforme
CTTB16	Tejido Óseo	Ellimmichthyiforme
CPMTB13	Tejido Muscular	Pachirhyrizodontiforme
CT-5	Pigmento sanguíneo	<i>Lepidotes</i>
CT4163	Tracto digestivo	Pachirhyrizodontiforme
CTANKI	Tejido óseo	<i>Ankilosfenodon</i>
CTTB02	Tejido Muscular	Clupeiforme
CTTB12	Tejido Muscular	Ichthyodectiforme
CTTB20	Tejido Muscular	<i>Michin scernai</i>
CT4163	Tejido Muscular	Tejido Muscular
CTTB12	Hifas	Hongo (<i>Oomiceto</i>)
CTTB38	Corte abdomen	<i>Lepidotes</i>
CTCE21	Pellet	Pellet fecal
CTTB19	Huevos	Pez (Teleostei)

Otro tipo de muestras no histológicas:

Tabla 3.1.2. Arcilla sedimentaria

Muestra	Tipo	Zona
CTARC13	Arcilla sedimentaria estratiforme	9
CTH3	Arcilla sedimentaria estratiforme	28
CTSD-EXT	Arcilla sedimentaria estratiforme	26

Tabla 3.1.3. Cama fósil.

Muestra	Tipo	Ejemplar
CTBEDXIX	Cama fósil	<i>Belenostomus</i> (ver CT1644)
CTBEDXVI	Cama fósil	<i>Ichthyodectiforme</i> (ver CT5673)
CT5851	Cama fósil	<i>Michin scernai</i> . (ver CT5266 c)

Condiciones Experimentales

Para el análisis tafonómico de tejidos fósiles, es necesaria una preparación cuidadosa y el uso de técnicas analíticas de alta sensibilidad (ver Briggs, 1997; Logan *et al.*, 1991; Raffa *et al.*, 2008). En la extracción y preparación de muestras usualmente se parte de dos importantes limitaciones, por un lado, la disponibilidad de una cantidad mínima de muestra para análisis diferenciales; por otra parte, el hecho de que la muestra este expuesta a un cierto grado de contaminación. Se reconoce inicialmente que los remanentes orgánicos endógenos (que de hallarse en la muestra fósil) se encontrarán solo en concentraciones limitadas, mientras que su fase mineral puede ocurrir con una mayor frecuencia.

Las muestras de tejido fósil fueron cuidadosamente extraídas del ejemplar y la cama fósil (sedimento), transfiriéndolas a viales de cristal sellados. En la extracción se utilizaron agujas, cuchillas de disección, navajas, exploradores dentales, pinzas de microscopía y pinceles de punta.

Tanto los tejidos blandos fósiles como las muestras de hueso fósil tienen dos fases reconocibles: una orgánica y otra mineral, remover el sedimento adherido permite identificar características micromorfológicas que usualmente la fase mineral oculta. ►Para el análisis de características micromorfológicas se sometió a cada una de las muestras a una etapa previa de limpieza y desmineralización. Las muestras se expusieron a la digestión mineral por agua desionizada; ácido Acético (al 10%, 5%, 2%); ácido Clorhídrico al 2%; solución EDTA al 40% y buffer de EDTA. La exposición variaba de entre 30 segundos hasta 15 minutos, dependiendo de la naturaleza de la muestra y el comportamiento del desmineralizante. Las muestras utilizadas para análisis composicional (PIXE, EDS y DRX) *no fueron* expuestas a una fase previa de desmineralización o alteración mineral por solventes, con la finalidad de evitar alteraciones o contaminaciones en los elementos traza, morfología y la deposición de residuos químicos.

3.2 Métodos analíticos

El estudio del registro fósil con el fin de identificar material orgánico preservado, ha sido y es uno de los temas que ha aportado mayor número de trabajos en el campo de la Paleobiología Molecular (ver Petersen *et al.*, 2007; Briggs, 2003; Schweitzer, 2008). Sin

embargo, con el avance de las técnicas de identificación (que han demostrado ya ampliamente la validez de los datos que generan), los resultados obtenidos no siempre son los óptimos (ver discusión en prólogo de Eganhouse, 1997). Especialmente en los materiales orgánicos más heterogéneos y amorfos, que han sido expuestos a deterioro por diversos procesos de pérdida, alteración y remplazamiento. Considerando la premisa anterior, y ante la dificultad que se ha reportado previamente al intentar identificar el origen más preciso de los remanentes orgánicos fósiles, se ha planteado en el trabajo presente un objetivo metodológico doble, por una parte, se pretende dar respuesta satisfactoria a los casos de estudio en donde una metodología previa y mejor conocida pueda acercarse a conocer la naturaleza del material fósil. Y por otro lado, avanzar en el conocimiento de nuevas metodologías que permitan obtener un mayor número de datos y un estimado más profundo y multifactorial. Por lo cual, la metodología se desarrolla en dos planos: a). Mediante Técnicas Analíticas con Invasión Restringida (TAIR) Mediante Técnicas Analíticas No Invasivas (TANI)

- **Análisis TAIR (Técnicas Analíticas con Invasión Restringida)**

Las técnicas siguientes implican cierto grado de invasión a los ejemplares, ya que se siguen un protocolo de extracción de muestras, corte y/o laminación, limpieza, desmineralización, y montaje con ó sin recubrimiento, en portamuestras cilíndricos, laminares y de pastilla tipo SEM. Se utilizaron protocolos conocidos para Microscopía SEM, Microsonda EDS y análisis DRX, con variaciones mínimas.

i. Microscopía Electrónica de Barrido SEM

Genera imágenes en el orden de identificar tejidos, células, bacterias y diversas estructuras biogénicas como remanentes en el fósil (ver Trinajstic *et al.*, 2007; Tang, 2002; Martill, 1990). La resolución de las imágenes dependerá de la energía del haz de electrones y la naturaleza del material fósil. Se puede usar a bajo y alto vacío, sin recubrimiento ó con recubrimiento de grafito, oro ú oro-paladio, en montaje de portamuestras cilíndricos (< 1 μm) ó en portamuestras tipo pastilla. Si las muestras han sido recubiertas y expuestas a alto vacío, se obtienen imágenes con un mayor aumento y un mejor enfoque, lo que favorece, por ejemplo, la observación de bacterias fósiles.

Se utilizó un equipo JEOL modelo JSM-6360 LV *Scanning Electron Microscope* del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM. Empleando bajo y alto vacío, para esta última técnica, las muestras se recubrieron de oro con una ionizadora marca JEOL modelo JFC-1100 *Fine Coat Ion Sputter*. Por otra parte, algunas muestras recientes (agallas) fueron deshidratadas con formol a distintas concentraciones y usando una secadora a punto crítico semiautomática *Tousimis* modelo Samdri-795. De manera semejante, se empleó un equipo JEOL modelo JSM-5310 LV *Scanning Electron Microscope* de la Facultad de Ciencias de la UNAM. Usando alto vacío en muestras recubiertas con grafito u oro-paladio.

ii. Microsonda EDS

La *Espectroscopía de Energía Dispersiva por Microsonda de Electrones* (EDS) genera mapeos multielementales semicuantitativos (elementos ligeros y pesados), la profundidad de análisis dependerá de la energía del haz de electrones y la naturaleza del material fósil ($< 2\mu\text{m}$) (Champness, 1995). Su sensibilidad es menor a la espectroscopía PIXE, puede usarse a bajo y alto vacío, y su límite de detección alcanza valores entre 0.1-0.2 wt% (*porcentaje en peso*) para elementos con $Z > 10$ (Reed, 1995). Un grupo de análisis se realizó empleando un equipo JEOL modelo JSM-5600 LV *Scanning Electron Microscope* del Instituto de Física de la UNAM, trabajando las muestras a bajo vacío. Otro grupo de análisis se efectuó usando un equipo JEOL JXA8900-R *Scanning Electron Microprobe* del Laboratorio Universitario de Petrología en el Instituto de Geofísica de la UNAM. Los análisis se han realizado utilizando un espectrómetro de energía dispersada de rayos X (EDS) multi-canal, con un voltaje de aceleración de 20 keV, un tiempo de adquisición de 30 a 60 segundos y una corriente de 2.0×10^{-8} A, y las muestras fueron trabajadas a bajo vacío. Los mapeos de composición elemental se realizaron con electrones retrodispersados (BEI), con una aceleración de 20 keV y una definición de 1024x1024 pixeles, digitalizando las imágenes de estos mapeos.

iii. Difracción de Rayos-X (DRX)

Genera información composicional de la fase cristalina de la muestra, discriminando positivamente entre múltiples fases en un material heterogéneo (Fleming, 2007). Se usó un equipo Bruker AXS™ D8 Advanced, perteneciente al Instituto de Física de la UNAM

(IFUNAM), configurado en geometría theta–theta y equipado con un ánodo móvil de Cu, operado a 40 mV y 30mA con una radiación Cu K α ($\lambda= 1.540 \text{ \AA}$), más un detector móvil de centello precedido por un monocromador de grafito. El sistema de difracción se programó en 0.5 segundos de tiempo de conteo y a un paso de 0.05° . Un grupo de muestras fue examinado *in situ* (sin hacer corte o extracción del material) con una limpieza simple y ninguna preparación. Otro grupo de muestras fue extraído y preparado mediante limpieza con alcohol y molido fino. Los difractogramas fueron analizados para el *Refinamiento de estructura cristalina por el método de Rietveld*. El refinamiento de parámetros de estructura, composición del material y la función de fondo del difractor, se analizó con el programa FullProf Suite 2006 utilizando la interface gráfica Winplor. El programa fue desarrollado por Hugo Rietveld, para el refinamiento de perfiles de difracción de neutrones por policristales, esta técnica genera información de la textura y cristalinidad, discriminando fácilmente entre múltiples fases, muy útil para muestras geológicas y fósiles (Ej. Bioapatita) (Fleming, 2007; Pott *et al.*, 2004).

- **Análisis TANI (Técnicas Analíticas No Invasivas)**

Por otra parte, aplicando métodos no invasivos sobre la muestra, con el fin de recuperar imágenes a distintos niveles (diferenciando fases orgánicas y minerales), y realizando mapeos multielementales cuantitativos, se usa por primera vez de manera metódica sobre ejemplares fósiles, *Fluorescencia visible inducida por radiación UV* y *Espectroscopía de Emisión de Rayos X Inducida por Partículas* (PIXE).

i. Fluorescencia Visible Inducida por Luz UV

La fluorescencia visible inducida por radiación UV es debida a la emisión de luz visible de una sustancia o material al ser expuesta a radiación UV de longitudes de onda diversas (baja, media o alta). La fluorescencia ocurre usualmente en material orgánico, donde una variedad de factores pueden estar influenciándola o inhibiéndola, por ejemplo, mezclas de ácidos y moléculas orgánicas o impurezas minerales pueden influenciar fuertemente el color característico de la fluorescencia, haciendo que esta aumente o desaparezca (Buzit-Tragni, 2005). En la presente investigación, se utiliza por primera vez esta técnica exploratoria sobre material fósil, y es considerada como una herramienta accesible para un

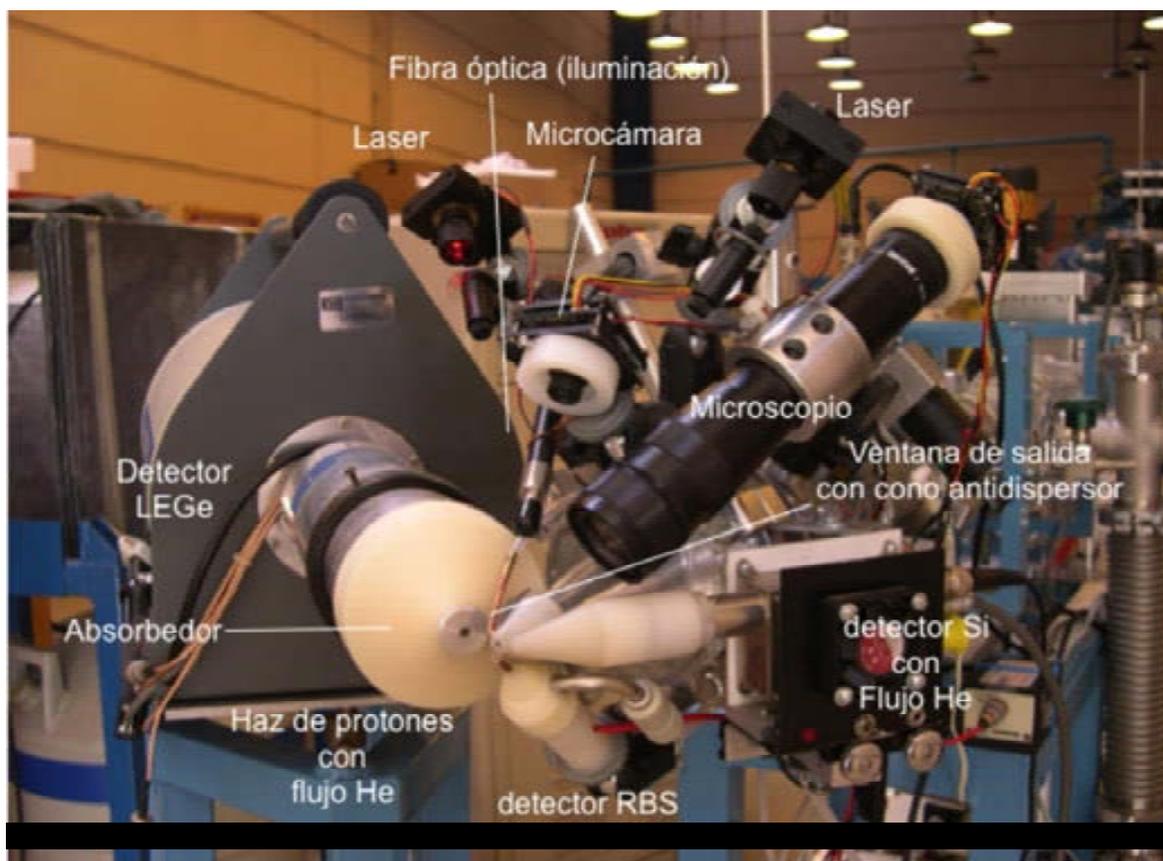
examen rápido preliminar del ejemplar, donde se observará fluorescencia dependiendo de sus estructuras orgánicas presentes, remanentes de tejido blando preservado y distintas fases minerales que lo componen. Se utilizó un equipo de lámparas UV Black-Ray pertenecientes al Instituto de Física de la UNAM; Lámpara UVP, modelo B100 AP, de onda larga (LW) a 365 nm y con una potencia de 60 Watts. Así como otra lámpara UVP modelo UVL-56, de intensidad variable: onda larga (LW) a 365 nm y onda corta (SW) a 254nm, y con una potencia de 8 Watts.

ii. Técnicas basadas en Aceleradores de Iones: PIXE

El análisis PIXE (*Espectroscopía de Emisión de Rayos X Inducida por Partículas*) genera datos de la composición elemental de los materiales así como sus perfiles de concentración (*Johansson & Campbell, 1988*). Se utilizó el haz externo de protones en una línea de salida del Acelerador Tandem de 3 MeV Pelletron, perteneciente al Instituto de Física de la UNAM (IFUNAM). El haz de protones que llega al fósil para la irradiación de las zonas de interés tafonómico, fue delimitado por un colimador de 1.5 mm de diámetro con una ventana de Al a 8 μ m. La muestra fue colocada a 10 mm frente a la ventana de salida y expuesta a una energía de protones de 3.0 MeV por espacio 3 minutos en cada zona de análisis. Los rayos X emitidos por la muestra fueron registrados en un par de detectores. En el primero, un detector de Germanio de baja energía (LEGe), ubicado a 135° de la dirección del haz incidente. Para detectar los elementos metálicos pesados, se colocó un absorbedor de Al a 130 μ m en la ventana del detector LEGe. En contraste, para detectar elementos mayores y ligeros se utilizó un detector de Si Amptek, colocado a 135° de la dirección del haz incidente, usando un flujo de He y un colimador de Ta de 0.5 mm de diámetro. Los protones del haz dispersados fueron registrados simultáneamente por un detector de barrera superficial dentro de una cápsula bajo vacío a 135° de la dirección del haz incidente. Los protones alcanzan el detector pasando a través de una ventana de Mylar a 3.5 μ m a lo largo de un colimador con 1.5 mm de diámetro de apertura y de 5 mm de largo. Los espectros obtenidos se interpretaron mediante el software AXIL para un análisis semicuantitativo, el cual posteriormente se realizará de manera cuantitativa. El espectro registra el número de cuentas (eventos de rayos X) en el eje de las ordenadas, contra el número de canal, proporcional a la energía de los rayos X, en el eje de las

abscisas. Para la calibración de la eficiencia del detector de rayos X se utilizaron materiales certificados de referencia del NIST (*National Institute of Standard Technology*): Sedimento Río Búfalo SRM 2704, Sedimento Montana SRM 2711, Cemento Portland SRM 1880a, muestras patrón de hueso SRM 1400 y Ca_2CO_3 grado analítico Sigma Aldrich.

Figura 3.2. 1. Acelerador Tandem Pelletron 3MeV del Instituto de Física de la UNAM.



► En términos generales, una sonda externa de iones para inducir la emisión de rayos-x (PIXE), se compone de una fuente central de iones, instrumental de enfoque, procesadores electrónicos y una variedad de detectores; aquí se muestran los componentes del dispositivo experimental de haz externo del Pelletron (fotografía Laboratorio de Física Experimental, IFUNAM). Esta sonda genera RX característicos al irradiar un material, puede ser usada en análisis puntuales o en barridos de la muestra para desarrollar mapeos de concentración o imágenes en dos dimensiones (Fraser, 1995). El uso de un haz de protones y la técnica PIXE, presenta al menos dos grandes ventajas en contraste con una microsonda de electrones (EDS): 1. Tiene una mayor resolución espacial porque el haz de iones se dispersa menos al golpear la muestra; 2. Genera un menor fondo continuo de radiación (bremsstrahlung) causado por la desaceleración del haz incidente; esto hace posible que PIXE sea una técnica adecuada para medir elementos traza que existen en bajas concentraciones de hasta unas cuantas partes por millón ($\mu\text{g/g}$), dependiendo del elemento detectado, la energía del haz y la naturaleza del material analizado (ver Johansson & Campbell, 1988).

Capítulo 4. Resultados y Discusión

Introducción

El análisis de la materia orgánica preservada y la matriz mineral que la contiene, ofrece un potencial considerable para resolver los modelos problemáticos de la preservación fósil.

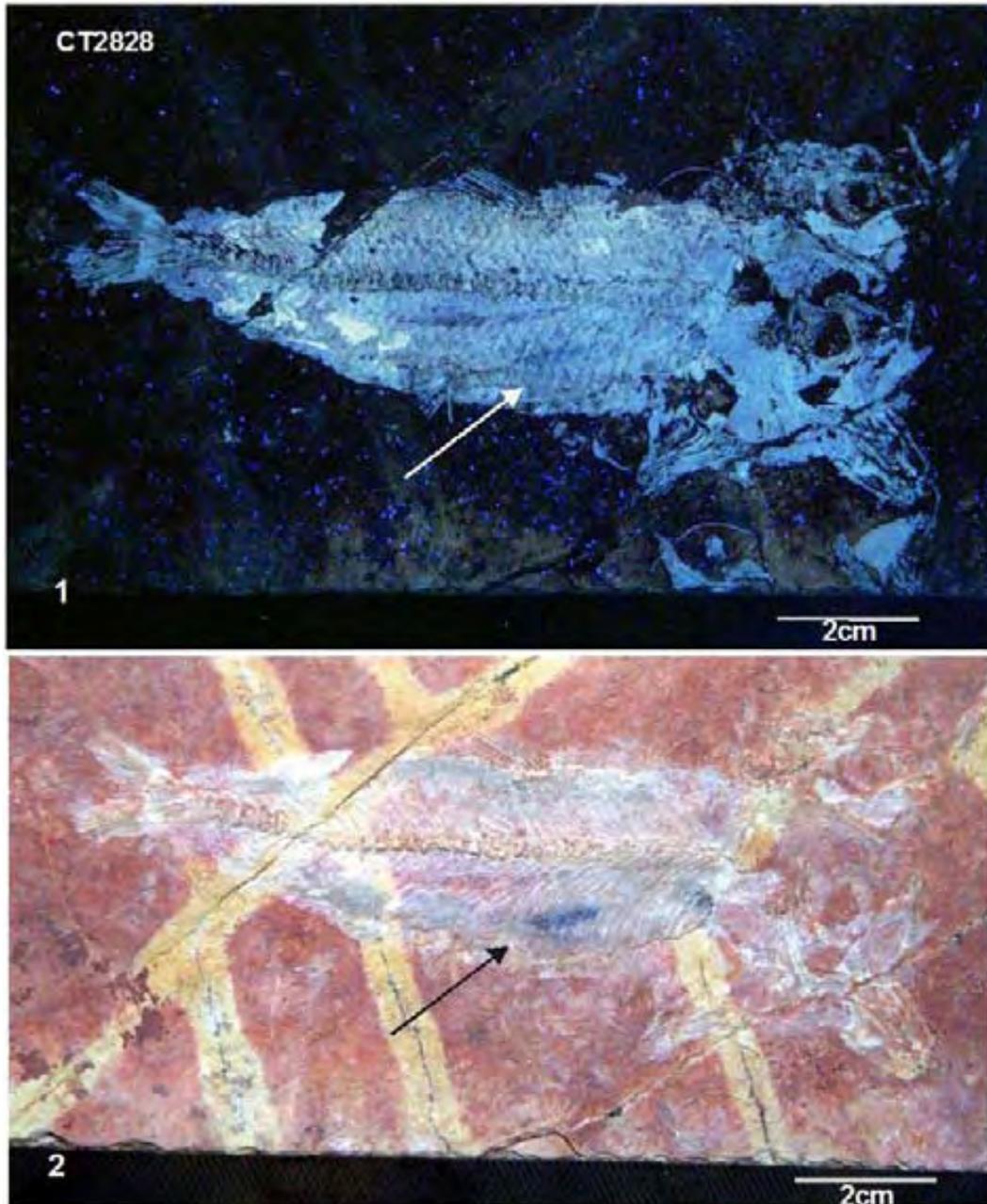
Se describe aquí el conjunto de datos extraídos mediante el uso combinado de técnicas analíticas, su consiguiente interpretación y discusión, siguiendo dos niveles de información: Primero, una identificación de tejidos, células y microestructuras de origen biológico preservadas. Segundo: un estudio de la composición química del fósil, y dada la amplitud del tema, la metodología se restringe al uso de *Fingerprints*, dejando el análisis de *Biomarcadores* para estudios próximos; una estrategia ideal de análisis del material fósil incluye necesariamente ambos conceptos y métodos.

Los primeros resultados de la exploración por Fluorescencia visible inducida por Luz UV, permiten identificar regiones de tejido blando preservado, lo que conduce casi inmediatamente a la extracción de muestras y al análisis de tejidos y células microbianas mediante microscopía SEM. Seguidamente, se obtienen resultados preliminares de la composición elemental del material preservado usando la microsonda EDS. Una parte central de este estudio de Tafonomía molecular es el análisis PIXE, por su carácter no destructivo y su elevada capacidad de detección, los resultados muestran fingerprints característicos correlacionados con los procesos de fosilización. De manera complementaria, los resultados de la Difracción de rayos-X a muestras de Tlayúa generan información tafonómica y enriquecen la discusión. Estos nuevos datos del depósito de Tlayúa permiten plantear un escenario paleoambiental que incluye la dinámica biológica, sedimentaria y geoquímica que ocurre en todo ambiente natural.

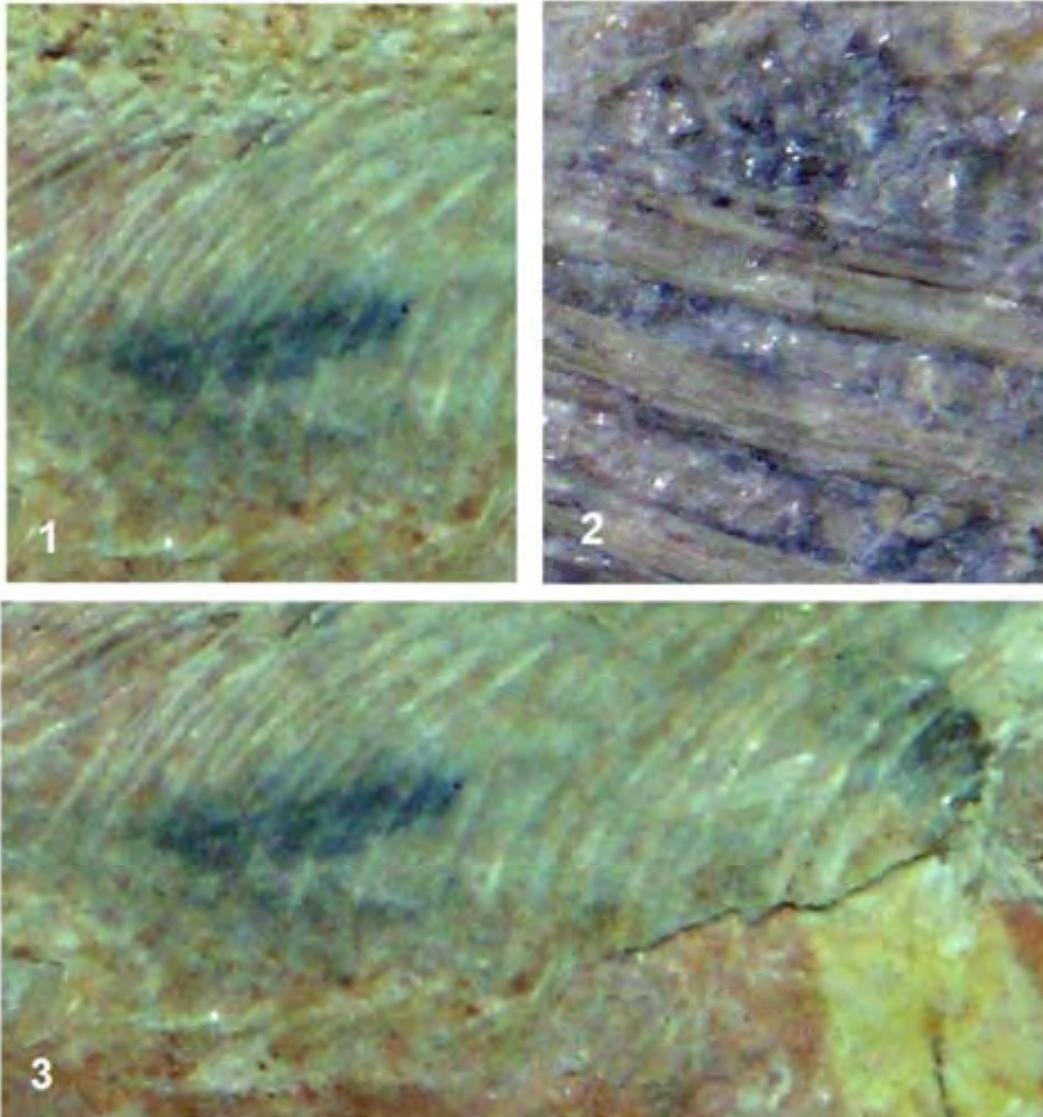
4.1. Fluorescencia visible inducida por Luz UV.

Lámina 4.1.1. Muestra CT2828. *Clupeiforme*. Tejido blando, hueso, escamas.

Análisis de Fluorescencia visible inducida por luz UV, en la **Fig.1**, obsérvese la emisión de los tejidos blandos, huesos y escamas bajo exposición UV; en la **Fig.2**, la flecha señala el patrón circulatorio preservado en el abdomen medio expuesto bajo luz ambiental, líneas de disolución cruzan diagonalmente la cama fósil (ver sección 4.5 Tafonomía de tejidos no-mineralizados).



Lamina 4.1.2 Muestra CT2828. *Clupeiforme*. Análisis del patrón circulatorio preservado



► *Este ejemplar, como la mayoría del grupo de peces al que pertenece, preserva el patrón de su sistema circulatorio en forma de pigmento rojizo delineado sobre la parte media abdominal de su cuerpo (ver sección 4.4 análisis DRX a muestra CT-5 Pigmento sanguíneo).*

► *La materia orgánica tiende a presentar mayor fluorescencia ante la exposición UV, mientras que la fase mineral puede ser visible en un menor grado al ser más opaca, tanto en el ejemplar CT2828 como el CT5763 (siguiente), se observa un mayor detalle en la línea anatómica como consecuencia de la exposición UV. Estudios en proceso que correlacionan el patrón colorido (escala colorimétrica de Munsell) mediante exposición UV con la identificación mineral particular, servirán para realizar una identificación preliminar de la composición química del fósil al someterlo inicialmente a un examen con luz UV (Ver Buzit-Tragni, 2005 y Purewal et al, 2008).*

Lámina 4.1. 3. Muestra CT5673. *Ichthyodectiforme*. Tejido blando.

Análisis de Fluorescencia visible inducida por luz UV, realizada mediante una exposición de onda larga (LW) de 365 nm, obsérvese el contraste entre luz blanca ambiental versus UV; la flecha indica la región de donde se extrajo una muestra de tejido blando para un posterior análisis composicional y morfológico con microsonda EDS y microscopía SEM, este mismo ejemplar fue analizado puntualmente mediante la técnica PIXE (ver tabla 4.3.3). Fig. 3, 4 y 5; acercamiento a cabeza, cuerpo y cama fósil, se observan detalles de hueso y tejido blando, adicionalmente ocurre un patrón de color diferencial como respuesta a las distintas fases orgánicas y minerales.

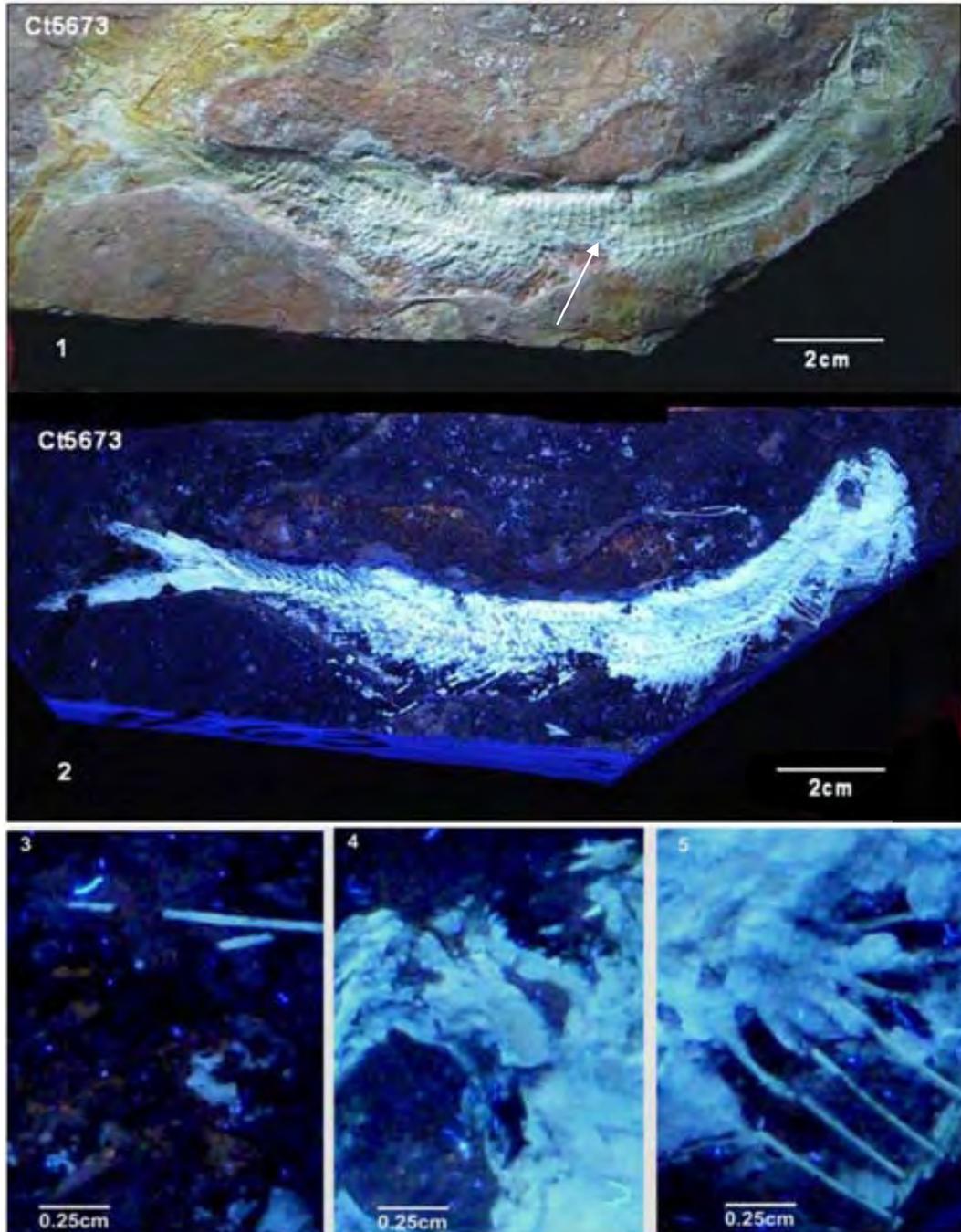


Lámina 4.1. 4. Muestra CTCE21. Pellet fecal. Tejido blando

Análisis de Fluorescencia visible inducida por luz UV, realizando una exposición de onda corta (SW) de 240 nm. En la Fig.1, se observa el fósil bajo exposición a luz blanca ambiental; en la Fig.2, la respuesta de la fase mineral y orgánica a la exposición UV /SW revela un gradiente de colores característico de la composición elemental (Ver análisis DrX donde demuestra la presencia de apatitas biogénicas (FAP) preservando el fósil, Tabla 4.4.5)

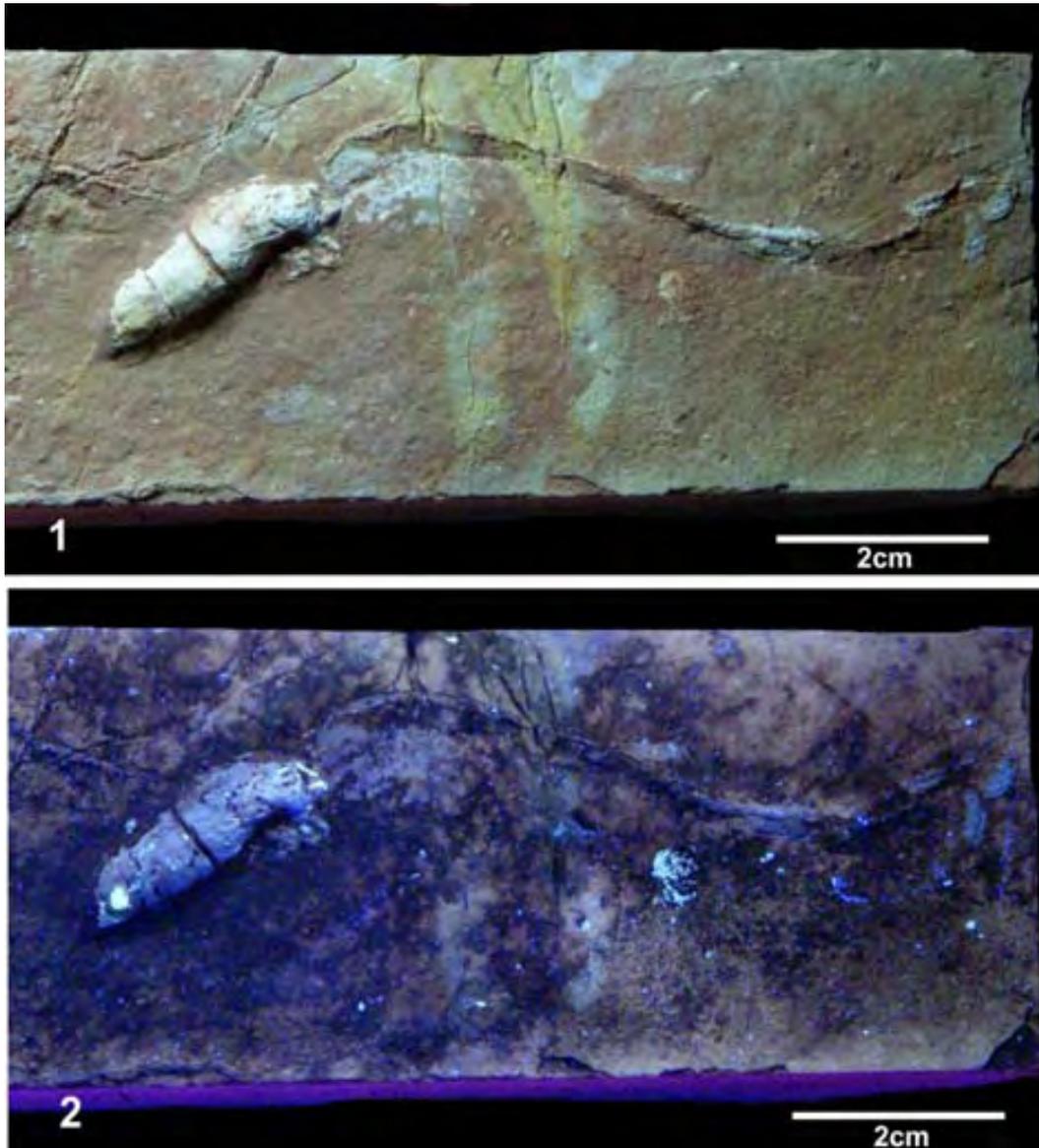


Lámina 4.1. 5. Muestra CT745. *Ichthyodectiforme*. Tejido blando

Análisis de Fluorescencia visible inducida por luz UV/LW, usada como una técnica exploratoria permite identificar materia orgánica preservada en el ejemplar, las flechas indican la zona de donde se extrajeron muestras de tejido blando para análisis SEM (Fig. 1 y 2). Un análisis PIXE a este mismo ejemplar revela la presencia elevada de fosfato de calcio (Bioapatitas) y fingerprints diagnósticos (Arsénico, Vanadio, Manganeso, Hierro, Aluminio, Cobre y Sílice), (Ver sección 4.5 Tafonomía de tejidos no-mineralizados).

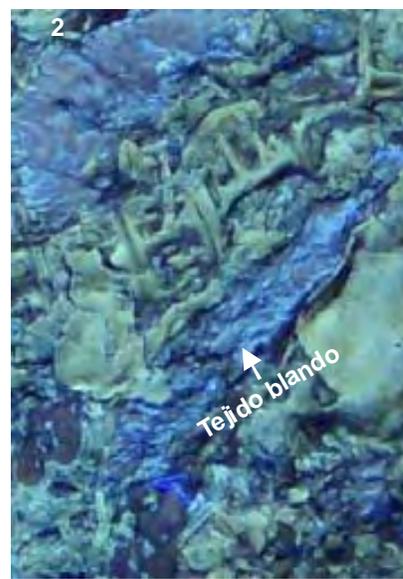
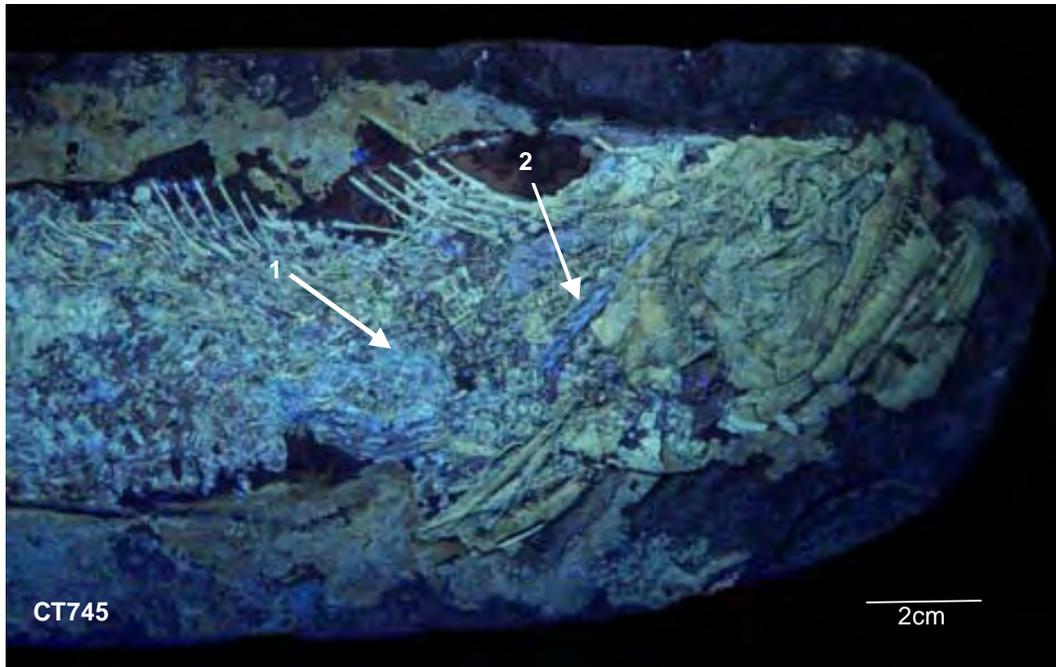
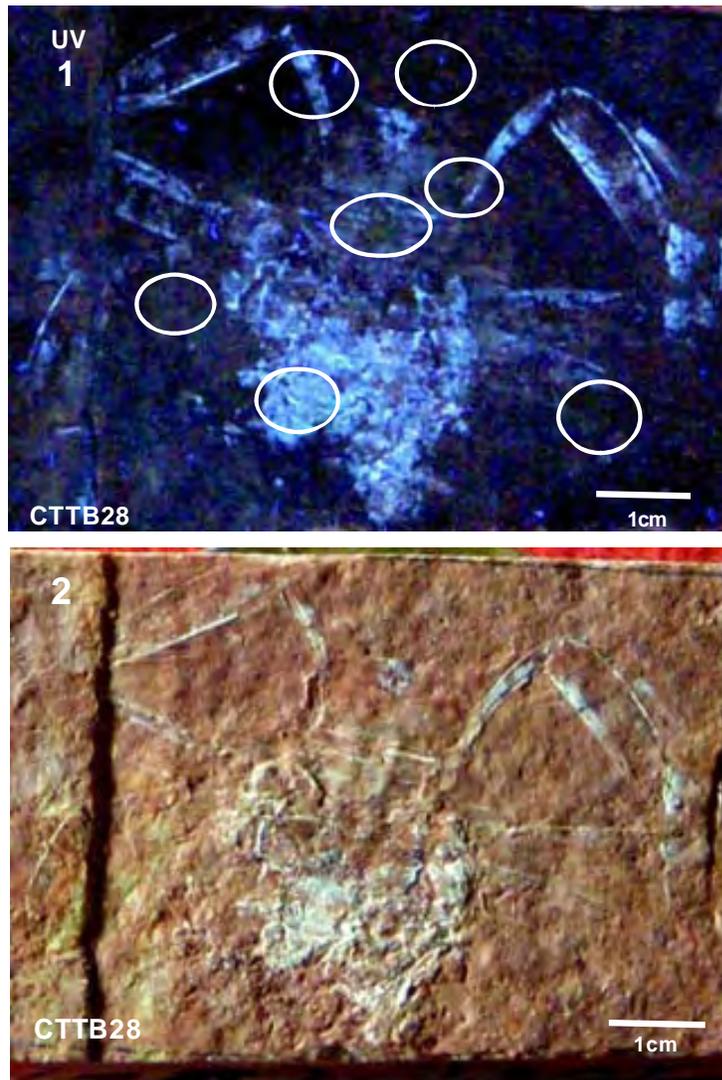


Lámina 4.1.6. Muestra CTTB28. Cangrejo (*Decapoda*). Tejido blando
Análisis Fluorescencia visible inducida por luz UV/LW, estudio comparativo.



► En la **Fig. 1**, los círculos resaltan las diferencias en la composición química del fósil, expresadas por un gradiente de color distinto obtenido como respuesta a la exposición UV/LW, donde el color estará correlacionado positivamente con la concentración de un elemento específico (Purewal et al, 2008). El análisis UV en el fósil, por otra parte, evidencia la disposición diferencial de las superficies minerales sobre el ejemplar, esto puede ocurrir por efecto de las reacciones biogeoquímicas con la materia orgánica durante el enterramiento (mediada biótica y/o abióticamente), y se acentúan por la transformación diagenética (ver Allison & Briggs, 1991). Finalmente, la luz UV revela mayores detalles de la morfología del fósil sin ser un análisis destructivo (Buzit-Tragni, 2005).

► El exoesqueleto del cangrejo está compuesto por sílice, pero el análisis EDS posterior revela cualitativamente una concentración significativa de óxidos de aluminio, hierro y sulfato, lo que sugiere la presencia de material detrítico y material producto de alteración geotermal, (ver análisis EDS y análisis PIXE: As y U ; además análisis de cama fósil por DRX). Las distintas superficies minerales reaccionan de manera particular con la materia orgánica depositándose sobre el cuerpo del animal de manera diferencial (Orr et al, 1998).

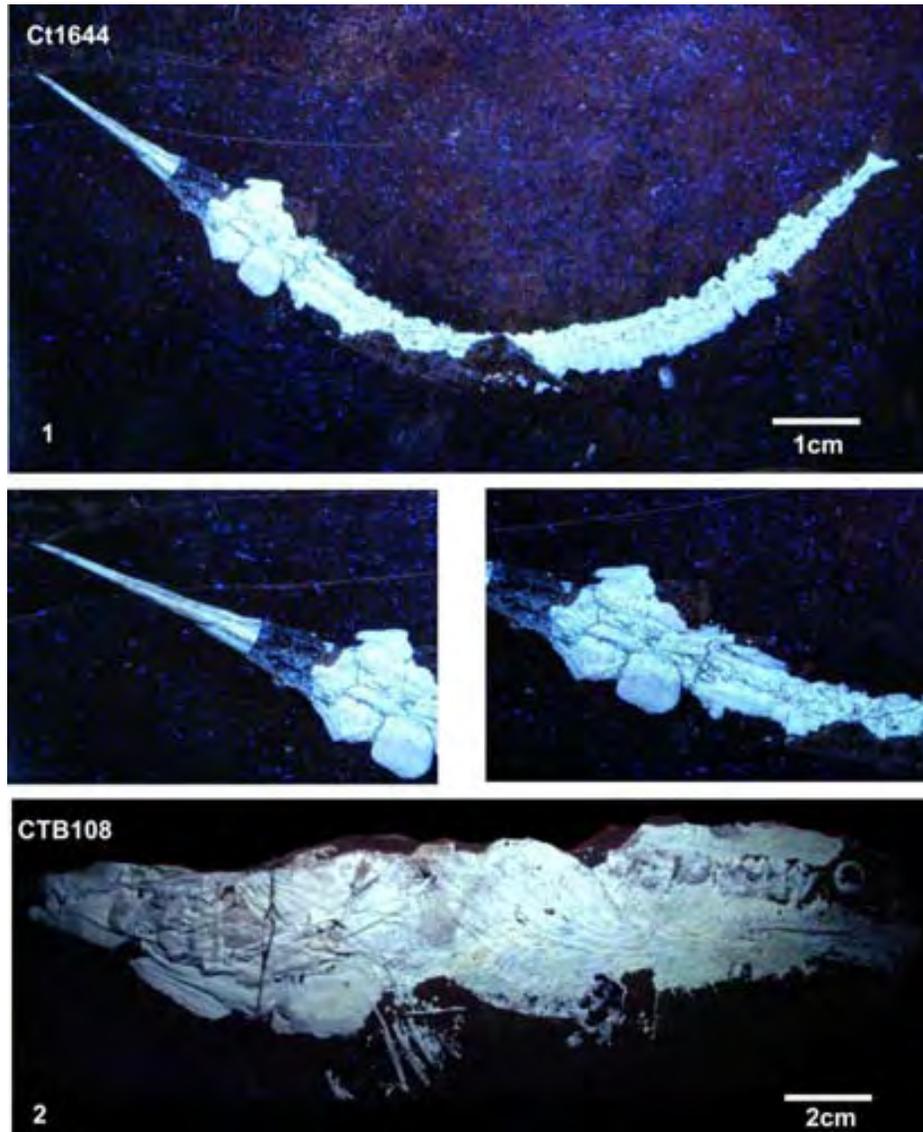
Lámina 4.1.7. Muestra CT5266 B. *Michin scernai*. Tejido blando

Análisis de Fluorescencia visible inducida por luz UV, donde se destaca dos estructuras blandas preservadas excepcionalmente : el tracto digestivo (abajo figura izquierda) y el melanóforo -cromatóforo + melanina- (abajo figura derecha) (ver análisis DRX al tracto digestivo y análisis PIXE a este mismo ejemplar).



**Lámina 4.1.8. Muestra CT1644 *Belenostomus*; y CTTB108 *Gonorhynchiforme*.
Tejido blando.**

Análisis de Fluorescencia visible inducida por luz UV/LW.



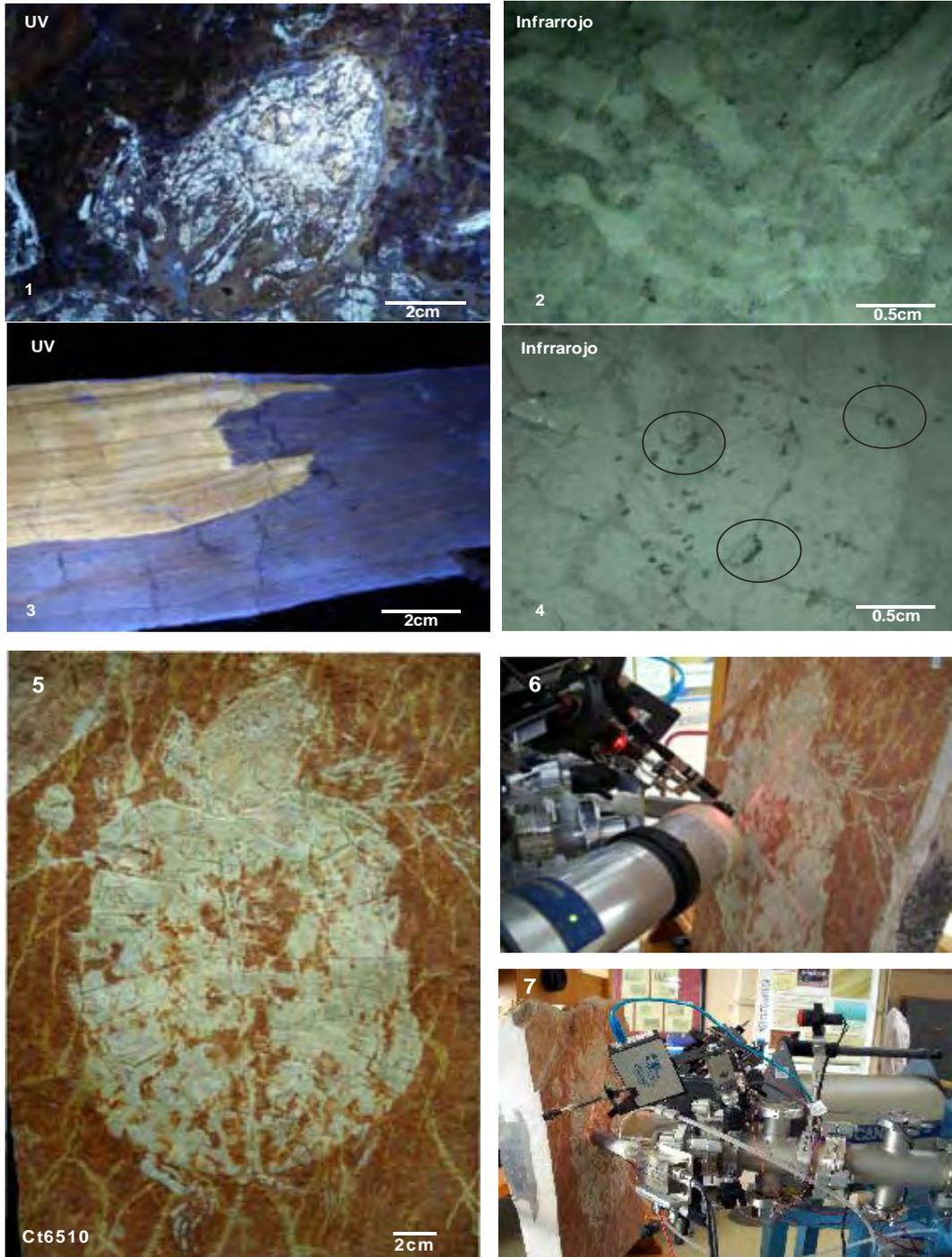
► En la **Fig.1**, un ejemplar de *Belenostomus* o “pez pipa” muestra un patrón de contorción post-mortem típica para este grupo, lo cual pudo ocurrir por efecto de la *Diagénesis temprana* sobre un sustrato lodoso y relativamente suave sobre un organismo que se deshidrató rápidamente, la *Diagénesis temprana* ocurre en los primeros estados del enterramiento y este tipo de sustrato nos ubica en un piso marino del margen costero (Berner et al, 1981); el cual servía como una cama fósil flexible que contenía el organismo y podía alterar su morfología de acuerdo a el esfuerzo mecánico, deshidratación y elevación de temperatura ocurridos durante la consolidación sedimentaria. En la **Fig.2**, en un ejemplar de *Gonorhynchiforme* se observan huesos robustos y escamas gruesas, el efecto de las biapatitas sobre la conservación del animal es inmediato: permite una articulación casi completa y “fija” al organismo sobre el sustrato, esta precipitación de fosfatos pudo ocurrir por floculación ó por efecto de una pelletización mediada tanto por procesos sedimentarios episódicos como por respiración microbiana (ver sección 4.5 *Tafonomía de tejidos no-mineralizados*).

Lamina 4.1.9. Muestra CT6510. Tortuga (*Chelonia*), Hueso.

Análisis de Fluorescencia visible inducida por Luz UV/LW, donde se observa un mayor detalle de la estructura anatómica y del arreglo de los huesos y escudos del caparazón sobre la cama fósil. La respuesta de la materia orgánica ante la exposición UV permite obtener imágenes con una alta resolución (detalle y diferenciación), tanto para usos tafonómicos como para estudios taxonómicos



Lamina 4.1.10. Muestra CT6510. Tortuga (*Chelonia*). Hueso.



► **Fig.1**, detalle de los huesos del cráneo mediante Luz UV. **Fig.3**, detalle del patrón laminar del lente de pedernal entre la caliza micrítica observado solamente con Luz UV. **Fig.2 y 4**, contraste del patrón mineral sobre extremidades y escudo mediante exposición infrarroja. **Fig.5, 6 y 7**; análisis PIXE usando el acelerador Tandem Pelletron 3 MeV. IFUNAM.

► Dentro de la gama de técnicas analíticas no invasivas se utiliza igualmente la exposición al infrarrojo (en un intervalo de 1000-2500nm), en orden de obtener información más detallada de las fases minerales presentes en el material fósil (Clark, 1999).

4.2. Microscopia SEM y Microsonda EDS

Tabla 4. 2. 1. Muestra CTTB16. *Ellimmichtyiforme*, Tejido Óseo
Análisis Elemental Semicuantitativo (Microsonda EDS).

Área analizada Φ 30 a 100 μm Haz de electrones Φ 1 μm	Características (Tipo mineral)	Óxidos % wt porcentaje en peso								Elementos traza %wt					
		Na2O	P2O5	CaO	SiO2	K2O	Al2O3	SO3	FeO	As	Mg	Y	Ba	Mn	Cl
		A. Hueso	Autigénico	0.61	0	96.44	0	0.49	1	0.08	0.36	0	0.166	0	0.377
B. Hueso	Autigénico	1.43	0.21	97.39	0	0.55	0	0.1	0	0	0	0	0.131	0.189	0
C. Cavidad hueso	Autigénico	0	0	99.02	0	0.1	0.59	0.09	0.2	0	0	0	0	0	0
D. Cavidad hueso	Autigénico	0	0.2	98.12	0	0	0	0.3	0.21	0.18	0.329	0	0.307	0.353	0
E. Canal hueso	Autigénico	0	17.23	80.4	0	0.31	0.51	0	1	0	0	0	0.192	0.358	0
F. Canal hueso	Autigénico	0.44	15.9	81.25	0	0.45	0.62	0.3	0.74	0.1	0	0	0.095	0	0.097
G. Canal hueso	Autigénico	1.18	21.16	72.43	1.34	1.45	0.91	0.41	0.38	0.109	0.323	0	0.101	0	0.209
H. Grupo cristalino	Microagregado	0.38	3.5	85.09	3.1	2.41	2.21	0.9	1.75	0.202	0	0	0.087	0.373	0

✕ Óxidos % Wt Tejido óseo 0.52 7.81 89.29 0.19 0.48 0.52 0.18 0.41 (Total: 99.13)

Lámina 4.2. 1. Muestra CTTB16. EDS

Estudio composicional de un hueso de pez, la imagen esta correlacionada con la tabla anterior, donde las letras señalan cada punto de análisis en un rango de barrido de 30 a 100 μm.

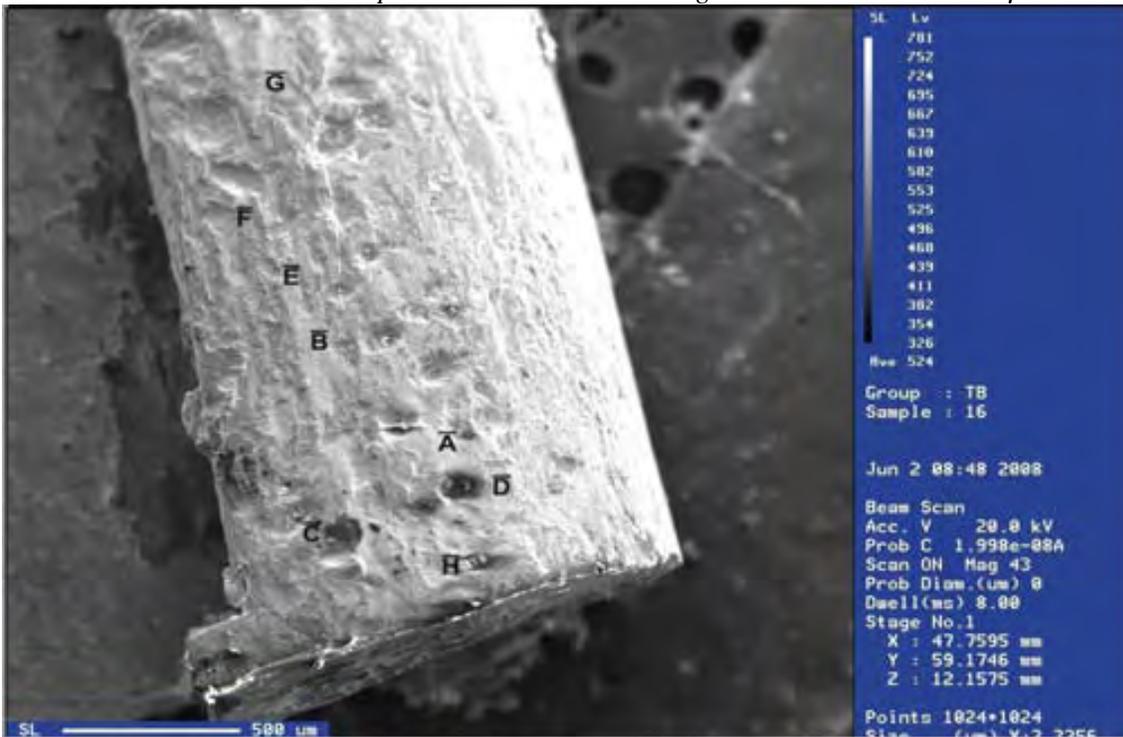
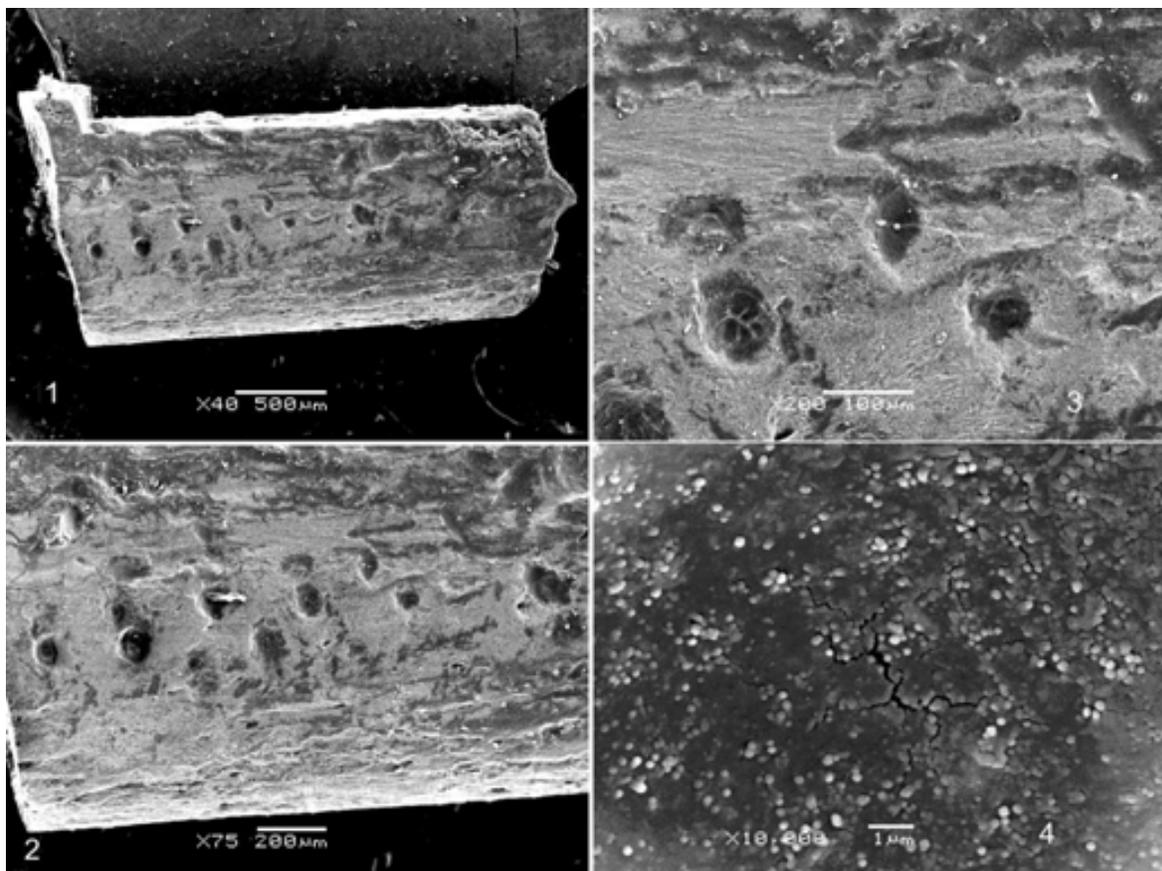


Lámina 4.2. 2. Muestra CTTB16. *Ellimmichtyiforme*. Tejido Óseo.

Análisis de Microscopía Electrónica de Barrido (SEM), la muestra se extrajo de la parte más interna del fósil (embebida en la matriz rocosa) evitando una exposición ambiental.

Microscopía Facultad de Ciencias.



► La degradación orgánica es ubicua, las imágenes muestran la evidencia de la actividad microbiana sobre un hueso de pez *Ellimmichtyiforme* (espina). Las marcas (canales y cavidades) son características de estados avanzados de degradación microbiana. En la Fig. 4, a partir de un acercamiento a una de las cavidades se observa la morfología bacteriana coccoides. Este mismo grupo bacteriano pudo ser rápidamente litificado por efecto de una saturación de fosfatos en el medio de depósito, que además presentaba un sustrato enriquecido con óxidos ferrosos y de manganeso, arsenatos y sulfatos cálcicos. Se sabe que el metabolismo bacteriano favorece la precipitación de fosfato de calcio (a mayor o menor medida dependiendo el grupo y las condiciones ambientales) y el cual está implicado directamente en la preservación fósil tanto de tejido duro (hueso) como de tejido blando (fibras musculares) (Briggs et al., 1993; Hubert et al. 2005; Liebig, 2003). Microscopía Facultad de Ciencias, UNAM.

► Adicionalmente, el análisis EDS muestra una mayor concentración de P2O5 en los canales de degradación bacteriana (puntos E, F y G), lo que podría ser indicativo de una mayor porosidad en las capas interiores del hueso en la cual se facilitó la posterior deposición del fosfato sedimentario, en contraste con la capa superficial que se comporta de manera más homogénea.

Tabla 4.2.2. Muestra CT6241. . Clupeiforme. Tejido Muscular
Análisis Elemental Semicuantitativo (Microsonda EDS)

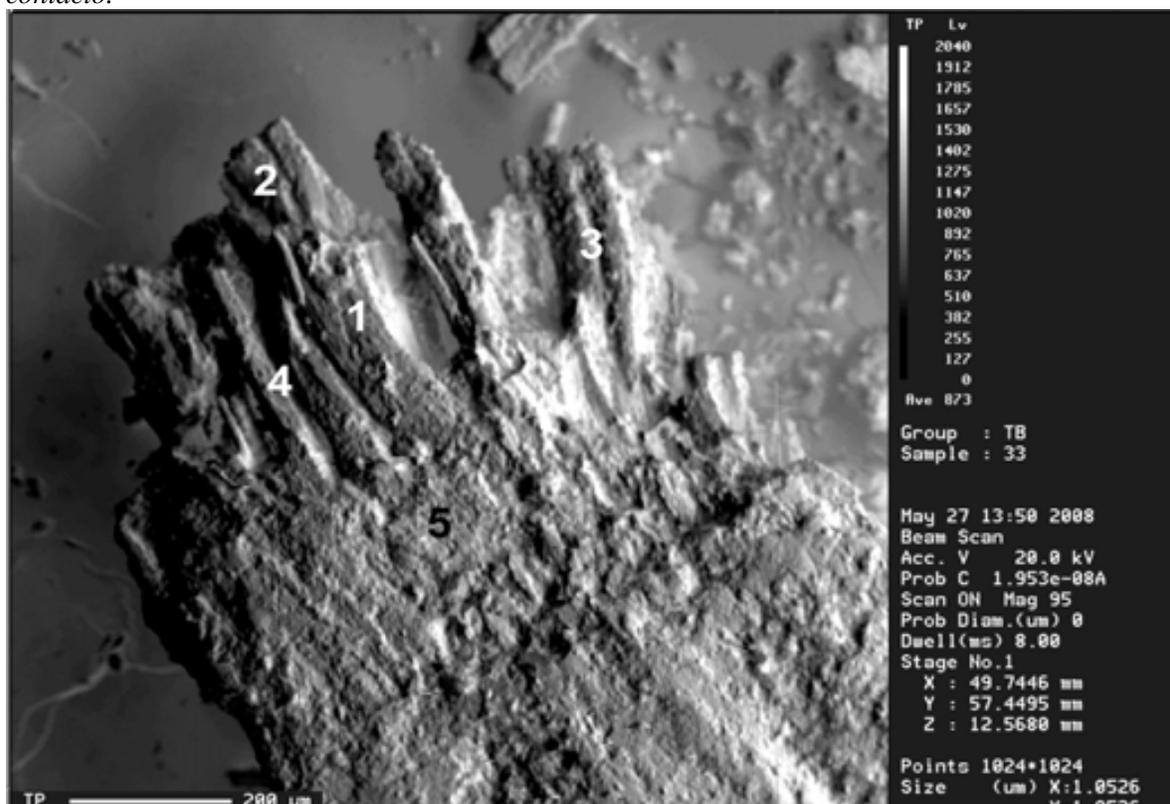
Área analizada Φ 30 a 100 μm Haz de electrones Φ 1 μm	Características (Tipo mineral)	Óxidos % wt porcentaje en peso								Elementos traza %wt					
		Na2O	P2O5	CaO	SiO2	K2O	Al2O3	SO3	FeO	As	Mg	Y	Ba	Mn	Cl
		1. Tejido	Autigénico	0.5	40.28	57.91	0	0	0	0.36	0.75	0	0.2	0	0
2. Tejido	Autigénico	0	33.7	64.3	0	0	0.39	0.42	0.65	0	0	0	0.3	0	0.24
3 Tejido	Autigénico	0.5	34.3	62.1	0	0.2	0.35	0.9	0.95	0.1	0.25	0	0.15	0	0.2
4 Tejido	Autigénico	0.54	36.54	60.7	0	0.15	0.13	0.6	0.5	0.23	0	0	0.35	0	0.26
5 Matriz	Caliza Micrítica	0.3	18.35	79.8	0	0	0	0	1	0	0.225	0	0	0	0.325

× Óxidos % Wt Tejido 0.39 36.20 61.25 0.0 0.06 0.21 0.57 0.71 (Total: 99.49)

× Óxidos % Wt Matriz 0.30 18.35 79.80 0.0 0.0 0.0 0.0 1.0 (Total: 99.45)

Lamina 4.2.3. Muestra CT6241. EDS

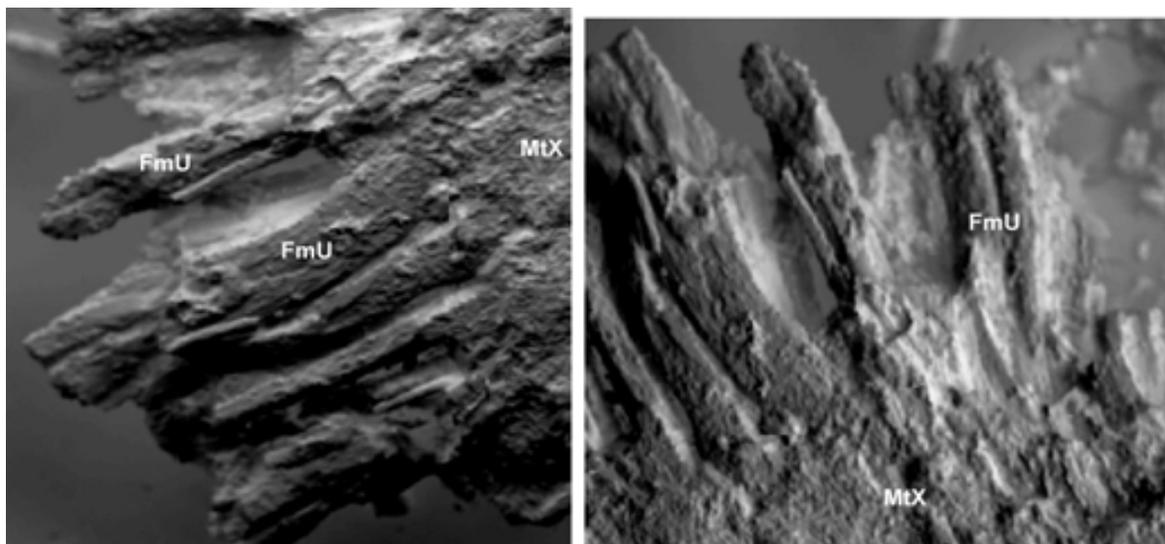
Paquete de fibras musculares fosfatizadas, donde la concentración de P2O5 es elevada, la capa de matriz calcárea que envuelve las fibras es muy delgada y la concentración de P2O5 es inusual, destaca la ausencia de silicatos en esta muestra. La extracción y montaje para análisis EDS y SEM fue hecha con agujas y bisturí, la muestra fósil era extremadamente frágil y se fragmentaba al contacto.



Lamina 4.2.4. Muestra CT6241. Clupeiforme. Análisis SEM.

Análisis de Microscopía Electrónica de Barrido (SEM).

Fibras musculares (FmU) de un Clupeiforme en una matriz calcárea (MtX). De manera adicional, para análisis SEM, un segundo fragmento de esta muestra se trató mediante desmineralización con EDTA a pH 5 durante 4 minutos, pero las fibras se perdieron disolviéndose en la solución. Microscopia Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.



Lamina 4.2.5. Muestra CT6241. Clupeiforme. Tejido blando

Análisis de Fluorescencia Visible Inducida por Luz UV.

Exploración preliminar donde se indica el área de extracción de tejido blando para un posterior análisis EDS y SEM. La exposición UV revela mayor detalle de la presencia de tejido blando preservado.



Tabla 4.2.3. Muestra CT5673. Tejido Muscular. *Ichthyodectiforme*.
Análisis Elemental Semicuantitativo (Microsonda EDS)

Área analizada Φ 30 a 100 μm	Características (Tipo mineral)	Óxidos % wt porcentaje en peso								Elementos traza %wt					
		Na2O	P2O5	CaO	SiO2	K2O	Al2O3	SO3	FeO	As	Mg	Y	Ba	Mn	Cl
		Haz de ē Φ 1 μm													
A. Tejido 1	Autigénico	0.7	23.7	71.89	0.45	0.6	0.25	0.8	0.9	0.15	0.098	0	0.09	0.07	0.3
B. Tejido 2	Autigénico	0.19	25.35	72.15	0	0.2	0	0.5	0.82	0.2	0	0	0.24	0.1	0.25
C. Tejido 3	Autigénico	0.1	30.5	67.56	0	0.5	0.18	0.1	0.5	0.1	0.1	0	0.2	0	0.16
D. Matriz	Caliza Micrítica	0	3.35	93.6	0.8	0.1	0.5	0	0.96	0.22	0.05	0	0.27	0	0.15
E. Matriz	Caliza Micrítica	0	2.76	94.2	0.2	0.2	0.52	0.83	1.1	0.08	0.06	0	0	0.05	0

X̄ Óxidos % Wt Tejido 0.33 26.51 70.53 0.15 0.43 0.14 0.46 0.74 (Total: 99.29)
 X̄ Óxidos % Wt Matriz 0.0 3.05 93.9 0.50 0.15 0.51 0.41 1.03 (Total: 99.55)

Lámina 4.2.6. Muestra CT5673. EDS

Fibras musculares preservadas de la región de la cintura pélvica en un ejemplar de *Ichthyodectiforme* “pez bulldog”, se observa el contraste en su composición química elemental con la matriz lítica que la contiene, la diferencias de concentración P2O5 y CaO son notables. El tejido muscular se presenta permineralizado por efecto de las biopatitas CARFAP (Carbonatofluorapatita) y FAP (Fluorapatita), (ver sección 4.5 Tafonomía de tejidos no-mineralizados).

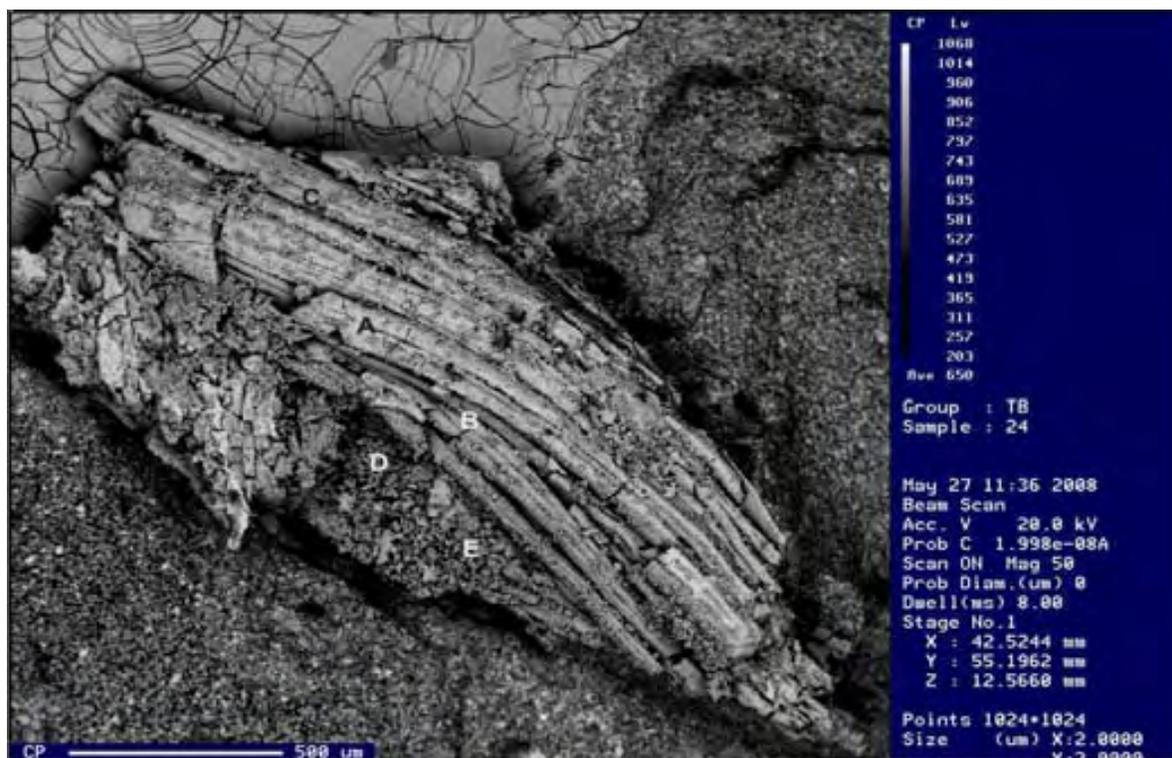
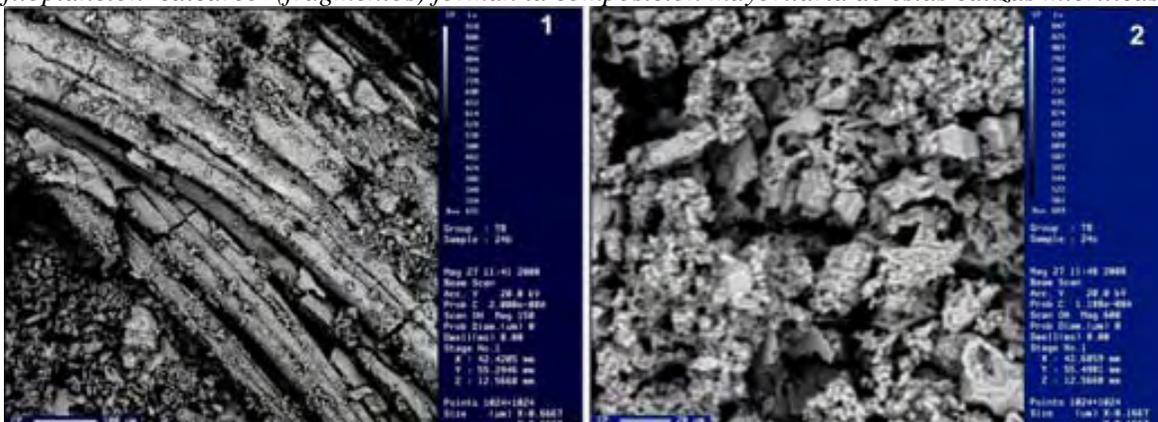


Lámina 4.2.7. Muestra CT5673. EDS.

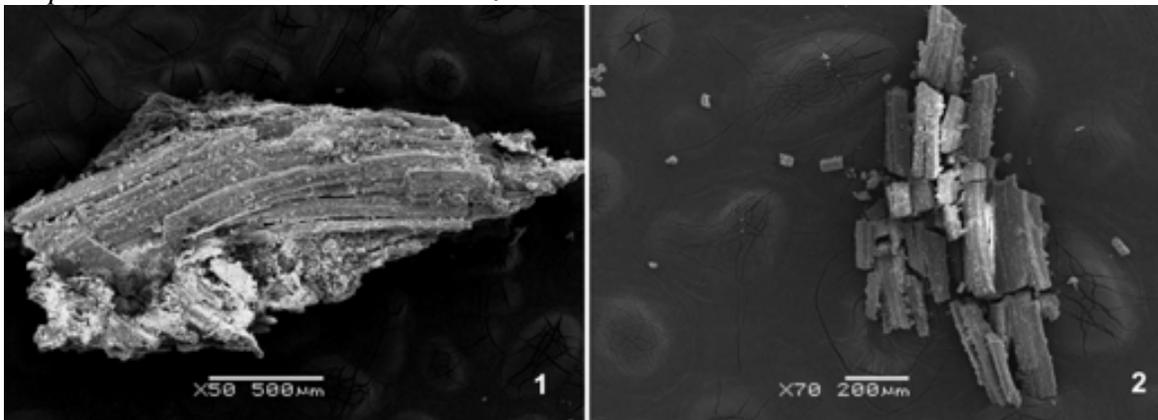
Fig.1, fibras musculares permineralizadas; **Fig.2**, un acercamiento a la textura de la matriz lítica que contiene tejido blando revela un patrón biogénico, precipitados de organismos del fitoplancton calcáreo (fragmentos) forman la composición mayoritaria de estas calizas micríticas.



► En el análisis EDS se evita usar desmineralizantes del tipo EDTA, ya que la digestión de los carbonatos por medio de esta solución captura igualmente elementos metálicos pesados, lo que contaminaría los resultados del análisis composicional. En contraste, para los análisis SEM (siguiente serie de fotos), se aplicó solución EDTA a pH 5, lo que facilita la liberación del tejido fósil de su matriz carbonatada, en orden de obtener una mejor imagen de la fibras musculares.

Lamina 4.2.8. Muestra CT5673. Ichthyodectiforme. Análisis SEM

Preparación con solución dismineralizante EDTA



► Obsérvese el arreglo del paquete muscular fosilizado de un Ichthyodectiforme, en la **Fig. 2**, la digestión de la matriz carbonatada por acción del EDTA provoca que el paquete se distienda en fragmentos individuales, esto sugiere que la acción de los cristales de las bioapatitas sobre el tejido es tan fina, que permineraliza las fibras de manera individual. El tamaño de los cristales de las bioapatitas dependerá de su origen, si esta mediada bióticamente, por precipitados microbianos, o por el contrario, de manera abiótica por precipitados minerales (Briggs, 2003) Para los fósiles de Tlayúa ocurrió por una ruta intermedia (microbiana/mineral) donde la cualidad de la preservación será diferencial por controles taxonómicos y existiendo variación aún para el mismo ejemplar (ver sección 4.5. Tafonomía de tejidos no-mineralizados). Microscopia Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

Tabla 4.2.4. Muestra CMTB13. *Pachirhyzodontiforme*. Tejido muscular, núcleo celular, bacterias, hongos.

Análisis Elemental Semicuantitativo (Microsonda EDS)

Área analizada φ 30 a 100 μm Haz de electrones φ 1 μm	Características (Tipo mineral)	Óxidos %wt porcentaje en peso								Elementos traza %wt					
		Na2O	P2O5	CaO	SiO2	K2O	Al2O3	SO3	FeO	As	Mg	Y	Ba	Mn	Cl
		A. Tejido 1	Autigénico	0	38.5	61.01	0	0	0.05	0	0.43	0	0	0	0.03
B. Tejido 2	Autigénico	0.52	39.87	54.14	2.61	0	0.5	1.54	0.2	0	0.471	0	0.149	0	0
C. Tejido 3	Autigénico	0	14.22	81.24	2.06	0.07	0.48	0	1.36	0	0.153	0	0	0.32	0.097
D. Tejido 4	Autigénico	1.04	24.36	70.49	3.15	0	0	0	0.4	0	0.073	0	0	0.127	0
E. Matriz	Caliza Micrítica	0.84	4.18	81.12	6.52	0.97	2.9	0	3.35	0	0.847	0	0.123	0.114	0.036
F. Matriz	Caliza Micrítica	0	0.52	89.12	7.06	0.7	0.68	0	1.36	0	0.514	0	0	0	0.046
G. Nódulo	Microgregado	0	0	92.66	4.32	0	0	0	2.7	0	0.191	0	0	0.129	0

× Óxidos % Wt Tejido 0.39 29.23 66.72 1.95 0.02 0.26 0.38 0.60 (Total: 99.55)

× Óxidos % Wt Matriz 0.42 2.35 85.12 6.79 0.83 1.79 0.0 2.35 (Total: 99.65)

× Óxidos % Wt Nódulo 0.0 0.0 92.66 4.32 0.0 0.0 0.0 2.70 (Total: 99.68)

Lámina 4.2.9. Muestra CT5673. Análisis EDS

La concentración de P₂O₅ en el tejido blando es mayor que en la matriz micrítica para esta muestra de la cantera Los Pilotes, Muzquiz, lo que sugiere preservación por fosfatos; el contenido de SiO₂, FeO y Al₂O₃ sugiere la naturaleza margosa del depósito, para las imágenes inferiores se realizó un acercamiento a dos nódulos calcáreos, los que igualmente podrían tener un origen orgánico, quizá representen la concha de algún nanoplancton calcáreo indeterminado, (NoC: nódulo calcáreo; TeM: Tejido muscular; Mtx: matriz micrítica)

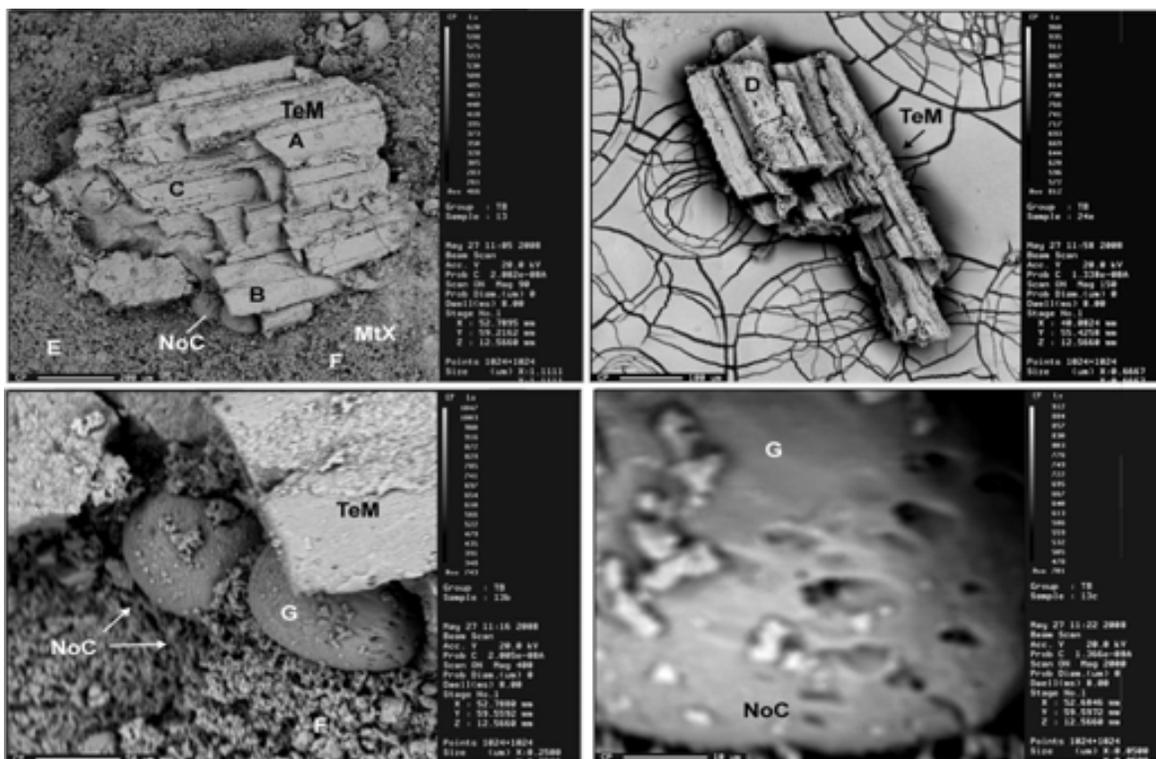


Lámina 4.2.10. Muestra CT5673. Análisis SEM

Una fibra muscular aislada donde se observa la estructura preservada de un núcleo celular, en uno de sus extremos existe una estructura de cavidad vascular, posiblemente una lesión causada por una rápida deshidratación; en la imágenes inferiores se observa el extremo de la fibra cubierta por remanentes calcáreos originales de la matriz micrítica. Imagen inferior derecha, nótese el tamaño del cristal de los minerales que permiten un remplazamiento fino del tejido estriado muscular. (FbM: fibra muscular; CiN: núcleo; CaV: cavidad vascular; FmE: fibra muscular estriada). Microscopía Facultad de Ciencias, UNAM.

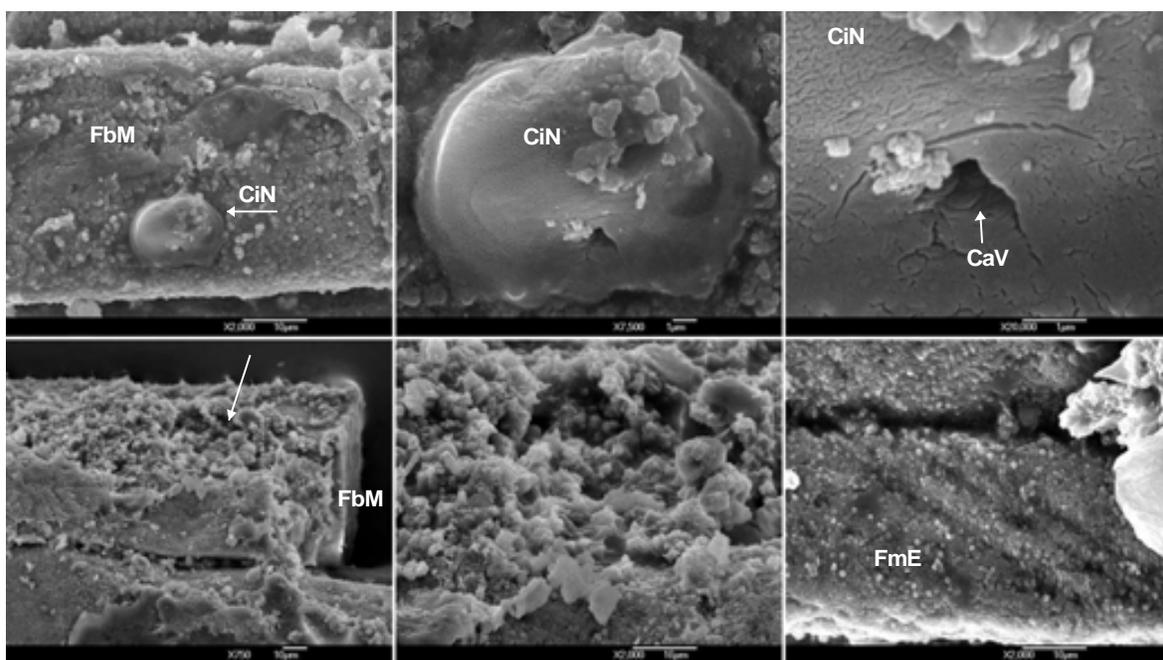


Lámina 4.2.11. Muestra CT5673. Análisis SEM

Distintos paquetes musculares extraídos de la región abdominal de un ejemplar de *Ichthyodectiforme*, se observan las fibras que componen el tejido envueltas en una delgada capa mineral, el análisis químico de esta revela que está compuesta por caliza antigénica, un mineral que junto con polimorfos de fosfato de calcio (bioapatitas sedimentarias), mediaron la fosilización inusual de tejido blando. Microscopía Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

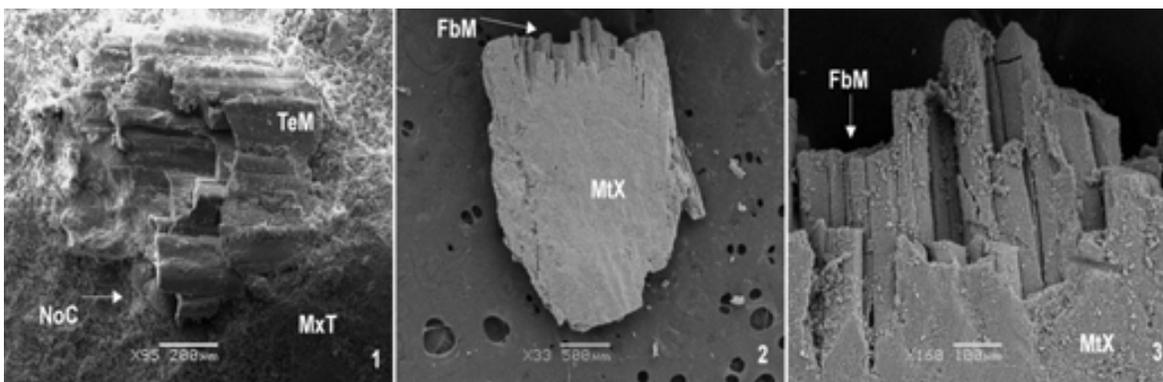


Lámina 4.2.12. Muestra CT5673. Análisis SEM

Un reservorio natural y razonable de microbios fósiles es el tejido blando preservado, en la Fig.1, 2 y 3, se observa una fibra muscular aislada y el acercamiento a una microregión que presenta hongos y bacterias preservadas, nótese el tamaño de la escala correlacionado a la talla promedio de la célula bacteriana, la agrupación celular, la morfología baciliforme y el patrón típico de de las hifas fungoides, y adicionalmente, obsérvese el polímero extracelular conservado y que sirve a los microbios de fijación al sustrato orgánico o mineral (ver Liebig 2003, Jefferson 2004; Westall et al. 2000).

(FbM: fibra muscular; Hog: Hongo; BaB: bacteria baciliforme; Hif: Hifa; EpS: polímero extracelular).
Microscopía Facultad de Ciencias, UNAM

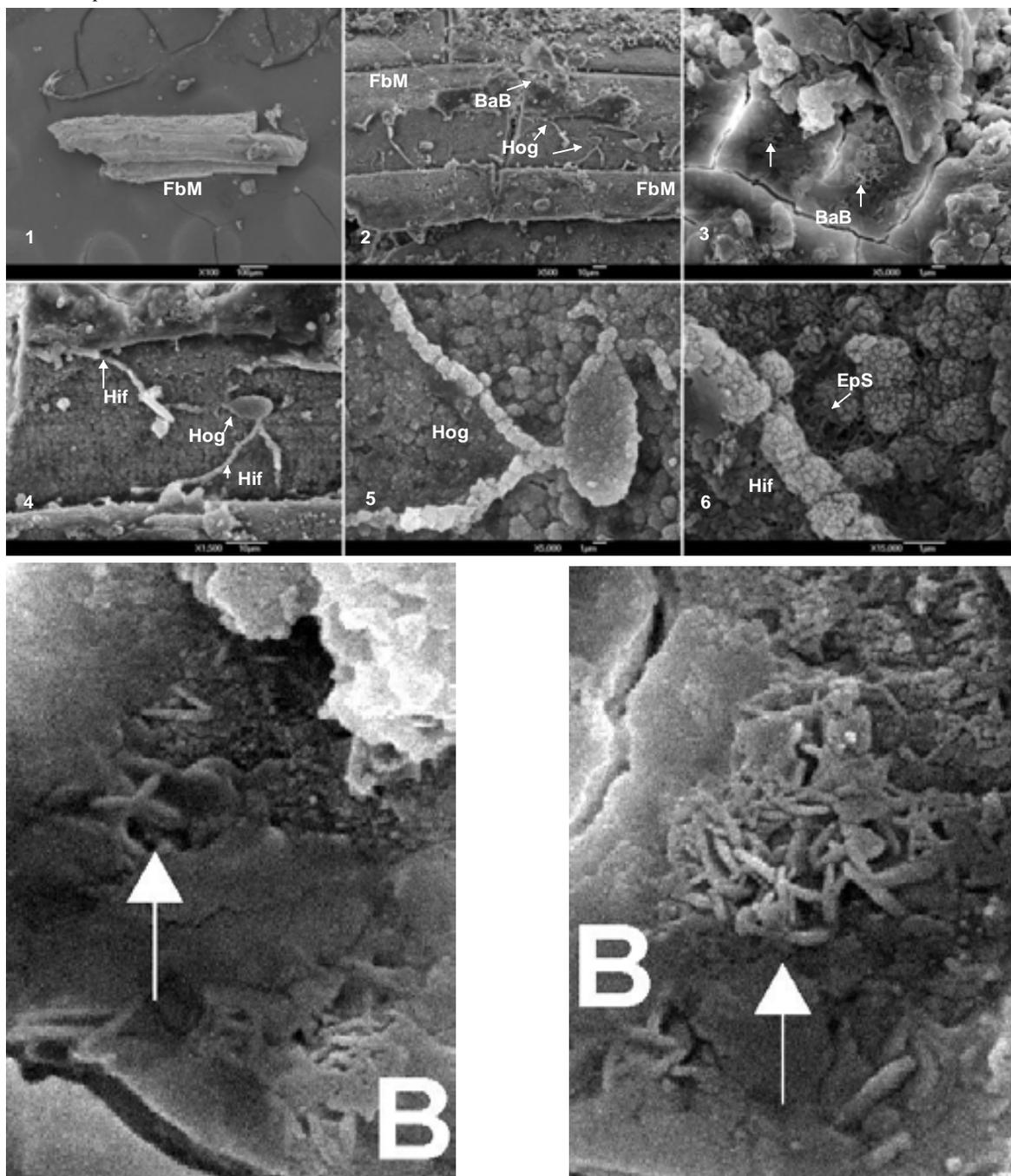
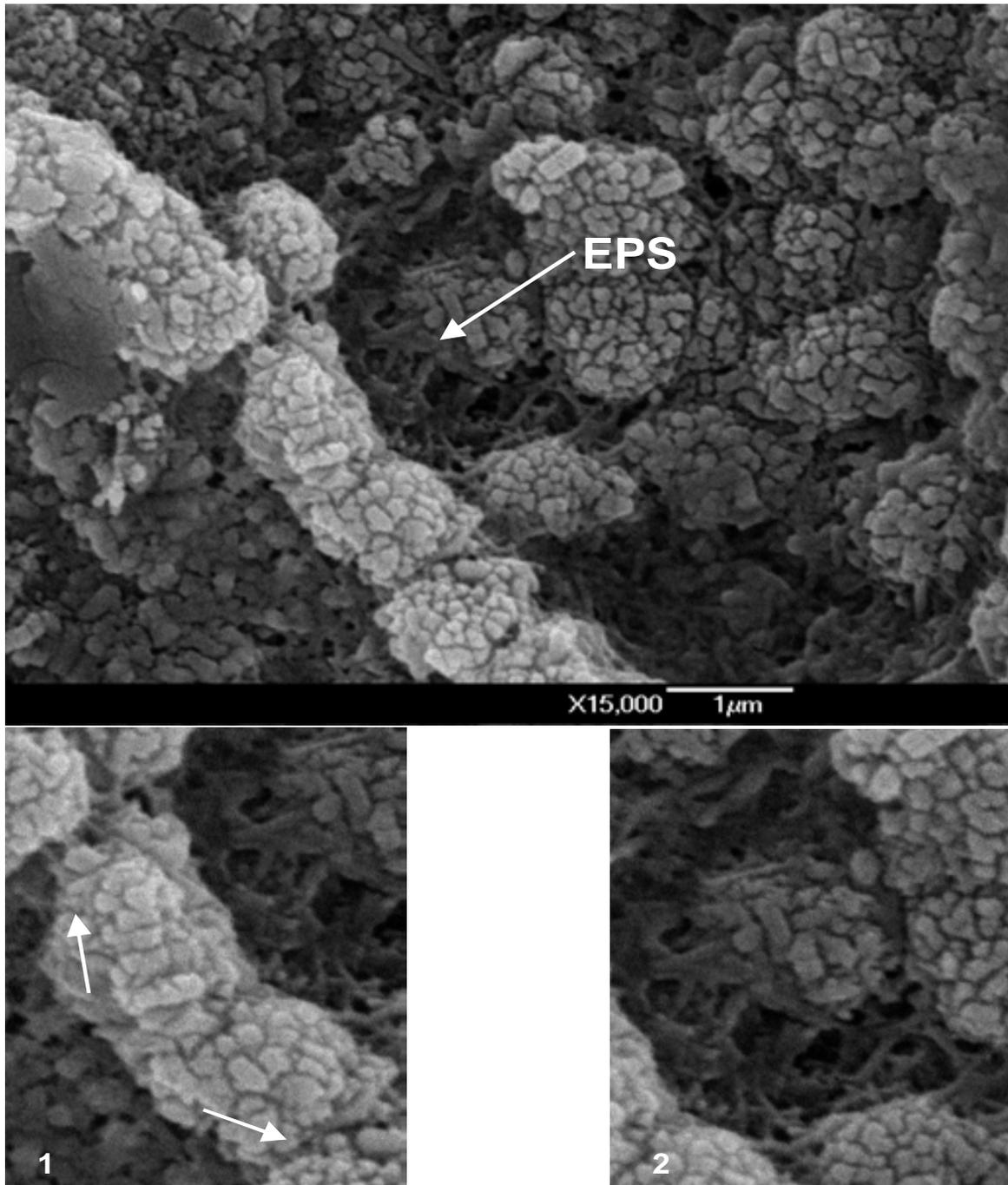


Lámina 4.2.13. Muestra CT5673. Análisis SEM

Acercamiento al patrón de red del polímero extracelular preservado (EPS).



► *El EPS es secretado por bacterias y funciona como una compleja red metabólica de fijación al sustrato, ya sea sobre una superficie mineral o sobre el tejido de un hospedero; eventualmente, se sabe que el microambiente generado por este biopolímero puede favorecer la biomineralización durante la vida de la bacteria y aún después de ocurrida la muerte celular lo cual tendrá implicaciones significativas con los procesos de fosilización (Liebig 2003; Dupraz & Visscher, 2005). Microscopía facultad de Ciencias, UNAM.*

Tabla 4.2.5. Muestra CTTB28. Cangrejo (Decapoda). Exoesqueleto
Análisis Elemental Semicuantitativo (Microsonda EDS)

Área analizada Φ 30 x 100 μm Haz de electrones Φ 1 μm	Características (Tipo mineral)	Óxidos % wt porcentaje en peso								Elementos traza %wt					
		Na2O	P2O5	CaO	SiO2	K2O	Al2O3	SO3	FeO	As	Mg	Y	Ba	Mn	Cl
		A. Apéndice	Autigénico	0.48	42.7	50.18	1.66	0.35	0.5	2.68	1.23	0.096	0	0	0.04
B. Apéndice	Autigénico	0.79	40.68	51.22	1.07	0.14	0.33	3.9	1.15	0.085	0.22	0	0.174	0	0.241
C. Apéndice	Autigénico	0.24	37.83	48.17	3.84	0.52	1.24	2.6	4.43	0.176	0.2	0	0.106	0	0.36
D. Caparazón	Autigénico	0.54	43.7	51.49	0.49	0.05	0.05	3.08	0.15	0.103	0.19	0	0.058	0	0.99
E. Caparazón	Autigénico	0.38	20.26	72.45	1.71	0.08	0.39	1.34	2.9	0.1	0.277	0	0.05	0	0.63
F. Caparazón	Autigénico	0.32	41.6	52.37	1.92	0.09	0.15	2.18	1	0.133	0.12	0	0.058	0	0.59
G. Apéndice	Autigénico	0.32	3.83	84.87	5.630.56	0.42	1.3	0.41	2.59	0.164	0.06	0	0.27	0	0.136
H. Apéndice	Autigénico	0.37	41.7	52.27	1.23	0.1	0.32	4	0.26	0.067	0.12	0	0.098	0	0.135
I. Caparazón	Caliza Micrítica	0.17	40.24	53.53	15	0.1	0.45	2.5	1.23	0.206	0.04	0	0.16	0	0.144
J. Matriz	Caliza Micrítica	0	2.75	75.29	11.4	0.63	1.45	0.35	4.1	0.199	0	0.045	0	0.094	0.92
K. Matriz		0	2.6	78.04		1.99	1.58	0.32	3.7	0.093	0.101	0.079	0.038	0	0.059

× Óxidos % Wt Apéndice 0.44 33.35 57.34 2.65 0.31 0.74 2.16 1.93 (Total: 99.41)

× Óxidos % Wt Caparazón 0.35 36.45 57.46 1.33 0.08 0.26 2.27 2.42 (Total: 99.41)

× Óxidos % Wt Matriz 0.0 2.67 76.67 13.20 1.31 1.51 0.33 3.90 (Total: 99.55)

Lámina 4.2.14. Muestra CT5673. Análisis EDS

A pesar de que el exoesqueleto del cangrejo está compuesto en su mayoría por silicio, nótese la concentración elevada de P₂O₅ y CaO, lo que revela la presencia de biopatitas fosilizantes.

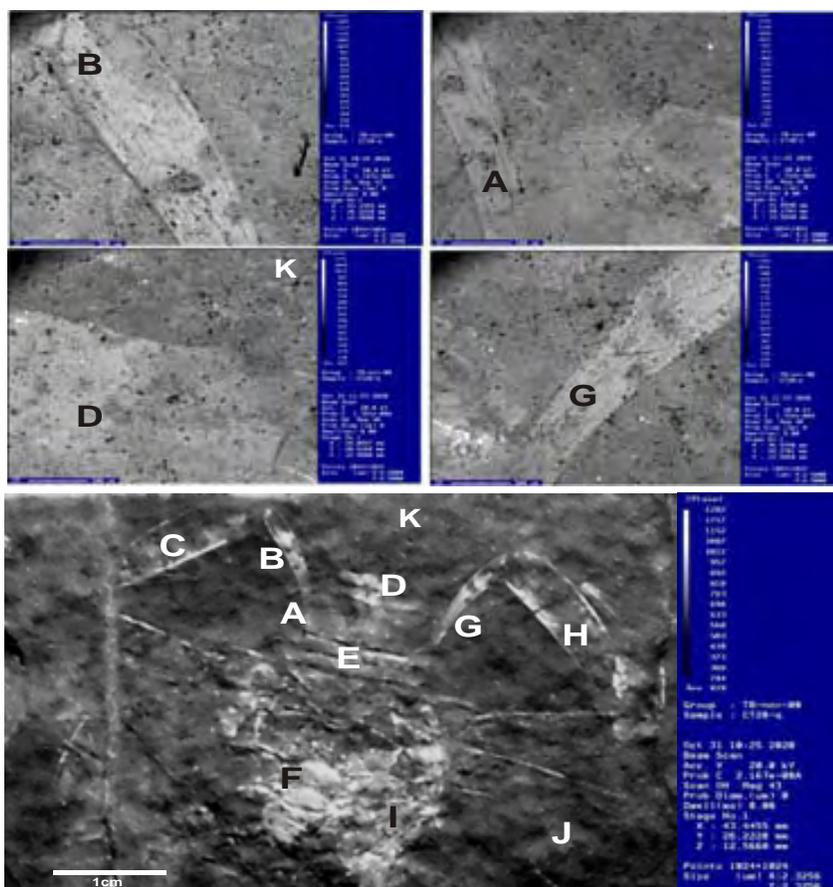


Tabla 4.2.6. Muestra CT6200. *Ichthyodectiforme*. Tejido blando, agallas.
Análisis Elemental Semicuantitativo (Microsonda EDS)

Área analizada Φ 30 a 100 µm Haz de electrones Φ 1 µm	Características (Tipo mineral)	Óxidos % wt porcentaje en peso								Elementos traza %wt					
		Na2O	P2O5	CaO	SiO2	K2O	Al2O3	SO3	FeO	As	Mg	Y	Ba	Mn	Cl
		A. Raquis	Antigénico	0.26	24.91	70.28	1.97	0	0.7	1.46	0.3	0	0	0.072	0
B. Raquis	Antigénico	0	26.38	69.62	1.75	0.3	0	1.6	0	0.045	0	0.095	0.21	0	0
C. Raquis	Antigénico	0.26	25.48	70.93	1.07	0.2	0.24	1.1	0.4	0.141	0.076	0	0	0.103	
D. Raquis	Antigénico	0.12	26.52	70.98	0.26	0	0.1	1	0.15	0	0	0	0	0.07	
E. Raquis	Antigénico	0	24.83	72.59	0.32	0	0.12	1.84	0.25	0	0	0	0	0.05	
F. Rama secundaria	Antigénico	0	28.64	69.75	0.57	0	0	0.9	0.16	0	0.12	0	0.273	0	0.1
G. Raquis	Antigénico	0.1	24.82	72.49	0.29	0.12	0	1.2	1	0	0.08	0	0	0	0
H. Rama secundaria	Antigénico	0.28	26.1	68.95	1.1	0	0.91	1.32	1.24	0.094	0	0.085	0.201	0	0
I. Matriz	Caliza Micrítica	0	3.03	91.58	3.74	0.25	0.39	0.3	0.33	0.091	0.025	0	0	0	0.164
J. Matriz	Caliza Micrítica	0	2.86	92.09	2.49	0.1	0.56	0.2	1.37	0.083	0.013	0	0	0	0.234

× Óxidos % Wt Agalla 0.33 26.51 70.53 0.15 0.43 0.14 0.46 0.74 (Total: 99.29)

× Óxidos % Wt Matriz 0.0 3.05 93.9 0.50 0.15 0.51 0.41 1.03 (Total: 99.55)

Lámina 4.2.15. Muestra CT6200. Análisis EDS.

Fig. 1 grupo de agallas preservadas tridimensionalmente. **Fig. 2 y 3** extracción de un raquis de la agalla con fragmentos de ramas o lamelas secundarias. **Fig. 3** vista de un raquis en la matriz calcárea. Los datos EDS revelan mayores concentraciones de P2O5, CaO, SiO2 y SO3.

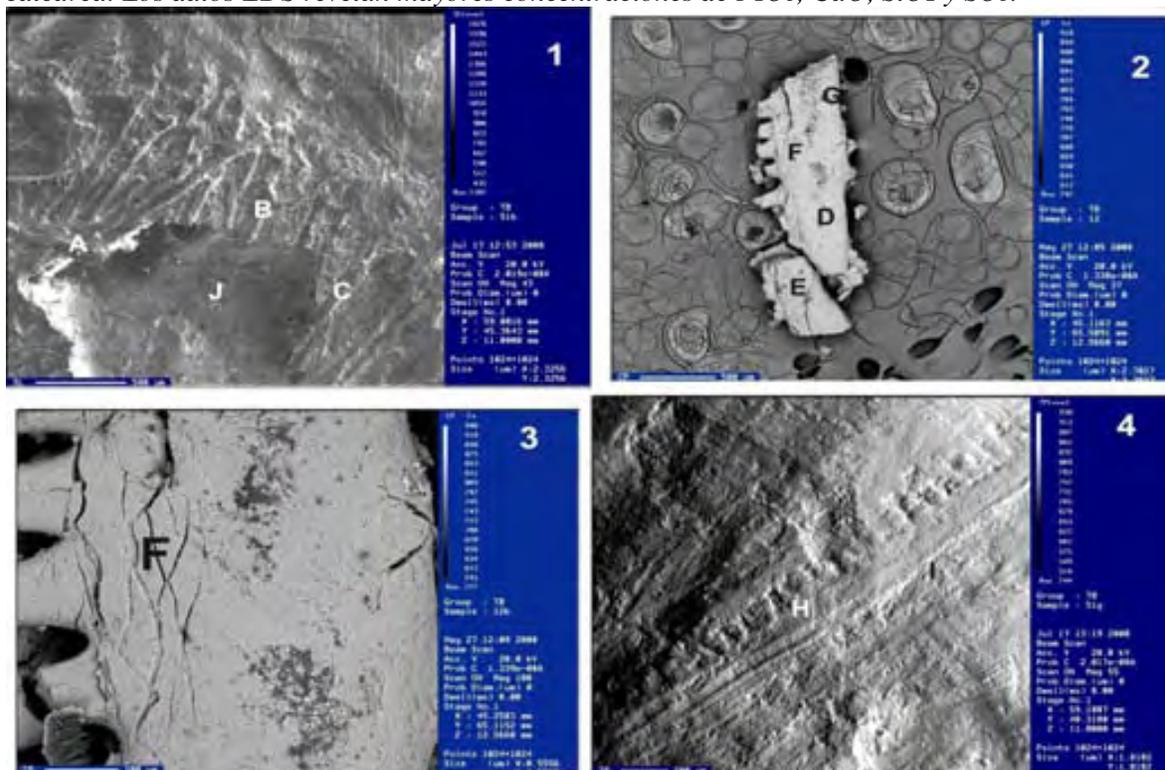
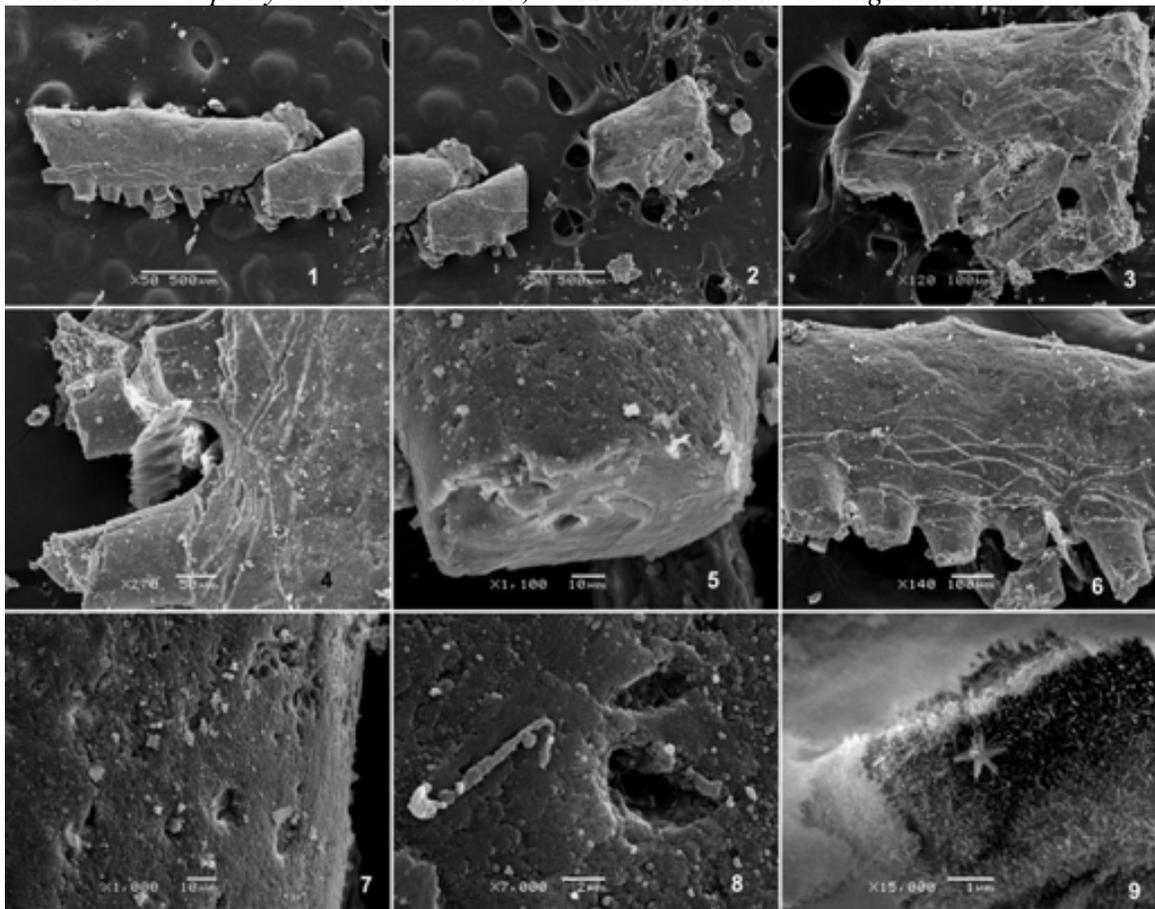


Lámina 4.2.16. Muestra CT6200. Análisis SEM

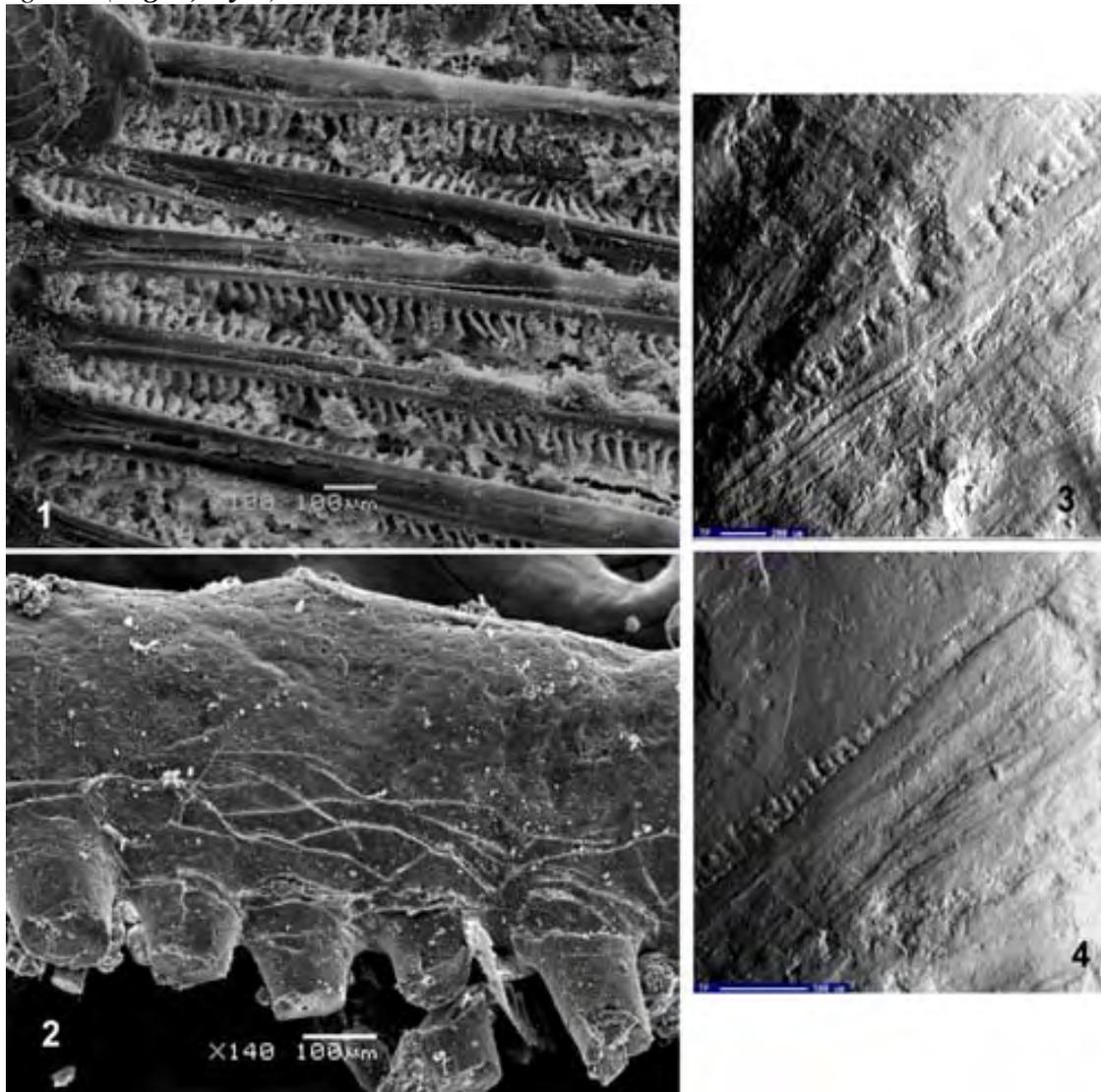
Análisis a un raquis y lamela secundaria, muestra aislada de una agalla.



► *Preservación excepcional de un raquis (tridimensional), la muestra conserva características histológicas reconocibles, obsérvese en esta serie de exposiciones la estructura de la lamela secundaria, se reconocen vasos sanguíneos (Fig. 7 y 8), en la Fig. 9 la cavidad de un vaso sanguíneo está sellada por cristales muy finos que recuerdan el crecimiento en roseta de algunos espatos aragoníticos (Melgarejo, 2003). Las agallas son sensibles a precipitados minerales y micronutrientes, regulan la entrada de sales y agua. Por otra parte, la función de los canales intralamelares (ver Fig. 5) es la de regular la presión del fluido sanguíneo hacia la aorta dorsal vía las arterias branquiales (Takashima & Hibiya, 1995). Esto sugiere que durante la descomposición del pez y su enterramiento, estructuras vitales como la agalla entran en contacto permanentemente con superficies minerales que pueden restringir la degradación y eventualmente ser tejidos que tienen un mayor potencial de fosilización.*

Lámina 4.2.17. Muestra CT6200. Análisis SEM

Análisis comparativo entre muestras recientes de agalla (Fig. 1) y muestras fósiles agallas (Fig. 2, 3 y 4).



► El patrón general de una agalla muestra un eje central o raquis del cual emergen lamelas secundarias, en la muestra reciente se observó cristales de sales y bacterias que se agrupaban entre las lamelas, la agalla es una vía de entrada para precipitados de biominerales y microbianos, este microambiente sumado al enterramiento en un sustrato enriquecido con fosfatos le confiere a la agalla un potencial elevado de fosilizarse por permineralización de minerales autigénicos, el detalle de la preservación nos confirma éste planteamiento (ver Briggs et al., 1993 y Raffa et al. 2008). De los ejemplares de peces tlayuanos estudiados, la agalla es una estructura que usualmente se observa bien preservada, quizá también a que es un tejido que presenta concentraciones mayores de calcio (Takashima & Hibiya, 1995).

Tabla 4.2.7. Muestra CT5701. Pachirhyzodontiforme. Tejido blando, bacterias, hongos. Análisis Elemental Semicuantitativo (Microsonda EDS)

Área analizada φ 30 a 100 μm Haz de electrones φ 1 μm	Características (Tipo mineral)	Óxidos % wt porcentaje en peso								Elementos traza %wt					
		Na2O	P2O5	CaO	SiO2	K2O	Al2O3	SO3	FeO	As	Mg	Y	Ba	Mn	Cl
		A. Tejido 1	Antigénico	0.9	26.96	69.16	0	0.11	0.57	0.73	1	0.091	0.202	0	0.044
B. Tejido 2	Antigénico	0.5	30.06	66.32	0	1.24	0.57	0.97	0	0	0.068	0	0.15	0	0.122
C. Tejido 3	Antigénico	0	31.02	65.91	0	1.05	0.7	0	0.9	0.32	0	0	0.047	0	0.053
D. Matriz	Caliza Micrítica	0.67	0	92.98	4.28	0.03	0.8	0.2	0.79	0	0.181	0	0	0.69	0
E. Matriz	Caliza Micrítica	0	1.16	94.01	2.16	0	1.42	0	1.05	0	0.093	0	0	0	0.107
F. Forma cristalina	Microagregado	0	0	96.1	1.5	0.8	0.54	0.3	0.5	0	0.095	0.045	0.051	0	0.069

× Óxidos % Wt Tejido 0.46 29.35 67.13 0.0 0.80 0.61 0.56 0.63 (Total: 99.54)

× Óxidos % Wt Matriz 0.33 0.58 93.50 3.22 0.01 1.11 0.10 0.92 (Total: 99.77)

Lámina 4.2.18. Muestra CT5701. Análisis EDS. Tejido blando.

Serie de aproximaciones a nivel celular del tracto digestivo preservado de un Pachirhyzodontiforme, análisis composicional a los remanentes de tejido y la matriz micrítica que los contiene, se observa una alta concentración de P2O5 en la región de tejido en contraste con la composición del sustrato, lo que sugiere la permineralización de éste por influencia de apatitas biogénicas.

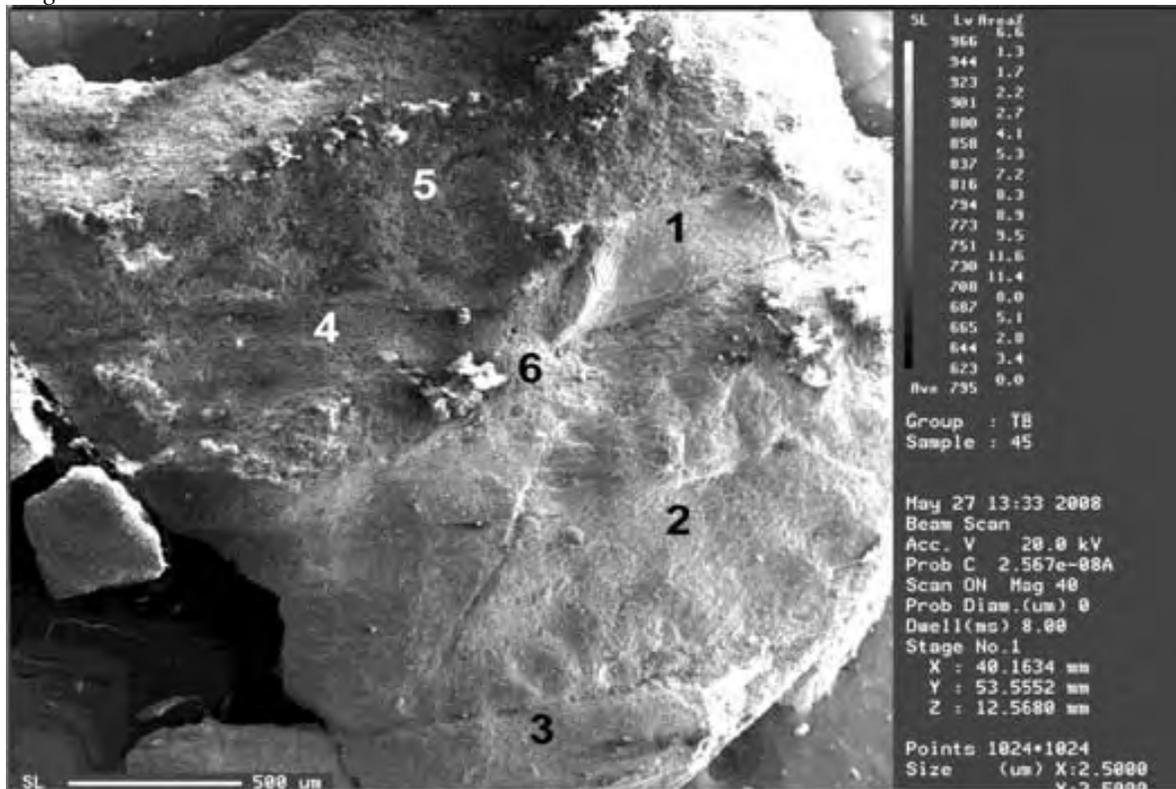


Lámina 4.2.19. Muestra CT5701a. Tracto digestivo. Análisis SEM

Se observa la textura rugosa del epitelio intestinal, los puntos de acercamiento están señalados como P1 y P2, las cuales son microregiones que presentan células bacterianas fosilizadas, identificadas en un posible grupo de las Enterobacterias (*Escherichia*-like), dada su ocurrencia en el tracto intestinal y una morfología cocoide. La agrupación celular bacteriana y el tamaño son evidencias de su origen microbiano, nótese el tamaño del cristal que remplaza la pared celular de la bacteria y que conserva su morfología (ver sección 4.5 Tafonomía molecular de tejidos no mineralizados). (Bac: bacteria coccoide; BaB: bacteria baciliforme; Epl- epitelio intestinal; CiN, célula indeterminada; BiA- bioapatita; Pel: película cristalina). Microscopía Facultad de Ciencias, UNAM.

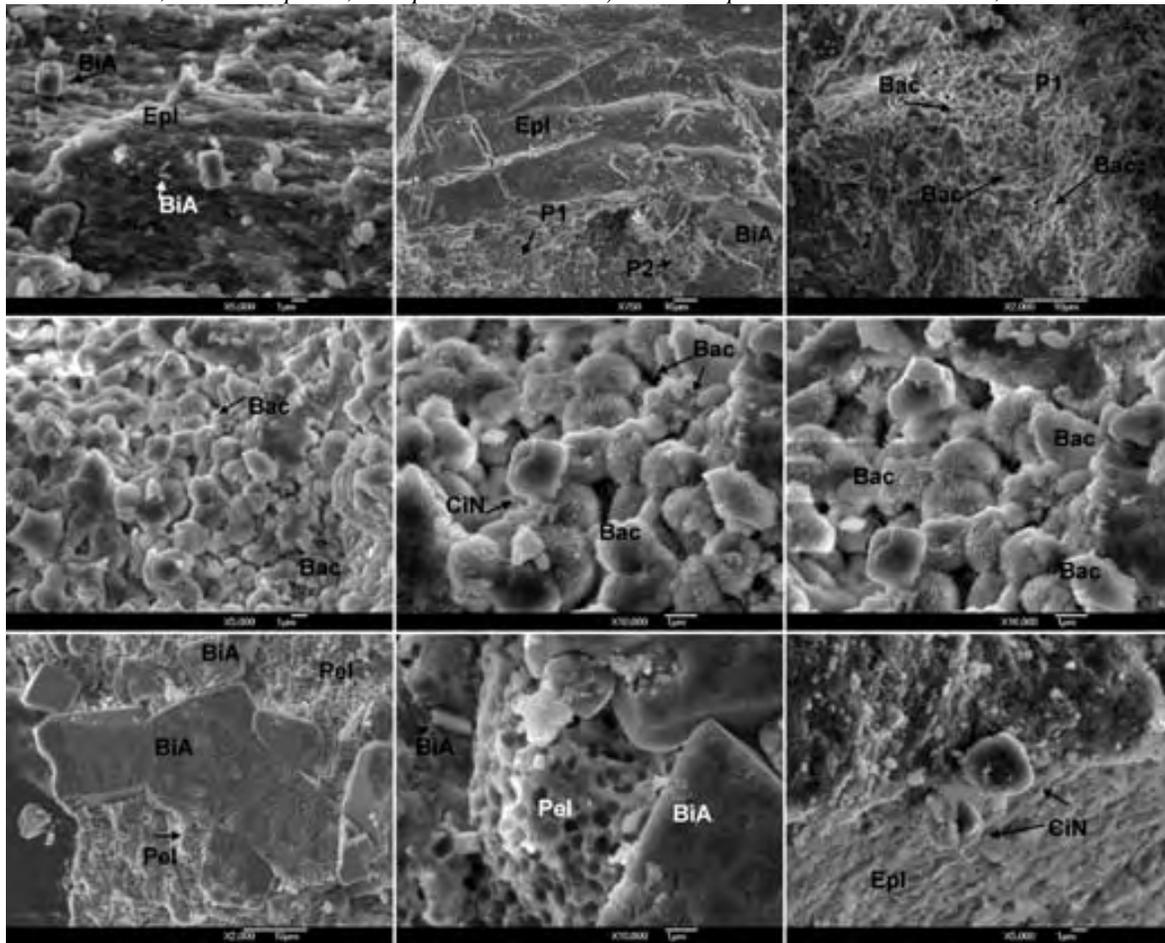


Lámina 4.2.20. Muestra CT5701b. Célula bacteriana. Análisis SEM

Análisis a la superficie muscular en la región abdominal de un *Pachirhyzodontiforme*, Las bacterias fueron preservadas por su propia actividad biomineralizante (precipitados de fosfato) y por el microambiente químico que favorecía la formación de bioapatitas sedimentarias.

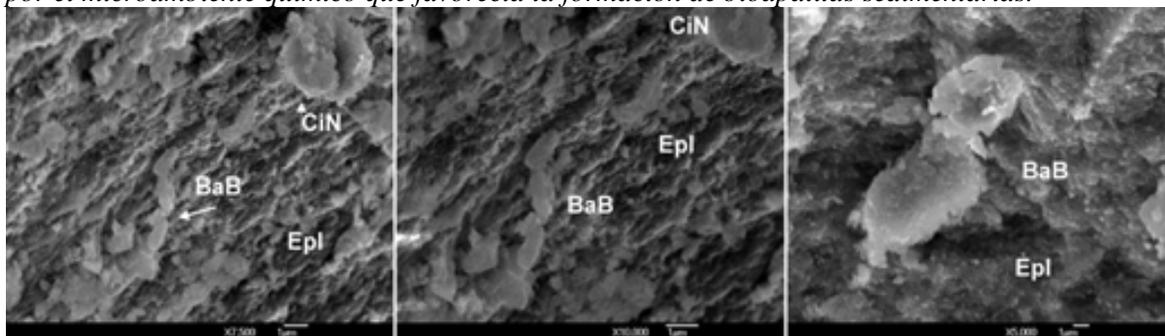


Lámina 4.2.21. Muestra CT5701c. Epitelio intestinal. Análisis SEM

Análisis del tracto digestivo de un *Pachirhyzodontiforme*, donde se observa remanentes de las microvellosidades componentes del epitelio intestinal.

(Epl: epitelio; e: molde de la microvellosidad; i: costra de la microvellosidad). Microscopía Facultad de Ciencias.

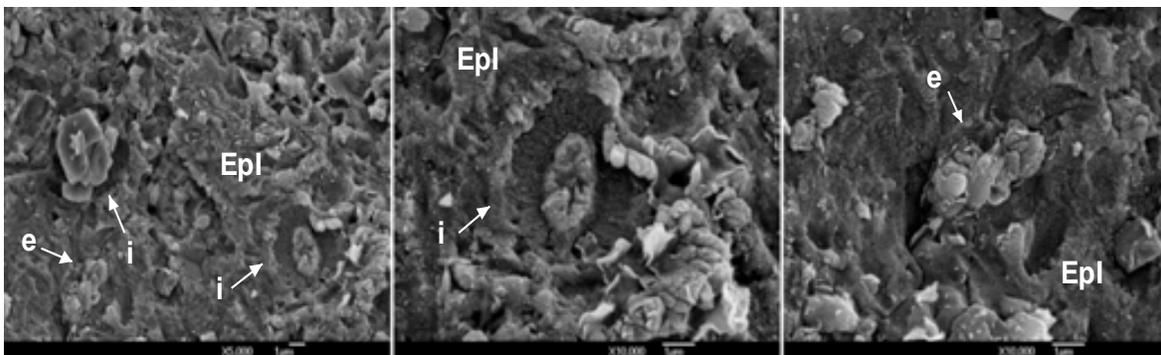


Lámina 4.2.22. Muestra CT5701c. Hongo (Fungi). Análisis SEM

Análisis de una muestra de tracto digestivo preservado, donde se observan estructuras orgánicas filamentosas semejantes a hifas fungoides, nótese la cavidad interior y los remanentes de ramificaciones sobre el epitelio intestinal permineralizado por efecto de cristales de bioapatitas fosilizantes,

(Epl: epitelio; Hif: hifa). Microscopía IFUNAM.

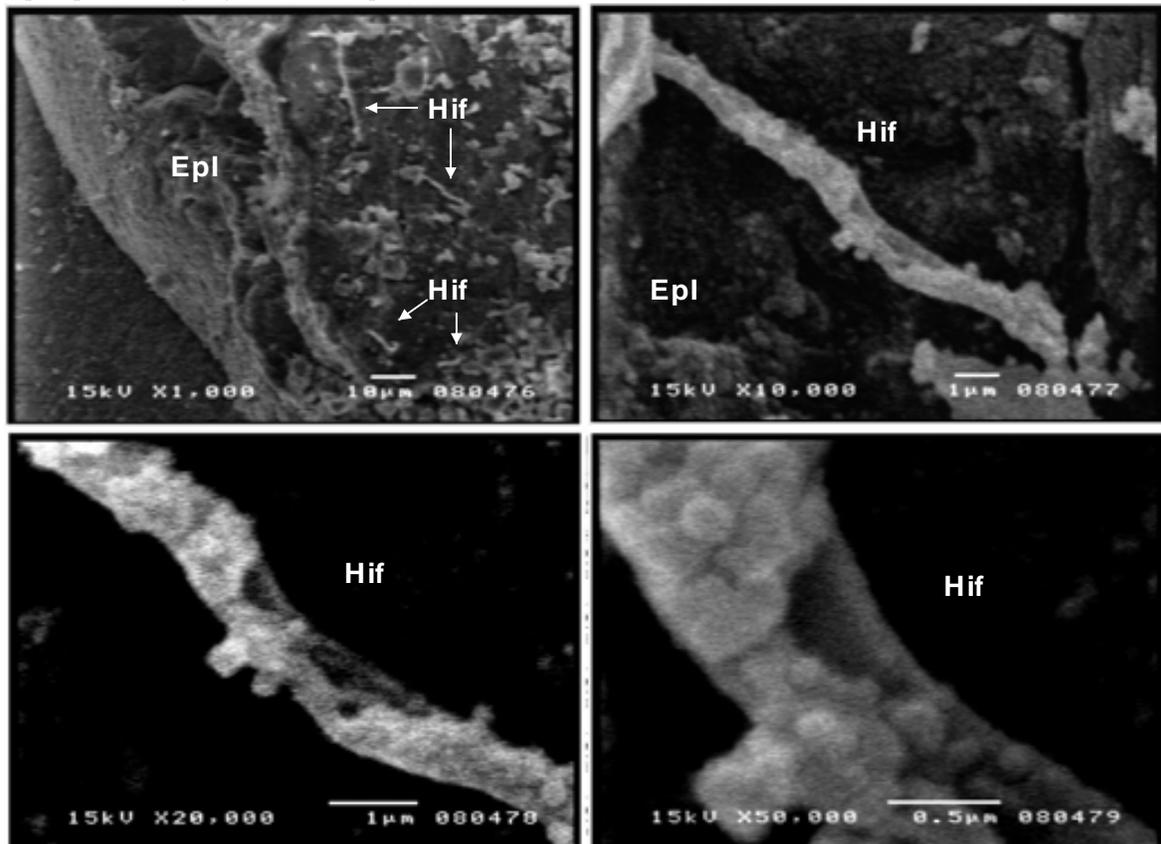


Lámina 4.2.23. Muestra CTTB12. Hongo (*Oomiceto*). Análisis SEM

La muestra se extrajo de entre el tejido blando preservado en la región abdominal de un ejemplar de *Lepidotes*, obsérvese la escala de las hifas, las flechas indican poros celulares (**Fig.** extremo superior derecho), se identifica igualmente la separación entre las células fungoides. Microscopía Facultad de Ciencias, UNAM.

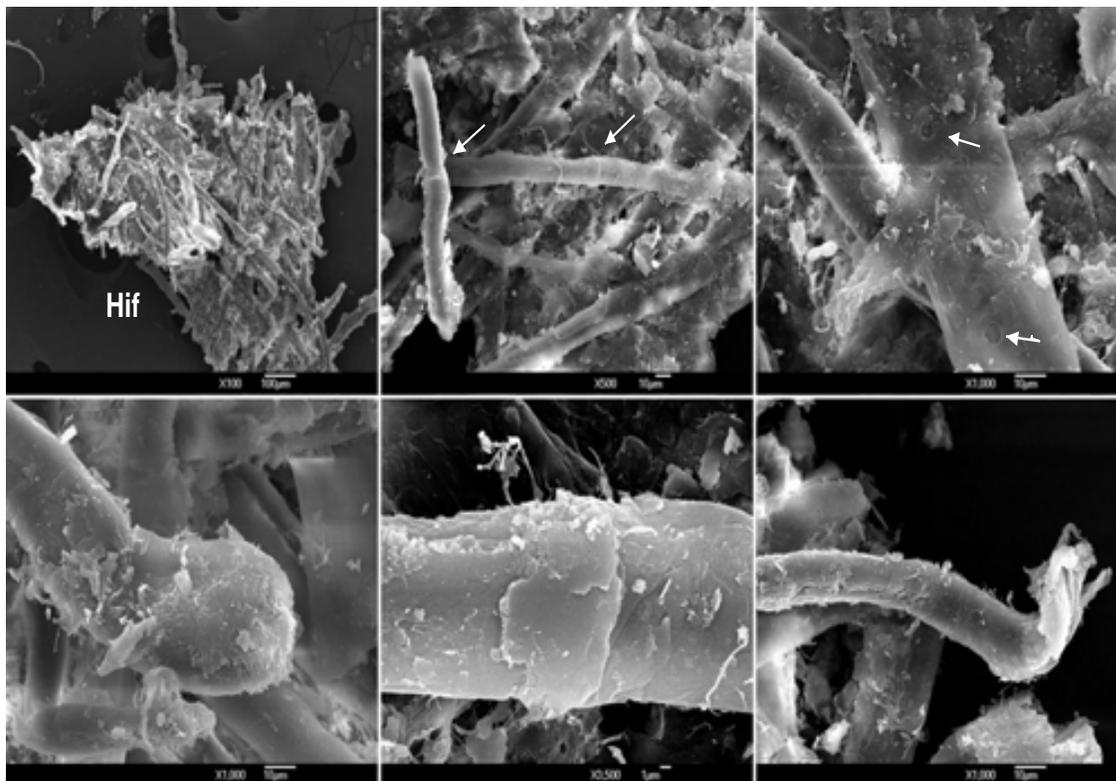


Tabla 4.2.8. Muestra. CTTB12. Hongo (*Oomiceto*). Tejido blando
Análisis Elemental Semicuantitativo (Microsonda EDS)

Area analizada Φ 30 μm Haz. de electrones Φ 1 μm	Características (Tipo mineral)	Elementos % Wt porcentaje en peso													
		O	C	P	S	Mg	Na	K	Si	Ca	As	Cu	Fe	Al	Cl
A. Tejido blando	Antigénico	7.14	5.05	16.06	1.94	0.06	0.25	0.01	0.08	69.41	0	0	0	0	0
B. Tejido blando	Antigénico	7.08	5.03	15.92	1.93	0.06	0.26	0.01	0.11	69.11	0.08	0.26	0.14	0	0
C. Tejido blando	Antigénico	14.1	2.77	0.08	0.57	0.11	0	0.02	0.43	81.97	0	0	0.14	0.16	0.02

Los datos de la microsonda revelan proporciones semejantes en la concentración de los elementos mayores: Ca, P, C, O y S, para los tres primeros punto analizados. Lo que indica que la composición química del organismo es acorde a la esperada bajo procesos de preservación por apatitas biogénicas (ver Briggs et al. 1993, Lucas & Prévot 1991; Raffa et al. 2008).

Lámina 4.2.24. Espectrograma EDS. Tejido Blando, punto de análisis A (30 μm): región de la Hifa. *Microsonda EDS- IFUNAM.*

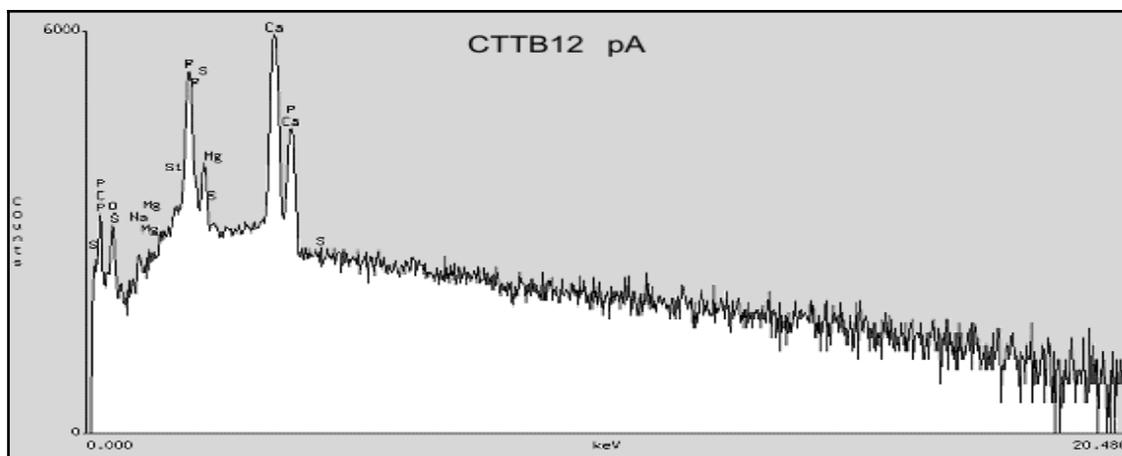
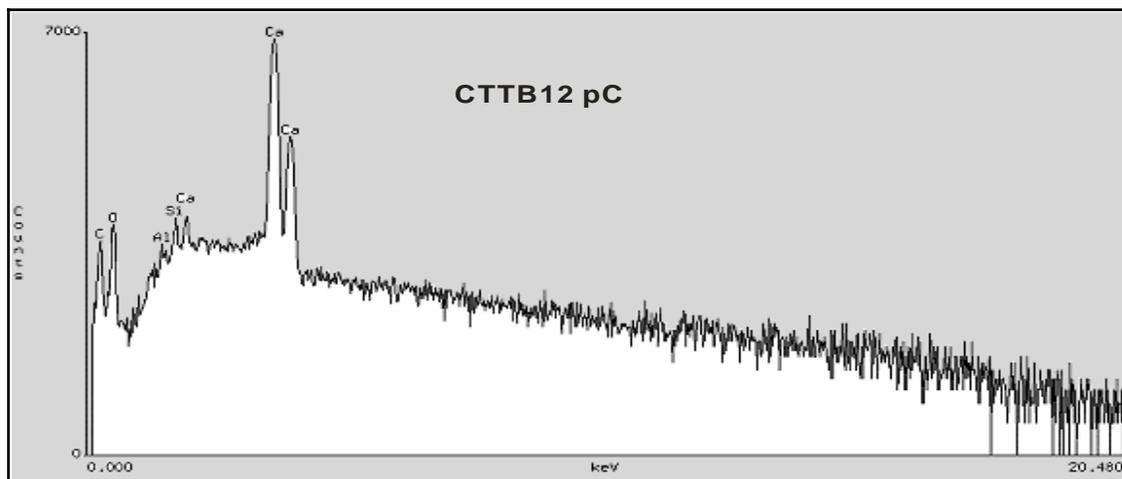


Lámina 4.2. 25. Espectrograma EDS. Tejido Blando, punto de análisis C (10 μm): región de la Hifa. *Microsonda EDS- IFUNAM.*



Muestra CTTB12. Hongo (*Oomiceto*). Tejido blando.

En este análisis EDS obsérvese el comportamiento de los datos para el punto C (Hifa aislada, ver Tabla 4.2.6), el elemento dominante es el Ca, con una pobre presencia o nula de P y S, y un aumento de O. Otro mineral capaz de influir en la preservación de tejido blando y que induce preservaciones espectaculares es la calcita autigénica, esta parece actuar en conjunto con las bioapatitas sedimentarias, esto es posible dado el tamaño minúsculo de sus cristales (Melgarejo, 2003)(ver sección 4.5 Tafonomía molecular de tejidos no-mineralizados).

4.3. PIXE

Tabla 4.3.1 Muestra CTTB2828. Clupeiforme. Tejido blando, Pigmento sanguíneo. PIXE. Análisis semicuantitativo multielemental sonda externa. RX normalizados.

Muestra CTTB2828	Serie	Mg	Al	Si	P	S	K	Ca	Ti	V	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	As	Rb
Pigmento sanguíneo	20	-	0.0022	0.0133	0.1384	0.0121	0.0007	0.5300	-	-	0.0024	0.2102	-	0.0296	0.0071	0.0183	0.0007
Tejido blando	21	-	0.0018	0.0079	0.1680	0.0152	-	0.6422	-	0.0024	0.0010	0.0634	-	0.0384	0.0037	0.0171	-
Cama fósil	22	-	0.0270	0.1318	0.0033	0.0005	0.0429	0.3588	0.0011	0.0018	0.0036	0.3994	0.0016	0.0209	0.0013	0.0014	0.0006
cama fósil	23	-	0.0264	0.1335	0.0028	0.0006	0.0468	0.3291	0.0011	0.0022	0.0043	0.4250	0.0006	0.0204	0.0010	0.0008	0.0009
Pigmento sanguíneo	24	-	0.0025	0.0115	0.0818	0.0072	0.0017	0.3274	-	0.0019	0.0040	0.5345	0.0005	0.0078	0.0025	0.0058	-
Tejido blando	25	-	0.0059	0.0241	0.1526	0.0137	0.0028	0.5962	-	0.0034	-	0.0847	-	0.0423	0.0052	0.0206	-
Cama fósil	26	-	0.0282	0.1434	0.0016	0.0003	0.0464	0.1784	0.0023	0.0024	0.0049	0.5788	0.0006	0.0094	0.0008	0.0008	0.0005

Lámina 4.3.1. Esquema de puntos analizados por PIXE. CTTB2828

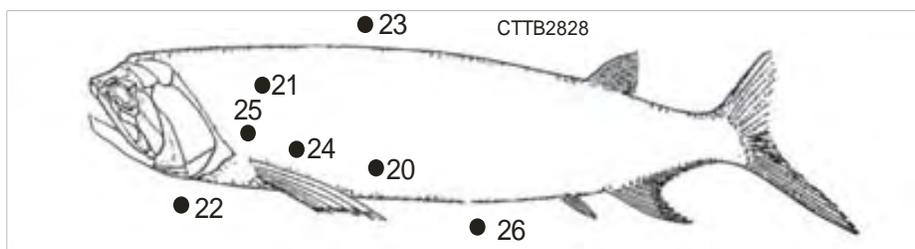
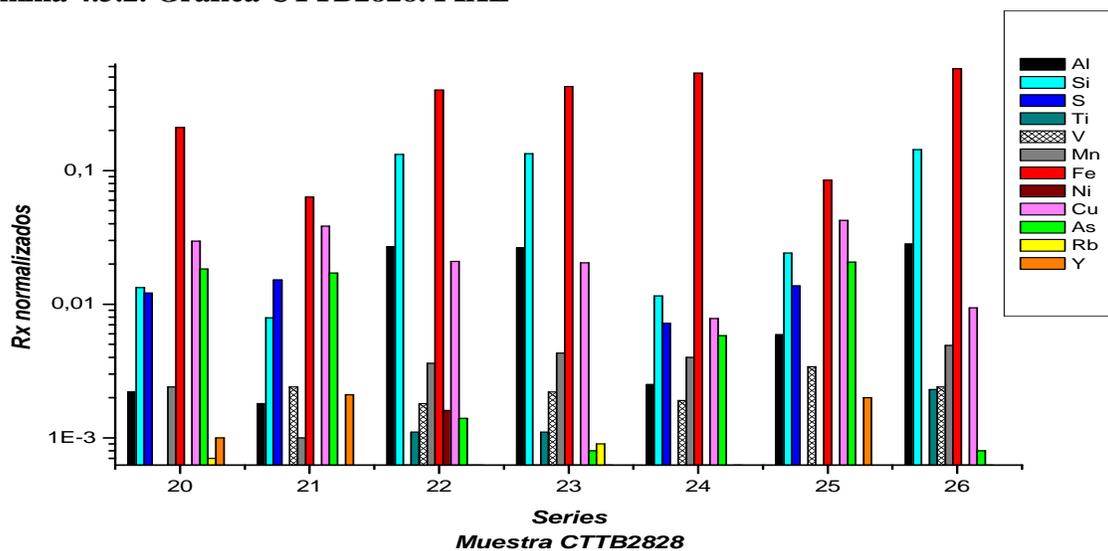


Lámina 4.3.2. Gráfica CTTB2828. PIXE

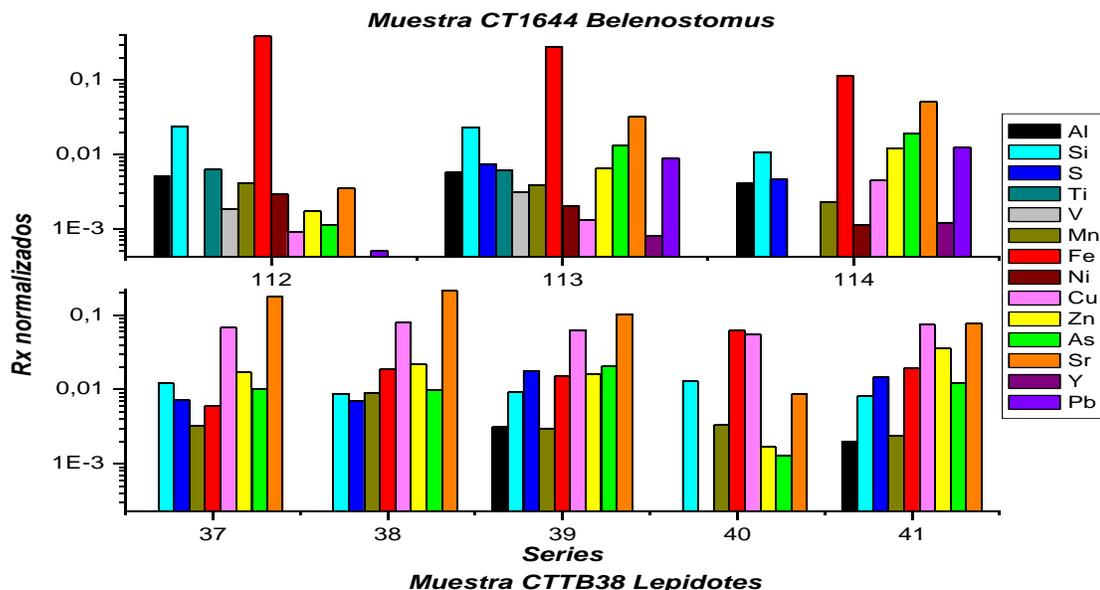


► Análisis PIXE para elementos traza característicos, obsérvese la concentración de As que es mayor y constante en la región de tejido blando preservado (serie 21,22), mientras que en la cama fósil (serie 22, 23,26) disminuye hasta 10 veces en orden de magnitud, lo que se correlaciona con la interacción del As con las moléculas de FAP y CARFAP que favorecieron la preservación íntegra del tejido (ver discusión en sección 4.5 Tafonomía molecular de tejidos no-mineralizados)

Tabla 4.3.2 Muestra CT1644 *Belenostomus*; CTTB38 *Lepidotes*; y CTTB4672 *Gonorrhynchiforme*. Tejido blando, Pigmento sanguíneo. PIXE, Análisis multielemental sonda externa. RX normalizados.

Muestras Tlayúa	Serie	Al	Si	P	S	K	Ca	Ti	V	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	As	Sr	Y	Pb
Muestra CT1644																		
Cama fósil	112	0.0051	0.0239	0.0040	--	0.0168	0.5327	0.0062	0.0018	0.0041	0.3893	0.0029	0.0009	0.0017	0.0011	0.0035	--	0.0005
Escama	113	0.0057	0.0232	0.0480	0.0074	0.0142	0.5312	0.0060	0.0031	0.0039	0.2835	0.0020	0.0013	0.0064	0.0133	0.0321	0.0008	0.0088
Aleta caudal	114	0.0041	0.0108	0.0577	0.0046	0.0059	0.6815	--	--	0.0023	0.1143	0.0011	0.0045	0.0122	0.0190	0.0509	0.0012	0.0124
Muestra CTTB38																		
Escamas	37	--	0.0122	--	0.0072	--	0.6985	--	0.0032	0.0060	--	0.0690	0.0171	0.0103	0.1766	--	--	--
Ganoína	38	--	0.0088	--	0.0070	--	0.6307	--	0.0091	0.0187	--	0.0800	0.0218	0.0098	0.2139	--	--	--
Tejido blando	39	0.0031	0.0092	--	0.0180	--	0.7478	--	0.0030	0.0151	--	0.0634	0.0159	0.0205	0.1040	--	--	--
Matriz micrítica	40	--	0.0129	--	0.0000	--	0.8548	--	0.0033	0.0616	--	0.0557	0.0017	0.0013	0.0087	--	--	--
Tejido blando	41	0.0020	0.0081	0.1733	0.0146	--	0.5796	--	0.0024	0.0194	--	0.0749	0.0360	0.0123	0.0775	--	--	--
Muestra CTTB4672																		
Tejido blando	109	0.0098	0.0329	0.0660	--	--	0.6979	--	0.0028	0.0617	--	0.0054	0.0085	0.0114	0.0664	--	0.0192	--
Hueso	110	--	0.0216	0.0696	--	--	0.7215	--	--	0.0722	--	0.0058	0.0064	0.0108	0.0526	0.0033	0.0167	--
Cama fósil	111	--	0.0032	0.0073	--	--	0.8359	0.0108	--	0.1028	--	--	0.0034	0.0008	0.0122	--	0.0009	--
Muestras de Referencia																		
Referencia/ Búfalo 1407	1	0.019	0.102	--	0.002	0.031	--	0.003	--	0.01494	0.746	--	0.002	0.014	--	0.0010	--	0.0018
Referencia/ Montana 2711	2	0.022	0.127	--	--	0.043	--	0.002	--	0.01582	0.679	--	0.004	0.015	--	0.0029	--	0.0183
Referencia/ Hueso	9	--	--	0.1575	--	--	0.4547	--	--	0.2837	--	--	0.0161	0.0792	--	0.0089	--	--

Lámina 4.3.3. Gráfica CT1644 y CTTB38. PIXE



► Análisis PIXE para elementos traza característicos, contraste entre CT1644 y CTTB38, donde se observa mayor concentración de Cu, Sr, Zn, S, As en el tejido blando y escamas del ejemplar *Lepidotes* (serie 37,38,39) ; mientras que en *Belenostomus* existe una mayor concentración de Al y Fe (serie 112,113; escamas y cama fósil), y elementos metálicos pesados como V (serie 112, 113) y Pb (serie 113,114 escama y aleta), los cuales pueden funcionar como Fingerprints fósiles, dado que su concentración tiende a aumentar diagenéticamente en depósitos geológicos y fosilíferos, el fósil de *Belenostomus*, por ejemplo, presenta mayor alteración y menor cualidad de preservación de tejido blando.

Tabla 4.3.3 Muestra CT5673 y Muestra CT745, Ichthyodectiformes. Tejido blando, Hueso.
Análisis multielemental sonda externa PIXE. RX normalizados

Muestras Ichthyodictiforme	Serie	Al	Si	P	S	K	Ca	Ti	V	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	As	Rb	Sr	Y	Zr	Mo
CT5673																				
Tejido blando Abdomen	103	-	0.0063	0.1007	0.0118	-	0.7860	-	-	0.0031	0.0184	0.0066	0.0072	0.0071	0.0090	-	0.0425	0.0015	-	-
Tejido blando Abdomen	104	-	0.0063	0.1452	0.0197	-	0.7561	-	-	0.0022	0.0083	0.0047	0.0049	0.0062	0.0073	-	0.0380	0.0011	-	-
Aleta anal	105	-	0.0067	0.1494	0.0206	-	0.7469	-	-	0.0017	0.0050	0.0054	0.0067	0.0074	0.0074	-	0.0417	0.0012	-	-
Cavidad ocular	106	0.0024	0.0036	0.0117	-	-	0.8470	-	-	0.0059	0.1021	0.0104	0.0026	0.0064	0.0010	-	0.0069	-	-	-
Opérculo	107	-	-	0.1434	0.0188	-	0.7417	-	-	0.0016	0.0102	0.0065	0.0070	0.0126	0.0091	-	0.0473	0.0017	-	-
Cama fósil	108	0.0105	0.0921	0.0019	-	0.0409	0.2957	-	-	0.0053	0.5404	0.0032	0.0011	0.0035	0.0025	0.0007	0.0012	-	0.0003	0.0006
Aleta caudal	109	-	0.0039	0.0755	0.0104	-	0.8189	-	-	0.0045	0.0356	0.0065	0.0043	0.0064	0.0052	-	0.0279	0.0009	-	-
CT745																				
Opérculo	0	-	0.0282	0.0991	0.0203	-	0.4554	-	-	-	0.2579	-	0.0384	0.0306	0.0085	-	0.0617	-	-	-
Cama fósil	1	-	0.0280	-	0.0057	-	0.7583	-	-	-	0.1689	-	0.0216	0.0034	0.0009	-	0.0132	-	-	-
Tejido blando Abdomen	2	0.0052	0.0430	0.0818	0.0093	0.0091	0.3955	-	0.0040	-	0.3939	-	0.0147	0.0072	0.0056	-	0.0308	-	-	-
Tejido blando Abdomen	3	-	-	0.0597	-	-	0.7550	-	-	0.0075	0.1006	-	0.0334	0.0064	0.0012	-	0.0362	-	-	-
Tejido blando Abdomen	4	-	0.5824	0.0088	-	-	0.0681	-	0.0049	0.0059	0.2576	-	0.0564	0.0094	0.0011	-	0.0054	-	-	-
Tejido blando Cintura pélvica	5	-	0.0173	0.1315	0.0125	-	0.5602	-	0.0016	0.0029	0.1806	-	0.0219	0.0059	0.0061	-	0.0595	-	-	-
Tejido blando Cintura pélvica	6	-	0.0212	0.1528	0.0223	-	0.6097	-	0.0014	0.0010	0.0887	-	0.0286	0.0070	0.0086	-	0.0586	-	-	-
Cama fósil	7	0.0093	0.1251	0.0017	-	0.0121	0.1221	0.0005	-	0.0011	0.7152	0.0035	0.0038	0.0026	0.0020	-	0.0009	-	-	-
Cama fósil	8	0.0044	0.0614	0.0038	0.0043	0.0093	0.5066	0.0009	-	0.0019	0.3853	0.0012	0.0103	0.0028	0.0014	-	0.0064	-	-	-
Referencia /Hueso	9	-	-	0.1575	-	-	0.4547	-	-	-	0.2837	-	0.0161	0.0792	-	-	0.0089	-	-	-

Figura 4.3.4. Esquema de puntos analizados por PIXE. CT673 y CT745.

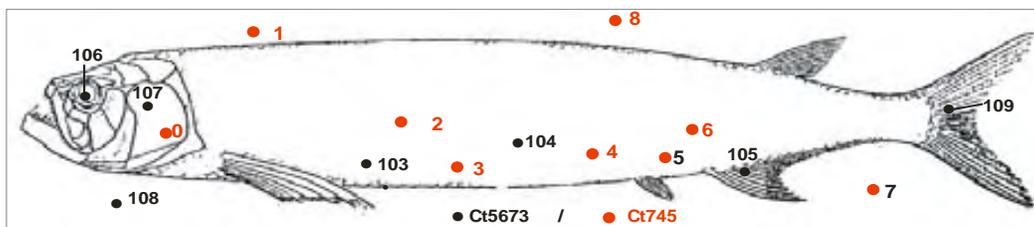


Lámina 4.3.5. Gráfica CT673 y CT745. PIXE. Para ambas muestras existen elementos traza característicos: As, Y, V, Sr, Zn, Fe, Mn, Ni, Cu y Al, éstos se comportan como indicadores tafonómicos: implicados en la fosilización y correlacionados con el ambiente de depósito.

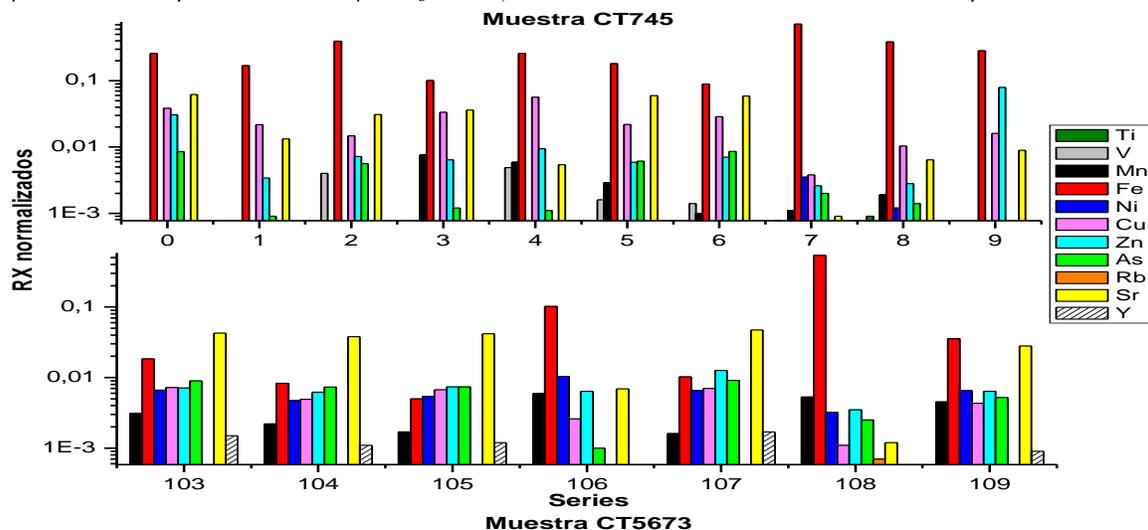
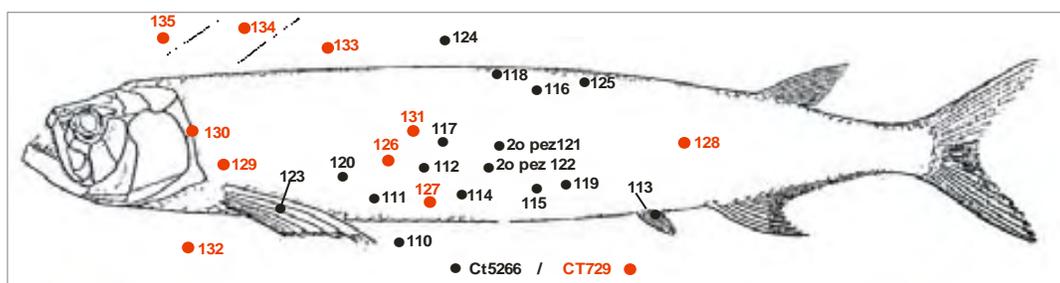


Tabla 4.3.4 Muestra CT5266 y Muestra CT729. *Michin scernai*. Tejido Blando
Análisis multielemental semicuantitativo sonda externa PIXE. RX normalizados

Muestras <i>Michin scernai</i>	Serie	Al	Si	P	S	K	Ca	Ti	V	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	As	Rb	Sr	Y
CT5266																		
Cama fósil	110	0.0042	0.0577	0.0030	0.0021	0.0078	0.6726	--	0.0009	0.0035	0.2090	--	0.0323	0.0009	0.0005	--	0.0054	--
Tracto digestivo	111	0.0014	0.0093	0.1463	0.0127	--	0.5868	0.0027	--	0.0017	0.1722	--	0.0237	0.0030	0.0059	--	0.0335	0.0006
Tracto digestivo	112	--	0.0086	0.1523	0.0159	--	0.7478	--	--	0.0014	0.0126	0.0024	0.0050	0.0083	0.0078	--	0.0368	0.0010
Aleta anal	113	--	0.0098	0.0515	0.0074	--	0.8694	--	--	0.0023	0.0321	0.0035	0.0019	0.0042	0.0023	--	0.0152	0.0003
Tracto digestivo trenzado	114	0.0012	0.0053	0.0507	0.0045	--	0.2493	0.0007	0.0017	0.0049	0.6477	0.0030	0.0053	0.0104	0.0044	0.0002	0.0095	0.0003
Tracto digestivo grueso	115	0.0013	0.0096	0.1651	0.0128	--	0.6425	0.0011	0.0033	0.0026	0.0076	--	0.0499	0.0124	0.0161	--	0.0744	0.0013
Melanóforo	116	--	0.0100	0.1499	0.0121	--	0.7500	--	0.0011	0.0217	0.0027	0.0039	0.0049	0.0073	--	0.0355	0.0010	
Tejido blando Abdomen medio	117	--	0.0091	0.1700	0.0149	--	0.6758	0.0005	0.0040	0.0027	0.0107	--	0.0377	0.0101	0.0116	--	0.0512	0.0016
Cromatóforo	118	--	0.0131	0.0953	0.0055	--	0.8215	--	--	0.0020	0.0143	0.0023	0.0043	0.0038	0.0059	--	0.0314	0.0006
Tejido blando Abdomen posterior	119	--	0.0115	0.1506	0.0056	--	0.7531	--	0.0011	0.0015	0.0153	0.0010	0.0054	0.0058	0.0078	--	0.0401	0.0012
Tejido blando Abdomen anterior	120	--	0.0445	0.0276	0.0015	--	0.8686	--	--	0.0032	0.0259	0.0035	0.0019	0.0037	0.0025	--	0.0169	0.0003
Aleta caudal 2o pez	121	--	0.0062	0.1747	0.0162	--	0.6353	0.0010	0.0043	0.0024	0.0092	--	0.0468	0.0116	0.0161	--	0.0743	0.0021
Aleta pélvica 2o pez	122	--	0.0115	0.1536	0.0110	--	0.7613	--	--	0.0015	0.0044	0.0025	0.0056	0.0070	0.0070	--	0.0337	0.0007
Aleta pectoral	123	--	0.0122	0.1460	0.0165	--	0.7633	--	--	0.0015	0.0056	0.0033	0.0052	0.0069	0.0064	--	0.0323	0.0007
Cama fósil	124	0.0047	0.0787	0.0052	0.0019	0.0059	0.5888	0.0005	0.0007	0.0035	0.2763	--	0.0270	0.0014	0.0008	--	0.0045	--
Melanóforo	125	0.0015	0.0051	0.1746	0.0139	--	0.6613	--	--	0.0022	0.0234	--	0.0397	0.0074	0.0109	0.0012	0.0575	0.0014
CT729																		
Estructura globular abdomen	126	--	0.0073	0.1513	0.0166	--	0.7376	--	--	0.0014	0.0177	0.0038	0.0053	0.0032	0.0062	--	0.0496	--
Tejido blando abdomen	127	--	0.0120	0.1491	0.0124	--	0.7451	--	--	0.0009	0.0112	0.0024	0.0065	0.0074	0.0066	--	0.0464	--
Tejido blando cintura pélvica	128	--	0.0099	0.1513	0.0128	--	0.7553	--	--	0.0011	0.0078	0.0020	0.0059	0.0046	0.0053	--	0.0441	--
Tejido blando bajo agalla	129	--	0.0103	0.1442	0.0135	--	0.7495	--	--	0.0016	0.0217	0.0012	0.0054	0.0037	0.0048	--	0.0441	--
Agalla	130	--	0.0104	0.1541	0.0152	--	0.7479	--	--	0.0012	0.0091	0.0016	0.0061	0.0080	0.0074	--	0.0388	--
Tejido blando Abdomen medio	131	--	0.0146	0.1370	0.0140	--	0.7711	--	--	0.0015	0.0124	0.0024	0.0039	0.0052	0.0054	--	0.0325	--
Línea de disolución micrita	132	--	0.0038	0.0089	--	0.0310	0.9198	--	--	0.0028	0.0262	0.0025	0.0011	0.0016	--	--	0.0023	--
Cáma fósil 1 nivel	133	--	0.0094	0.0071	--	0.0432	0.8545	--	--	--	0.0755	0.0022	0.0008	0.0014	--	--	0.0060	--
Cáma fósil 2 nivel	134	--	0.0188	0.0121	--	0.0349	0.8381	--	--	0.0014	0.0819	0.0023	0.0007	0.0020	0.0007	--	0.0071	--
Cáma fósil 3 nivel	135	--	0.0085	0.0076	0.0008	0.0301	0.8887	--	--	0.0014	0.0517	0.0025	0.0012	0.0012	--	--	0.0062	--

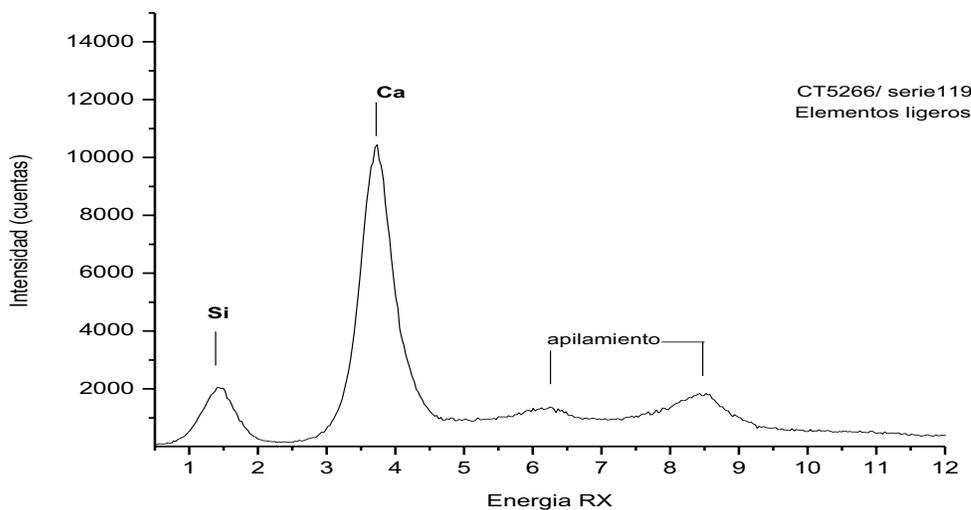
Lámina 4.3.6. Esquema de puntos analizados por PIXE. CT5266 y CT729



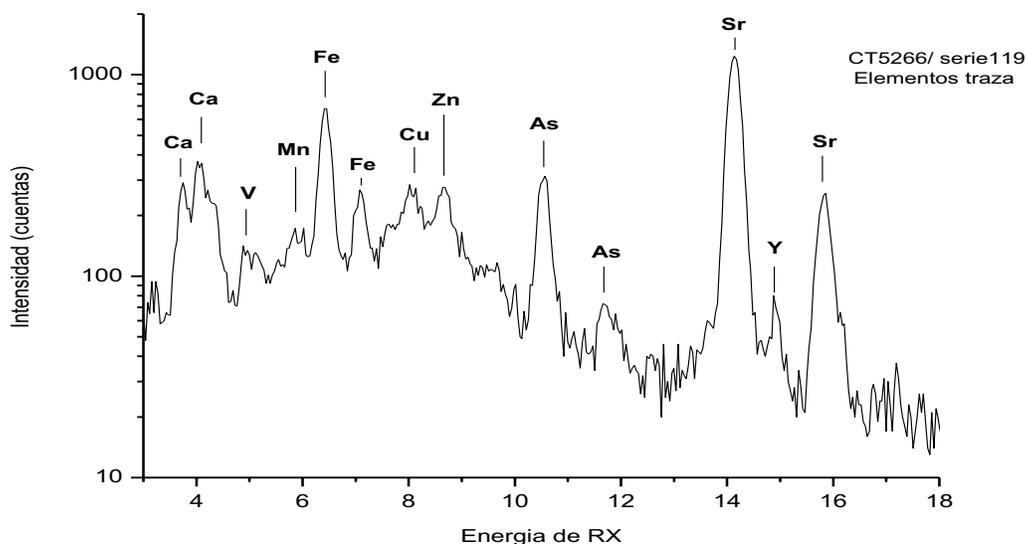
► Los datos del análisis multielemental por PIXE (elementos mayoritarios y traza), revelan que la concentración de As es ubicua en hueso y tejido blando, el As es un fingerprint fósil, está correlacionado positivamente con la concentración de carbón orgánico y con la transformación diagenética. De manera semejante, el V y el Y pueden funcionar como huellas químicas de los procesos de fosilización. Por otra parte, el Ca y el P se comportan como elementos mayoritarios, el P aumenta en la región de hueso y tejido blando, disminuyendo en la cama fósil, esto es acorde a la preservación mediada por bioapatitas sedimentarias como la FAP y la CARFAP (Lucas & Prévot, 1991; Briggs, 2003) (ver discusión en sección 4.5 Tafonomía molecular de tejidos no-mineralizados)

Lámina 4.3.7. Espectro PIXE Muestra CT5266

Análisis de elementos ligeros en la serie 119 (tejido blando abdomen posterior M. scernai)

**Lámina 4.3.8. Espectro PIXE Muestra CT5266.**

Análisis de elementos traza en la serie 119 (tejido blando abdomen posterior M. scernai)



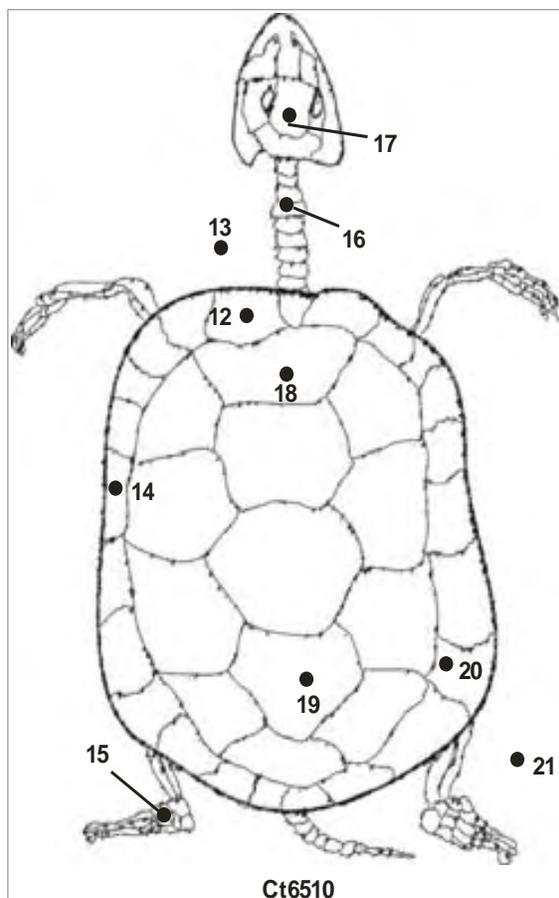
► El ejemplar CT5266 muestra evidencia de tracto digestivo colapsado, restos de no digeridos (únicamente hueso) de una presa en la región intestinal, los espectros anteriores son de la serie analizada de tejido blando en ésta región (119, abdomen), en la cual se observa significativas concentraciones de Sr, Zn y biometales como As, V, Fe, Mn y Cu; por otra parte, la concentración de Y sugiere procesos de disolución de la roca madre detrítica y alteración diagenética no específica.

Tabla 4.3.5 Muestra. Muestra CT6510. Tortuga (Chelonia). Osamenta
Análisis multielemental semicuantitativo sonda externa PIXE. RX normalizados

Muestra CT6510 Tortuga	Serie	Al	Si	P	S	K	Ca	Ti	V	Cr	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	Ga	As	Se	Sr	Y	Mo	U	Pb
Cama fósil	12	0.0129	0.0150	0.0267	0.0129	0.0077	0.0014	0.0004	0.0042	0.0047	0.0063	0.8592	--	0.0102	0.0024	--	0.0294	--	0.0007	0.0004	0.0000	0.0002	0.0054
Escudo periférico anterior	13	0.1163	0.0065	0.2281	0.0033	--	--	--	0.0197	0.0132	0.0045	0.4852	--	0.1040	0.0073	--	0.0066	--	--	0.0017	0.0022	0.0012	--
Escudo periférico medio	14	0.1146	0.0066	0.2229	0.0039	--	--	--	0.0175	0.0127	0.0046	0.5078	--	0.0931	0.0048	--	0.0059	--	--	0.0025	0.0020	0.0011	--
Pata trasera	15	0.2074	0.0080	0.1660	0.0025	0.0022	--	--	0.0400	0.1049	0.0312	0.3671	--	0.0257	0.0017	0.0028	0.0309	--	--	--	0.0030	0.0067	--
Cervicales	16	0.2057	0.0082	0.1602	0.0022	0.0017	--	--	0.0305	0.0907	0.0281	0.4079	--	0.0241	0.0006	0.0017	0.0298	--	--	--	0.0033	0.0053	--
Craneo	17	0.1366	0.0088	0.2615	--	--	--	--	0.0089	0.0741	0.0257	0.2009	--	0.2366	0.0021	--	0.0448	--	--	--	0.0000	--	--
Escudo costal anterior	18	0.1375	0.0082	0.2502	--	--	--	--	0.0071	0.0653	0.0224	0.1564	--	0.3090	0.0030	0.0008	0.0384	--	--	--	0.0017	--	--
Escudo costal posterior	19	0.0536	0.0091	0.0795	0.0005	0.0010	--	--	0.0004	0.0056	0.0022	0.0108	--	0.8259	0.0057	--	0.0032	0.0026	--	--	--	--	--
Escudo periférico posterior	20	0.2847	0.0089	0.2129	--	--	--	--	0.1613	0.1114	0.0138	0.1191	--	0.0577	0.0031	--	0.0247	--	--	0.0009	--	0.0015	--
Cama fósil (línea de disolución)	21	0.0000	--	--	--	--	--	--	0.2057	0.1585	0.0170	0.4208	0.0143	0.1263	0.0013	--	0.0501	--	--	0.0013	0.0028	0.0020	--

Lámina 4.3.9.

Esquema de los puntos analizados por PIXE CT6510



► En la lámina 4.3.10 (pág. siguiente), obsérvese en el espectro PIXE el pico del Al, el cual está presente en las extremidades del animal con una mayor concentración (serie 15, 16, 17; pata, cráneo, cervicales). Mientras que el Uranio aparece usualmente en los escudos del caparazón y el Arsénico está presente en todos los puntos analizados.

► En la lámina 4.4.11 (pág. siguiente), se observa en la gráfica como aumenta la concentración de Mo, Cr y V, los cuales se comportan como indicadores de alteración diagenética. De la revisión hecha a los fósiles de reptiles del catálogo de Tlayúa, no se observa preservación de tejido blando (aunque usualmente presentan esqueletos bien articulados); en contraste, la concentración de Zn y Sr disminuye acorde al grado de alteración diagenética; y tal como se menciona anteriormente, el Zn y el Sr en tejido blando es usualmente mayor que en hueso. Por otra parte, la presencia de U detectada en fósiles de Tlayúa es indicativa de lodos de piso marino y reducción microbiana, la inmovilidad de U está controlada, directa e indirectamente, por actividad bacteriana (ver sección 4.5 Tafonomía molecular de tejidos no-mineralizados

Lámina 4.3.10. Espectro PIXE Muestra CT6510.

Análisis de elementos ligeros y traza en la serie 15 (metatarsos de la pata trasera)

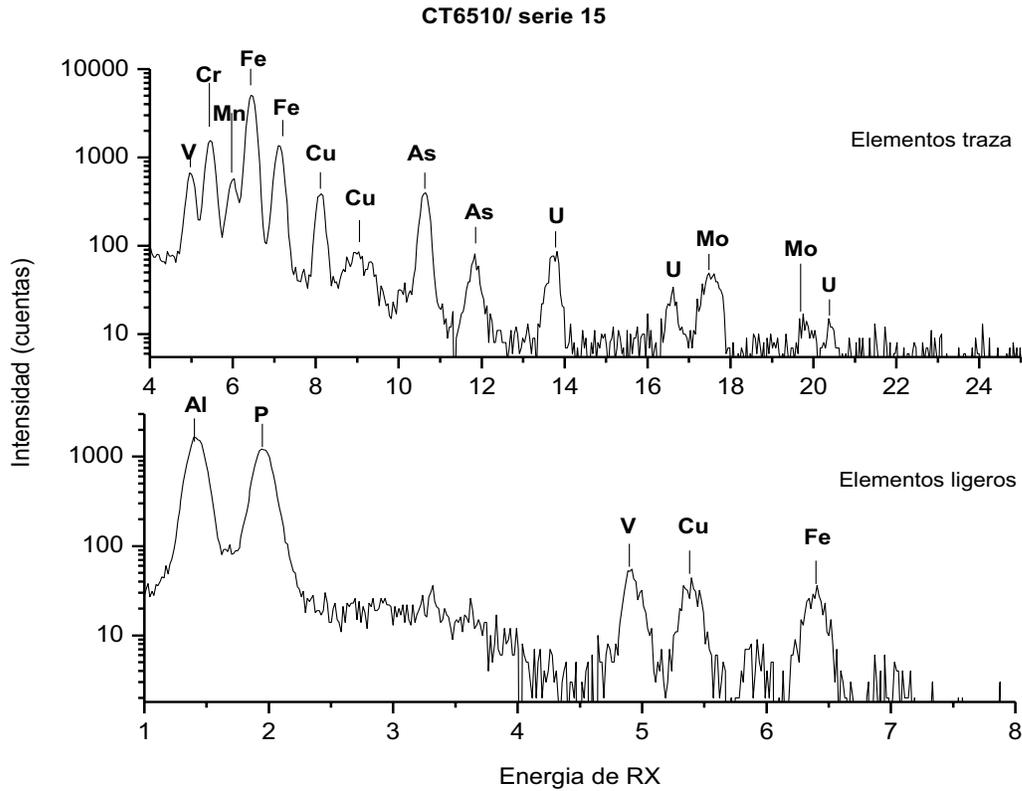


Lámina 4.3.11. Gráfica CT6510. PIXE

Análisis de elementos traza característicos en caparazón, extremidades y cama fósil.

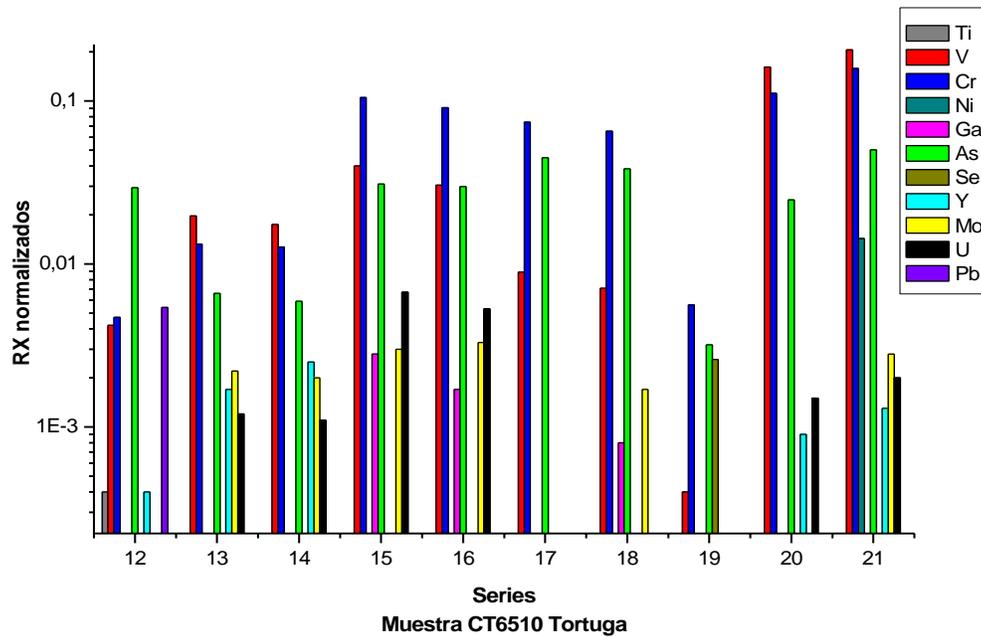


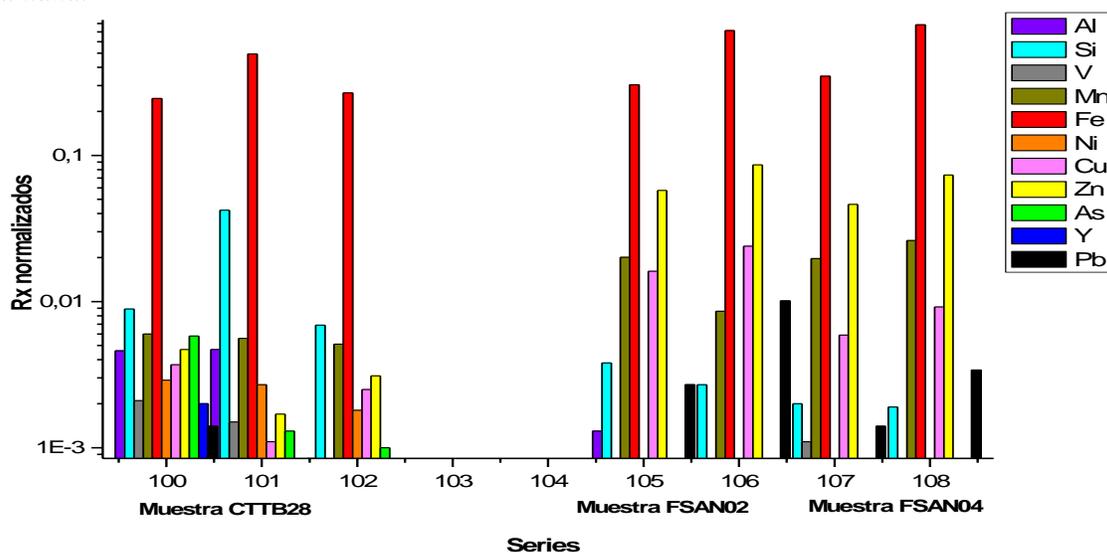
Tabla 4.3.6 Muestras de Tlayúa: CTTB28 Cangrejo (Decápoda); Muestra CTTB19 Huevo de pez (Teleostei); Muestras de Santa Ana: FSAN02 Ninfa (Artrópoda); FSAN04 Grillo (Artrópoda). Exoesqueletos.

Análisis multielemental sonda externa PIXE. RX normalizados

Muestras	Serie	Al	Si	P	S	K	Ca	Ti	V	Cr	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	As	Rb	Sr	Y	Zr	Pb
Referencia /Hueso	9			0.1575			0.4547					0.2837		0.0161	0.0792			0.0089			
Referencia/ Bufalo 1407	1	0.0193	0.1025	--	0.0024	0.0311	0.0506	0.0057	--	0.0039	0.0149	0.7459	--	0.0025	0.0136	--	0.0012	0.0010	--	0.0009	0.0018
Referencia/Montana 2711	2	0.0220	0.1270	--	--	0.0431	0.0599	0.0053	--	0.0032	0.0158	0.6791	--	0.0043	0.0148	--	0.0018	0.0029	--	0.0004	0.0183
Tlayúa CTTB28																					
Caparazón	100	0.0046	0.0089	0.0416	--	0.0000	0.6304	--	0.0021	--	0.0060	0.2453	0.0029	0.0037	0.0047	0.0058	--	0.0272	0.0020	--	0.0014
Cama fósil	101	0.0047	0.0422	0.0000	--	0.0151	0.4224	--	0.0015	--	0.0056	0.4942	0.0027	0.0011	0.0017	0.0013	--	0.0026	--	--	--
Quela	102	0.0006	0.0069	0.0116	--	--	0.6768	--	--	--	0.0051	0.2676	0.0018	0.0025	0.0031	0.0010	--	0.0088	--	--	--
Tlayúa CTT19																					
Cama fósil	103	--	0.0000	--	--	--	0.8101	--	--	--	0.0129	0.0909	0.0137	0.0086	0.0223	0.0009	--	0.0088	--	--	--
Corona	104	--	0.2263	--	--	--	0.3187	--	--	--	0.0154	0.3218	0.0031	0.0417	0.0457	--	--	0.0067	--	--	0.0024
Santa Ana FSAN02																					
Cama fósil	105	0.0013	0.0038	0.0048	0.0035	--	0.5674	--	0.0007	--	0.0201	0.3046	--	0.0161	0.0575	--	--	0.0116	--	--	0.0027
Exoesqueleto	106	0.0007	0.0027	0.0012	0.0048	--	0.1475	--	--	--	0.0086	0.7131	--	0.0239	0.0861	--	--	0.0013	--	--	0.0101
Santa Ana FSAN04																					
Cáma fósil	107	0.0006	0.0020	0.0040	0.0006	--	0.5504	--	0.0011	0.0015	0.0197	0.3482	--	0.0059	0.0462	--	--	0.0125	--	--	0.0014
Exoesqueleto	108	0.0002	0.0019	0.0012	--	--	0.1014	--	--	--	0.0261	0.7822	--	0.0092	0.0736	--	--	0.0010	--	--	0.0034

Lámina 4.3.12 Gráfica CTTB28; FSAN02 y FSAN04. PIXE. Exoesqueleto.

Análisis comparativo entre fósiles de invertebrados de dos localidades distintas: Tlayúa y Santana.



► Existe una concentración mayor de Pb para los fósiles de Santa Ana, el Cu, el Zn y el Mn se comportan de manera semejante; mientras que para el cangrejo de Tlayúa (exoesqueleto de silicio) se observa una mayor concentración de Ni y Al, como indicadores de alteración diagenética; adicionalmente se confirma el As, Y y V como marcadores geoquímicos de los procesos de fosilización (ver discusión en la sección 4.5 Tafonomía molecular de tejidos no-mineralizados).

Lamina 4.3.13 Muestra CTTB19. Huevo de pez indeterminado (Teleostei). Tejido Blando.

Microfotografía estereoscópica de una serie de exposiciones tomadas en el Laboratorio de Cine y Microfotografía de la Facultad de Ciencias, UNAM. Obsérvese una corona negra (materia orgánica) en el ápice del huevo, región donde se realizó análisis PIXE (ver serie 103 y 104), éste ejemplar forma parte un grupo de cinco huevos sobre un sustrato calcáreo micrítico proveniente de las zonas superiores (Z-9) de la cantera Tlayúa.

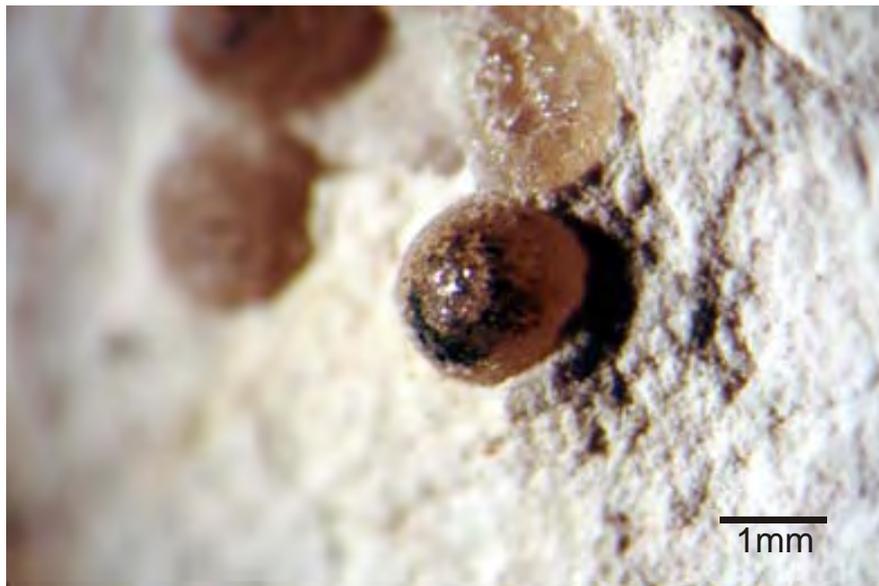


Tabla 4.3.7 Muestra CPAL4. Pycnodonte. Osamenta

Análisis multielemental sonda externa PIXE. RX normalizados.

Muestra CPAL4	Serie	Mg	Al	Si	P	S	K	Ca	Ti	V	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	Ga	As	Rb	Sr	Y
Cama Fósil	49	0.0121	0.0086	0.0704	--	--	0.0269	0.2096	--	0.0107	0.6229	--	0.0324	0.0022	--	0.0008	0.0029	0.0004		
Aleta caudal	50	--	--	0.0087	0.1572	0.0062	--	0.5647	--	0.0143	0.0545	--	0.0486	0.0095	--	--	--	0.1259	0.0104	
Craneo	51	0.0028	0.0021	0.0167	0.1416	0.0058	0.0031	0.5661	--	0.0217	0.0613	0.0023	0.0538	0.0146	--	--	--	0.1015	0.0068	
Craneo	52	--	0.0020	0.0067	0.1631	0.0060	0.0005	0.5723	--	0.0100	0.0252	0.0007	0.0501	0.0181	--	--	--	0.1392	0.0060	
Cama fósil	53	0.0114	0.0075	0.0558	0.0022	0.0003	0.0209	0.2388	--	0.0062	0.6259	--	0.0261	0.0024	--	--	0.0003	0.0021	--	

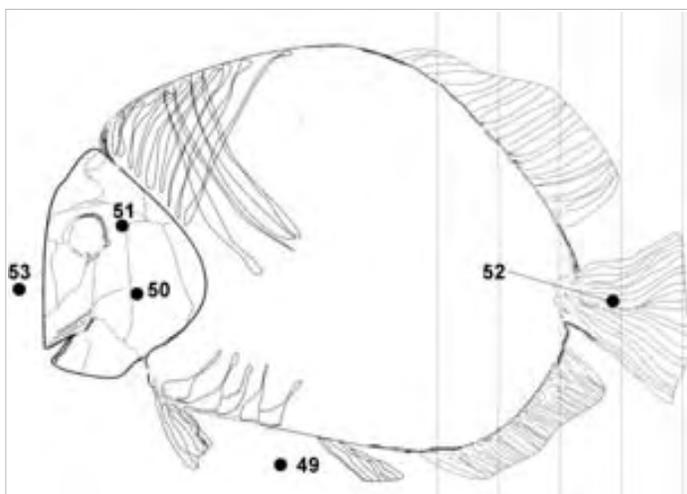


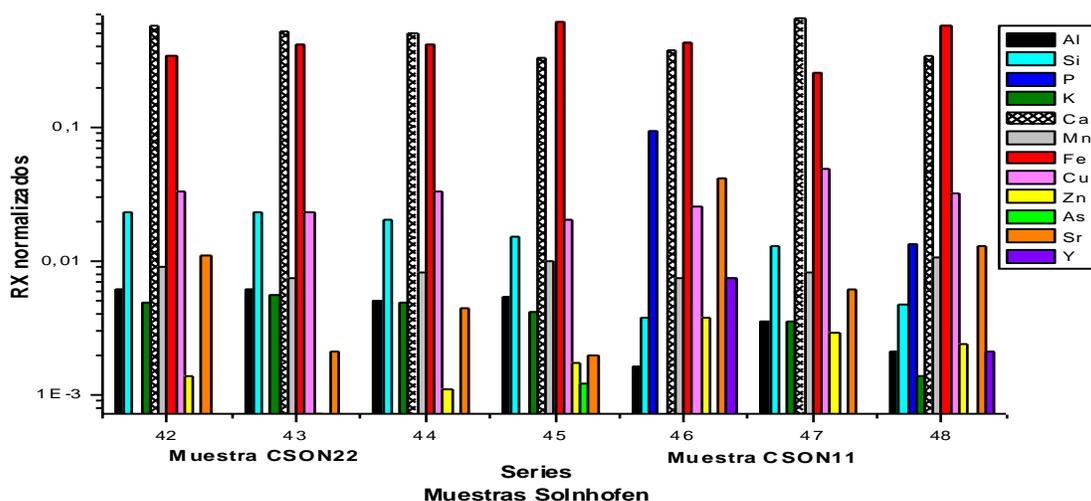
Lámina 4.3.14 Esquema de los puntos analizados por PIXE. CPAL4.

► *Análisis PIXE para una ejemplar de las localidades fosilíferas de la Región de Palenque, Chiapas (Paleoceno); la concentración de Al, Si, K, S y Mg en la cama fósil sugieren la composición del sustrato por aluminosilicatos potásicos y espatos magnésicos (dolomías) como materiales importantes en los estratos del afloramiento (Formación Tenejapa). Adicionalmente, la concentración de Y, Mn, Fe, Ni y Cu en la osamenta (serie 50,51, 52; aleta y cráneo) sugiere una alteración post-deposicional. Finalmente, la concentración elevada de Zn y Sr en el cráneo (serie 50 y 51) sugiere que estos elementos se están comportando como indicadores endógenos del hueso animal.*

Tabla 4.3.8 Muestra Solnhofen: CSON22 Amonite y CSON11 Ischyodus.
Análisis multielemental sonda externa PIXE. RX normalizados

Muestras Solnhofen	Serie	Al	Si	P	S	K	Ca	Ti	V	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	Ga	As	Rb	Sr	Y
CSON22 Amonite																			
Aptichi	42	0.0061	0.0232	--	--	0.0049	0.5705	--	--	0.0091	0.3412	--	0.0328	0.0014	--	--	--	0.0109	--
Impresión de concha	43	0.0062	0.0233	--	--	0.0055	0.5191	--	--	0.0075	0.4121	--	0.0235	0.0007	--	--	--	0.0021	--
Impresión de concha	44	0.0051	0.0204	--	--	0.0049	0.5047	--	--	0.0082	0.4185	--	0.0327	0.0011	--	--	--	0.0044	--
CSON11 Ischyodus																			
Cama fósil	45	0.0053	0.0151	--	--	0.0042	0.3313	--	--	0.0099	0.6084	--	0.0203	0.0017	--	0.0012	0.0007	0.0020	--
Craneo	46	0.0016	0.0038	0.0938	--	--	0.3771	--	--	0.0075	0.4316	--	0.0259	0.0038	--	0.0007	--	0.0421	0.0075
Cama fósil	47	0.0035	0.0128	--	--	0.0035	0.6602	--	--	0.0082	0.2545	--	0.0482	0.0029	--	--	--	0.0061	--
Cavidad ocular	48	0.0021	0.0047	0.0132	0.0012	0.0014	0.3397	--	--	0.0105	0.5778	--	0.0321	0.0024	--	--	--	0.0128	0.0021

Gráfica 4.3.6. Muestra Solnhofen: CSON22 y CSON11. PIXE. Concha y hueso.
Análisis comparativo entre un invertebrado con concha y un pez,



► *La concentración de P es característica para la osamenta del vertebrado fósil mientras que en el invertebrado está ausente (concha calcárea). Por otra parte, el Y, Mn, Fe, Cu y Si se comportan como indicadores tafonómicos, tanto endógenos al ambiente de depósito como marcadores de la alteración diagenética. Obsérvese la concentración del Sr y Zn que permanece constante, tanto en la cama fósil como en el ejemplar, a diferencia de los ejemplares de Tlayúa y Santana, pero semejante al ejemplar de Pycnodonte proveniente de Palenque.*

4.4. Difracción de Rayos-X (DRX)

Cama Fósil

Tabla 4.4.1. Análisis composicional de fases minerales por DRX.

Muestras CTBEDXIX Cama Fósil de *Belenostomus*.; CTBEDXVI Cama Fósil de *Ichthyodectiforme*; y CT5851 Cama Fósil de *Michin scernai*.

CTBEDXIX	CTBEDXVI	CT5851		
<i>Cama Fósil</i>	<i>Cama Fósil</i>	<i>Cama Fósil</i>		
Calcita	Calcita	Calcita	Autigénica	Origen mineral
Cuarzo	Cuarzo		Detrítico	
		Ankerita	Detrítico/geotermal	
Sulfato cálcico			Autigénico	
	Ortoclasa		Detrítico	
	Goethita		Autigénica	
	Hematita		Autigénica	

Tabla 4.4.2. Resultados DRX-Cuantitativo

Muestra CTBEDXVI, Cama Fósil de *Ichthyodectiforme*.

CTBEDXVI	Fase mineral	DRX Cuantitativo
<i>Cama Fósil</i>	<i>Origen</i>	<i>Wt % porcentaje en peso</i>
Hematita	Autigénica	1.86 +- 0.1
Goethita	Autigénica	1.10 +- 0.1
Cuarzo	Detrítico	41.50+- 1.4
Ortoclasa	Detrítico	10.57+- 0.2
Calcita	Autigénica	44.97+- 1.3
		100.00

► La cama fósil se comporta como un material heterogéneo, y dada su característica laminar y comprimida, puede variar significativamente a cada mínimo espesor. Los minerales se depositan de una manera diferencial interactuando con la materia orgánica, en el depósito de Tlayúa, los minerales detríticos alternan con los minerales autigénicos (cuyo origen es la disolución química del material litológico que formaba la cuenca) y con otros de posible origen geotermal, todos estos elementos formaban una cadena de eventos sedimentarios (tanto espacial como temporalmente) que favorecerían la fosilización. Es decir, no ocurría un evento catastrófico, como un episodio de abrupción o enterramiento rápido que conducía a una fosilización inmediata, sino más bien, una sucesión dinámica de pequeños eventos sedimentarios y una actividad microbiana significativa en un ambiente físicamente perturbado y biológicamente subdesarrollado, lo que conducía a la preservación excepcional.

Tejido Blando

Tabla 4.4.3. Análisis composicional de fases minerales por DRX.

Muestra CTTB20 Tejido Blando *Michin scernai*; Muestra CT4163 Tejido Blando *Ellimmichtyforme* .; Muestra CTTD18 Tracto Digestivo *Pachirhyzodontiforme*.

CTTB20	CT4163.	CTTD18		
<i>Tejido Blando</i>	<i>Tejido Blando</i>	<i>Tracto digestivo</i>	Autigénica	<i>Origen mineral</i>
	FAP	FAP	Autigénica	
Calcita	Calcita	Calcita	Autigénica	
CARFAP	CARFAP		Detrítico	
Cuarzo	Cuarzo		Detrítico	
			Autigénica	
		Carbonatohidroxilapatita	Autigénica	

Tabla 4.4.4. Resultados DRX-Cuantitativo

Muestra CT4163, Tejido Blando *Ellimmichtyforme*.

CT4163	Fase Mineral	Cuantitativo
<i>Cama Fósil</i>	<i>Origen</i>	<i>Wt % porcentaje en peso</i>
CARFAP	Autigénica	61.26 ±2.0
Cuarzo	Detrítico	1.09 ±0.2
Calcita	Autigénica	35.67 ±0.5
FAP	Autigénica	1.98 ±1.5
		100.00

► La CARFAP (Carbonatofluorapatita) y la Fluorapatita (FAP) son los minerales autigénicos fundamentales que favorecieron los procesos de preservación en la biota de Tlayúa. Pero la concentración de calcita autigénica siempre tiene valores constantes, lo que sin duda debió actuar igualmente en los procesos de fosilización excepcional.

Lámina 4.4.1. Difractograma Muestra CT4163. DRX-IFUNAM

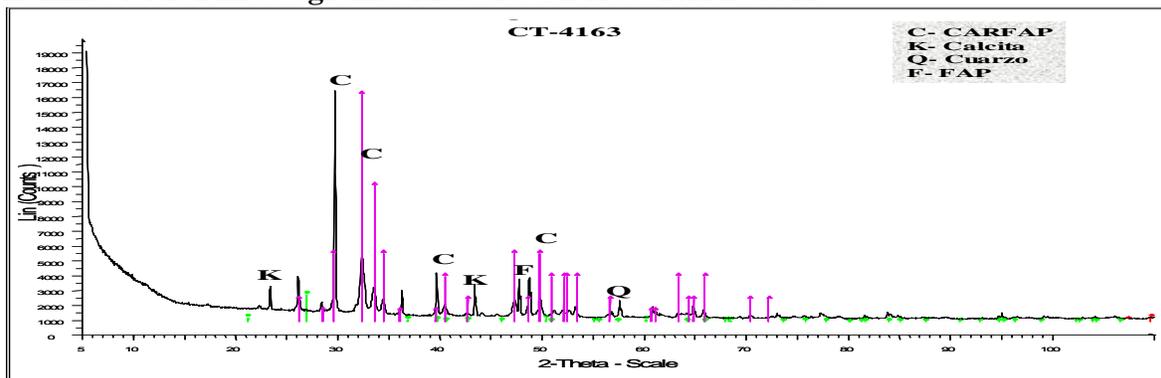


Lámina 4.4.2. Difractograma Muestra CT5. DRX-IFUNAM.

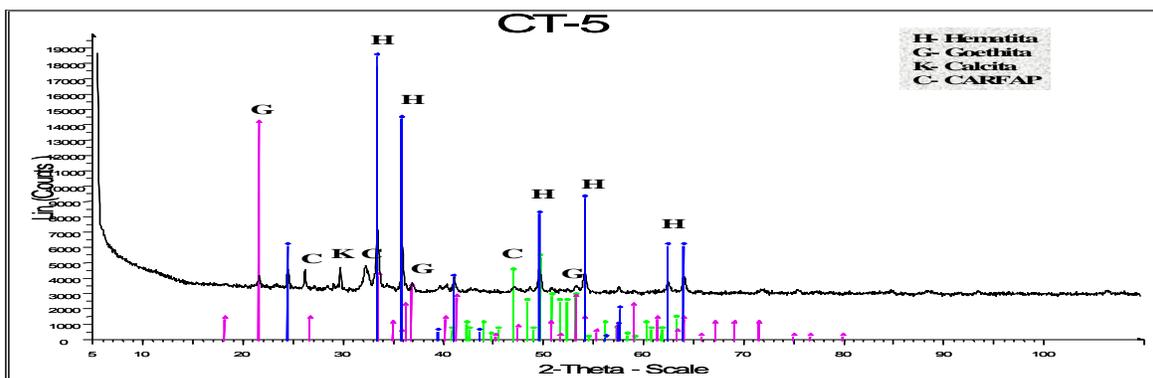
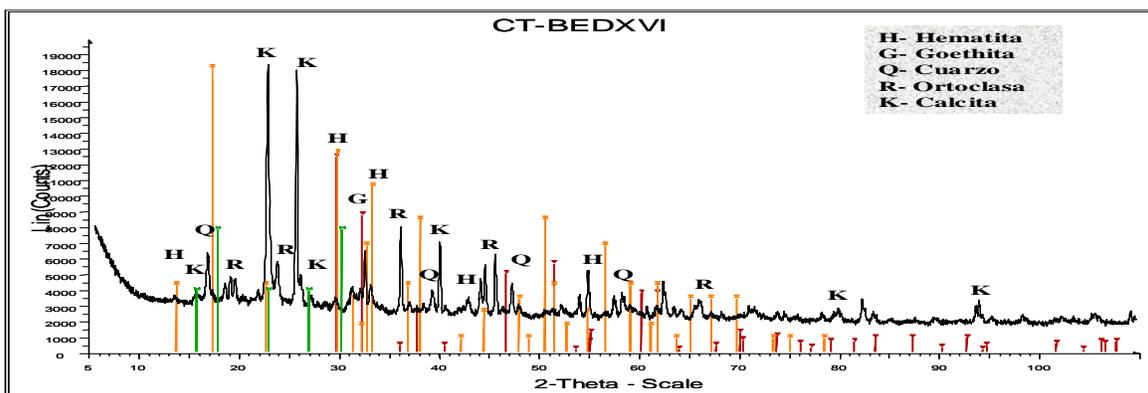


Lámina 4.4.3. Difractograma Muestra BEDXVI. DRX-IFUNAM



Otros Tejidos

Tabla 4.4.5 Análisis composicional de fases minerales por DRX

Muestras CTPF12 *Pellet fecal*; Muestras CT-5 Pigmento Sanguíneo de *Lepidotes*; y CTANKI Tejido Óseo de *Ankilosfenodon sp.*

CTTB12	CT-5	CTANKI		
<i>Pellet Fecal</i>	<i>Pigmento Sanguíneo</i>	<i>Tejido Óseo</i>		
	Hematita		Autigénica	Origen mineral
	Goethita		Autigénica	
FAP		FAP	Autigénica	
Calcita	Calcita		Autigénica	
	CARFAP		Autigénica	
Cuarzo		Cuarzo	Detrítico	
		Carbonatohidroxilapatita	Autigénica	
Óxido de Itrio			Detrítico	

Tabla 4.4.6. Resultados DRX-cuantitativo
Muestra CT-5 , Pigmento Sanguíneo de *Lepidotes*.

CT-5	Fase Mineral	Cuantitativo
<i>Cama Fósil</i>	<i>Origen</i>	<i>Wt % porcentaje en peso</i>
Hematita	Autigénica	36.03 ±0.8
Goethita	Autigénica	8.80 ±0.6
Calcita	Autigénica	7.57 ±0.5
CARFAP	Autigénica	47.60 ±1.5
		100.00

► *La Hematita ocurre en los ambientes sedimentarios como una capa fina de color rojo intenso, ¿qué fase mineral podría esperarse cuando se conserva pigmento sanguíneo? ; si las moléculas lábiles que componen el tejido sanguíneo se pierden rápidamente durante la degradación orgánica, el Fe contenido en éste debe ser capturado por los microorganismos descomponedores y reaccionar además con las fases minerales presentes, es probable que a través del enterramiento y la alteración diagenética no se pueda reconocer su origen más que en el patrón circulatorio conservado en el organismo, para los fósiles de Tlayúa, algunos ejemplares bien preservados de peces Clupeiformes, Picnodontes y Lepidotes, conservan esta característica.*

Arcilla Estratiforme

Tabla 4.4.7. Análisis composicional de fases minerales por DFX.

Muestras CTH3 Arcilla Estratiforme Zona 26, CTARC Arcilla Estratiforme Zona 28; y CTSDEXT Arcilla Estratiforme Zona 9.

CTH3	CTARC	CTSD-EXT		
<i>Arcilla estratiforme Z26</i>	<i>Arcilla estratiforme Z28</i>	<i>Arcilla estratiforme Z9</i>		
Montmorillonita	Montmorillonita		Autigénica	<i>Origen mineral</i>
Calcita	Calcita	Calcita	Autigénica	
Cuarzo	Cuarzo	Cuarzo	Detrítico	
Birnesita		Birnesita	Autigénica	
	Goethita		Autigénica	
	Kaolinita		Detrítico	
		Talco	Geotermal	
		Dolomita Ferromagnesiana	Detrítico	

Lámina 4.4.4. Muestra CTH3. DRX - IFUNAM

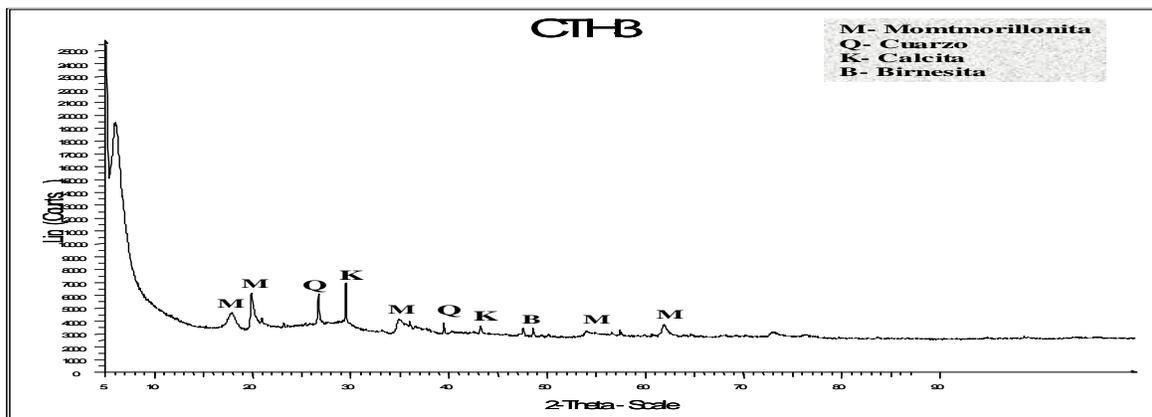


Tabla 4.4.8. Resultados DRX-Cuantitativo
Muestra CTH3 Arcilla Estratiforme Zona 26.

CTH3	Fase Mineral	Cuantitativo
<i>Arcilla estratiforme Z26</i>	<i>Origen</i>	<i>Wt % porcentaje en peso</i>
Montmorillonita	Autigénica	60.40 ±2.2
Cuarzo	Detrítico	10.49 ±3.3
Calcita	Autigénica	5.61 ±0.5
Birnesita	Autigénica	3.50 ±1.5
		100.00

► En el afloramiento de Tlayúa, éste tipo de arcillas ocre-rojizas ocurren en depósitos estratiformes alternando las calizas laminares y están compuestas por una asociación de Óxidos de Fe (Ej. Goethita, Hematita) y Óxidos de Mn (Ej. Montmorillonita, Birnesita), lo que sugiere un origen marino somero y un depósito transgresivo cíclico. Estas facies oxidadas se forman en un medio costero y contienen pinolitos y oolitos de Goethita, Hematita y Óxidos de Manganeso primario (Melgarejo & Alfonso, 2003).

4.5. Tafonomía molecular de tejidos no-mineralizados

- **Biom mineralización fósil: apatitas biológicas HAP, OCP, FAP y CARFAP**

La preservación fósil es un evento raro, donde un organismo cualquiera tiene posibilidades reducidas de quedar fosilizado. Algunos organismos, no obstante, tienen mayor éxito en el registro fósil dada su biología, tipo de muerte y el ambiente de depósito donde ocurrió su enterramiento. El potencial de preservación de estructuras blandas y tejidos de origen no-mineralizado en los animales, comparativamente será todavía menor. Y mucho de lo que se considera importante acerca de la biología de un animal se encuentra en los tejidos blandos o no-mineralizados: arterias, órganos, músculo, piel. Estas características, sin embargo, suelen ser desconocidas en el estado fósil debido principalmente a que estos tejidos están compuestos por moléculas lábiles o de origen volátil: proteínas, azúcares, ácidos grasos de cadena corta y ácidos nucleicos.

La preservación fósil es inicialmente selectiva, y se altera por el tipo de muerte (enfermedad, depredación, senilidad, accidente), por factores ambientales y por la tasa de descomposición (ver Allison y Briggs, 1991; Allison, 2003).

La preservación fósil excepcional se convierte así en una vía tafonómica que conserva partes blandas y tejidos no-mineralizados, esto significa que entremos en contacto con biomoléculas auténticas de la biomasa ancestral o sus fragmentos alterados; que conozcamos la mineralogía original del depósito y otros rasgos que generalmente se pierden durante la degradación orgánica, la disolución química y la transferencia diagenética. Una de estas vías de fosilización espectacular es la preservación de partes blandas y tejidos no mineralizados por acción de minerales autigénicos del grupo de los fosfatos (Briggs, 2003a; Lucas & Prévot, 1991)

► Existe una variedad de minerales polimorfos del fosfato de calcio, su importancia biológica es notable porque es el mayor componente inorgánico en los tejidos duros de vertebrados, formando hueso y dientes. Las fases minerales especialmente involucradas son dos polimorfos de apatitas biológicas: el *Fosfato Octacálcico* **OCP** ($\text{Ca}_8\text{H}_2(\text{PO}_4)_6 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$) y la *Hidroxiapatita* **HAP** ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$). Aunque la morfogénesis y la

transformación de estos minerales permanece no resuelta, se sugiere que la OCP, termodinámicamente menos estable, es la fase precursora de la HAP (Grossl *et al.*, 1992). En ambientes sedimentarios, por otra parte, la HAP, llega a traen presencia de fluorina a una fase todavía más estable conocida como la *Flouroapatita* **FAP** ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6\text{F}_2$). Las condiciones ambientales más estudiadas que están directamente implicadas en esta transformación son el pH, la temperatura, la saturación del medio, la tasa de depósito y la naturaleza de la comunidad microbiana presente (Hafez *et al.*, 2006; Liu et al, 1997). Adicionalmente, como resultado de los análisis de la presente investigación, se sugiere que la presencia de elementos minerales particulares y la actividad microbiana pueden favorecer la precipitación y transformación mineral de las apatitas biológicas a especies minerales termodinámicamente todavía más estables que favorecen la preservación fósil. Podemos hablar así de bioapatitas fósiles tal como la Carbonatofluorapatita **CARFAP** ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_5\text{CO}_3(\text{OH})\text{F}$), por ejemplo, ésta en condiciones marinas es un mineral autigénico de fosfato más estable que la HAP o la OCP, y durante los procesos diagenéticos es menos soluble.

► A partir de un análisis a la macrofauna fósiles de Tlayúa, los peces son los únicos organismos que reportan remantes de tejidos blandos: músculo, pigmento sanguíneo, adipocito, melanóforos (cromatóforos más melanina). Además de impresiones y moldes de partes blandas: tracto digestivo y tracto reproductor.

► Ni los reptiles ni los invertebrados muestran esa cualidad de preservación, si bien estos ejemplares de la macrofauna se encuentran perfectamente articulados, y a menudo los huesos en los reptiles, aunque alterados estructuralmente, se muestran muy recristalizados y resistentes, lo que sugiere que ocurre por un aumento en la concentración de apatitas biológicas, la *Fluorapatita* (FAP) y la *Carbonatofluorapatita* CARFAP (ver Cap. 3, análisis de DRX). Por otra parte, biometales como el arsénico, el vanadio, el manganeso y el hierro (ver Cap. 3, análisis PIXE), durante la presión de condensación litológica, pueden estar sellando la porosidad natural del hueso e interaccionando químicamente con las moléculas constituyentes del hueso (la OCP y la HAP), sustituyendo su extremo hidratado (OH) y transformándola así en una molécula más grande y termodinámicamente más estable (ver Hafez *et al.*, 2006). Esta alteración estructural no afecta la morfología de los esqueletos, por el contrario, los preserva fosilizándolos.

► **¿Cómo afecta los tejidos la presencia de minerales autigénicos durante la descomposición orgánica?**

La descomposición orgánica es ubicua. Para los animales, la tasa de degradación difiere de acuerdo a su propia biología, al ambiente microbiano descomponedor y al gradiente químico del depósito. El patrón de descomposición de los tejidos blandos ocurre además de manera jerárquica: tracto intestinal, estómago, hígado, cerebro, bazo, se destruyen primero. Pulmones, corazón, riñones, vejiga, testículos, útero y ovarios, desaparecen después (ver Allison, 1991 y 2003).

La hidrólisis es el primer paso en la descomposición orgánica: afecta directamente a los ácidos nucleicos, proteínas y carbohidratos. Los subproductos liberados de los tejidos hidrolizados tienden a ser muy reactivos, favorecen la adhesión microbiana y tienden a metabolizarse o a reaccionar entre sí, interactuando con los minerales del sedimento para formar polímeros heterogéneos complejos (Eglinton, 1983). Donde los metabolitos son rápidamente degradados y reciclados, mientras que los biopolímeros complejos, como ácidos grasos de cadena larga, son más resistentes y no sufren modificaciones importantes post-mortem (Summons, 1993). La labilidad de los ácidos nucleicos, carbohidratos y proteínas hidrosolubles dentro de la célula hace que tengan un menor potencial de preservación. Sin embargo, se reporta para ciertas biomoléculas (como las aminas y proteínas integrales) una tendencia a estabilizarse cuando se concentran o entran en contacto con superficies minerales (Logan *et al.*, 1991). Otro tanto ocurre con los lípidos de membrana tanto para células procariontas como eucariotas. En estudios comparativos, proteínas hidrosolubles y carbohidratos son degradados más rápidamente que moléculas refractarias como los lípidos animales o ceras vegetales complejas como la lignina. Pero los monómeros de aminas y proteínas integrales son sorprendentemente estables ante la presencia de filosilicatos debido a las reacciones de condensación en la litósfera (ver Logan *et al.*, 1991; Summons *et al.*, 1996)

Otro mecanismo alternativo es que ocurre una absorción de estas moléculas orgánicas polares por sustratos inorgánicos. Para las aminas, por ejemplo, se ha demostrado que son absorbidas por calcita, cuarzo y arcillas. (Logan *et al.*, 1991)

► Para el depósito de Tlayúa, el sustrato de las fases interlaminares donde ocurren los fósiles típicamente aplanados, representa una cama fósil con un enriquecimiento mineral de fosfatos del tipo FAP y CARFAP, espatos de aragonita y calcita, cuarzo, arsenatos, talco, óxidos ferrosos (Goethita y Hematita), trazas de tierras raras (REE) como Itrio, Rubidio, Germanio y Uranio, feldespatos potásicos de grano fino del tipo

de ceniza volcánica, filosilicatos detríticos de roca madre, y abundantes minerales de arcillas marinas como Birnesita y Montmorellita (óxidos de manganeso), que interactuaron con la materia orgánica estabilizándola y/o transformándola molecularmente sin alterar su estructura original. Pudiéndose encontrar desde patrones micromorfológicos: Fibras musculares, núcleos de éstas fibras, lamelas branquiales, células bacterianas, células fungoides) hasta tejidos: Músculo, cromatóforos, tracto digestivo y reproductor, pellets fecales, escamas, hueso, dientes.

► ***¿Cómo actúan las bioapatitas FAP y CARFAP en la preservación fósil de tejido blando?***

La FAP y La CARFAP compuestas mayoritariamente por moléculas de fosfato de calcio, y cuyo origen puede ocurrir tanto por la vía inorgánica como por el propio metabolismo biomineralizante microbiano, tienen un efecto sobre el tejido blando animal durante la descomposición, retrasando su hidrólisis al formar una superficie impermeable que evita la suspensión de proteínas, inhibiendo de esta manera la adhesión microbiana inicial (Kleiss, 1993). Una de las miofibrinas que componen las fibras musculares, la miosina, es alterada por la acción de los fosfatos cálcicos de las bioapatitas fósiles, ésta proteína integral se dilata cubriendo las distancias interfibrilares del músculo, lo que ayuda a detener la deshidratación superficial del tejido. Manteniendo así el pH de las proteínas y reprimiendo la acción oxidativa de los lípidos estructurales (Leman, 1993). De este modo, la FAP y la CARFAP mantienen la integridad del tejido blando durante más tiempo aún después de iniciados los procesos de descomposición y enterramiento.

Por otra parte, dentro de este microambiente químico, debe existir una baja concentración de sales sódicas y espatos magnésicos, dado que la ocurrencia de una saturación salina en la interfase agua-sedimento, donde interactúan las bioapatitas, produce un efecto inverso (Lucas & Prévot, 1991). Es decir, la hipersalinidad, que satura el medio, actúa diluyendo los fosfatos de la FAP y la CARFAP, aumenta la presión osmótica sobre las células del tejido, y reacciona fuertemente con el medio provocando la disolución química. Si bien estas reacciones pueden no afectar el hueso, si aceleran la pérdida directa de tejido blando lábil, inhibiendo la preservación (Allison & Briggs, 1991).

De modo similar, un aumento de la concentración de magnesio (fases dolomíticas), inhibe la precipitación de los fosfatos (Lucas and Prévot, 1991). En contraste, la presencia de Fluorina (un componente básico en ambientes marinos) interactúa

molecularmente con los fosfatos en la formación de las bioapatitas FAP Y CARFAP (Liu *et al.*, 1997; Lucas & Prévot, 1991)

De manera adicional, la precipitación de radicales libres de bicarbonato, ocurriendo desde la columna de agua en mares carbonatados someros, interactúa formando cadenas mayores de fosfatos, los cuales aumentarán su influencia como inhibidores del ataque microbiano y la formación de minerales autigénicos (ver Ruttenberg, 2003; Skinner, 2005)

El fósforo contenido en la FAP y la CARFAP, bajo ciertas condiciones fisico-químicas, tiende a la biomineralización, esto a través del aumento de temperatura durante la consolidación sedimentaria, donde se reduce su solubilidad en los sustratos alcalinos (Ej. sedimentos carbonatados), lo que tiene un efecto de oscurecer el tejido, activando la cristalización y favoreciendo un remplazamiento mineral casi por completo, conservado así la estructura histológica original del organismo (ver Liu *et al.*, 1997; Lucas & Prévot, 1991).

► ***¿Cuál es la naturaleza de las apatitas biogénicas?***

El origen de los fosfatos de las FAP y las CARFAP en el depósito de Tlayúa, implica casi la misma dificultad que para cualquier otro depósito tanto de tipo fósil como reciente. La problemática de la precipitación del fosfato en cuerpos de agua que cubren un rango de ambientes óxicos a anóxicos, persiste (ver Hafez *et al.*, 2006; Skinner & Jähren, 2003).

En términos generales, se considera que la precipitación de fosfatos se realiza principalmente en presencia de oxígeno, y es producto del decaimiento de la materia orgánica (Lucas & Prévot, 1991; Durante la descomposición orgánica se libera amoníaco, dióxido de carbono, metano y fosfato (ver Sanderman & Amudson, 2003). La precipitación de fosfatos a lo largo de la columna de agua tendrá un valor doble: incorporando fósforo libre a la base de la cadena trófica (microbios y fitoplancton). Y en la formación de minerales autigénicos como las bioapatitas sedimentarias (Hafez *et al.*, 2006; Ruttenberg, 2003). La problemática consiste en dilucidar claramente la vía de precipitación de la bioapatita como resultado de la acumulación del fosfato en condiciones de oxígeno disponible. Estas condiciones se presentan únicamente en los estratos superiores de la columna de agua, y el mecanismo de cómo se acumula ahí suficiente fosfato, no está claro. El punto es que el refluo del fosfato parece ocurrir por arriba de la interfase agua-sedimento, con más oxígeno disponible, o en ambientes pelágicos con tasas de sedimentación episódicas. Pero en las zonas más oxigenadas de

la columna de agua existe una mayor tasa de recambio lo que provoca que el fósforo libre se disipe y nunca llegue al sustrato. Y en los ambientes pelágicos, existe menos materia orgánica disponible que esté incorporando fósforo al medio (Lucas & Prévot, 1991; Skinner & Jähren, 2003).

Por otra parte, se considera que cantidades importantes de fósforo inorgánico disuelto, proveniente de zonas más profundas y frías, y cuyo origen son rocas sedimentarias llamadas fosforitas (> 20 % de P₂O₅), está siendo incorporado al sedimento de cuencas costeras por la vía de corrientes de surgencia (Skinner & Jähren, 2003)

Sin embargo, la liberación excesiva de fosfatos provoca eutricación de los cuerpos de agua, esto se reporta únicamente para ambientes lacustres y palustres, mientras que para ambientes marinos el exceso de nitratos es el agente principal (no el fosfato), el que provoca la eutricación (ver Joye & Lee, 2004). En los primeros trabajos de tafonomía de tejidos blandos, ambientes con condiciones extremas favorecían la fosilización, por ejemplo, se consideraba inicialmente que una clase de eutricación (anoxia y sedimentos turbios), era el origen de la preservación (Allison, 1991). De manera semejante, se establecía preliminarmente que superficies minerales homogéneas aislaban el organismo durante el enterramiento acelerando la fosilización (ver Martill, 1989). Sin embargo, trabajos recientes acerca del gradiente químico que forma minerales autigénicos en ambientes naturales y controlados (Lucas & Prévot, 1991; Ruttemberg, 2003), nos sugiere ambientes de depósito bajo condiciones intermedias; mientras que estudios sobre los procesos de biomineralización (Hafez *et al.*, 2006; Kirschvink & Hagadorn, 2000; Lucas & Prévot, 1991), nos sugiere que la interacción del materia orgánica con las superficies minerales es compleja y ocurre en microambientes heterogéneos.

La composición elemental de los tejidos blandos (en invertebrados, vertebrados y bacterias) está siempre enriquecida con fosfatos, implicados en el almacenaje de energía y en el metabolismo. Son los tejidos blandos reservorios naturales de fosfato, siendo el anión intracelular más abundante (Lucas ad Prévot, 1991; Leman, 1993)

En el sedimento, durante la muerte celular la materia orgánica es rápidamente degradada por autólisis y por ataque microbiano. Mediante la hidrólisis y la transformación enzimática de la propia célula y por la liberación de fosfatasas en la digestión microbiana, el fósforo es liberado a la solución acuosa presente entre los poros del sedimento (Sanderman & Amudson, 2003).

Los esqueletos de vertebrados son particularmente abundantes en fósforo orgánico, los estudios de Lucas & Prévot, 1991, sugieren que la disolución de los esqueletos de peces está entre las mayores fuentes de fósforo biogénico en sedimentos marinos, pero la acumulación de fósforo en cantidades significativas requiere condiciones específicas (potencial Redox, pH, temperatura y la naturaleza de la comunidad microbiana que dirige tal precipitación). Por lo tanto, siguiendo un modelo para cuencas carbonatadas, las condiciones ambientales de concentración de oxígeno extremas, no favorecen la preservación fósil por fosfato. Es decir, en ambientes bien oxigenados, los organismos que desarrollan conchas calcáreas tienden a predominar, y los sedimentos calizos o carbonatados se sobresaturan, entonces, la precipitación de fosfatos es mínima y se disipa en la superficie de la columna, siendo capturado casi en su totalidad por el fitoplancton (ver Lucas & Prévot, 1991). Por el contrario, si el ambiente es anóxico, la distribución de organismos endocalcáreos es restringida y el ambiente es dominado biológicamente por matas algales y organismos de cuerpo blando, entonces, se depositan horizontes estratiformes de grano fino y oscuro que incorporan sedimento y materia orgánica amorfa, sin que el fosfato logre liberarse (Joye & Lee, 2004; Lucas and Prévot, 1991). Pero en un ambiente de depósito intermedio, donde las condiciones de oxígeno disponible, el origen de la materia orgánica y la geoquímica sedimentaria regulada por los microbios estén en un sistema abierto, la formación de apatitas sedimentarias es predecible (Lucas and Prévot, 1991; Meldahl, 2003).

De acuerdo al planteamiento anterior, asumiendo un modelo dinámico, este sistema de condiciones intermedias es:

Un ambiente somero que permite la proliferación de biopelículas microbianas, que está biológicamente poco desarrollado pero aporta suficiente materia orgánica al sedimento (pellet fecales, regurgitaciones, tejido embrionario, cadáveres), que presenta además concentraciones de oxígeno limitadas (sin llegar a ser un ambiente anóxico), y donde la precipitación de carbonato de calcio se mantiene estable, entonces, la degradación bacteriana de la materia orgánica libera fósforo como ácido fosfórico, lo cual además promueve la disolución de los carbonatos cálcicos, ocurriendo así una precipitación abundante de bioapatitas sedimentarias (Lucas and Prévot, 1991; Ruttemberg, 2003; Skinner & Jähren, 2003).

Para efectos de la preservación fósil, éste es un escenario ambiental viable, donde los tejidos orgánicos son parcial o completamente remplazados por las apatitas biogénicas. Y donde las moléculas de los esqueletos (HAP), son transformados en FAP y

CARFAP (reacción con fluorina), más estables en ambientes marinos y que soportan mejor la alteración diagenética (Denys, 2003).

Durante el enterramiento, y aún después de la cesación de la actividad biológica (*llamada catagénesis*), la formación de las bioapatitas sedimentarias pudo completarse incorporando otros elementos solubles del sustrato, tal como los aniones de Arsénico, Vanadio; Hierro, Manganeso; en la formación de fosfatos con mayor peso molecular. De igual manera, la formación de bioapatitas sedimentarias puede estar influenciada por la transformación diagenética temprana de las calizas, donde el fosfato incorporado (P₂O₅) sustituye al anión carbonato (CO₂), menos estable y que tiende a perderse a través del tiempo geológico (Skinner & Jahren, 2003).

► En resumen, se sabe que la precipitación de fosfatos aumenta en cuencas marinas someras, y esto ocurre usualmente en un rango ambiental óxico a subóxico, es producto principalmente del decaimiento de la materia orgánica y si bien el origen de su acumulación no está resuelto, se puede establecer en términos generales un modelo correcto que predice su precipitación en ambientes naturales, mediada por bacterias biomineralizantes, por corrientes de surgencia que depositan fósforo libre y por acción diagenética. Adicionalmente, en cuencas marinas someras el crecimiento de biopelículas microbianas se acelera, sellando la materia orgánica y evitando su pérdida por depredación, carroñaje o retrabajo (Dunn *et al.*, 1997).

► En general, como resultado de este trabajo, se observa que los tejidos blandos de los peces interactúan de manera favorable con superficies minerales alcalinas (carbonatos y fosfatos), retrasando su hidrólisis y restringiendo la descomposición. Por otra parte, existe una preservación diferencial aún en un mismo ejemplar, debido a los propios controles de la biomoléculas y las fases cristalinas de los minerales. Las bioapatitas pueden reemplazar completamente un tejido o célula conservando la morfología original. Pero de igual modo, pueden interactuar con la materia orgánica formando precipitados biominerales que mantienen patrones morfológicos reconocibles, por ejemplo, estructuras adiposas en las articulaciones, los pigmentos de melanina en los cromatóforos y el sistema sanguíneo de los peces.

Por otra parte, otros minerales no fosfatados ni carbonatados pueden acumularse con un patrón característico, dependiendo de la morfología del organismo y su reacción con el carbón orgánico que compone las estructuras morfológicas de éste, y adicionalmente, por la captura microbiana que usa iones minerales como donadores de electrones en su respiración y crecimiento (ver Briggs, 2003a).

► El potencial de preservación para los peces de Tlayúa incluye los contrastes en su morfología y el tipo de muerte que experimentó (accidental, depredación, enfermedad o senilidad). Por ejemplo, en los ejemplares de la especie *Michin scernai* (CT729 y CT5266), se observan evidencias de un enterramiento temprano y accidental (Abrupción): Tracto digestivo colapsado (ahogamiento) y restos orgánicos digeridos de peces y artrópodos en su interior, ocurrencia de un biopolímero heterogéneo (materia orgánica mezclada diagenéticamente con superficies minerales), y pigmento sanguíneo focalizado. De acuerdo a Gonzalez-Rodríguez, 1996; Maisey, 1994; Wilby & Martill, 1992; si la muerte coincide en un periodo corto después de la ingesta, es posible identificar el contenido del tracto digestivo. El metabolismo de los peces es más lento que en mamíferos, por ejemplo, su tasa de digestión abarca un rango de una a cuarenta y dos horas. Y el proceso de descomposición en la mayoría de los peces ocurre de manera fermentativa (metanogénesis), una ruta metabólica de baja energía. Sumado a que cualquier cadáver sumergido en un cuerpo de agua retrasa su descomposición por efecto de la dilatación de los tejidos y por las fases gaseosas que produce. De tal manera que la identificación positiva de restos preservados de la presa en el sistema digestivo del depredador, está correlacionada con la tasa de digestión, la morfología del depredador y el tipo de muerte. Donde el microambiente químico dentro del sistema digestivo es regulado por los ácidos orgánicos y la comunidad microbiana. La preservación por **fosfatización** del contenido estomacal entonces estaría restringida por acción de los ácidos orgánicos, ya que éstos promueven la disolución química de los fosfatos al interrumpir sus fases cristalinas (Kleiss, 1993). Es decir, la preservación de contenidos estomacales en los peces no ocurre por acción inmediata de los fosfatos, los que se ven inhibidos inicialmente por los ácidos orgánicos en un sistema cerrado como el tracto digestivo. Lo que sugiere una ruta de preservación alternativa: señales de asfixia por tracto digestivo colapsado (el sedimento entra abruptamente al interior del organismo y la digestión es interrumpida), patrones de pigmento sanguíneo acumulado en la parte media proximal del fósil (corazón y agallas), restos articulados (a excepción de la presa en el tracto digestivo) y preservación de tejido blando solo en el depredador. Esto sugiere una muerte por ahogamiento y un enterramiento temprano. Para Allison y Briggs, 1991, la muerte por asfixia o envenenamiento en cuerpos de agua puede ser relativamente común dados los fuertes límites de la picnoclina (oxígeno, temperatura, salinidad). De acuerdo al planteamiento anterior, las evidencias en los ejemplares de la especie *Michin scernai* (CT CT729 y CT5266) sugieren una muerte por asfixia. Y

esto pudo ocurrir de dos maneras, una, como respuesta a cambios drásticos en un cuerpo de agua estratificado, en el cual interactúa el pez, donde el oxígeno disponible decae, y la salinidad y la temperatura pueden variar dramáticamente. Por otra parte, la entrada de sustrato al organismo (interrupción de la digestión) sugiere que la asfixia pudo ocurrir igualmente por efecto de microturbiditas que enterraron parcialmente al animal de manera accidental.

Las condiciones ambientales de depósito, sin embargo, fueron las mismas para todos los organismos: apatitas biogénicas precipitando, un microambiente subóxico, una plataforma microbiana sellando la materia orgánica y una diagénesis temprana que promovía un inmediato remplazamiento mineral, generaron en los ejemplares de la especie *Michin scernai* (CT CT729 y CT5266) una preservación tridimensional de partes blandas con muchos detalles internos.

► Para el grupo de los clupeiformes (abundantes ejemplares juveniles) (Ej. CT4844, CT5813, CTTB2828) se observan evidencias de preservación del sistema sanguíneo. Un análisis mayor a los patrones de acumulación del pigmento sanguíneo en el cuerpo de los clupeiformes, revela que está significativamente focalizado en la región media (detrás de la cabeza) y en la parte abdominal. Lo que es coincidente con un patrón de asfixia para cadáveres de vertebrados, donde la circulación sanguínea nunca es distribuida hacia la cabeza y las extremidades, acumulándose en la parte media (corazón y pulmones u órganos de intercambio gaseoso). Los ejemplares juveniles están más expuestos a los cambios drásticos de la picnoclina y el efecto de microturbiditas.

Sin embargo, la alteración diagenética pudo también provocar esta acumulación atípica, las células sanguíneas más lábiles se perdieron, y el pigmento sanguíneo (oxianiones de Fe) reaccionó entre sí quedando como un rastro único dentro de las estructuras internas del fósil.

► En el tejido muscular las proteínas miofibrilares constituidas por péptidos lábiles y ácidos grasos de cadena larga, tienden a desnaturalizarse rápidamente luego de ocurrida la muerte en un ambiente anaerobio. Pero la tasa de descomposición de un cadáver de cualquier organismo se desacelera si éste es sumergido en un cuerpo de agua y prevalecen condiciones cambiantes de disponibilidad de oxígeno (Allison, 1991b). Dado el nicho que ocupa, el potencial de preservación de un pez parece estar favorecido por controles taxonómicos. El registro fósil de los peces abarca grandes periodos del tiempo geológico, fósiles de peces bien preservados se encuentren en un

rango amplio de sedimentos y niveles estratigráficos: calizas, arcillas, fosforitas, silicatos (ver Maisey, 1994; Martill, 1990).

► La materia orgánica depositada en sistemas biológicos subdesarrollados (ambiente perturbado, diversidad pobre y crecimiento episódico) y sometidas a un estrés ambiental, son una fuente importante del registro fósil.

► La hipersalinidad no es un factor que favorezca la preservación, por el contrario, eventualmente promueve la disolución química inhibiendo la mineralización.

► La condición anóxica del ambiente de depósito no es determinante *per se* del potencial de preservación. Y solo tiene implicaciones directas con la preservación retardada de biomoléculas refractarias.

► De tal manera que, en las Konservat-Lagerstätten, las rutas que sigue la descomposición y el propio mecanismo de preservación, se convierten en indicadores significativos del ambiente de depósito original.

► Para la cantera de Tlayúa, la preservación atípica por fosfatos, dada la dinámica biológica y geoquímica de la formación de bioapatitas sedimentarias, sugiere que se depositó en un modelo intermedio:

Una cuenca marina somera en la plataforma carbonatada continental, permanentemente estratificada en un rango óxico a subóxico (sin llegar a ser un medio anóxico), biológicamente subdesarrollada (pobre diversidad y crecimiento poblacional episódico), con una comunidad bacteriana dominante regulando la geoquímica de la columna de agua, con un microambiente en la interfase agua-sedimento generado por respiración reductora (reducción de óxidos de manganeso, de hierro y metanogénesis), donde los fosfatos actuaban a dos pasos: Retrasando la hidrólisis y favoreciendo la permineralización de los tejidos, y finalmente, con una alteración diagenética temprana de los carbonatos que aumentaban la concentración de apatitas sedimentarias y la formación de calcita autigénica (ver Lucas and Prévot, 1991 ; Canfield *et al.*, 1993)

► Finalmente, para que existan en el medio contenidos altos de fosfatos, no basta con que ocurran mecanismos por los cuales se precipite, sino que además el fosfato liberado tiene que permanecer en el sistema, es decir, no tiene que ser transportado ni transferido a otro medio, ni tampoco se han de producir procesos de dilución por mezcla. Este es uno más de los factores claves a considerar para entender la existencia de cuerpos de agua enriquecidas con apatitas sedimentarias.

- **Bacterias fósiles**

La preservación de tejidos blandos proporciona un caso especial de fosilización bacteriana en el depósito de Tlayúa.

Las bacterias son las formas de vida más antiguas, son ubicuas y son los organismos más exitosos en la evolución de las biotas. En la búsqueda de evidencias de vida ancestral, se han reportado bacterias fósiles en una variedad de sedimentos Precámbricos, desde nódulos calcáreos en cuencas someras, hasta depósitos de fosforitas y en oozes silicios de océanos profundos (ver Nisbet & Flower, 2003; Westall *et al.*, 2003). Pero son escasos los reportes de bacterias durante el Fanerozoico, debido según Liebig (2003), más bien a una falta de interés científico de la paleontología tradicional. Los avances recientes en Geobiología, sin embargo, enfocan estudios multidisciplinarios en la biología de los microorganismos y su interrelación con la litósfera (Summons, 1993; Toporski *et al.*, 2002, Westall *et al.*, 2003) Las bacterias fósiles en depósitos del Fanerozoico ocurren generalmente por litificación. Donde su contenido orgánico ha sido remplazado por minerales autigénicos: Apatita, pirita, calcita, siderita y silicatos (Liebig, 2003; Westall *et al.*, 2003). La célula bacteriana fósil puede ser identificada por criterios que incluyen su morfología (dos formas elementales: coccoide y baciliforme), su talla (usualmente entre 0.5µm a 2µm), asociación celular (colonias celulares, filamentos, división celular, etc.), su fijación al sustrato (exopolímero EPS), sus estructuras internas, su asociación con otros tejidos y con otros microorganismos (hongos, microalgas, amibas). En ambientes naturales las bacterias no se presentan como células aisladas, se encuentran asociadas entre sí y con la superficie que les rodea, formando complejas organizaciones adaptativas donde crecen como parte de una comunidad sésil rodeada por una matriz de polímeros extracelulares (EPS), referida en la literatura como una biopelícula o biofilm (Jefferson, 2004; Westall *et al.*, 2003). De esta manera, las bacterias fósiles pueden ser identificadas por su asociación celular, y de una manera inequívoca, por las biopelículas que generan (Toporski *et al.*, 2002)

Los mecanismos de litificación microbiana permanecen aún incomprendidos, depende de controles taxonómicos: al grupo o cepa a la que pertenece. Y en un mayor sentido, a la clase de pared celular y al tipo de respiración (Konhauser *et al.*, 2008). Al ocurrir la muerte de la bacteria, la célula entra inmediatamente en un proceso destructivo de autólisis, sin embargo, parece ser que el metabolismo microbiano no se

detiene completamente o al menos retrasa su desaparición. Algunas bacterias siguen capturando iones metálicos aún después de ocurrida la muerte celular (Arp *et al.*, 2001; Dupraz & Visccher, 2005) La complejidad estructural de la organización bacteriana, por otra parte, le ofrece la ventaja adaptativa de seguir usando el propio metabolismo de la biopelícula (Jefferson, 2004).

Casi todos los grupos bacterianos (*Proteobacterias magnetotacticas*, *Pseudoalteromonas*, *Clostridium*, *Pseudomonas*, *Staphylococcus*, *Bacteroides*, *Micoplasmas*, etc.) y la mayoría de los microorganismos (*Fungi*), son capaces de mediar en la biomineralización (Kirvinks *et al.*, 2008; Konhauser *et al.*, 2008) Por ejemplo, a un después de muerta, la célula de *Escherichia coli* libera enzimas que cristalizan los fosfatos induciendo microprecipitación de bioapatitas (Lucas & Prevot, 1991). De este modo, la célula bacteriana es así preservada por su propios metabolitos mineralizantes. En contraste, la bacteria *Providencia rettgeri*, durante su vida celular libera un tipo semejante de enzimas, induciendo la biomineralización de fosfatos y carbonatos (Konhauser *et al.*, 2008). De acuerdo a los estudios en microscopia TEM y de tafonomía experimental hechos por Liebig (2003); Westall *et al.* (2000); Toporski *et al.* (2002); el primer paso de la litificación bacteriana es acumular iones metálicos intra y extracelularmente. Dentro del citoplasma bacteriano no es posible reconocer organelos preservados por carecer éstos de membrana, pero es posible establecer varias clases de formación mineral:

- i.- **Vaciados** (cast): citoplasma litificado
- ii.- **Costras** (crust): pared celular litificada
- iii.- **Moldes** (moulds): impresión sobre un precipitado mineral
- iv.- **Vaciado y Costra**: citoplasma + pared celular litificada
- v.- **Molde y Vaciado**: citoplasma impreso en un precipitado mineral

► Los microorganismos fósiles encontrados entre los remanentes de tejido blando del depósito de Tlayúa (coccoides, baciliformes y hongos) (ver *Resultados sección 4.1*) tienen una formación mineral del tipo *Vaciado y Costra*. Adicionalmente, se observa claramente la morfología celular permineralizada por bioapatitas autigénicas. La medición química multielemental con Microsonda EDS, muestra la evidencia del alto contenido de fosfatos.

De acuerdo a los análisis de microscopía SEM y tafonomía experimental de Allison & Briggs, 1991; Briggs *et al.*, 2005; Lucas & Prévot, 1991; la cualidad de la preservación por fosfatos dependerá de la presencia de las bacterias en la formación de

las bioapatitas sedimentarias, que pueden precipitar aceleradamente como agregados cristalinos diminutos preservando estructuras celulares a detalle. Se reconocen tres patrones de textura distintos:

i.- Microbiano: Biopelículas bacterianas cubren el tejido y sirven de moldes, costras y vaciados, produciendo un tipo de permineralización cuya fidelidad dependerá del tamaño de la célula microbiana (generalmente entre 0.5 μm a 2 μm).

ii.- Sustrato: Cristalitos amorfos (en el orden de <30nm) precipitan directamente sobre el tejido, preservando con una mayor fidelidad la micromorfología celular.

iii. Intermediada: bioapatitas permineralizan el tejido y existe retención de impresiones microbianas.

En la propuesta de texturas sedimentarias hecha por Briggs (2005); se considera que estos tres patrones texturales de fosfatización pueden ocurrir en la misma Konservat-Lagerstätte, e incluso en el mismo organismo preservado, lo cual dependerá en cierto grado de controles taxonómicos (diferentes patrones para artrópodos que para peces, por ejemplo) y de la capacidad del ataque microbiano durante la descomposición.

► Para el depósito de Tlayúa, los análisis de microscopía SEM, microsonda EDS, Fluorescencia visible inducida por radiación UV y Microfotografía estereoscópica (*ver Resultados, sección 4.1 y 4.2*), ubican estos tres patrones de estructura ocurriendo aún en el mismo ejemplar. La actividad degradadora microbiana (moldes) se puede reconocer incluso en hueso y asociado a microesférulas del sustrato carbonatado.

► En las bacterias y hongos fosilizados de Tlayúa, se reconoce una textura de cristalitos diminutos conservando su morfología y la de las biopelículas. Son evidencias de la descomposición y de la propia biología de los organismos preservados. Por ejemplo, las bacterias entéricas asociadas al tracto digestivo (*Escherichia-like*) (*ver Resultados, sección 4.1, muestra CT701a y CT701b*), y el hongo acuático *Oomiceto* (*ver sección 4.3, muestra CTTB19*), el cual pertenece a un grupo endoparásito de peces.

- **Biomarcador: bacterias como indicador tafonómico**

La geoquímica orgánica en depósitos fósiles se ha concentrado en analizar componentes orgánicos solubles derivados de biomoléculas de distinto origen, estos productos son conocidos en la literatura como **biomarcadores**. Se usan biomarcadores como evidencias endógenas de la materia orgánica, o como modificaciones

estructurales de biomoléculas específicas ocasionadas durante la diagénesis (Brocks *et al.*, 1999; Derenne *et al.*, 2008). En fósiles de plantas, las investigaciones con biomarcadores apuntan a encontrar diagnósticos químicos de interés taxonómico y para identificar modificaciones diagenéticas (ver van Bergen, 2003). Para el caso de animales, los estudios en hueso, diente, concha, cutículas y tejidos blandos, sirven para entender a distintos niveles, el metabolismo, las relaciones filogenéticas y los procesos tafonómicos implicados (ver Briggs, 1997). El hallazgo de fósiles microbianos y su eventual uso como biomarcadores del ambiente de depósito es reducido, dado el propio evento de fósilización que restringe la evidencia bioquímica y la imposibilidad de caracterizar comunidades microbianas solo por su morfología. El uso de cepas bacterianas como biomarcadores solo es posible en ambientes recientes, mediante reglas básicas de la microbiología: aislando la cepa bacteriana en cultivos y caracterizándolas (ver Gadd, 2008). Sin embargo, de acuerdo a los trabajos de Brock *et al.* (1999), Dunn (1997); Gall (2003), Seilacher (1985), Westall & Walsh (2003); se reconoce el papel de indicador tafonómico de la presencia bacteriana:

i.- Sella la materia orgánica y protege el sedimento de la bioturbación (***bacterial sealing***)

ii.- Crea microambientes biogeoquímicos que favorecen la biomineralización, donde huesos, tejidos blandos y la propia célula microbiana, son preservados.

► La preservación inusual de tejidos blandos en el depósito de Tlayúa fue mediada por bacterias, que promovieron una mineralización rápida y ésta ocurrió tempranamente (la alteración diagenética debió aparecer a las pocas horas de ocurrido el enterramiento), estabilizando así la materia orgánica antes de la consolidación sedimentaria de la roca.

► La evidencia más directa de la descomposición orgánica es la propia preservación microbiana, pero su morfología ofrece información limitada de la comunidad descomponedora o del ambiente de depósito. Sin embargo, estudios en proceso que correlacionan la ecología microbiana con el ambiente geoquímico del depósito, generan evidencias que soportan escenarios paleambientales viables (ver Westall *et al.*, 2000 y 2003). A partir de estos trabajos, correlacionando biogeoquímica, morfología y tafonomía de tejidos, para los microbios fósiles de Tlayúa, se plantea ubicarles es grupos microbianos particulares, tales como bacterias entéricas (ubicadas en tracto digestivo), y bacterias del grupo de *Geobacter* (degradadoras de carbón orgánico y reductoras de uranio y óxidos de Fe y Mn).

Adicionalmente, futuros análisis de la composición química de la comunidad microbiana preservada por microsonda (Ej. μ -Flourescencia, μ -PIXE, μ -DFX-Sincrotón) permitirán ampliar el uso de fingerprints microbianos fósiles como indicadores diagnósticos más finos del ambiente de depósito o del comportamiento de la materia orgánica con superficies minerales diversas (ver Zhongning, 1995).

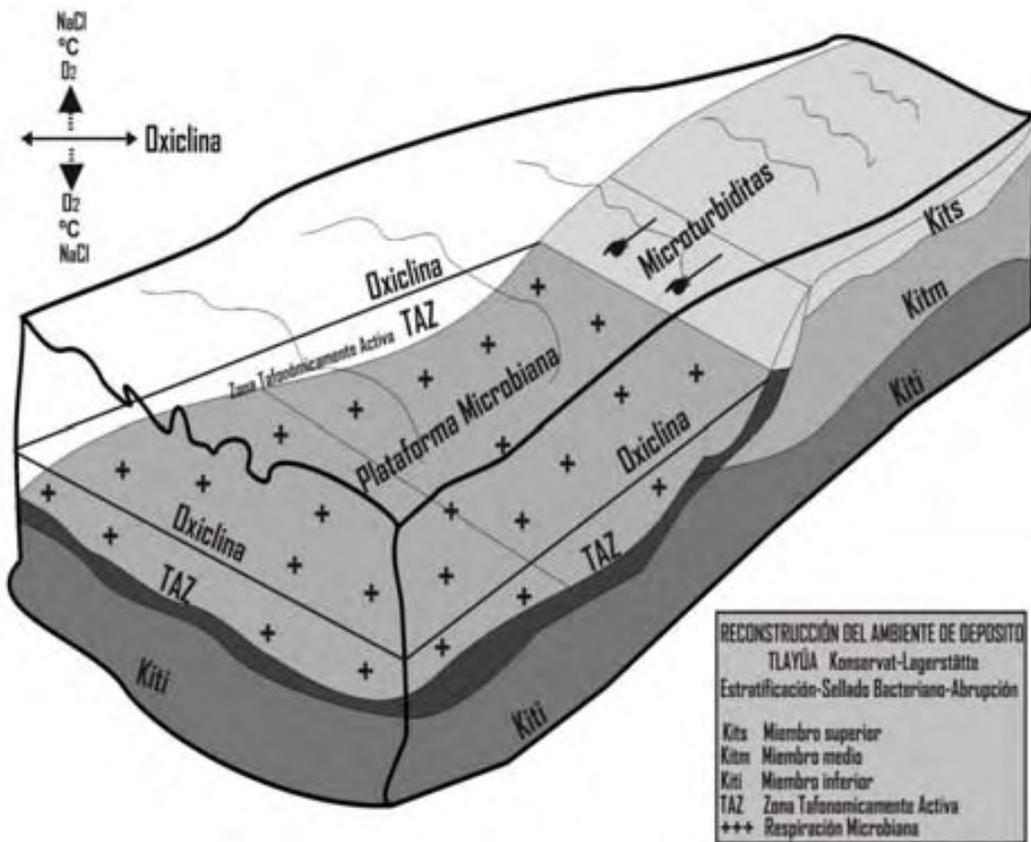
► En los primeros trabajos sobre tafonomía de tejidos blandos, se consideraba la anoxia como el evento central que inhibía la degradación microbiana, pero como resultado de la presente investigación y utilizando la presencia de las propias bacterias fosilizadas, y encontrando una degradación diferencial entre taxas y ejemplares, se sugiere que para el depósito de Tlayúa, *no ocurrió* una inhibición de la descomposición orgánica por anoxia. Vista como una condición especial, la anoxia solo afecta la tasa de degradación de biomoléculas refractarias, donde ésta será retrasada dependiendo del oxígeno disuelto en el medio. Estudios recientes de tafonomía experimental muestran que puede no haber diferencias en la eficiencia degradativa sobre tejido blando entre descomposición microbiana aerobia o anaerobia (ver Allison, 1991; Raff *et al.*, 2008). Es decir, la descomposición microbiana anaerobia es tanto o más eficiente que la vía aerobia.

► Puede existir un riesgo de contaminación desconocido al existir microbios autolitificantes recientes que se depositan en el fósil, aunque cepas ambientales de este tipo han sido descritas solo para ambientes extremos (Ej. Extremófilas en turberas hidrotermales marinas). Puede haber igualmente contaminación visual originada por la deshidratación y exposición al vacío del Microscopio SEM, donde microesférulas minerales adquieran morfologías pseudo-orgánicas.

► La plataforma microbiana ubicada en un intervalo tidal-subtidal (ver Fig. 4.5.1, página siguiente), representa un espacio ecológico bien definido donde bacterias, hongos y protozoos se distribuyen sobre el piso (sésiles) y a lo largo de la columna de agua (planctónicas); y por extensión, es en la llamada Zona Tafonómicamente Activa (TAZ) (conocida por la geoquímica orgánica como la interfase agua-sedimento), donde se forma un microambiente químico regulado por las bacterias, en el cual ocurre el enterramiento, la descomposición orgánica y la diagénesis temprana; las reacciones biogeoquímicas y de condensación litológica iniciales que aquí suceden, son cruciales para determinar el tipo y calidad de preservación fósil (ver sección 4.6. Geobiología de Lagerstätten). Para la paleocuenca de Tlayúa, la TAZ es la zona de encuentro entre la columna de agua y el sedimento, puede abarcar un espesor de centímetros hasta metros,

y representa la zona donde se depositan los cadáveres y los productos de la alimentación, defecación y reproducción de la macrofauna, es un ambiente regulado por microbios.

Lámina 4.5.1. Reconstrucción del ambiente de depósito de Tlayúa, la plataforma microbiana y la Zona Tafonómicamente Activa.



- **Fingerprints fósiles**

Una combinación de degradación orgánica restringida y una transformación geoquímica de la biomolécula endógena, puede conducir a la preservación de tejido blando como si ocurriera una condensación de materia orgánica insoluble que resiste la alteración diagenética. Y cuando esta clase de preservación ocurre, los análisis de la

química elemental de los fósiles y las superficies minerales asociadas revelan los caminos que siguió la materia orgánica desde su descomposición y hasta su eventual incorporación litológica (ver Gupta *et al.*, 2007; Logan & Summons, 2003; Orr *et al.*, 1998). De acuerdo al trabajo de Allison, 2003; Dittrich & Luttge, 2008; Sanderman & Amudson, 2003; las reacciones de respiración microbianas involucradas en la degradación de la materia orgánica, dejan un número de fases reactivas que se asimilan con los precipitados minerales, generando huellas químicas (*fingerprints*) características de un ambiente particular.

Dado el carácter analítico y tafonómico de la presente investigación, nos restringiremos a discutir solo un número inicial de *fingerprints* que pueden funcionar como indicadores de la fosilización y del ambiente de depósito. Correlacionando el fingerprint fósil a un evento tafonómico particular.

- ***Arsénico- contenido de materia orgánica fósil***
- ***Manganeso- lodos de piso marino en las interfases laminares fosilíferas***
- ***Uranio-respiración microbiana en la descomposición***
- ***Vanadio***

1. Arsénico - Contenido de materia orgánica fósil

El Arsénico (As) tiene una amplia distribución en ambientes naturales: está en rocas, suelos, cuerpos de agua, atmósfera, y en formas solubles no tóxicas formando azúcares complejos de plantas, animales y microorganismos. Su presencia y dinámica en ambientes de depósito está controlada por una combinación de procesos de meteorización, vulcanismo, hidrotermalismo y actividad biológica. De acuerdo a los trabajos de Anawar *et al.*, 2003; Boyle *et al.*, 1973; Canet *et al.*, 2008; De Vitre *et al.*, 1991; Hasegawa *et al.*, 1999; Smedley *et al.*, 2002; El As se comporta como la mayoría de los elementos traza, que son fuertemente adsorbidos por suelos y sedimentos, pudiendo tener un origen primario al depositarse por vía meteórica (lluvia y detritos). Por otra parte, usualmente se encuentra asociado en otras fases minerales (arsenito, arsenato), siendo absorbido en múltiples materiales endógenos del ambiente de depósito, tales como oxihidróxidos de hierro (Goethita, Hematita), óxidos de manganeso (Montmorillonita, Birnesita), otras arcillas (aluminosilicatos) y materia orgánica. Además se encuentra directamente relacionado con acuíferos subterráneos y

procesos hidrotermales. El aumento de la concentración de As depende de su entrada al sistema (meteorismo, hidrotermalismo, vulcanismo, materia orgánica y diagénesis), de las condiciones Redox y la actividad biológica. Por ejemplo, en ambientes naturales las especies solubles de As aumentan como productos de metilación catalizada por metabolismo microbiano. En cuencas estratificadas, la concentración del As está ligado a los estratos inferiores con ambiente reductor y presencia de materia orgánica (ver Goldberg & Glaubig, 1988; Hasegawa *et al.*, 1999).

Uno de los mecanismos de movilización del As ocurre cuando se libera en condiciones alcalinas, existiendo así una correlación de As y el pH (Anawar *et al.*, 2003). Adicionalmente, el proceso de liberación de As en éstas condiciones se acompaña por aniones o cationes de Vanadio (V), Fósforo (P), Uranio (U) y Molibdeno (Mo). La correlación entre aguas carbonatadas y liberación de As, no está todavía clara. Sin embargo, el As tiende a formar sales duras con cationes de calcio (Bernal & Railsback, 2008). Por otra parte, usualmente se observa en cuencas ricas en As, concentraciones importantes de materia orgánica disuelta, como ácidos húmicos y kerógeno. Sin embargo, la correlación de carbón orgánico disuelto y aumento del As en el depósito, no ha sido resuelto. Adicionalmente, en ambientes actuales perturbados, con vegetación pobre y aridez creciente, se encuentran cuencas alcalinas con concentraciones elevadas de As, Selenio (Se), Uranio (U), Boro (B), Fósforo (P), Molibdeno (Mo), Cloro (Cl) y Carbón orgánico, dado que existen condiciones Redox cambiantes (reductoras a oxidantes) por procesos evaporíticos

► Para Tlayúa, el aumento de As en el depósito fósil puede tener un origen autóctono primario, en relación directa con su depósito por estar contenido en minerales endógenos (Montmorillonita, Birnesita, Goethita, Hematita) y en materia orgánica degradada. Además, el origen del As en un ambiente óxido-reductor con materia orgánica presente, se correlaciona directamente con la estratificación de la cuenca y su nivel de alcalinidad. Es decir, al no estar asociado directamente a un aporte geotermal o a un depósito mineral (Ej. Arsenopirita), es posible que su origen se debiera a que estaba contenido en los materiales que formaban la cuenca y a la propia dinámica estratificante del cuerpo de agua (óxidina y pH) (ver Boyle, 1973).

► El aumento de As en un depósito de Tlayúa tiene una correlación causal con carbón orgánico disuelto. Pudiéndose correlacionar positivamente la concentración de As con el contenido de Hierro (Fe), Manganeseo (Mn) y Aluminio (Al) en las superficies

minerales de grano fino del sedimento, y en contraste, en las superficies de grano grueso existe una correlación positiva entre aumento de As y materia orgánica.

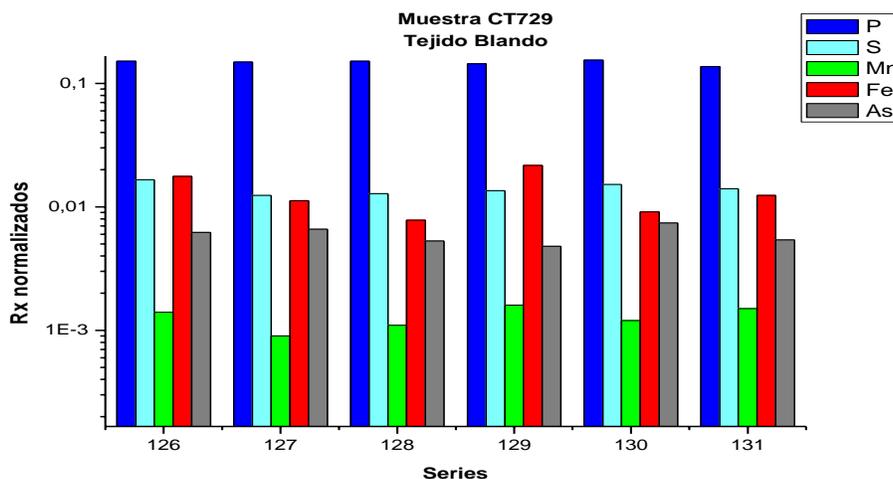
► Finalmente, si el As se comporta como los elementos traza, y estos tienden a aumentar su concentración en depósitos fósiles (Tlayúa), la concentración del As se eleva por la actividad diagenética. Durante la diagénesis temprana, donde se forma un microambiente reductor en presencia del agua del poro sedimentario y la tasa de enterramiento aumenta, la presencia de materia orgánica libera As por respiración microbiana. De igual manera, aumenta la concentración de As por la reducción de óxidos de Fe y Mn presentes en el sedimento (De Vitre, 1991).

► El As parece tener una implicación tafonómica importante durante la diagénesis, al ser un competidor natural con otros aniones metaloides como el Flúor (F) y el Fósforo (P) (Bernal & Railsback., 2008; Hasegawa, 1999), ocurrirá así, un remplazamiento por los sitios ocupados por el F y el P en las moléculas de FAP y CARFAP que estabilizan los fósiles.

► Los factores extrínsecos que median la fosilización están controlados por el ambiente de depósito. Pero de igual manera, existen factores intrínsecos que aumentan el potencial de preservación, y están regulados por la biología del organismo (naturaleza de los tejidos, contenido de biomoléculas y controles taxonómicos). Para el depósito de Tlayúa, existe un aumento significativo en la concentración de arsénico incorporado en el fósil. En ambientes marinos, organismos como los peces y los invertebrados incorporan arsénico soluble en azúcares complejos, llamadas arsenobetaínas (los peces capturan este arsénico libre en el medio (en ambientes marinos se encuentra en concentraciones mayores que en ambientes terrestres), y que junto con los invertebrados marinos (Ej. *Decápoda*) son capaces de tolerar en altas concentraciones y metabolizar con fines energéticos, aunque la importancia biológica del arsénico aún permanece desconocida, su distribución en ambientes naturales y en el sistema de los organismos, es constante (Anawar *et al.*, 2003). Pero la frecuente presencia de arsénico en tejido blando y esqueleto de vertebrados e invertebrados de Tlayúa, sumado a que su concentración puede aumentar igualmente por efecto diagenético y dada la alta solubilidad de este elemento que puede interaccionar activamente con los tejidos blandos y las moléculas de FAP y CARFAP, (Lucas y Prévot, 1991), sugiere un efecto favorable en la preservación.

Lámina 4.5. 2. Gráfica PIXE. Muestra CT729 *Michin scernai*.

Análisis para fingerprints fósiles en regiones de tejido blando preservado: abdomen, cintura pélvica, agalla.



► En la gráfica anterior se observa una relación de hasta 10 órdenes de magnitud entre la mayor concentración de Fe y la menor concentración de Mn, el aumento y la presencia insidiosa de ambos elementos esta correlacionada con la fosilización excepcional en el depósito de Tlayúa, una forma oxidada del Fe y el Mn compone las finas capas arcillosas de las interfases laminares fosilíferas. Obsérvese el comportamiento del As en relación con la ocurrencia del P, componente de las apatitas biológicas que favorecieron la preservación, la presencia del As es constante y su concentración corresponde proporcionalmente a la mitad del P para cada serie analizada ver tabla 4.3.4, PIXE).

2. Manganeso -Lodos de piso marino en las interfases laminares fosilíferas.

El Manganeso (Mn) y el Hierro (Fe) forman los óxidos más abundantes en los ambientes del planeta y funcionan entre los mayores aceptores de electrones durante la respiración microbiana. La importancia de las bacterias en el ciclo del Mn y el Fe tiene implicaciones en la formación de suelos, transformación de minerales sedimentarios, geoquímica del agua, aporte en el metabolismo y la nutrición de los organismos (Ej. Fotosíntesis), a través de un amplio rango de condiciones ambientales: pH, temperatura, salinidad y oxígeno disponible. De acuerdo a los trabajos de; Rabouille *et al.*, 1991; Canfield *et al.*, 1993; Belzile *et al.* 1989; Sanderman & Amundson, 2004; las bacterias coordinan la reducción de Mn o Fe con la degradación

de compuestos orgánicos en ambos ambientes (aerobio o anaerobio), compitiendo con la reducción abiótica que opera en condiciones ácidas. Por lo tanto, existirá una correlación con la oxidación del Mn y los niveles de pH, a medios más ácidos la oxidación del Mn aumenta, siendo más lenta en aguas marinas (aprox. pH 7.5), lo que forma minerales más estables. La Montmorillonita y Birnesita son fases cristalinas producto de la reducción de óxidos de Mn constituyentes de las arcillas marinas (ver análisis DRX a la de arcilla estratiforme de Tlayúa). Es el óxido de Mn el que proporciona el característico color rojizo-ocre a los lodos de arcilla marina. De esta manera, el origen de las arcillas se interpreta por dos vías: como productos del intemperismo químico de rocas continentales y como reacciones autigénicas que ocurren en el agua de mar. El intemperismo y las reacciones autigénicas producen una variedad de arcillas de las cuales Caolinita, Montmorillonita, Birnesita y Clorita son las más abundantes formas marinas (Jones, 1998). Las especies más estables del óxido de Mn contribuyen menos que el óxido de Fe en el metabolismo de la materia orgánica, siendo su contribución más importante en materiales inorgánicos como formador de arcillas, y en materiales orgánicos como componente de esqueletos silíceos (Bender & Heggie, 1984). Sin embargo, existen grandes similitudes en los ciclos abióticos y biogénicos de los óxidos del Mn con los del Fe, por lo cual, los óxidos de Mn usualmente se encuentran asociados a óxidos de Fe, tales como la Goethita y la Hematita (Balistrieri & Murray, 1982). De esta manera, la reducción por respiración bacteriana para ambos óxidos se encuentra asociado a sedimentos carbonatados con pobre disponibilidad de oxígeno, donde la alcalinidad del carbonato y la concentración del Mn existe en niveles elevados (ver Cowen & Silver, 1984).

► Para la cantera Tlayúa, la presencia de óxidos de Mn en las interfases laminares fosilíferas y en los horizontes de arcilla estratiforme, ocurriendo como especies cristalinas de Montmorillonita y Birnesita, las cuales forman lodos del piso marino, es un indicador más del ambiente de depósito.

► La Oxidación y la alcalinidad son tomadas usualmente como las variables centrales que controlan las condiciones durante la reducción del óxido de Mn y del Fe, en ambientes con disponibilidad de oxígeno restringido y pH neutros (cuencas carbonatadas), se tiende a aumentar la reducción de los óxidos de Mn y del Fe (no mediada por bacterias) en la formación abiótica de arcillas.

► En las interfases laminares fosilíferas de Tlayúa ocurre tanto Goethita, Hematita, Birnesita y Montmorillonita, que son minerales secundarios cuyas superficies

cristalinas tienen una alta absorción de elementos traza como As, Zn, Ba, Sr, Cu, Ni, K, Na, Cl, Cr, V, Pb y elementos que se comportan como tierras raras (*REE*): Itrio (Y) y Uranio (U) (ver Sun & Doner, 1998). La capacidad físico-química de las arcillas de óxidos de Mn y del Fe, de hincharse en presencia de agua y de compuestos orgánicos polares, sugiere que actuaron como amortiguantes sobre los fósiles en las interfases laminares durante la diagénesis temprana, cuando la tasa de enterramiento se eleva y aumenta la presión de disolución.

► El origen del hierro sedimentario como la Goethita y la Hematita en la cantera Tlayúa, se explica de dos formas generales: Una alóctona, transportado como especie secundaria en drenajes o escorrentías superficiales en forma de detritos del lavado de afloramientos continentales. Y otra autóctona, como productos de reacciones autigénicas marinas, mediadas por respiración bacteriana y/o por síntesis abiótica. Para el primer caso de mediación bacteriana, ocurridas en ambientes pelágicos o tidales y distribuidas episódicamente a la cuenca somera por actividad de corrientes tipo turbiditas. Para el segundo caso, ocurridas abióticamente en el mismo ambiente alcalino del depósito. Adicionalmente, la Goethita y la Hematita son los óxidos de hierro termodinámicamente más estables en ambientes naturales y en este estado pueden durar largos periodos de tiempo en depósitos geológicos.

► La literatura citada anteriormente, habla igualmente de la formación de arcillas autigénicas (marinas) a partir de la reacción del agua de mar con la precipitación de ceniza volcánica o detritos basálticos. Para Tlayúa, se encuentran fuertes señales de feldespatos alcalinos (potásico/ sódicos) cuyo origen se sugiere por actividad volcánica subaerial y/o submarina. Por otra parte, la ocurrencia de caolinita en las interfases laminares fosilíferas, cuya génesis ocurre por intemperismo químico en ambientes tropicales semiáridos, sugieren que Tlayúa pudo depositarse en un ambiente con tales condiciones.

► El origen de Montmorillonita y Birnesita como componentes principales de los horizontes de arcillas rojizas entre los estratos de la cantera Tlayúa, se explica por eventos cíclicos de Trasgresión marina, estos podían estar moldeando la forma del margen continental a lo largo del litoral, ya que para el Cretácico se tienen registrados significativos episodios globales de Transgresión- Regresión (Matsumoto, 1980; Haq *et al.*, 1988; Skelton, 2003). Las arcillas ocre-rojizas depositadas transgresivamente entre los estratos de las calizas, en su composición principal son arcillas de origen marino o autigénico.

Lámina 4.5.3. Gráfica PIXE. CT6510. Tortuga (*Chelonia*)

Análisis para fingerprints fósiles en cráneo, cervicales, caparazón y metatarsos de una osamenta bien conservada.

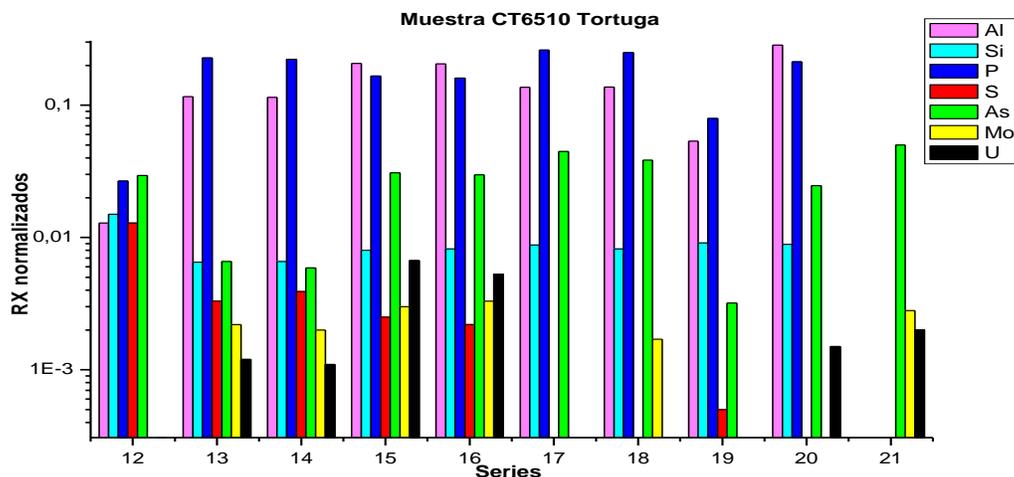
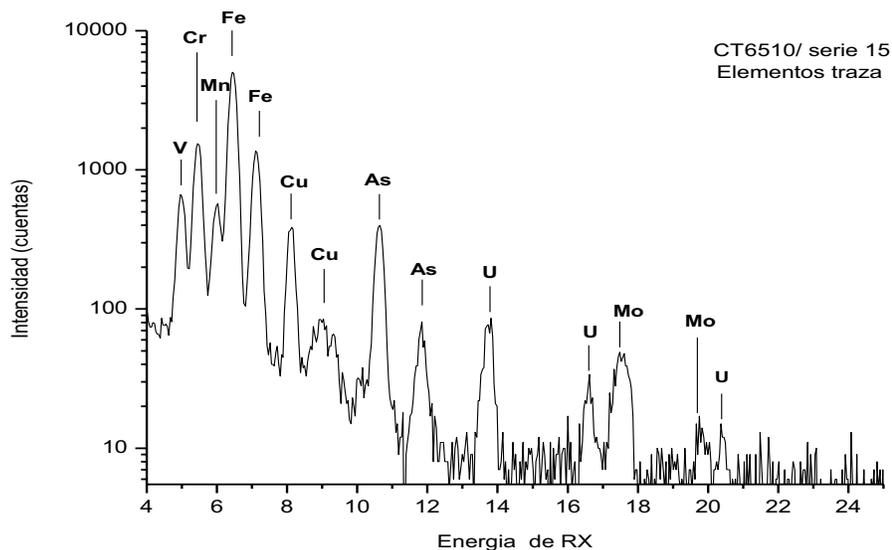


Lámina 4.5.4. Espectro PIXE. Muestra CT6510. Tortuga (*Chelonia*)

Análisis de elementos traza en la serie 15 (metatarsos de la pata trasera)



► Los picos de Mo y U aparecen con claridad en el espectro, ambos elementos comparten una zona de óxido-reducción en ambientes naturales asociados a minerales de arcillas autigénicas o marinas como la Goethita, la Hematita y los óxidos de Mn; y de manera adicional, a la presencia de bacterias reductoras (Suzuki & Suko, 2006). Obsérvese en la gráfica la concentración elevada de Al y As, elementos asociados a los procesos de fosilización excepcional, el Al actuando sobre tejido mineralizado como el hueso y el As actuando principalmente sobre tejido no-mineralizado y partes blandas (ver Tabla 4.3.5, PIXE)

iii. Uranio - Respiración microbiana

La movilización del **Uranio (U)** en ambientes naturales ocurre por su capacidad de complejación y de su alto potencial Redox (oxido-reducción). La complejación forma especies acuosas muy móviles, mientras que la oxido-reducción inmoviliza al Uranio, a partir de degradar especies solubles U (VI) a especies insolubles U (IV). De acuerdo a los trabajos Lovley *et al.*, 1991; Suzuki & Suko, 2006; Weyer *et al.*, 2002); una de las vías más significativas en el ciclo global de la disolución del Uranio, ocurre en sedimentos marinos. Donde predominan condiciones reductoras y alta concentración de carbón orgánico. En el medio marino el Uranio se presenta generalmente en un estado oxidado y soluble como U (VI), que tiende a formar cationes uranilo (UO_2) que pueden ser hidrolizados y formar complejos estables con los carbonatos, los fosfatos y el calcio, y dependiendo del rango de su viabilidad biológica, con la materia orgánica. La movilidad y concentración del Uranio en los sedimentos marinos está regulada (directa o indirectamente) por la respiración microbiana (Merroum & Selenska-Pobell, 2008). Las bacterias se favorecen por el alto potencial energético que representa la reducción del Uranio, al integrarlo (igual que a otros actínidos) como aceptor final de electrones en su maquinaria metabólica. En ambientes naturales se conocen pocos mecanismos abióticos en la disolución del Uranio. El más conocido es la reducción de urano-carbonatos $U(VI)-CO_3$ por absorción en superficies minerales de Óxidos de hierro tipo Fe (II). Por ejemplo, en ambientes con pH neutro de manera autigénica se forma Goethita ($\alpha FeOOH$) a partir de la respiración microbiana de Óxidos de hierro tipo Fe(III), la fórmula conocida de esta bioreacción es $Fe(III)OFe(II)OH$. La Goethita autigénica formada captura el complejo soluble carbonatado $U(VI)-CO_3$ y lo reduce a una especie insoluble U (IV). Otros complejos de Óxidos de Fe (III) capaces de reducir abióticamente el Uranio son la Hematita (αFe_2O_3) y la Magnetita (Fe_3O_4), ésta última después de la Goethita, está entre las superficies monohidróxidas de Fe (III) más eficientes en capturar Uranio. En contraste, la biorreducción de $U(VI)-CO_3$ por crecimiento y respiración bacteriana ocurre por el ataque de la enzima reductasa ***Tetraheme citocromo c3***, que produce una especie insoluble como la Uraninita (UO_{2+x}) o especies fosfatadas como la Uramfita ($NH(UO_2)(PO_4) \cdot 3H_2O$) o Ningyoita ($CaU(PO_4)_2 \cdot H_2O$) (Suzuki & Suko, 2006).

Por otra parte, en ambientes anóxicos y subóxicos, la respiración microbiana usa intermediarios nitrogenados (nitritos, óxido nitroso, óxido nítrico) para reducir especies U (IV). En contraste, Óxidos de Fe (III) y de Mn (IV) son capaces de reducir de manera abiótica U (IV) en estos mismos ambientes, donde la tasa de oxidación es muy lenta y se acelera solo por biorreducción microbiana. Siguiendo con los trabajos de Turick *et al.*, 2008; Susuki & Suko, 2006; las bacterias interactúan con el Uranio por diferentes mecanismos metabólicos, que incluyen la **Bioabsorción** en la superficie de la pared celular, la **Acumulación** en el citoplasma celular, la **Biomíneralización** de precipitados insolubles y por **Transformación Redox** (óxido / reducción)

► Las bacterias pueden precipitar y acumular Uranio como carbonatos e hidróxidos en un cuerpo de agua con condiciones de pH neutro o alcalino.

► Para la cantera Tlayúa, la presencia de Uranio en esqueletos articulados de reptiles y caparazones de invertebrados marinos, sugiere que un conjunto de factores **geomicrobiológicos** estaban operando:

i. La presencia de complejos solubles urano-carbonatados y/o urano-fosfatados en el ambiente de depósito, que ante el crecimiento y la respiración microbiana eran capturados y precipitados durante la degradación orgánica.

ii. Adicionalmente, a partir de una especie urano-carbonatada $U(VI)-CO_3$ se forma un complejo calcáreo $Ca-U(VI)-CO_3$ por el incremento de cationes duros de calcio Ca^{2+} y/o por adición de ácido carbónico HCO_3^- , que en un ambiente marino somero son liberados como productos de la degradación orgánica de esqueletos y conchas: Amonoideos, gasterópodos, foraminíferos.

iii. Dada la naturaleza insoluble del óxido U (VI), el sitio de su depósito nos indica donde ocurrió la biorreducción microbiana.

vi. De acuerdo a Lovley *et al.* 1991; Susuki & Suko 2006; la biorreducción microbiana de la especie U (VI) al óxido U (IV) obedece a controles filogenéticos, esto sugiere que en el ambiente de depósito de Tlayúa, células microbianas planctónicas movilizaban Uranio por absorción intra y extracelularmente, mientras bacterias sésiles formadoras de biopelículas capturaban Uranio durante la degradación orgánica.

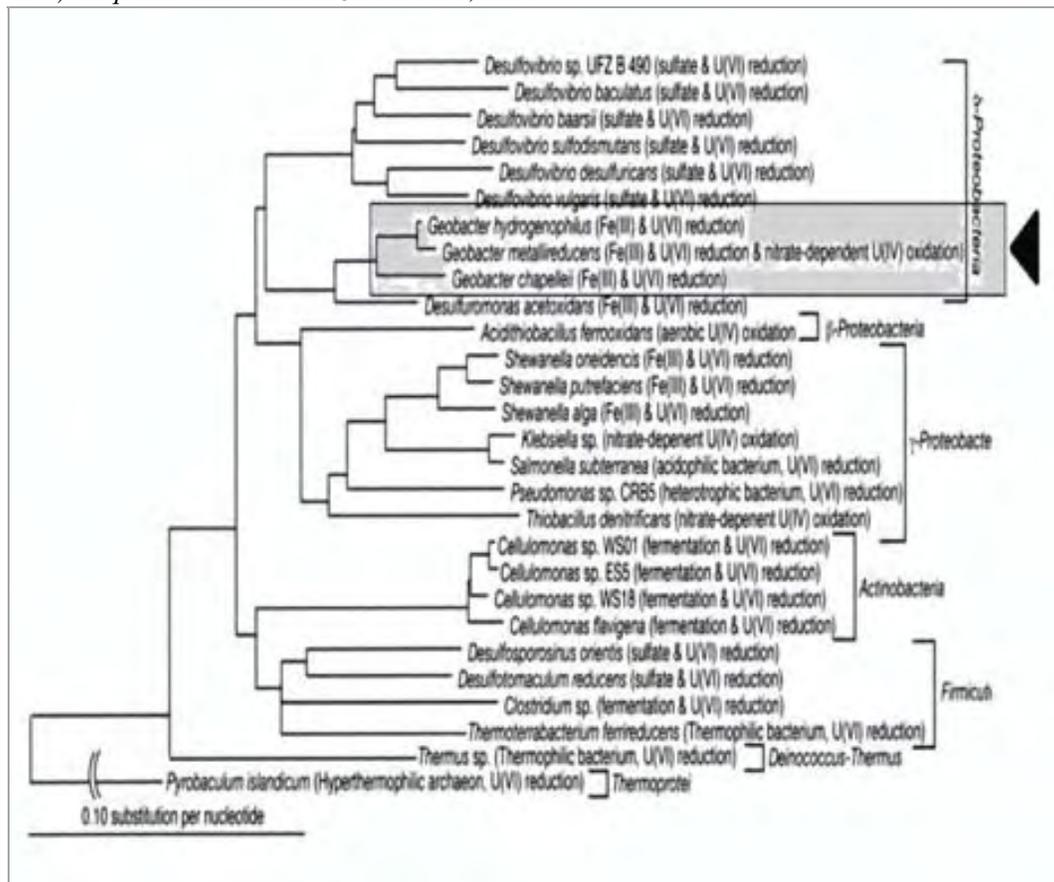
v. La captura de Uranio fue seguida de la recristalización de los carbonatos en la diagénesis temprana, lo que prolonga su inmovilidad e incrementa su presencia en el fósil.

vi. La actividad microbiana puede precipitar Uranio en la interfase agua-sedimento, alterando la química del agua del poro sedimentario (cambio de pH y potencial Redox) produciendo complejos orgánicos o por acumulación intra y extracelular.

► La biomineralización del Uranio por controles filogenéticos, es un proceso que parece ser independiente de la distribución y forma de la célula bacteriana, pues un gran rango de grupos pueden interactuar positivamente con el Uranio, tanto bacterias Gram-positivas como Gram-negativas, extremófilas o no (ver Lámina 4.5.5 cladograma) Entre estos grupos destaca el género *Geobacter*, pues opera en los mismos rangos ambientales donde se reduce U (VI) y Oxihidróxidos de Fe (III) y Mn (VI).

Lámina 4.5.5. Cladograma

Aquí están representadas las relaciones filogenéticas entre los distintos grupos bacterianos involucrados en la captura y reducción de Uranio en ambientes naturales(en su forma soluble U(IV)), el recuadro gris señala particularmente el grupo de *Geobacter*: *G.hydrogenophilus*; *G. metalireducens* y *G. chapellei*, el cual se distribuye en una zona correlacionada positivamente con la degradación orgánica, sedimentos marinos subóxicos, reducción de óxidos de Fe y de Mn, y una columna de agua estratificada (pH neutro, frontera Redox, salinidad estable \pm 35%). Esquema tomado de Suzuki & Suko, 2006.



► El descubrimiento en Tlayúa de bacterias baciliformes correlacionadas directamente con la degradación orgánica, sedimentos marinos subóxicos, precipitación de apatitas biogénicas, disolución calcárea, columna de agua estratificada (pH neutro, frontera Redox, salinidad estable $\pm 35\%$) y sustrato enriquecido con As, Y, Mo, Pb, Sr, Zn, Cu, Al, Cl, Ba, S, Mn, Fe, más Uranio, nos sugiere que estos bacilos podían ser parte del grupo de *Geobacter*. Y estar geográficamente identificados como poblaciones planctónicas y sésiles a lo extenso de la cuenca. La mayoría de los factores geomicrobiológicos que controlan la movilidad del Uranio en ambientes naturales, aún permanecen desconocidos, pero en afloramientos fósiles podemos predecir su concentración correlacionada al ambiente de depósito.

► De acuerdo a los trabajos de Susuki *et al.* 2005, Weyer *et al.* 2008, el registro anómalo del Uranio, puede eventualmente ser indicador de la variación ambiental en depósitos antiguos. Es decir, si su movilización y captura de manera abiótica esta correlacionada positivamente con la composición isotópica del sedimento marino (Goethita, Esmectita, Hematita, Óxidos de Manganeso), y esto implica variaciones en el potencial Redox y pH de la columna de agua, entonces, en afloramientos geológicos el Uranio puede funcionar como un patrón inerte de la evolución de los océanos. Por extensión, la detección de anomalías en la concentración de Uranio en depósitos fósiles será un indicador de fluctuaciones ambientales.

iv. Vanadio

El Vanadio (V), junto con el Molibdeno (Mo), el Hierro (Fe) el Niquel (Ni), el Zinc (Zn), el Estroncio (Sr), el arsénico (As) y el Cromo (Cr), en concentraciones bajas es considerado un biometal, que como anión o catión tendrá un papel importante en procesos biológicos diversos, como en la síntesis de clorofila en organismos fotosintéticos y como micronutriente para varias especies marinas. En ambientes naturales el V no se encuentra en forma pura, sino que es liberado por la disolución de rocas oceánicas y material detrítico. Por otra parte, usualmente se ha identificado la presencia constante de V asociado a material fósil (ver Rodríguez-Mercado *et al.*, 2006; Miramand *et al.*; 1998). Como resultado de la presente investigación y de estudios en proceso, se detecta concentraciones de V en hueso y tejido blando fósil para la cantera Tlayúa, así como para ejemplares de Santa Ana y Solhofen. Su presencia en

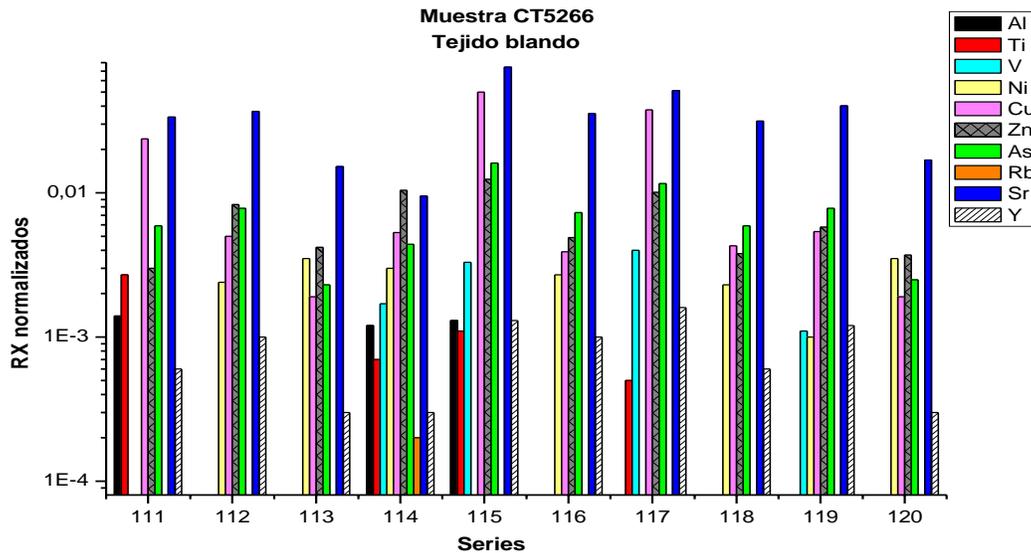
tejido fósil puede estar causado por la historia diagenética, lo que sugiere que aumenta correlacionado positivamente con los procesos de fosilización del carbón orgánico, tanto de tejido mineralizado: hueso, dientes, exoesqueleto de invertebrados, como de tejido no-mineralizado: músculo, célula bacteriana, polen. El Vanadio entonces se comporta como un indicador directo de los procesos de fosilización.

► Adicionalmente, se observa que en el material fósil ocurren otros elementos que pueden tener un papel relevante (asociados entre sí ó apareciendo en igual frecuencia junto a los mencionados anteriormente - As, U, Mn y V-), durante los procesos de fosilización y la transformación diagenética. Los elementos traza, que se comportan como impurezas (huellas químicas) tienden a aumentar conforme el paso del tiempo geológico, registran fluctuaciones ambientales y alteraciones diagenéticas (ver Froelich *et al.*, 1979). Por ejemplo, el Itrio (Y), un elemento que se comporta como tierra rara (REE) y que tiende a aumentar su concentración en el ejemplar fósil, puede ser diagnóstico de las condiciones deposicionales y diagenéticas dada sus características de ocurrencia en ambientes con alteración hidrotermal y alteración diagenética donde será liberado bajo condiciones de evaporación y pH alcalino, (Rollinson, 1993). De manera semejante, la precipitación del Molibdeno (Mo), que asociado a la presencia de Uranio, sugiere condiciones biogeoquímicas semejantes de oxido-reducción (potencial Redox) para ambos elementos (Lovely *et al.*, 2002). El Plomo (Pb), el Cobre (Cu), el Titanio (Ti) y el Aluminio (Al), son indicadores de las condiciones post-deposicionales, dado que la concentración de estos elementos aumenta en depósitos fósiles como consecuencia de ser liberados del material detrítico de la roca madre por procesos diagenéticos o de intemperismo particulares (Berner, 1981). Finalmente, el Estroncio (Sr) y el Zinc (Zn), tienen implicaciones directas sobre la preservación de material orgánico endógeno, dado que son elementos importantes en la composición de tejidos y remanentes orgánicos, sus niveles de concentración pueden estar correlacionado con la cualidad de preservación fósil, es decir, encontraríamos concentraciones más pobres si aumenta el grado de alteración en el ejemplar. Por ejemplo, en el análisis a la muestra CT6510 (*tortuga*), ver lámina 4.5.6 (*pág. siguiente*), la concentración de Itrio (Y) es mayor que para otros elementos metálicos involucrados en la alteración diagenética, a excepción del Cu, cuya concentración atípica aumenta tanto como la del Sr y el Zn, éstos dos últimos elementos son de clara importancia biológica, y su presencia permanente en el tejido blando preservado sugiere que reaccionan positivamente en los procesos de fosilización por apatitas biogénicas, existe

sin embargo, pobre concentración de estos elementos en hueso y todavía es menor en la cama fósil (ver Tabla 4.3.4, PIXE).

Lámina 4.5.6 Gráfica PIXE. Muestra CT6510. Tortuga (*Chelonia*)

Análisis para fingerprints fósiles en zonas de tejido blando



4.6. Geobiología de Lagerstätten

Entender de qué manera se comporta el material orgánico en la Geósfera, proporciona un conocimiento que amplía los aspectos específicos para una nueva comprensión de la historia biológica y geológica del planeta. Los depósitos de conservación o *Konzentrat-Lagerstätten (KL)*, son episodios tafonómicos con un alto contenido de información sobre la vida de las comunidades extintas de la Tierra. De acuerdo a los trabajos de Allison & Briggs 1991, Briggs 2002; Bottjer *et al.* 2002, Etter 2002; Nuds & Stanton 2005; Seilacher 1985), las KL producen tanto información evolutiva, porque permiten trazar relaciones de filogenia, como de adaptación de los organismos y del remplazamiento de los ecosistemas. Representan un instante en el tiempo geológico y

son afloramientos conocidos como “ventanas tafonómicas” (Allison & Briggs, 1991), que están mirando al pasado. Adicionalmente, producen abundantes datos taxonómicos y generan información morfológica detallada de la biota, porque permiten identificar partes y tejidos blandos que en otras circunstancias tafonómicas son eliminados. Siguiendo con estos autores, la distribución global de los depósitos de conservación significa entonces una importante base de datos que permite analizar las fluctuaciones de la diversidad de la vida (entendida como un todo) a través del tiempo geológico.

► Las *Konzentrat-Lagerstätten* están distribuidas y reguladas por eventos mayores dentro de la dinámica geológica de los continentes, de la transformación de los ecosistemas y de la evolución de los organismos. Donde tendrían el papel de documentar un episodio de la diversidad biológica en la historia geológica del planeta (ver Goldring 1985; Selden & Nudds 2004; Shields 1998). Así se resalta la importancia de estas localidades, como indicadores de la evolución de los ecosistemas, y en las cuales está inscrita la cantera Tlayúa.

- ***Continuum* Estancamiento-Sellado Bacteriano-Abrupción**

- i. **Zona Tafonómicamente Activa (TAZ)**

La descomposición orgánica es ubicua, y los patrones que sigue pueden correlacionarse positivamente con el ambiente de depósito. De acuerdo a Berner (1984); Falkowski, (2003); Froelich *et al.* (1979) los procesos de alteración que sufre la materia orgánica, indican que la mayor parte ocurre en la **interfase agua-sedimento**, usualmente durante la diagénesis temprana. Visto como un proceso gradual, la **Diagénesis Temprana** ocurre durante el enterramiento, existe reducción microbiana de carbón orgánico, óxidos de Fe, de Mn, Nitratos y Sulfatos, no hay exposición subaérea y los espacios del poro sedimentario permanecen todavía saturados de agua. En la **Diagénesis Intermedia** ocurre compactación y deshidratación, las capas del sedimento se adelgazan y cesa toda actividad biológica (*Catagénesis*). En **La Diagénesis Tardía** ocurre la condensación litológica, aumento de presión y temperatura, concentración de elementos traza (As, Pb, U, V, Y, Ni, Cr, Cu, Ti, Pb, REE, etc.), génesis de hidrocarburos y metamorfismo de filosilicatos. Por otra parte, la interfase agua-

sedimento es la zona de encuentro entre la columna de agua y el sedimento. Puede abarcar un espesor de centímetros hasta metros, y representa la zona donde se depositan los cadáveres y los productos de la alimentación, defecación y reproducción de la macrofauna (Rabouille & Gaillard, 1991);

► La interfase agua-sedimento es la **Zona Tafonómicamente Activa (TAZ)**, es decir, es el microambiente donde ocurren las reacciones de descomposición orgánica y el enterramiento (ver Botjer *et al.*, 2002 y Davies *et al.*; 1989). La velocidad de la corriente marina se reduce drásticamente en la interfase agua-sedimento, y puede llegar a ser completamente nula ($v=0$) (ver Jones, 1998). Más importante entonces es el esfuerzo de fricción sobre el piso, que dependerá de la textura del sedimento (rugoso, polvoso, liso, aguado) y de la turbulencia que se genera al impacto del flujo de la columna de agua, levantando partículas sedimentarias (floculación) y provocando turbidez. Los estratos de la interfase agua-sedimento ó TAZ, están regulados por un gradiente bioquímico microbiano, y están relacionados con la formación de minerales autigénico (ver Visscher & Stoltz, 2005). Las primeras capas del sedimento se caracterizan por estar bien hidratadas (“capa aguada”), por ocurrir resuspensión hacia la columna (floculación) y por presentarse una mezcla de agregados orgánicos (pellets fecales, regurgitaciones, tejido embrionario). En contraste, en las capas más profundas ocurre el enterramiento, deshidratación y compactación de la materia orgánica, donde la fracción lábil tiende a perderse conforme aumenta la profundidad (Froelich *et al.*; 1979) De tal manera que la formación de minerales autigénicos está ligada al gradiente químico del cadáver y del sedimento, a los precipitados microbianos, a la temperatura, pH, salinidad, la permeabilidad del piso y la tasa de enterramiento (Allison & Briggs, 1991).

La forma autigénica de los fosfatos, la apatita, ocurre en depósitos marinos bajo condiciones de enterramientos retardados (Allison, 1998 b). En cuencas carbonatadas la degradación orgánica libera dióxido de carbono que favorece la micritización de los carbonatos (Dupraz & Visscher, 2005). Las arcillas actúan como diluyentes del sedimento y amortiguantes de la materia orgánica. En ambientes dulceacuícolas estancados se precipita siderita y vivianita, mientras que en ambientes marinos estratificados con pH neutros, se precipita bioapatita y calcita autigénica (Canfield *et al.*, 1991)

► Para el ambiente de depósito de la cantera Tlayúa, el desarrollo de un microambiente reductor (subóxico-anóxico) en la interfase agua-sedimento, ligado a un enterramiento restringido, respiración microbiana y la presencia de materia orgánica, provocaron la precipitación de minerales autigénicos y la micritización de los carbonatos.

► Las reacciones de reducción de la materia orgánica depositada en Tlayúa, estuvo acompañada por liberación de fosfato, metano y amoníaco, por desoxigenación, por reducción de óxidos de Manganeso (MnO_2), Hierro (Fe_2O_3), Nitratos (NO_3) y Sulfatos (SO_4), lo que aumentó la presencia de iones Mn^{2+} , Fe^{2+} , N_2 y sulfuro de Hidrógeno (H_2S), este último pudo interactuar con el agua del poro sedimentario volviendo la solución lo suficientemente tóxica como para restringir el ataque microbiano durante el enterramiento.

► Mientras que la concentración de *As, Cl, Al, S, Ba, Cu, Sr* y *REE (Y y U)* en el ambiente de depósito estuvo influenciado por la respiración microbiana reductiva en la interfase agua-sedimento, más la liberación (desorción) de estos elementos contenidos en los óxidos de Fe y Mn de las arcillas marinas y detríticas.

► Adicionalmente, ocurrió aumento de elementos traza (*As, S, Cu, Al, Ba, Cl, Sr* y *REE*) por diagénesis tardía de las calizas. Y por otro lado, ocurrió formación de filosilicatos fosilizantes por metamorfismo de segundo grado de las arcillas.

► La preservación en el ambiente de depósito de Tlayúa, a corto plazo, dependió de la variabilidad del aporte de los carbonatos y la precipitación de las bioapatitas sedimentarias, que al depositarse aíslan la materia orgánica (por floculación o pelletización) de las reacciones que ocurren en la interfase agua-sedimento. La preservación por fosfatos y calcita autigénica es más efectiva en ambientes físicamente perturbados y biológicamente subdesarrollados.

► A largo plazo, la preservación fósil en Tlayúa dependió de la tasa de enterramiento, la ausencia de exposición subaereal, la consolidación posterior de un sedimento deshidratado y con pobre concentración de oxígeno, la cesación de la actividad biológica aún antes de la completa degradación orgánica, más la concentración de elementos traza que reaccionaban con el carbón orgánico, los espatos cálcicos y los fosfatos, seguida de la estabilización termodinámica del fósil por las apatitas biogénicas FAP Y CARFAP durante la condensación litológica en las interfases laminares, donde ocurren los fósiles típicamente aplanados.

ii. La Oxiclina y la Haloclina

Conforme avanza la descomposición, existen microorganismos diferentes que ocupan distintos espacios y utilizan diversos metabolitos y productos químicos de la materia degradada. Desde un punto de vista biológico, las variables maestras que controla la distribución microbiana a lo largo de la columna de agua son, la concentración de oxígeno disponible, es decir, la Oxiclina; y la salinidad, es decir, la Haloclina. De acuerdo a Oschmann (2003), y Petsch (2003), el oxígeno disponible en una cuenca está en función de la concentración gaseosa que tiene la masa de agua en equilibrio con la atmósfera, donde la concentración de oxígeno dependerá de la temperatura, salinidad, pH y la presión parcial del gas. Es decir, un sedimento óxico contiene concentraciones de oxígeno iguales o superiores a las que existen en equilibrio con la atmósfera (saturación promedio $\cong 80\%$ de O₂); en contraste, un sedimento subóxico contiene concentraciones significativamente menores (saturación promedio $< 30\%$ de O₂).

En estudios de ecología microbiana en sedimentos recientes (Gadd, 2008), se reportan distintos grupos microbianos alternando zonas y tiempos que van desde el inicio (día cero) a los veinte días de la descomposición. Es decir, un grupo microbiano puede propagarse al inicio y luego decaer, así entrará inmediatamente en actividad el otro grupo, esto nos da una dimensión espacial y temporal de la descomposición. Para sedimentos marinos, el grupo microbiano dominante son las sulfatoreductoras, que utilizan los iones sulfato, abundantes en el agua del poro sedimentario de la interfase agua-sedimento menos oxigenada (Jorgensen, 1982.). Al ocurrir una falta de disponibilidad de estos iones sulfato por bajas concentraciones, las bacterias metanógenas se convierten en el grupo dominante de la descomposición. Dado que los ambientes marinos presentan altas concentraciones de iones sulfato, la descomposición bacteriana ocurre usualmente en una zona estratificada en los límites inferiores de la interfase agua-sedimento (Canfield, 1993; Chafetz, 1989; Jones, 1998). En cuerpos de agua dulce o salobre, se presenta una estratificación similar, pero debido a que existen concentraciones salinas menores o mayores (la salinidad puede alterar la naturaleza de la comunidad microbiana), son sistemas más comprimidos, y las bacterias metanógenas son el grupo descomponedor dominante actuando en un estrato intermedio más próximo al límite óxico-anóxico (Logan *et al.*, 1991). Los microbios usan vías alternativas oxidantes y reductoras (aerobios o anaerobios), algunas vías son

más eficientes en la degradación del carbón orgánico, tales como la reducción de los óxidos de manganeso, hidróxidos de hierro y nitratos, y en menor grado, las que emplean sulfatos como reductores (Dittrich & Luttge, 2008; Logan *et al.*, 1991). La ecología microbiana es elegante en su complejidad, no todo los grupos están en todas partes, y eventualmente las reacciones de descomposición están químicamente estratificadas (ver Gadd, 2008). Esta estratificación estricta de la zona oxido-reductora microbiana responde a un gradiente químico y al potencial de energía libre generado por cada reacción en particular (Froelich *et al.*, 1979) Por ejemplo, la reducción aerobia es muy rica en producir energía y se origina en los primeros estratos de la columna de agua. La reducción anaerobia de los óxidos de manganeso es altamente energética, seguida por la desnitrificación y la reducción del hierro, y ocurre en los estratos intermedios de la columna. En estratos inferiores ocurre la sulfatoreducción, y finalmente, más abajo aparecen aquellas vías con menor producción de energía, como la reducción por metanogénesis y la fermentación (Allison & Briggs, 1993). Es decir, son las bacterias las que controlan la bioquímica de la columna de agua, Y en un sentido más amplio, son las bacterias las que regulan y alteran los ciclos geoquímicos del ambiente de depósito (ver Chafetz 1989; Dunn *et al.* 1997; Dupraz & Visscher 2005; Gall 2003)

► Durante el depósito de Tlayúa (Albiano, 102.5 Ma.), ocurrió un periodo de la evolución del mar de Tetis que sugiere tuvo implicaciones en el ambiente de depósito. Entre el Aptiano-Campaniano (110-80 Ma.), quedó registrada en las bioapatitas sedimentarias a lo largo del Mar de Tetis una anomalía en el aumento de la concentración del Cerio (Ce) y un descenso de la concentración del radio Samario/ Iterbio (Sm/ Yb ratio) (Lécuyer *et al.*, 2003). Ésta correlación sugiere la evolución de la columna de agua del Mar de Tetis, de ser aguas fuertemente estratificadas y pobremente oxigenadas, se transformaron progresivamente hacia el final del Cretácico en aguas bien mezcladas y oxigenadas. La química de los Elementos de Tierras Raras (REE) en las apatitas biogénicas registra la composición elemental de las aguas oceánicas. Estas aguas alteran su composición química debido a los cambios de las corrientes y por efecto de la tectónica. A finales del Cretácico Temprano y durante el Cretácico Medio se observan aguas estratificadas y con pobre circulación. Al término del Cretácico, sin embargo, se observa en la química de las REE un patrón constante a las concentraciones actuales, lo que sugiere que el patrón de circulación de corrientes marinas aumentó y se estabilizó al abrirse el océano Atlántico (Lécuyer *et al.*, 2003).

► Para la cantera Tlayúa, existe una correlación positiva entre la tasa de descomposición orgánica y la tasa de depósito, donde la intensidad de la presencia de materia orgánica preservada dependerá no solo de la tasa de sedimentación, sino de la mezcla de sedimentos que tienden a homogenizar verticalmente la materia orgánica por mecanismos de floculación o pelletización en largos periodos de tiempo (ver Borehan & Powell, 1987). En Tlayúa, la fosfatización prolongada del sustrato rico en carbonatos pudo ocurrir durante la diagénesis temprana en la interfase Agua-Sedimento (zona de reducción microbiana), favorecida por la pobre circulación en el fondo, por el aumento de alcalinidad y la desoxigenación productos de la degradación de la materia orgánica. Adicionalmente, las evidencias geoquímicas del depósito sugieren un sistema abierto diagenéticamente, es decir, la diagénesis inicio aún antes de que cesará la actividad biológica y en los primeros estados del enterramiento, sumado a las evidencias de la micritización del sustrato, de una baja tasa de sedimentación, rango $2.0 < 5.0$ cm/ mil años (ver discusión en Kashiyama *et al.*, 2004), que influenciaban en la difusión de las bioapatitas marinas por floculación y/o pelletización sobre un sedimento con pobre circulación, y sobre la materia orgánica ahí depositada episódicamente. Por otra parte, evidencias de la baja tasa de sedimentación y pobre circulación en el fondo del depósito, incluyen la acumulación de elementos metálicos traza y REE, más la acumulación de la productividad primaria (microbios, foraminíferos). Finalmente, de acuerdo a este planteamiento, y coincidiendo con los trabajos de Allison (1988a y 1988b), una baja tasa de sedimentación está correlaciona positivamente con la precipitación de apatitas sedimentarias.

► La preservación intralaminar, la ocurrencia de apatitas biogénicas, la presencia de invertebrados bénticos, pellet fecales y regurgitaciones, microbios fósiles, macrofauna con señales de depredación y/o carroñaje (ver listado Paleofaunístico en Alvarado-Ortega, 2005 y Applegate *et al.* 2006), más esqueletos articulados, degradación diferencial por controles filogenéticos y preservación inusual de tejidos blandos, indican que el depósito alternaba en un ambiente óxico a subóxico, sin llegar a ser completamente anóxico. Posteriormente, durante la diagénesis, ocurría un aumento del microambiente reductor, compactación, deshidratación del poro sedimentario y catagénesis

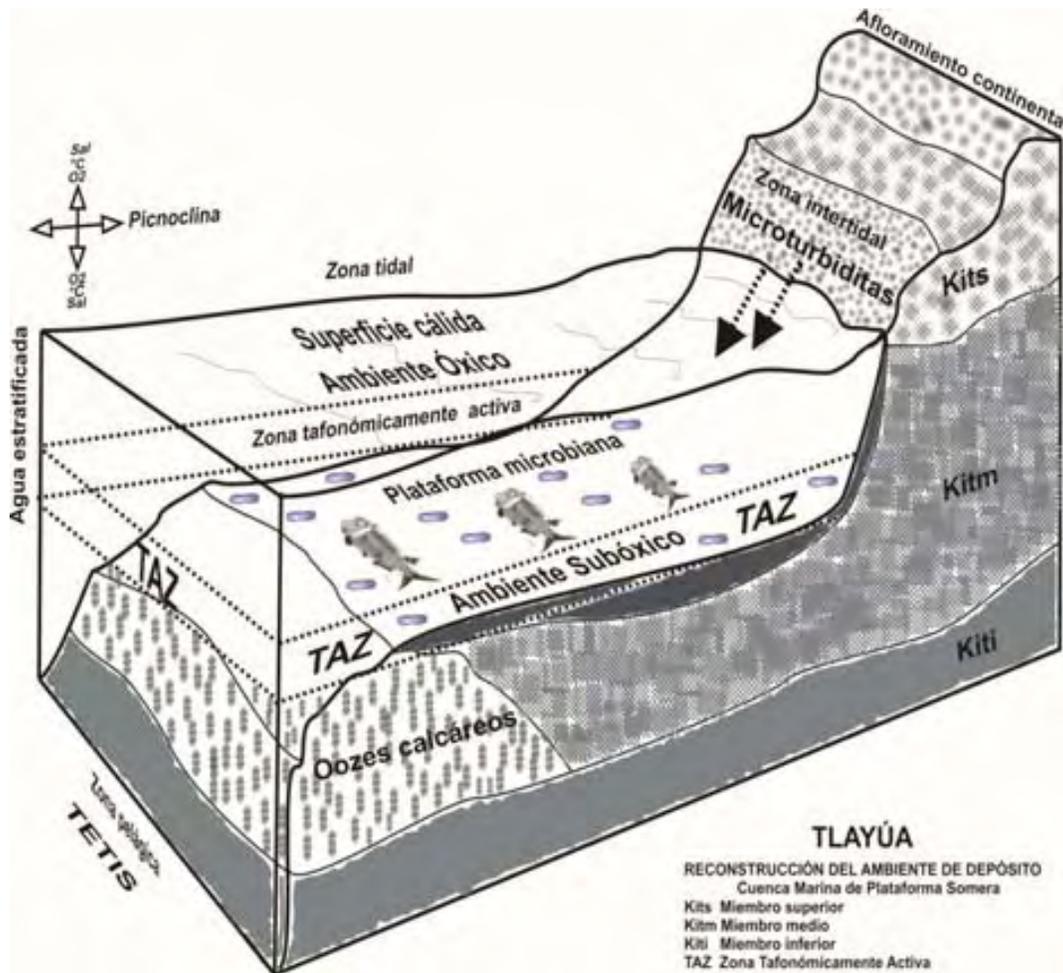
► La salinidad en el ambiente de depósito de Tlayúa debió estar en rangos normales ($35\% \pm$), lo que favorecía la precipitación de bioapatitas sedimentarias, la actividad de la producción primaria estable en los estratos superficiales de la columna de agua y no

inhibían la biomineralización en los sustratos sedimentarios del fondo. Es decir, la Haloclina no parece jugar un papel central en la estratificación de ambiente de depósito. En contraste, la Oxiclina es la variable maestra que regulaba la estratificación de la columna por controles bioquímicos, donde la distribución microbiana provocaba la precipitación de bioapatita y calcita autigénica, la reducción de óxido de Mn y Fe, la acumulación en el fondo de elementos metálicos traza y REE, y una intensa actividad diagenética producida por la degradación de la materia orgánica (ver Oschmann, 2003; Petsch, 2003).

Siguiendo los trabajos de Berner 1981; Dupraz & Visscher 2005, Flüegel 2004; Froelich *et al.*, 1979; los cambios diagenéticos intensos producidos por la descomposición microbiana, usualmente ocurren en sedimentos marinos de los márgenes continentales. En sedimentos de aguas más profundas, la tasa de materia orgánica es más pobre y la diagénesis está influenciada abióticamente.

► Un modelo convencional de Estancamiento para el depósito de Tlayúa no incluye completamente la dinámica ahí ocurrida. Teniendo como antecedente los estudios recientes en el depósito (ver, Alvarado-Ortega *et al.*, 2007, Kashiyama *et al.*, 2004; Suárez *et al.*, 2008); y a partir de los resultados preliminares de la presente investigación, se sugiere un modelo de Lagerstätten de *continuum (causa y efecto) de Estancamiento-Sellado Bacteriano-Abrupción* (ver Seilacher, 1985;), que describe mejor el ambiente de depósito. Donde el Estancamiento está dado por la Estratificación del cuerpo de agua (Oxiclina), con una circulación restringida y subóxica en el fondo (Interfase Agua-Sedimento); Donde el Sellado Bacteriano está dado por la ocurrencia de precipitados de bioapatitas, calcitas autigénicas y microbios fósiles en un sustrato enriquecido (arcillas marinas / detríticas y ceniza); Finalmente, señales de enterramiento rápido o Abrupción no están presentes de manera significativa (ocurren algunos patrones de colapso intestinal por ejemplares de la especie *Michin scernai* y patrones de asfixia por concentración de pigmento sanguíneo para el grupo de los *Clupeiformes*).

Lámina 4.6.1. Reconstrucción del ambiente de depósito de Tlayúa, una cuenca marina de plataforma somera.



► En la reconstrucción del modelo, (ver Lámina 4.6.1), en la zona intertidal la pendiente podía generar un ambiente de microturbiditas o flujos sedimentarios de intensidad variable; sin embargo, en la plataforma microbiana los organismos muertos eran preservados por floculación y/o pelletización de apatitas biogénicas. Por debajo de la oxiclina se sitúa la zona tafonómicamente activa (interfase agua-sedimento), donde ocurre una degradación orgánica restringida y un gradiente químico estable sobre un sustrato enriquecido. Asumiendo un modelo de *continuum Estancamiento-Sellado Bacteriano-Abrupción*, esta paleocuenca era limitada no por barreras mecánicas (arrecifes y/o barras) sino por barreras químicas, una salinidad marina ($\pm 35\%$), una columna de agua estratificada con circulación pobre en el fondo y en un intervalo óxico-subóxico, físicamente perturbada y biológicamente subdesarrollada, favorecieron la preservación inusual de tejidos blandos. Incluyendo la dinámica que ocurre en

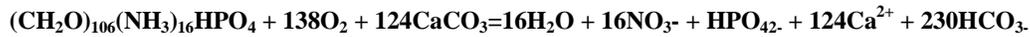
ambientes recientes, un modelo reconstruido de ésta cuenca puede ser el de una **Bahía Costero-Arrecifal**, ubicada en una zona tidal o subtidal de la plataforma. Si bien una reconstrucción detallada del ambiente de depósito no es posible, dado que las dimensiones laterales de Tlayúa son desconocidas.

- **Micritización de calizas fósiles**

De acuerdo Kashiya *et al.* 2004; Suarez *et al.* 2008; a partir de los análisis de microfácies en las calizas laminares de Tlayúa, se muestran diferentes procesos diagenéticos que involucran la constante ocurrencia de micritización peloidal y de distintos cementantes calcíticos de tipo granular. Siguiendo los trabajos de Chafetz, 1986; Emerson & Bender 1981; Flügel 2004; Palma *et al.*, 2007; este tipo de micrita peloidal sobre superficies de bioclastos y ooides (*wackestones*), está influenciado mayormente por la respiración bacteriana en el lecho marino y ocurre durante la diagénesis temprana. Para este patrón textural de la caliza, la literatura citada diagnostica un origen en la diagénesis marina por precipitación de micrita peloidal y cemento calcítico acicular, que asociado a la ausencia de rasgos de exposición subaerial, sugieren una estratificación o disminución del gradiente de energía por debajo del nivel del oleaje, donde la interacción de las aguas marinas carbonatadas con aguas meteóricas, favoreció la precipitación de la calcita de textura *wackestone* en un ambiente subtidal- tidal. Adicionalmente, se asume que la condensación química y la compactación litológica durante la diagénesis pueden favorecer la consolidación rítmica de estructura laminar. Sin embargo, la presencia de material detrítico (Cuarzo, feldespatos alcalinos) de grano fino, puede estar correlacionada con la actividad de tormentas que intemperizaban afloramientos cercanos de siliclastos de la roca madre continental.

► Las facies interlaminares donde ocurren los macrofósiles de Tlayúa típicamente aplanados, corresponden a esta matriz de caliza tipo *wackestone* peloidal con influencia de lodos marinos y material detrítico continental (ver descripción de estos ambientes en Flügel *et al.*, 2004). Este planteamiento no es trivial, tiene implicaciones tafonómicas evidentes, dado que le confiere una dimensión temporal a la problemática de definir el ambiente de depósito que favoreció la preservación fósil, y que dependerá en cierto grado del régimen paleohidrológico.

► De acuerdo con Emerson & Bender, 1981; la oxidación de la materia orgánica por respiración microbiana, tiene mayor influencia en la acumulación de carbonato de calcio en sedimentos de márgenes continentales, la reacción conocida de este mecanismo es la siguiente:



En ambientes de márgenes continentales la tasa de acumulación es más alta, y ocurre por desintegración de corales, foras, equinoideos, moluscos, otolitos, algas y fitoplancton calcáreo. Mientras que en ambientes profundos (Disminuye el radio Mg / CaCO₃) ocurren generalmente por la disolución de esqueletos calcáreos de cocolitofóridos y foraminíferos. Existen muchos factores que controlan la disolución y estabilización de los carbonatos (saturación con respecto al agua que los rodea, mineralogía, etc. (Ej. La aragonita es más soluble -menos estable- que la calcita).

► Para Westphal (2006), no obstante, la interpretación del patrón laminar en calizas micríticas como resultado de fluctuaciones ambientales, está abierta, y dependerá de saber distinguir entre los rasgos indicadores del ambiente de depósito *versus* las señales diagenéticas. Y en este punto, el indicador de la alteración diagenética puede ser el comportamiento de la disolución de la aragonita, por ejemplo, la cual interactúa interlaminarmente y sobre la textura de la micrita como resultado de una diagenesis diferencial respecto a la calcita. Este patrón inerte post-deposicional no se podrá detectar a simple vista, análisis combinados de mineralogía, microfacies y geoquímica son necesarios. Es decir, el patrón laminar de las calizas micríticas no representa ambientes de depósito similares para afloramientos que difieren en edad, piso y distribución geográfica. Una **caliza litográfica** es tradicionalmente una caliza micrítica con patrón laminar, de acuerdo a un planteamiento actual, este puede ocurrir por alteración diagenética, y usarla como un modelo paradigmático para un típico ambiente de depósito, es equívoco y no genera información tafonómica relevante (ver Park & Fürsich, 2001; Westphal, 2006).

- **Ambiente de Depósito**

► Las evidencias microscópicas y biogeoquímicas generadas por este trabajo de investigación, no apoyan la hipótesis paleoambiental de la **Laguna hipersalina de Tlayúa** (ver Applegate *et al.*, 2006).

► Los análisis de tafonomía molecular de tejidos no mineralizados de la Biota de Tlayúa, no apoyan la hipótesis de **las pozas de enterramiento intermareal**, como modelo de preservación (ver Pantoja *et al.* 1992; Malpica-Cruz *et al.* 1989; y Guerrero-Arenas *et al.*, 2004);

► De acuerdo al modelo tradicional del depósito en Tlayúa, aguas permanentemente estancadas (anóxicas) favorecieron la formación de calizas laminares *Solnhofen-like*, aunque el mecanismo de depósito no estaba claro. Imitando la paleontología de Solnhofen, vías de depósito contradictorias eran aceptadas: la actividad de matas algales producía anoxia y precipitación *in situ* de carbonatos de calcio, y aún mismo tiempo, oozes calcáreos pelágico-arrecifales eran fuertemente transportados al depósito por acción de turbiditas, ambos mecanismos son hipótesis antagónicas en las localidades jurásicas de **Solnhofen, Bavaria, Alemania** (ver Applegate *et al.* 2006; Barthel *et al.* 1978; Barthel, Swinburne & Morris 1990; Etter 2001; Keupp, 1993). Estudios sobre el ambiente de depósito en las *Solnhofen Plattenkalken*, usando indicadores geoquímicos (REE) en bioapatitas de coprolitos, hueso y tejido blando (Kemp & Trueman, 2002), sugieren que el ambiente de depósito no era anóxico y la precipitación calcárea pudo ocurrir *ex situ* de acuerdo al modelo de Barthel *et al.* 1978. Mientras que los estudios de Wesphal, 2006, sugieren que la estratificación laminar no refleja ambientes de depósito semejantes, pudiendo inclusive formarse por alteraciones diagenéticas. Los patrones inertes de la diagénesis alteran las señales de las fluctuaciones ambientales.

El modelo paleoambiental de la Laguna de Solnhofen ha sido discutido durante décadas, a partir de 1985, sin embargo, el modelo lagunar es puesto en duda de manera consistente (ver Brett & Seilacher 1991; Briggs 2002; Etter 2001, Lécuyer *et al.* 2002; Seilacher 1985; Seilacher, Reif & Westphal 1985; Viohl 1994). En la actualidad, se considera que solo es aplicable en algunas cuencas muy localizadas (dentro del sistema costero de Solnhofen) con profundidades estimadas de entre 30 a 60 m, mecánicamente limitadas por colinas *microbio-espongales* (*sponge-microbial mounds*) denominadas *Wannen*, cuyo origen es ambiguo (Etter, 2002), pero que se elevan hasta unos 50 m por arriba del piso marino y donde el depósito de las Plattenkalk es restringido por estas barreras. Solnhofen es la Konservat-Lagerstätte más estudiada, y ha quedado en la retórica científica como el modelo clásico de Depósito de Estancamiento (*Stagnation*).

De una manera imitativa, el modelo paleoambiental de la Laguna Tlayúa *Solnhofen-like*, propone una cuenca restringida por dos barreras hipotéticas no demostrables. Este

modelo emparentado con las *Solnhofen Plattenkalken*, ha sido revisado y reafirmado en el 2006, y en la actualidad se cita como el ambiente de depósito más convincente (ver Suárez *et al.*, 2009).

► De acuerdo al modelo tradicional de depósito en Tlayúa, la arcilla rojiza en las interfases laminares fosilíferas, llamada “Sopa de Hematita” (sic) (ver Espinosa-Arrubarena & Applegate, 1996, Applegate *et al.*, 2006), se interpretaba como una clase de envoltura tafonómica (previamente era evidencia de matas algales, ver Seirbetz & Buitron, 1987 en Applegate *et al.*, 2006), que estaba compuesta principalmente por un óxido de hierro de inequívoco origen terrígeno, la hematita, y cuyo efecto en la preservación no estaba claro (ver Applegate *et al.*, 2006)

En la presente investigación, los estudios de la biogeoquímica composicional de los fósiles, de las interfases fosilíferas y de los horizontes arcillosos entre los estratos, reportan altos contenidos de Óxidos de Manganeso y de Hierro, Feldespatos alcalinos, filosilicatos volcanogénicos, Elementos Metálicos Traza y REE. Lo que revela la composición del sustrato asociado a la fosilización, y adicionalmente, el origen de las capas rojas depositadas entre estratos, dado que se encontraron las fases cristalinas de estos compuestos:

- a. Óxidos de Mn: **Montmorellita, Bernisita, Smectita**: arcillas marinas
- b. Oxihidróxidos de Fe: **Goetita, Hematita**: arcillas autigénicas y/o detríticas
- c. Feldespatos alcalinos: **Ortoclasa**, Detrito de la roca madre ígnea y/o Ceniza
- d. Aluminosilicatos primarios: **Cuarzo**, pobres concentraciones
- e. Otros minerales volcanogénicos: **Talco**, alteración geotermal
- f. Espato alcalino: **Anquerita**, alteración hidrotermal
- g. Concentración anómala de **Arsénico**, alteración hidrotermal y/o diagenética, pero siempre correlacionado con la concentración de carbón orgánico.
- h. REE: **Itrio, Rubidio, Cesio, Molibdeno**, y presencia diferencial de **Uranio**, reducción microbiana

► Las arcillas rojas depositadas transgresivamente entre los estratos de las calizas, en su composición principal son arcillas de origen marino o autigénico.

► El sustrato en las interfases laminares fosilíferas, está enriquecido por arcillas autigénicas y detríticas, con silicatos primarios (Cuarzo), con aporte de minerales producto de alteración hidrotermal (Talco, Anquerita, Arsénico), con feldespatos volcanogénicos y con actínidos capturados por respiración microbiana (Uranio).

► Las calizas micríticas laminares de Tlayúa, difieren significativamente (por geoquímica, geomicrobiología y microfacies) de las mejor conocidas Solnhofen Plattenkalken: Flinz y Faüle (ver Barthel, Swinburne & Morris 1990, Hemleben & Swinburne 1991; Kashiyama *et al.* 2004; Kemp & Truemanb 2002; Suarez *et al.*, 2008 ; y los resultados de este trabajo.)

► De acuerdo al modelo tradicional del depósito en Tlayúa, la hipersalinidad *Solnhofen-like*, resuelve la problemática de la fósilización, juega un papel doble: (1) Detiene casi toda actividad biológica: inhibiendo la descomposición, el carrollaje, la depredación, el crecimiento vegetal y microbiano, la bioturbación por la meiofauna, y enrarece el ambiente permitiendo solo el crecimiento algal. (2) Por otra parte, detiene la completa deshidratación del organismo provocando su eventual *momificación* (sic) (ver Applegate *et al.*, 2006; Espinosa-Arrubarena & Applegate, 1996; Gonzalez-Rodríguez, 1996) Y la prueba de esto es una interpretación trivial de los patrones *post-mortem* de contorsión en los fósiles (sic): Ej. Torsión de las extremidades de los ofiúridos y contracción muscular en los peces *Belenostomus* (ver Martín-Medrano (2003) *en* Applegate *et al.*, 2006). Aunque, nuevamente, los mecanismos de preservación por hipersalinidad no estaban claros.

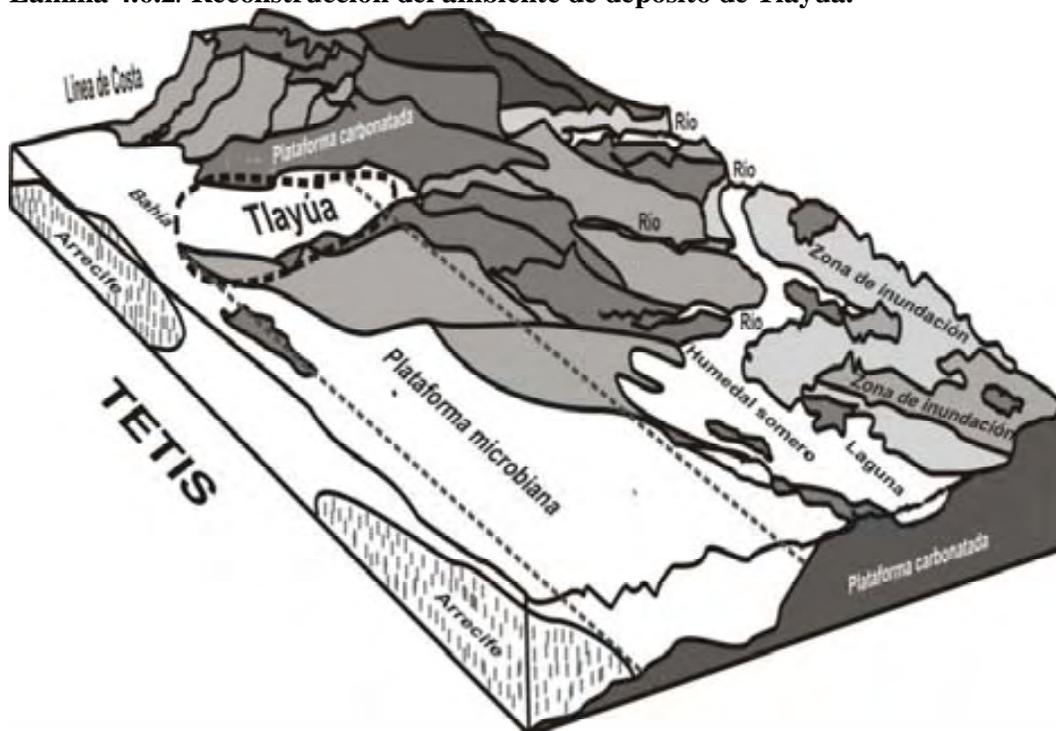
► En los datos generados durante la presente investigación, no se detectó la presencia de sulfatos cálcicos del tipo de la Anhidrita ni Yeso primario (autigénico), ni sulfatos sódicos como la Thenardita o Mirabilita, ni sulfatos magnésicos como la Halita o la Polihalita, como indicadores de hipersalinidad y de procesos evaporíticos. No se detectó un aumento en la concentración de magnesio. No se detectó Vivianita como consecuencia del aporte dulceacuícola de terrígenos. No se detectó Illita ni Sepiolita (arcilla con alto contenido de Mg) como minerales secundarios asociados a cuencas salinas y alcalinas (ver Melgarejo, 2003; González –García, 1999).

En contraste, en la presente investigación no se asume en ningún punto que la preservación excepcional en Tlayúa sea por una clase de *momificación*, los resultados muestran que el mecanismo de preservación en Tlayúa ocurre principalmente por la acción de apatitas biogénicas, y en los análisis del origen de este mineral autigénico, se reporta un gradiente bioquímico dinámico, donde el régimen de salinidad puede afectar completamente la naturaleza de su formación: la hipersalinidad restringe la precipitación de apatitas biogénicas y de calcita autigénica, además inhibe la biomineralización y promueve la disolución química. Y adicionalmente, se plantea un modelo paleoambiental que, si bien difiere del escenario lagunar, busca integrar la

dinámica biológica y geoquímica que permitió la preservación excepcional (ver esquema 4. 6.2).

► Por otra parte, no existen evidencias que soporten la hipótesis de preservación por pozas de enterramiento intermareal (ver Pantoja 1992; Malpica-Cruz *et al.* 1989; Guerrero-Arenas *et al.* 20042); tales como una tasa de depósito elevada ($> 15\text{cm/año}$), exposición subaerial, dolomitización de las interfases laminares (aumento del radio $\text{Mg}/\text{CO}_2\text{Ca}_3$), bioturbación y retrabajo, alto contenido de materia orgánica, horizontes de mortandad, ambiente siempre óxico, alto contenido de aluminosilicatos detríticos y arcillas dominantes del tipo de la Sepiolita y Odinita, procesos evaporíticos tales como presencia de anhídridos carbónicos del tipo de la Halita, Yeso autigénico y Anhidrita, acompañados de sílice autigénica como Calcedonia y sulfatos de estroncio del tipo de la Celestina (ver Melgarejo, 2003; Gonzalez-García, 1996). El enterramiento catastrófico *per se* no inhibe la descomposición, la digestión microbiana continua, aunque aumente la tasa de enterramiento en una zona óxica y con exposición subaerial (zona intermareal), donde la productividad primaria es muy elevada y el poro sedimentario permanece siempre hidratado (capa aguada de espesor grueso) y la permanente adición de carbón orgánico reactivo incrementa la tasa de descomposición, destruyendo la fracción lábil y progresando lentamente con la fracción refractaria.

Lámina 4.6.2. Reconstrucción del ambiente de depósito de Tlayúa.



► En la reconstrucción del modelo (ver Lámina 4.6.2, pág. anterior), el origen de las bioapatitas sedimentarias, la implicación de la respiración microbiana en la descomposición orgánica y la biomineralización, la génesis de la arcillas autigénicas y su depósito estratiforme, más datos paleogeográficos y paleohidrológicos, una revisión a la micritización laminar de las calizas sedimentarias y a la asociación fósil (no sobreexpresada), y adicionalmente, la tafonomía molecular de tejidos blandos (biomarcador e indicadores biogeoquímicos), sugieren un modelo de cuenca marina en los márgenes continentales. La paleocuenca marina de Tlayúa, de plataforma somera, tropical semiárida, con regímenes de salinidad normales, estratificada, subóxica, físicamente perturbada y biológicamente subdesarrollada, sugieren un ambiente de **Bahía Costero-Arrecifal**, ubicada en una zona tidal o subtidal de la plataforma. Si bien una reconstrucción detallada del ambiente de depósito no es posible, dado que las dimensiones laterales de Tlayúa permanecen desconocidas.

Capítulo 5. Conclusiones

5.1. Preservación fósil excepcional de tejidos no-mineralizados

• Fosfatización, elementos metálicos traza y Tierras Raras (REE)

► Estudios de la geoquímica orgánica composicional: Elementos Mayores, elementos metálicos traza y Tierras Raras (REE), más análisis de microscopía SEM y microfotografía, revelan las rutas que siguió la descomposición de la materia orgánica y su eventual incorporación litológica. La Tafonomía molecular de tejidos blandos fósiles, sugieren que la anoxia *per se*, no es determinante de la preservación, pero sí lo es, en contraste, un conjunto de eventos encadenados espacialmente (*causa y efecto*), y temporalmente (a corto y largo plazo), tales como el gradiente químico, la biomineralización y la alteración diagenética. Los cuales determinan la preservación excepcional de partes blandas, tejidos no mineralizados y biomoléculas lábiles.

► La fosfatización está entre las vías tafonómicas más espectaculares, y el papel de la hidrólisis en la degradación del carbón orgánico, debe ser objeto de estudios futuros. Se sabe que superficies minerales presentes en el medio son capaces de reaccionar positivamente con líquidos orgánicos, tal como los fosfatos que pueden retener la humedad de la *miosfibrina* en el tejido muscular, por periodos breves pero cruciales durante el enterramiento.

► Estudios en el ámbito molecular de tejidos no mineralizados fósiles, amplían nuestra visión de los procesos de fosilización, preservación y transferencia diagenética, que ocurren bajo condiciones fisicoquímicas y biológicas únicas.

► Los trabajos con **Biomarcadores y Fingerprints fósiles**, sugieren que las moléculas lábiles y refractarias guardan un potencial de preservación diferencial, que será inhibido o expresado por las condiciones fisicoquímicas, biológicas y geológicas del ambiente de depósito.

► Los resultados de la presente investigación tienen evidentes implicaciones paleoambientales: Para Tlayúa, se plantea así un ambiente de depósito dinámico que incluya el mayor número de variables, tal como ocurre en ambientes naturales.

Dado el carácter analítico y tafonómico de este trabajo de investigación, me restringo a plantear, en términos generales, un modelo paleoambiental considerando únicamente los datos generados en este trabajo, su interpretación y una revisión de los modelos tafonómicos anteriores. El origen de las bioapatitas, la implicación de la respiración microbiana en la descomposición orgánica y la génesis de las arcillas autigénicas y detríticas, más los datos paleogeográficos y paleohidrológicos, una revisión a la micritización laminar de las calizas sedimentarias y una revisión a la asociación fósil (no sobreexpresada), y finalmente, la tafonomía molecular de tejidos blandos (biomarcador e indicadores geoquímicos), sugieren un modelo de cuenca marina en los márgenes continentales. Esta cuenca marina de plataforma somera, tropical semiárida, con regímenes de salinidad normales, estratificada, con pobre circulación en el fondo en un rango óxico-subóxico, físicamente perturbada y biológicamente subdesarrollada, favoreció la preservación inusual de tejidos blandos. Siguiendo la dinámica de los ambientes actuales, un modelo de ésta paleocuenca marina, es una **Bahía costero-arrecifal**, ubicada en una zona tidal o subtidal de la plataforma. Si bien una reconstrucción detallada del ambiente de depósito no es posible, dado que las dimensiones laterales de Tlayúa permanecen desconocidas. Se han reconocido extensiones al Suroeste del afloramiento a una distancia de hasta de 10 Km. (ver Alvarado-Ortega, 2004), pero las extensiones de Norte-Sur y Sureste no afloran porque depósitos Cenozoicos (Agua de Luna y Pie de Vaca) las constriñen.

► Finalmente, para ampliar un escenario paleoambiental viable, nuevos estudios se hacen necesarios, esto incluye el uso de **Biomarcadores**, los cuales serán indicadores de la actividad microbiana, del contenido de la biomasa original (Flora y Fauna) y del origen de biomoléculas con potencial de preservación alto.

Por otra parte, un muestreo más amplio a las arcillas autigénicas y detríticas, por ejemplo, producirá información sobre la geomorfología y el ambiente de la cuenca.

Adicionalmente, estudios de isotopía con REE, usados como *fingerprints* biogeoquímicos diagnósticos, generarán información acerca de niveles de oxigenación, salinidad, temperatura, biomineralización y alteración diagenética.

1.2. Futuras aproximaciones

- **Paleometría**

La Paleometría es el uso combinado de técnicas analíticas no-destructivas en el estudio del material fósil y subfósil, incluye la prospección paleogeofísica, la obtención de imágenes virtuales y el análisis composicional del material fósil, con el fin de entender su fuente de origen, estructuras biológicas y propiedades de preservación características. Esta metodología ayuda a esclarecer interrogantes de campo (teledetección de depósitos fósiles) y de laboratorio (problemática de la preservación fósil). Se describen aquí las implicaciones del primer estudio de Paleometría usando Fluorescencia Visible Inducida por radiación UV y Espectroscopía de Emisión de Rayos X Inducida por Partículas (PIXE), aplicadas a un estudio tafonómico de Lagerstätte: La Cantera Tlayúa.

► Un esfuerzo por hacer que la exploración mediante *Fluorescencia visible inducida por luz UV* se convierta en una técnica analítica rápida y de examen diagnóstico, en orden de determinar preliminarmente la composición del material fósil y que permita una imagen detallada de la morfología del ejemplar, debe conducir necesariamente a desarrollar un proyecto que evalúe esta técnica, sus aplicaciones y limitaciones, en orden de identificar, caracterizar y conservar los ejemplares fósiles (ver Buzit-Tragni, 2005; Purewal *et al.*, 2008)

► El *Pelletron* del IFUNAM es un acelerador electrostático de iones con una línea externa dedicada a una variedad de análisis en *Arqueometría* y *Paleometría*. Empleando técnicas combinadas para análisis multielementales *no-destructivos*, como *PIXE*, *RBS* y *PIGE*. El costo de su uso es equivalente al de un microscopio electrónico, su aplicación de manera directa y puntual permite un examen inicial para el uso de una técnica particular o su uso combinado, así como para establecer estrategias de muestreo (ver Ruvalcaba-Sil, 2002).

► PIXE es una técnica idónea para análisis de material fósil, por su carácter no destructivo y su capacidad sensible de detección. Con este grupo de análisis semicuantitativos y cuantitativos del material fósil, se logró caracterizar el comportamiento biogeoquímico a varios niveles del tejido y la cama fósil.

► El conocimiento de la materia orgánica en el registro fósil es todavía limitado, sin embargo, cada vez se requieren menores concentraciones de muestra para su estudio, dadas las nuevas técnicas, que aumentan en complejidad y sensibilidad analítica. Futuros análisis de la composición química de células microbianas fosilizadas, por técnicas analíticas de microsonda (Ej. μ -Flourescencia, μ -PIXE, μ -DFX-Sincrotón), ampliará el uso de fingerprints microbianos fósiles como indicadores diagnósticos del ambiente de depósito o del comportamiento de la materia orgánica con superficies minerales diversas.

- **Tafonomía Molecular Experimental**

Por otra parte, trabajos en laboratorio de tafonomía molecular experimental, que simulen los mecanismos de la transformación de la materia orgánica fósil, servirán para entender las vías de la degradación, la preservación y la biomineralización. En este punto, el uso de técnicas de origen molecular, ofrece la posibilidad de obtener datos precisos del comportamiento estructural y funcional del objeto de estudio (ver Donoghue *et al.*, 2006; Raffa *et al.*, 2008). El estudio de la materia orgánica preservada, empieza a revelar información invaluable que difícilmente se consigue por otras fuentes. La interpretación de los datos resultantes requiere un entendimiento de la Tafonomía Molecular, es decir, de los procesos que afectan la descomposición orgánica y su interacción con las superficies minerales (materia orgánica / Geósfera).

- **Imagen Molecular**

La investigación en Paleobiología Molecular se apoya en nuevas técnicas de análisis microscópico: PIXE, Espectrometría de Masas por Inducción de Plasma, Sincrotrón-Microdifracción de RX, Espectroscopía Raman, Fluorescencia de Rayos-X, etc. (ver Dittrich & Luttge, 2008; Lak *et al.*, 2008). Una consecuencia de esto es que la imagen ha evolucionado, generando cada vez más información estructural, composicional y funcional del objeto de estudio.

La necesidad de obtener datos cuantitativos, más allá de la mera observación visual, permite extraer toda la información posible generando una imagen dinámica. Esto es particularmente útil cuando se hacen estudios de materiales heterogéneos y su evolución en el tiempo, tal como ocurre con los fósiles.

xii.

Referencias

Allison, P. A. 2003. **Decay**. pp. 270-273. *En*: Briggs, D. E. G., P. R. Cowther (eds.). *Palaeobiology II*. Blackwell Publishing. Malden, USA.

Allison, P. A., D. E. G. Briggs. 1991. **Taphonomy of Nonmineralized Tissues**. pp. 26-58. *En*: Allison, P. A., Briggs, D. E. G (eds.). *Taphonomy. Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. Plenum Press. New York.

Allison, P. A. 1988a. **Konservat-Lagerstätten: Cause and Classification**. *Paleobiology*, vol. 14, No. 4, pp. 331-344

Allison, P. A. 1988b. **The Role of Anoxia in the Decay and Mineralization of Proteinaceous Macro-Fossils** *Paleobiology*, vol. 14, No. 2, pp. 139-154.

Alvarado-Ortega, J., L. Espinosa-Arrubarrena, A. Blanco, F. J. Vega, M. Benammi & D.E. G. Briggs. 2007. **Exceptional preservation of soft tissues in cretaceous fishes from the Tlayúa Quarry, Central Mexico**. *Palaios*, vol. 22, p.682-685.

Alvarado-Ortega, J. 2005. **Sistemática de los peces Ichthyodectiformes de la Cantera Tlayúa, Puebla, México**. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México.

Anawar, H.M., Akai, J., Komaki, K., terao, H., Yosioka, T., Ishizuka, T., Safiullah, S., Kikuo, K. 2003. **Geochemical occurrence of arsenic in groundwater of Bangladesh: sources and mobilization processes**. *J. Geochem. Explor.*, 77, 109-131.

Applegate, S.P., L. Espinosa-Arrubarrena, Alvarado-Ortega, J. L. & M. Benammi. 2006. **Revision of recent investigations in the Tlayúa Quarry**. *En* Vega, F.J., Nyborg, T.G., Perrilliat, M.C., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S.R.S., and Quiroz-Barroso, S.A., eds., *Studies on Mexican Paleontology*: Springer, Dordrecht, pp. 276–304.

Applegate, S.P., Cabral-Perdomo, M.A. 1994. **The Biodiversity of the vertebrate fossils of the Tlayúa quarries, as a key to the formation of an environmental model**. Society of Vertebrate Paleontology, 54th annual meeting, abstracts of papers. *Journal of vertebrate Paleontology*

Applegate, S.P., Espinosa-Arrubarrena, L. 1992. **The pycnodont fauna of Albian age (lower Cretaceous) from de Tlayúa quarries near Tepexi de Rodriguez, Puebla, México, with comments on their paleobiology and paleocological significance**. Society of vertebrate paleontology, 52nd annual meeting. *Journal of vertebrate paleontology* 12, 17A.

Applegate, S.P. 1987. **A preliminary study of the Tlayúa Quarry near Tepexi de Rodriguez, Puebla**. *Revista de la Sociedad Mexicana de paleontología* 1, 40- 54.

Arp, G., A. Reimer, J. Reitner.2001. **Photosynthesis-Induced Biofilm Calcification and Calcium Concentrations in Phanerozoic Oceans**. *Science*, vol. 292, pp.1701

Balistrieri L.S. and Murray J.W. (1982). **The adsorption of copper, lead, zinc, and cadmium on goethite from major ion seawater**. *Geochim. Cosmochim. Acta* 46, 1253-1265.

Barthel, K. W., N. H. M. Swinburne, S. Conway Morris. 1990. **Solnhofen. A study in Mesozoic palaeontology**. Cambridge University Press. Cambridge. 236 p.

- Barthel, K.W., 1972. **The genesis of Solnhofen lithographic limestone (lower Tithonian): further data and comments.** *Neus Jahrbuch für geologie und Paläontologie. Abhandlungen* 135, 1-18
- Barnes, C. E., and J. K. Cochran. 1993. **Uranium geochemistry in estuarine sediments: controls on removal and release processes.** *Geochim. Cosmo- chim. Acta* 57:555–569.
- Belzile N., De Vitre R.R. and Tessier A. 1989. ***In situ* collection of diagenetic iron and manganese oxyhydroxides from natural sediments.** *Nature* **340**, 376-377.
- Benammi, M., Alvarado-Ortega, J. & Urrutia-Fucugauchi, J. 2006. **Magnetostratigraphy of the Lower Cretaceous strata in Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodríguez, State of Puebla, Mexico,** *in* *Paleomagnetism and Tectonics in Latin America: Earth Planets Space*, v. 58, p. 1295–1302.
- Bender M.L. and Heggie D.T. 1984. **Fate of organic carbon reaching the deep sea floor: a status report.** *Geochim. Cosmochim. Acta* 48, 977-986;
- Benner, R., A.E. Maccubbin & R. Hodson, 1984, **Anaerobic biodegradation of the lignin and polysaccharide components of lignocelluloses and synthetic lignin by sediment microflora,** *Applied and Environmental Microbiology* 47: 948-1004.
- Benoît Hubert, J. Javier Álvaro & Jun-Yuan Chen, 2005, **Microbially mediated phosphatization in the Neoproterozoic Doushantuo Lagerstätte,** *South China Bulletin de la Societe Geologique de France; Jv. 176; no. 4; p. 355-361*
- van Bergen, P. F. 2003. **Resistant Plant Tissues- Cuticles and Propagules.** pp. 256-259. *En: Briggs, D. E. G., P. R. Cowther. (eds.). Palaeobiology II. Blackwell Publishing. Malden, USA.*
- Bernal, J. P., L. B. Railsback. 2008. **Introducción a la Tabla Periódica de los Elementos y sus Iones para Ciencias de la Tierra.** *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 25(2): 236-246.
- Bernier, P., C. Gaillard, J. C. Gall, G. Barale, J. P. Bourseau, E. Buffetaut, S. Wenz. 1991. **Morphogenetic impact of microbial mats on surface structures of Kimmeridgian micritic limestones (Cerin, France).** *Sedimentology* 38: 127-136.
- Berner R.A. 1981. **A new geochemical classification of sedimentary environments.** *J. Sediment. Petrol.* 51, 359-365];
- Blaber, S. J. M. 1985. **The ecology of fishes of estuaries and lagoons of the Indo-Pacific with particular reference to Southeast Africa.** *Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration.* Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Boreham, C. J. & T. G. Powell. 1987. **Sources and preservation of organic matter in the Cretaceous Toolebuc Formation, Eastern Australia.** *Org. Geochem. Vol. II, No. 6, pp. 433-449.*
- Boyle, R.W., Jonasson, I.R. 1973. **The geochemistry of arsenic and its use as an indicator element in geochemical prospecting.** *J. Geochem. Explor.* 2, 251-296.
- Botjer, D. J., W. Etter, J. W. Hagadorn, C. M. Tang. 2002. **Fossil-Lagerstätten: Jewels of the Fossil Record.** pp. 1-10. *En: Botjer, D. J., W. Etter, J. W. Hagadorn, C. M. Tang (eds.). Exceptional Fossil Preservation. A Unique View of the Evolution of Marine Life. Columbia University Press. New York.*
- Breyer, C. E. & A. Seilacher. 1991. **Fossil Lagerstätten: a taphonomic consequence of event sedimentation,** p. 283-297. *In G. Einsele, W. Ricken, and A. Seilacher. (eds.), Cycles and Events in Stratigraphy, Springer-Verlag, Berlín.*
- Briggs, D. E. G., R. A. Moore, Jeffrey W. Shultz & Günter Schweigert. 2005. **Mineralization of soft-part anatomy and invading microbes in the horseshoe crab Mesolimulus from the Upper Jurassic Lagerstätte of Nusplingen, Germany .** *Proc. R. Soc. B* , 272, 627–632

Briggs, D. E. G. 2003a. **Exceptionally Preserved Fossils**. pp. 328-332. *En*: Briggs, D. E. G., P. R. Cowther. (eds.). *Palaeobiology II*. Blackwell Publishing. Malden, USA.

Briggs D. E. G, 2003b. **The role of decay and mineralization in the preservation of soft-bodied fossils**. *Annu Rev Earth Planet Sci* 31:275–301.

Briggs, D. E. G. 1997. **Molecular taphonomy of animal and plantcuticles: selective preservation and diagenesis**. *Phil.Trans. R. Soc. Lond. B*, **354**, pp. 7-17.

Briggs, D. E. G., A. J. Kear, D. M. Martill & P. R. Wilby. 1993, **Phosphatization of soft-tissue in experiments and fossils**. *Journal of the Geological Society*; December; v. 150; no. 6; p. 1035-1038

Brocks, J. J., R. E. Summons. 2003. **Sedimentary Hydrocarbons, Biomarkers for Early Life**. pp. 63-115. *En*: Holland, H. D., K. K. Turekian (eds.). *Treatise on Geochemistry*. Elsevier Pergamon. Oxford.

Brocks, J.J., G. A. Logan, R. Buick, R. E. Summons. 1999. **Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes**, *Science* 285, pp. 1033-1036.

Buzit-Tragni C., 2005, **The Use of ultraviolet-Induced Visible Fluorescence for examination of photographs**, 3rd Cycle Thesis, Advanced Residency Program in Photograph Conservation, Rochester Institute of Technology, New York, July, 2005

Calvin, M. 1969. **Chemical Evolution Towards the Origin of Living Systems on the Earth and Elsewhere**. Oxford University Press, London, pp.278.

Canfield D.E., Thamdrup B. and Hansen J.W. (1993) **The anaerobic degradation of organic matter in Danish coastal sediments: Iron reduction, manganese reduction, and sulfate reduction**. *Geochim. Cosmochim. Acta* **57**, 3867-3883

Canfield, D. E., R. Raiswell. 1991. **Carbonate Precipitation and Dissolution: Its Relevance to Fossil Preservation**. pp. 412-445. *En*: Allison, P. A., Briggs, D. E. G. *Taphonomy. Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. Plenum Press. New York.

Clark, R. N. 1999. **Spectroscopy of rocks and minerals, and principles of spectroscopy**. *En*: *Manual of Remote Sensing* vol. 3. Renz, A (Ed). New York

Cowen J.P. and Silver M.W. 1984. **The association of iron and manganese with bacteria on marine macroparticulate material**. *Science* **224**, 1340-1342.

Curry, G. B., 1987, **Molecular palaeontology: New life for old molecules**. *Trends Ecol. Evol.* 2:161-165.

Chafetz, H.S. 1986. **Marine peloids: a product of bacterially induced precipitation of calcite**. *Journal of Sedimentary Petrology*, 56: 812- 817

Champness, P. A. 1995. **Analytical electron microscopy**. pp. 91-141, *En* Potts, P.J., Bowles J.F.W., Reed S. J. 6 Cave, M. R. (eds), *Microprobe Techniques in the Earth Sciences*: Chapman & Hall, London.

Davies, D. J., E. N. Powell and R. J. Stanton, Jr, 1989. **Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation – a commentary: can shell beds form by the gradual accumulation of biogenic debris on the sea floor?** *Lethaia* 22 (1989), pp. 207–212

Denys, C. 2003. **Bones**. pp. 264-269. *En*: Briggs, D. E. G., P. R. Cowther. (eds.). *Palaeobiology II*. Blackwell Publishing. Malden, USA.

Derenne, S, F. Robert, A. Skrzypczak-Bonduelle, D. Gourier, L. Binet, J.-N. Rouzaud. 2008. **Molecular evidence for life in the 3.5 billion year old Warrawoona chert**, *Earth and Planetary Science Letters*

- DeSalle, R., G. Giribet and W. Wheeler (eds.), 2002. **Molecular Systematics and Evolution: Theory and Practice**. Series. Experientia Supplementum, Birkhauser Verlag, Vol. 92, p. 309.
- De Vitre, R., Belzile, N., Tessier, A., 1991. **Speciation and adsorption of arsenic on diagenetic iron oxyhydroxides**. *Limnol. Oceanog.* 36, 1480-1485.
- Diettrich, M. & A. Luttge. 2008. **Microorganisms, mineral surfaces, and aquatic environments: Learning from the past for future progress**. *Geobiology* 6, 201–213
- Donoghue, P. J., S. Bengtson, X. Dong, N. J. Gostling, T. Hultgren, J. A. Cunningham, Ch. Yin, Z. Yue, F. Peng & M. Stambanoni. 2006. **Synchrotron X-ray tomographic microscopy of fossil embryos**. *Nature* 442, pp. 680-683.
- Dunn, K. A., R. J. C. McLean, G. R. Upchurch, Jr. & R. L. Folk. 1997. **Enhancement of Leaf Fossilization Potential by Bacterial Biofilms**. *Geology* 25 (12), pp. 1119-1122.
- Dupraz, C. & Pieter T. Visscher, 2005 **Microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats**, *Trends in Microbiology* Vol.13 No.9
- Eganhouse, R. P. (ed.), 1997, **Molecular Marker in environmental geochemistry**, pp. 425. American Chemical Society. Washington, D.C.
- Emerson S. and Bender M. (1981) **Carbon fluxes at the sediment-water interface of the deep-sea: calcium carbonate preservation**. *J Marine Res.* 39, 139–162
- Etter, W. 2002. **Solnhofen: Plattenkalk preservation with Archaeopteryx**. pp. 327-352. *En: Botjer, D. J., W. Etter, J. W. Hagadorn, C. M. Tang (eds.). Exceptional Fossil Preservation. A Unique View of the Evolution of Marine Life. Columbia University Press. New York.*
- Eglinton, G., 1983, **Organic molecules as chemical fossils- The molecular fossil record**, in : *Cosmochemistry and the Origin of Life*. C. Ponnampertuma, Ed. reidel, Dordrecht, pp. 323-359.
- Espinosa-Arrubarena, L. & S. P. Applegate. 1996. **A possible model for the paleoecology of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México**, pp. 539–550. *En Arratia, G., and Viohl, G., (eds.), Mesozoic Fishes Systematics and Paleoecology: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.*
- Falkowski, P. G. 2003. **Biogeochemistry of Primary Production in the Sea**. pp. 185-213. *En: Holland, H. D., K. K. Turekian (eds.). Treatise on Geochemistry. Elsevier Pergamon. Oxford.*
- Farmer, J. D. 2003. **Exploring for a Fossil Record of Extraterrestrial Life**. pp 8-13. *En: Briggs, D. E. G., P. R. Cowther. (eds.). Palaeobiology II. Blackwell Publishing. Malden, USA.*
- Fernandez-Becerra, S. 1985. **Levantamiento a detalle de columnas estratigráficas en el área de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Cantera Tlayúa**, *Petróleos Mexicanos, Sup. Gral. Distr. Expl. Petrolera, Zona Centro-Poza Rica.* 31 p.
- Flemming, R. L. 2007, **Micro X-ray diffraction (μXRD): a versatile technique for characterization of Earth and planetary materials**. *Can. J. Earth Sci.* 44: 1333–1346
- Flügel, E. 2004. **Microfacies of carbonate rocks**. Analysis, interpretation and application. Springer-Verlag, 976 p. Berlín.
- Fraser, D. G. 1995. **The nuclear microprobe- PIXE, PIGE, RBS, NRDA and ERDA**. pp 141-160. *En Potts, P.J., Bowles J.F.W., Reed S. J. 6 Cave, M. R. (eds), Microprobe Techniques in the Earth Sciences: Chapman & Hall, London.*
- Froelich P.N., Klinkhammer G.P., Bender M.L., Luedtke N.A., Heath G.R., Cullen D. and Dauphin P. (1979) **Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis**. *Geochim. Cosmochim. Acta* 43, 1075-1090

- Gadd, G. M. 2008. **Bacterial and fungal geomicrobiology: A problem with communities?**, *Geobiology*, 6, pp.278 - 284
- Gall, J.-C. 2003. **Role of Microbial Mats**. pp. 280-284. *En*: Briggs, D. E. G., P. R. Cowther. (eds.). *Palaeobiology II*. Blackwell Publishing. Malden, USA.
- Gil Cid, D. & M. Mora Núñez , 2006. **Las enseñanzas prácticas en materias paleontológicas**. Simposio universitario, Universidad Complutense, Madrid, 26- 27 junio.
- Goldberg, S., Glaubig, R.A. 1988. **Anion sorption on a calcareous, montmorillonitic soil-arsenic**. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 52,1297-1300.
- Goldring R. 1985. **Extraordinary Fossil Biotas: Their Ecological and Evolutionary Significance**, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Vol. 311, No. 1148, pp. 25-26
- Gonzalez García, A., P. Marcos de Cossio, J. A. Calleja, A. F. San Sebastián. **Minerales, Estudio y reconocimiento**.1996. Ediciones Omega, Barcelona, 231 p.
- Gonzalez-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 en Ciencias, UNAM. México.
- Grossl, P. R. & W. P. Inskeep. 1992. **Kinetics of octacalcium phosphate crystal growth in the presence of organic acids**. *Cosmochimica Acta* Vol. 54, pp.1955-1961.
- Guerrero Arenas, Rosalia. 2004. **Iconofósiles de invertebrados de la formación Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico**. Tesis Maestría .Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gupta N. S., O. E. Tetlie, D. E. G. Briggs & R. D. Pancost. 2007. **The fossilization of Eurypterids: A result of molecular transformation**. *Palaeos*, v. 22, p. 439-447
- Haq, B. U., Hardenbol, J., Vail, P. R. 1988. **Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level changes**, pp 71-108. *En* : Wilgus, C. K. et al.: *Sea-level changes- an integrated approach*. SEMP Spec.Publ., 42, 71-108. Tulsa.
- Hafez, I. T., C. A. Paraskeva, A. Toliza, P. G. Klepetsanis, P.G. Koutsoukos, Y. Gustavsen, T. Stvold, and A. C. Payatakes. 2006. **Calcium Phosphate Overgrowth on Silicate Sand**. *Crystal Growth & Design*, 6 (3), 675-683
- Hasegawa, H., Matsui, M., Okamura, S., Hojo, M., Iwasaki, N., Sohrin, Y. 1999. **Arsenic speciation including 'hidden' arsenic in natural waters**. *Applied Organometal.Chem.*,13, 113 -119.
- Horn, M. H., L. G. Allen. 1985. **Fish Community ecology in southern California bays and estuaries. pp 169-190. Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards and Ecosystem Integration**. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Hemleben, C., & N.H.M. Swinburne, 1991. **Cyclic deposition of the platenkalk facies**. In G. Einsle, W. Ricken, & A. Seilacher, ed., *Cycles and Events in Stratigraphy*, pp. 572-591. Heidelberg: Springer-Verlag.
- Jeferson, K. K. 2004. **What drives bacteria to produce a biofilm?** *FEMS Microbiology Letters* 236, pp.163-173
- Kemmer, K. M. 2008. **Hard X-ray micro(spectro)scopy: A powerful tool for the geomicrobiologists** . *Geobiology* 6, 270-277
- Kleis, T. & Vale, R. (eds.). 1993. **Guidebook to the Extracellular Matrix and Adhesion proteins**. Oxford University Press.

- Kemp, R. A. & C. N. Trueman. **Rare earth elements in Solnhofen biogenic apatite: geochemical clues to the palaeoenvironment.** *Sedimentary Geology*, Vol. 155, Issues 1-2, pp. 109-127.
- Keupp, H. 1993. **Aspects of the origin of the Solnhofen lithographic limestone facies based on a new core drilling in the Maxberg quarry.** *Geobios*, M.S., 16, 71–80.
- Kirschvink J.L. & Hagadorn, J.W. 2000. **A Grand Unified theory of Biomineralization.** *in* Bäuerlein, E., ed., **The Biomineralisation of Nano- and Micro-Structures.** Wiley-VCH Verlag GmbH, Weinheim, Germany, pp. 139-150.
- Kidwell, S. M. & K. W. Flessa. 1996. **The Quality of the fossil record: Populations, Species, and Communities.** *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 1996. 24:433–64
- Killops, S. & Killops, V. 2005. **Introduction to Organic Geochemistry**, 2nd ed. Oxford: Blackwell Publishing, 393 pp.
- Konhauser, K. O., S. V. Lalonde & V. R. Phoenix. 2008. **Bacterial biomineralization: Where to from here?** *Geobiology* 6, 298–302.
- Johansson S.A.E., Campbell J.L., Malmqvist K.G. 1995. **Particle-Induced X-ray Emission Spectrometry (PIXE).** *Chemical Analysis: Series of monograph on analytical chemistry and its applications*, vol 133, J.D. Widefrodner series ed., John Wiley & Sons, New York.
- Jones, E.J. W, 1998, **Marine Geophysics**, Wiley & Sons, New York, 462 pp.
- Jorgensen, B. B. 1982. **Mineralization of organic matter in the sea bed, the role of sulphate reduction.** *Nature* 296:643-646.
- Joye S. B. & R. Y. Lee. 2004. **Benthic microbial mats: important sources of fixed nitrogen and carbón to the twin cays, belize ecosystem.** *Atoll Research Bulletin* 528.
- Lak, M, D. Néraudeau, A. Nel, P. Cloetens, V. Perrichot and P. Tafforeau. 2008. **Phase contrast X-ray synchrotron imaging: opening access to fossil inclusions in opaque amber.** *Microscopy and Microanalysis*, 14:251-259.
- Lécuyer, C. B. Reynard P. Grandjean. 2004. **Rare earth element evolution of Phanerozoic seawater recorded in biogenic apatites.** *Chemical Geology*, Vol. 204, Issues 1-2, pp. 63-102
- Leman, J.L. 1993. **Intestinal absorption of calcium, magnesium and phosphorus.** Cap.8, pp. 46-50. *En Primer on the metabolic bone diseases and disorders of mineral metabolism*, 2^a ed., Favus, M.j. (ed), Raven Press. USA.
- Liebig, K. 2003. **Bacteria.** pp. 253-256. *En: Briggs, D. E. G., P. R. Cowther. (eds.). Palaeobiology II.* Blackwell Publishing. Malden, USA.
- Liu, Y., G. Sethuraman, W. Wu, G.H Nancollas ; M. Grynpas. 1997. **The crystallization of fluorapatite in the presence of hydroxyapatite seeds and of hydroxyapatite in the presence of fluorapatite seeds .** *Journal of colloid and interface science*, vol. 186, n°1, pp. 102-109
- Lloyd, J. R., C. I. Pearce, Coker, V. S., R. A. D. Patrick, G. Van Der Laan, R. Cutting, D. J. Vaughan, M. Paterson-Beedle, I. P. Mikheenko, P. Yong & L. E. Macaskie. 2008. **Biomineralization: linking the fossil record to the production of high value functional materials.** *Geobiology* 6, 285–297.
- Logan, G. A., M. J. Collins, G. Eglinton. 1991. **Preservation of Organic Biomolecules.** pp. 1-18. *En: Allison, P. A., Briggs, D. E. G (eds.). Taphonomy. Releasing the Data Locked in the Fossil Record.* Plenum Press. New York.
- Logan, G. A., R. E. Summons. 2003. **Late Proterozoic Biogeochemical Cycles.** pp. 22-25. *En: Briggs, D. E. G., P. R. Cowther. (eds.). Palaeobiology II.* Blackwell Publishing. Malden, USA.

- Lovley, D. R. 2001. **Anaerobes to the rescue**. Science 294:1444–1446.
- Lovley, D. R., E. J. P. Phillips, Y. A. Gorby, and E. R. Landa. 1991. **Microbial reduction of uranium**. Nature 350:413–416.
- Lucas, J., L. E. Prévôt. 1991. **Phosphates and Fossil Preservation**. pp. 389-405. *En*: Allison, P. A., Briggs, D. E. G (eds.). Taphonomy. Releasing the Data Locked in the Fossil Record. Plenum Press. New York.
- Maisey, J. G. 1994. **Predatory-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community**. Environmental biology of fishes, 40: 1- 22.
- Malpica-Cruz, R., J. Pantoja-Alor & G. Galguera-Rosas. 1989. **Microfacies de la Cantera Tlayúa, Puebla, México: Simposio Regional de México, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México**, memorias, v. 3, p. 53– 56.
- Martill, D. M. 2003. **The Santana Formation**. pp. 351-356. *En*: Briggs, D. E. G., P. R. Cowther. (eds.). Palaeobiology II. Blackwell Publishing. Malden, USA.
- Martill, D.M., 1990, **Macromolecular resolution of fossilized muscle tissue from and elopomorph fish**. Nature, v. 346, p. 171–172.
- Martill, D.M., 1989, **The Medusa effect: Instantaneous fossilization**: Geology Today, v. 5, p. 201–205.
- Martill, D.M., 1989. **A new ‘Solnhofen’ in Mexico**. Geology Today ,January-February, 25e28
- Martínez-Hernández E., E. Ramírez Arriaga.1999. **Palinoestratigrafía de la región de Tepexi de Rodríguez, Puebla, implicaciones cronoestratigráficas** *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 16, 2: p. 187-107.
- Matsumoto, T., 1980, **Inter-regional correlation of transgressions and regressions in the Cretaceous Period**. Cretaceous Research, v. 1, p. 359-373.
- McHugh. J. 1985. **The estuarine ecosystem integrated**. Foreword. pp. 9-16. *En*: Yáñez-Arancibia (ed.). Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards and Ecosystem Integration. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Megonigal, J. P., M. E. Hines, P. T. Visscher. 2003. **Anaerobic Metabolism: Linkages to Trace Gases and Aerobic Processes**. pp. 317-424. *En*: Holland, H. D., K. K. Turekian (eds.). Treatise on Geochemistry. Elsevier Pergamon. Oxford.
- Melgarejo, J. C. 2003. **Atlas de Asociaciones Minerales en Lámina Delgada**. Publicacions de la Universitat de Barcelona. Barcelona. 1071 pp.
- Merino, L & J. Morales. 2006. **Mineralogía y geoquímica del esqueleto de los mastodontes de los yacimientos Batallones 1, 2 y 5. Implicaciones tafonómicas**. Estudios Geológicos, 62(1)
- Merroun M. L., S. Selenska-Pobell. 2008. **Bacterial interactions with uranium: An environmental perspective**. Journal of Contaminant Hydrology 102: 285–295
- Milliken, K. L. 2002. **Observation of microbial structures in rocks using in rocks using 3D light Microscopy**. Journal of Sedimentary Research ,v. 72; no. 1; p. 220-224
- Miramand P. y Fowler S. (1998). **Bioaccumulation and transfer of vanadium in marine organism**. *En*: Vanadium in the environmental. Parte I y II (J.O. Nriagu, Ed.). Wiley, Nueva York.

- Morán-Zenteno, D. J., C. I. Caballero-Miranda, G. Silva-Romo, B. Ortega-Guerrero, E. González-Torres. 1993. **Jurassic-Cretaceous paleogeographic evolution of the northern Mixteca terrane, southern México.** *Geofísica Internacional* 32(3): 453-473.
- Muller, K. J. & Wallossek, D. 1985. **A remarkable arthropod fauna from the Upper cambrian "Orsten" of Sweden.** *Trans. R. Soc. Ed. Earth Sci.* 76: 161-172.
- Nitecki, M. H. (ed) , 1979. **Mazon creek fossils.** Academic press, new york.
- Nisbet, E. G., C. M. R. Fowler. 2003. **The Early History of Life.** pp. 1-39. *En:* Holland, H. D., K. K. Turekian (eds.). *Treatise on Geochemistry.* Elsevier Pergamon. Oxford.
- Orr , P.J., Briggs, D.E.G. and Kerans, S.L, 1998. **Cambrian Burgess shale animals replicated in clay mineral.** *Science* 281, 1173-1175.
- Ortega-Guerrero, B. 1989. **Paleomagnetismo y geología de las unidades clásticas mesozoicas del area Totoltepec-Ixcaquixtla, esatdos de Puebla y Oaxaca.** Tesis de maestría, facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ortega-Gutierrez, F. 19778. **Estratigrafía del complejo Acatlán en la mixteca Baja, Estados de Puebla y Oaxaca.** *Instituto de Geología,* Universidad Nacional Autónoma de México.
- Oschmann, W. 2003. **Oxygen in the Ocean.** pp. 470-472. *En:* Briggs, D. E. G., P. R. Cowther. (eds.). *Palaeobiology II.* Blackwell Publishing. Malden, USA.
- Pääbo, S., Higuchi, R.G., & Wilson, A.C., 1989, **Ancient DNA and the polymerasa chain reaction,** *J. Biol. Chem.* 264: 9709-9712.
- Palma, R.M. , Mehdi, M., Bressan, G.S. y Kietzmann, D.A. 2007. **Carbonatos subtropicales de la Formación Calabozo (Caloviano) y su diagénesis, Cuenca Neuquina, Mendoz.** *Rev. Asoc. Geol. Argent.* vol.62, no.2.
- Pandolfi, J. M. 2003. **Ancient Reefs.** pp. 307-309. *En:* Briggs, D. E. G., P. R. Cowther. (eds.). *Palaeobiology II.* Blackwell Publishing. Malden, USA.
- Pantoja-Alor, J., 1992. **Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla.** Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología Revista 9, 156e176.
- Pantoja-Alor, J., Malpica-Cruz, V.M., Galgurea-Rosas, G., 1989. **Geología de los alrededores de la cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla.** Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Simposio sobre Geología Regional de México, 3, México, D. F., Memoria, pp. 61e69.
- Park, M. H. & F.T. Fürsich. 2001. **Cyclic nature of lamination in the Tithonian Solnhofen Plattenkalk of southern Germany and its palaeoclimatic implications.** *Int J Earth Sciences (Geol Rundsch)* 90: 847-854.
- Petsch, S.T. 2003. **The global oxygen Cycle.** pp. 515-555. *En* Holland, H. D., K. K. Turekian (eds.) *Treatise on geochemistry.* Elsevier Pergamon. Oxford.
- Peterson P. J., R. E. Summons & P. J. Donoghue. 2007. **Molecular Palaeobiology.** *Palaeontology,* Vol. 50, Part 4, 2007, pp. 775–809
- Pi, T., J. SOLÉ & E. CENTENO-GARCÍA, 2008, **K/Ar dating of a fossil Lagerstätte locality: The Tlayúa quarry, Puebla, Mexico.** *Geochimica et Cosmochimica Acta,* Volume 72, Issue 12, p.A745
- Poinar, H. N. 2003. **The top ten list: Criteria of authenticity for DNA from ancient and forensic samples.** *Int. Congr. Ser.* 1239 (2003)575–579.
- Poinar, H. N., S. Pääbo. 2003. **DNA.** pp. 241-244. *En:* Briggs, D. E. G., P. R. Cowther. (eds.). *Palaeobiology II.* Blackwell Publishing. Malden, USA.

- Potts, P. J., J. F. W. Bowles, S. J. B. Reed, M. R. Cave (eds.). 1995. **Microprobe Techniques in the Earth Sciences**. Chapman & Hall. Londres. 419 pp.
- Prikhodko, S. V., C. Fischer, R. Boytner, M. C. Lozada, M. Uribe, I. Kakoulli. 2007. **Beyond Death: Forensic Investigations of pre-Columbian Mummies from the Tarapaca Valley, Chile, Using Variable Pressure SEM and Raman Spectroscopy**. *Microscopy Today*, November 2007: 6-10.
- Purewal, V., B. Colston & S. Röhrs, 2008. **Developing a simple screening method for the identification of historic biocide residues on herbarium material in museum collections**. *X-Ray Spectrometry*, 37: 137-141.
- Rabouille C. & Gaillard J.-F. 1991. **Towards the EDGE: early diagenetic global explanation. A model depicting the early diagenesis of organic matter, O₂, NO₃, Mn and PO₄**. *Geochim. Cosmochim. Acta* 55, 2511-2525].
- Raffa, E. C., K. L. Schollaerta, D. E. Nelsona, P.C. J. Donoghuec, C. Thomasc, F. R. Turnera, B. D. Steina, X. Dongd, S. Bengtsona, T. Hultgren, M. Stambanovich, Y. Chongyui, & R. A. Raffa, 2008. **Embryo fossilization is a biological process mediated by microbial biofilms**, 2008. *PNAS*, vol. 105, no. 49.
- Reed, J.B. S. 1995. **Electron microprobe microanalysis**, pp: 49-88. *En* Potts, P.J., Bowles J.F.W., Reed S. J. & Cave, M. R. (eds), *Microprobe Techniques in the Earth Sciences*: Chapman & Hall, London.
- Rollinson, 1993, **Using Geochemical data: evaluation, presentation, interpretation**, pp.352, Longman Scientific & Technical.
- Rodríguez-Mercado, J. J., M. A. Altamirano-Lozano. 2006. **Vanadio: contaminación, metabolismo y genotoxicidad**. *Rev. Int. Contam. Ambient.* 22 (4) 173-189, 2006
- Ruttenberg, K. C. 2003. **The Global Phosphorus Cycle**. pp. 585-643. *En*: Holland, H. D., K. K. Turekian (eds.). *Treatise on Geochemistry*. Elsevier Pergamon. Oxford.
- Ruvalcaba-Sil, 2002. **PIXE, RBS y PIGE: Técnicas de origen nuclear aplicadas a la arqueozoología**. pp. 129-151. *En*: Arroyo Cabrales, J., E. Corona M. , (eds.). *Relaciones hombre-fauna: una zona interdisciplinaria de estudio*. CONACULTA, INAH. México.
- Sanderman, J., R. Amundson. 2003. **Biogeochemistry of Decomposition and Detrital Processing**. pp. 249-316. *En*: Holland, H. D., K. K. Turekian (eds.). *Treatise on Geochemistry*. Elsevier Pergamon. Oxford.
- Schopf, J. M. 1993. **Microfossils of the early Archean Apexchert: new evidence of the antiquity of life**. *Science* 260: 640-650
- Schof, T. J. M., 1978. **Fossilization potential of an intertidal fauna: Friday harbor, Washington**, *Paleobiology* 4, 261- 270.
- Schweitzer, M. H., R. Avci , T. Collier , M. B. Goodwind. 2008. **Microscopic, chemical and molecular methods for examining fossil preservation**. *C. R. Palevol* 7 ,pp. 159–184
- Schweitzer, M. H., J. L. Wittmeyer, J. R. Horner, J. K. Toporski. 2005. **Soft-Tissue Vessels and Cellular Preservation in *Tyrannosaurus rex***. *Science* 307: 1952-1955.
- Seilacher, A., W. E. Reif, F. Westphal, R. Riding, E. N. K. Clarkson, H. B. Whittington. 1985. **Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil lagerstätten (and Discussion)**. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, B* 311:5-23. Series B, Biological Sciences, Vol. 311, No. 1148, Extraordinary Fossil Biotas: Their Ecological and Evolutionary Significance, (Oct. 17, 1985), pp. 5-24

- Seilacher, A. (1970): **Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten**. Neues Jahrb. Geol. Paläontol.Abh., 1970: 34-39.
- Selden P. and John Nudds, 2004. **Evolution of Fossil Ecosystems**. Manson Publ. Ltd., London, UK, 2004, 160 pp.
- Shields, Graham. GRAHAM .1998. **What are Lagerstätten?** *Lethaza SeminarLethain*, vol. 31, p 124.
- Skelton, P. W., R. A. Spicer, S. P. Kelley, I. Gilmour. 2003. **The Cretaceous World**. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 360.
- Skinner, H. C. W., H. Jahren. 2003. **Biom mineralization**. pp. 117-184. *En: Holland, H. D., K. K. Turekian (eds.). Treatise on Geochemistry*. Elsevier Pergamon. Oxford.
- Simoneit, B. R. T. 2004. **Biomarkers (molecular fossils) as geochemical indicators of life**. 2004, *Advances in Space Research* 33 , pp.1255–1261.
- Smith, J. V., M.L. Rivers. **Synchrotron X-ray microanalysis**, pp. 163- 227. *En Potts, P.J., Bowles J.F.W., Reed S. J. 6 Cave, M. R. (eds), Microprobe Techniques in the Earth Sciences: Chapman & Hall, London*
- Speyer, S. E., C. E. Brett. 1991. **Taphofacies Controls: Background and Episodic Processes in Fossil Assemblage Preservation**. pp. 502-547. *En: Allison, P. A., Briggs, D. E. G (eds.). Taphonomy. Releasing the Data Locked in the Fossil Record. Plenum Press. New York.*
- Stankiewicz, B. A., D. E. G. Briggs. 2003. **Animal Cuticles**. pp. 259-261. *En: Briggs, D. E. G., P. R. Cowther. (eds.). Palaeobiology II. Blackwell Publishing. Malden, USA.*
- Stankiewicz, B. A., D.E.G. Briggs & R.P. Evershed. 1997. **Chemical composition of Paleozoic and Mesozoic fossil invertebratecuticles as revealed by pyrolysis–gas chromatography/massspectrometry**. *Energ. Fuels* 11 (3), 515–521
- Summons, R.E. **Biogeochemical cycles: a review of fundamental aspects of organic matter formation, preservation and composition**, in: Engel, N.H., Macko, S.A. (Eds.), *Organic Geochemistry-Principlesand Applications*. Plenum Press, New York, pp. 3–21, 1993.
- Summons, R.E., Jahnke, L.L., Simoneit, B.R.T. 1996, **Lipid biomarkers for bacterial ecosystems: Studies of cultured organisms, hydrothermal environments and ancient sediments**, in: *Evolution of Hydrothermal Ecosystems on Earth (and Mars?)*. CIBA Foundation Symposium, vol. 202. Wiley, Chichester, pp. 174–194,
- Sundquist, E. T., K. Visser. 2003. **The Geologic History of the Carbon Cycle**. pp. 425-472. *En: Holland, H. D., K. K. Turekian (eds.). Treatise on Geochemistry*. Elsevier Pergamon. Oxford.
- Suzuki, Y., Y. Suko . 2006. **Geomicrobiological factor that control Uranium movility in the enviormrn: Update recent advances in the bioremediation of uranium-contaminates sites**. *Journal of Mineralogical and Petrological Sciences*, vol. 101, pp 299-307.
- Suzuki, Y., S. D. Kelly, K. M. Kemner, & Jillian F. Banfield. **Direct Microbial Reduction and Subsequent Preservation of Uranium in Natural Near-Surface Sediment**. *Applied and Environmental Microbiology*. Apr. 2005, p. 1790–1797. Vol. 71, No. 4
- Suarez M. B., Luis A. González, Gregory A. Ludvigson, Francisco J. Vega, Jesús Alvarado-Ortega. 2009. **Isotopic composition of low-latitude paleoprecipitation during the Early Cretaceous** . *GSA Bulletin*, p. 12.
- Sun, X., Doner, H.E., 1998. **Adsorption y oxidation of arsenite on goethite**. *Soil Science*, 163, pp. 278-287.
- Takashima ,F. and T. Hibiya. 1995. **An Atlas of fish Histology**. Kodansha LTD. Tokio.

- Tegelaar, E.W., de Leeuw, J.W., Derenne, S., and Largeau, C. 1989, **A reappraisal of kerogen Formation**, *Geochim. Cosmochim. Acta* 53: 3103-3106
- Tang, C. M. 2002a. **Orsten deposits from Sweden: Miniature Late Cambrian Arthropods**. pp. 117-130. *En: Botjer, D. J., W. Etter, J. W. Hagadorn, C. M. Tang (eds.). Exceptional Fossil Preservation. A Unique View of the Evolution of Marine Life. Columbia University Press. New York.*
- Tischlinger, H. 1998. **Erstnachweis von Pigmentfaben bei plattenkalk-teleosteern**. *Archaeopteryx* 16: 1-18, pp. 1-18.
- Toporski, J.K.W., Steele, A., Westall, F., Avci, R., Martill, D.M., And Mckay, D.S., 2002. **In-situ biomarker detection using ToFSIMS and high resolution electron microscopy imaging of an exceptionally well preserved bacterial biofilm from the 28 million year old Ensipel Formation**. *Geoch. Cosmoch. Acta*, 66, 1773-1791.
- Trinajstic, K. , Carina Marshall, John Long, & Kat Bifield. 2007. **Exceptional preservation of nerve and muscle placoderm fish and their evolutionary implications**. *Biol. Lett* 1-4
- Tsuji, K., J. Injuk & R. Grieken. 2004. **X-ray Spectrometry: Recent Technological Advances**. John Wiley and Sons. 603 pp.
- Turick Ch., A. Knox, Ch. L. Leverette, Y.G. Kritzas. 2008 **In situ uranium stabilization by microbial metabolites**. *Journal of Environmental Radioactivity* 99, pp. 890-899
- Viohl, G. 1994. **Fish Taphonomy of the Solnhofen Plattenkalk-An approach to the reconstruction of the palaeoenvironment**. *Geobios Mèmoire Special* 16:81-90
- Visscher, P.T. and Stolz, J.F. (2005) **Microbial mats as bioreactors:populations, processes and products**. *Paeologeogr. Paleoclimatol.Paleoecol.* 219, 87–100
- Wade, M. 1968. **Preservation of soft-bodied animals in Pre-Cambrian sandstones at Ediacara, South Australia**. *Lethaia* 1:238- 267.
- Westall, F., Walsh, M.M. 2003. **Fossil biofilms and the search for life on Mars. In Fossil and Recent Biofilms**, eds. W.E. Krumbein, D. Patterson, G. Zavarzin, Kluwer, Amsterdam, in press.
- Westall, F., De Wit, M.J., Dann, J., Van Der Gaast., S., De Ronde., C., Gerneke., D., 2001. **Early Archaean fossil bacteria and biofilms in hydrothermally-influenced, shallow water sediments, Barberton greenstone belt, SouthAfrica**. *Precambrian Res.* 106, 93-116.
- Westall , F., Steele, A., Toporski, J. Walsh, M., Allen, C., Guidry, S., Gibson, E., Mckay, D., Chafetz, H., 2000. **Polymeric substances and biofilms as biomarkers in terrestrial materials: Implications for extraterrestrial samples**. *J. Geophys. Res. Planets*, 105, 24,511-24,527.
- Westphal, H. 2006. **Limestone–marl alternations as environmental archives and the role of early diagenesis: a critical review**. *Int J Earth Sci (Geol Rundsch)* 95:947–961
- Weyer, S. , A.D. Anbar, A. Gerdes, G.W. Gordon, T.J. Algeo, E.A. Boyle. 2008. **Natural fractionation of $^{238}\text{U}/^{235}\text{U}$** . *Geochimica et Cosmochimica Acta* 72 (2008) 345–359
- Wilby P.R., D.E.G. Briggs, P. Bernier & C. Gaillard, 1996, **Role of microbial mats in the fossilization of soft tissues**: *Geology*, v. 24, p. 787–790.
- Wilby P.R. & D.M. Martill, 1992, **Fossil fish stomachs: A microenvironment for exceptional preservation**, *Historical Biology*, v. 6, p. 25–36.
- Zhongning, D., C. Ren, Q. Zhao, P. Wang, F. Yang. 1995. **Quantitative micro-PIXE and microprobe analysis of ostracode to reconstruct the palaeoenvironment**. *Nuclear Instruments and Methodos in Physicis research B* 104: 619.624.