

TESINA PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Microfósiles de pared orgánica de la Formación Paso Severino, Paleoproterozoico del Uruguay

Estudiante: Ismael Acosta Servetto

Orientador: Dr. Claudio Gaucher

Laboratorio de Micropaleontología, Departamento de Paleontología,

Instituto de Ciencias Geológicas

Septiembre 2023

Agradecimientos

Agradecer no es sencillo. Este texto pretende ser una excusa de ello.

Agradezco a la Universidad de la República y a la querida Facultad de Ciencias. Agradezco al Centro Universitario Regional Este (CURE) del Departamento de Treinta y Tres por facilitar el uso del Microscopio Electrónico de Barrido, al Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas (PEDECIBA) por financiar parte de esta investigación y a la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por el desarrollo del Portal Timbó.

A Stephen Hawking le preguntaron una vez qué es lo que hace a un gran docente, a lo que respondió: *"No se trata de autoridad. Ni de disciplina. O lo contrario, de ternura maternal. Tampoco de conocimientos acumulados. Cualquier estereotipo queda en el camino a la hora de enumerar los rasgos de los mejores maestros. Un gran maestro se recorta por caminos distintos. Tiene esa "chispa" que dispara preguntas, despierta curiosidad, abre nuevos mundos, esto es lo que un gran maestro tiene que hacer"*.

Agradezco a todos mis maestros: Luis Acerenza, Daniella Agrati, Juan Arbiza, Ángeles Beri, Ernesto Blanco, Mauricio Bonifacino, Hugo Cerecetto, Sylvia Corte, Juan Cristina, Omar Defeo, Gabriela Eguren, Richard Fariña, Tabaré Gallardo, Javier Gorga, Washington Jones, Enrique Lessa, Raúl Maneyro, Mónica Marín, Claudio Martínez, María Laura Martínez, Edurado Mizraji, Gonzalo Moratorio, Héctor Musto, Daniel Perea, Fernando Pérez-Miles, Rodrigo Ponce de León, Francesco Rossi, Andrea Sánchez, Ana Silva, Miguel Simó, José Sotelo, Gonzalo Tancredi y Bettina Tassino. Agradezco también a todos los demás docentes

de todos los cursos que formaron parte de mi currícula universitaria. Agradezco a mis colegas de la Sección de Biofísica y Biología de Sistemas por su desinteresado apoyo durante la realización de esta pasantía y la escritura de esta tesis. Agradezco a los integrantes del tribunal de corrección por haber aceptado evaluar este trabajo. Agradezco profundamente a mi tutor Dr. Claudio Gaucher por haber confiado en mis capacidades intelectuales, por alimentar mi curiosidad, y especialmente por su enorme paciencia. Si pude ver más lejos fue por haberme subido sobre sus hombros. . .

Agradezco a mis padres, a mis hermanos, a mis abuelos y a mis amigos, quienes confiaron en que esta carrera merecía la pena. Agradezco enormemente de corazón a Belén por haber sido mi compañera en este viaje.

Índice

Índice de figuras **10**

Índice de tablas **11**

1. Introducción **12**

1.1. Estudio de restos biológicos precámbricos y su interpretación 12

1.2. Diferencias entre fósiles y pseudofósiles 17

1.3. Importancia de estudiar organismos precámbricos 20

1.4. Antecedentes paleontológicos 22

1.4.1. Harris Greenstone Domain (∼2.52 Ga, Australia) 24

1.4.2. Supergrupo Transvaal (∼2.6-2.2 Ga, Sudáfrica) 25

1.4.3. Grupo Hutuo (2.15-1.95 Ga, China) 26

1.4.4. Grupo Belcher (∼2.0-1.6 Ga, Canadá) 27

1.4.5. Formación Francevillian (2.1 Ga, Gabón) 28

1.4.6. Paleoproterozoico en Australia: Grupo Turee Creek y Dolomita de Duck Creek 29

1.4.7. Península de Kola (∼2.0 Ga, Rusia) 31

1.4.8. Formación Gunflint (1.88 Ga, Canadá) 31

1.4.9. Grupo Changcheng (∼1.8-1.6, China) 33

1.4.10. Registro paleontológico del precámbrico en Uruguay 35

1.5. Geología de la Formación Paso Severino 36

2. Hipótesis **42**

3. Objetivos **42**

3.1. Objetivo General 42

3.2. Objetivos Específicos 42
4. Metodología **43**
4.1. Extracción de muestras 44
4.2. Confección de preparados palinológicos de rocas metasedimentarias 47
4.2.1. Registro de las muestras 47
4.2.2. Tratamiento con HCl 47
4.2.3. Lavado del material degradado 48
4.2.4. Tratamiento con HF 49
4.2.5. Extracción del material orgánico 50
4.3. Confección de láminas delgadas 51
4.4. Observación por microscopía óptica por epiiluminación y transiluminación 52
4.4.1. Confección de los preparados palinológicos 53
4.5. Observación por microscopía electrónica de barrido 55
4.6. Identificación, descripción y clasificación taxonómica 57
5. Resultados **58**
5.1. Descripción física de la materia orgánica 58
5.2. Registro estadístico de la materia orgánica 63
5.2.1. Registro estadístico de estructuras de interés micropaleontológico 63
5.3. Registro de contaminantes 66
5.3.1. Contaminantes inorgánicos y minerales 66
5.3.2. Contaminantes biológicos modernos 73
5.3.3. Contaminantes artificiales o manufacturados 75

5.4. Registro de estructuras orgánicas de interés paleontológico 76
5.4.1. Clasificación de las estructuras 76
5.4.2. Esferoides 78
5.4.3. Esferoides agrupados 94
5.4.4. Estructuras poligonales 99
5.4.5. Estructuras acantomórifcas 106
5.4.6. Filamentos 125
5.4.7. Cutículas 128
6. Discusión **133**
6.1. Tafonomía 133
6.1.1. Diagénesis y metamorfismo 133
6.1.2. Preservación diferencial 134
6.1.3. Comparación con otros yacimientos 136
6.2. Biogenicidad y paleobiología 137
6.2.1. Esfermorfos 137
6.2.2. Esferoides coloniales 142
6.2.3. Poligonomorfos 144
6.2.4. Poligonomorfos del género *Veryhachium* 149
6.2.5. Acantomorfos del complejo *Micrhystridium* 152
6.2.6. Estructuras tipo *Eoastrion* 154
6.2.7. Estructuras tipo *Kakabekia* 157
6.2.8. Pseudofilamentos y cutículas 159
6.3. Paleoecología, paleoambiente y paleogeografía 163

7. Conclusiones **168**

Referencias **170**

Índice de figuras

1. Ubicación geográfica de antecedentes paleontológicos de interés y la Fm. Paso Severino 23
2. Carta geológica del Cinturón San José. 37
3. Carta geológica de la Formación Paso Severino en el área de Mal Abrigo. 38
4. Carta geológica del área tipo de la Fm. Paso Severino, incluyendo niveles de carbonatos. 39
5. Carta Geológica del Uruguay a escala $1/500{,}000$ con localización de los muestreos. 46
6. Distribución de la materia orgánica a nivel microscópico. 60
7. Contraste de morfologías externas (siluetas). 61
8. Comparación: transiluminación y epiiluminación. 62
9. Comparación de muestreo entre localidades de la Formación Paso Severino 65
10. Presencia de fluoruros en los preparados palinológicos 68
11. Cristales de Rutilo en láminas delgadas 71
12. Cristal de hábito hexagonal asociado a materia orgánica carbonizada en preparados palinológicos 72
13. Contaminante biológico moderno 74
14. Estructuras esferoidales 79
15. Histograma de diámetros máximos para la población de esferoides 80
16. Relación de diámetros ortogonales para la población de esferoides 84

17. Relación de esfericidad para la población de esferoides 85
18. Relación entre la litología, localidad y esfericidad para la población de esferoides 88
19. Estructuras esferoidales observadas por MOE 91
20. Estructuras esferoidales observadas por MOE (*Continuación*) . . . 92
21. Estructura de la pared orgánica de un esferoide 93
22. Estructura esferoidal con esferoides internos 96
23. Estructuras esferoidales agrupadas 97
24. Esferoides agrupados (deteriorados) 98
25. Estructuras poligonales 101
26. Resumen de datos colectados para la población de estructuras poligonales 102
27. Clasificación de las estructuras poligonales y su relación con los parámetros de litología, localidad y diámetro máximo 103
28. Estructura de la pared orgánica de la población de estructuras poligonales 105
29. Resumen de los datos colectados para la población de estructuras acantomórficas 110
30. Estructuras acantomórficas tipo-*Micrhystridium* 112
31. Estructura de la pared orgánica de una estructura orgánica tipo-*Micrhystridium* 113
32. Estructuras acantomórficas tipo-*Veryhachium* 115
33. Estructuras acantomórficas tipo-*Eoastrion* 118
34. Estructuras acantomórficas tipo-*Kakabekia* 120

35. Estructuras acantomórficas observadas por MOE 122
36. Estructuras acantomórficas observadas por MOE (*Continuación*) . 123
37. Estructura de la pared orgánica de una estructura tipo-*Kakabekia* 124
38. Estructuras filamentosas observadas a través de MEB 127
39. Estructuras cuticulares 130
40. Estructuras cuticulares observadas por MOE 131
41. Estructura de cutículas orgánicas 132
42. *Tetraedron* sp. 148
43. Especimen de *Veryhachium?* reportado para la Fm. Gunflint . . . 151

Índice de tablas

1. Lista de muestras analizadas. 45
2. Registro de las muestras y reacción con ácido clorhídrico 36 % puro. 49
3. Cuantificación de los microfósiles de la Formación Paso Severino. 64
4. Resumen de las estructuras reportadas en este trabajo 77
5. Comparación de datos estadísticos para el modelo de esferoides . 82
6. Resumen de las características asociadas a los esferoides agrupados observados. 94
7. Resumen de los datos colectados para la población de estructuras tipo-*Veryhachium* 114
8. Resumen de los datos colectados para la población de estructuras filamentosas 126
9. Resumen de los datos colectados para la población de estructuras cuticulares 128
10. Resumen de los resultados con base en su biogenicidad 162

1. Introducción

1.1. Estudio de restos biológicos precámbricos y su interpretación

A medida que se retrocede en el registro geológico, la caracteización de la vida y la distinción entre fósiles y pseudofósiles se vuelve cada vez más dificultosa. La biogenicidad - atribución de características y orígenes biológicos a determinadas estructuras del mundo natural - se vuelve compleja en rocas de edad precámbricas, ya sea por los diversos procesos ligados al metamorfismo que estas rocas normalmente poseen, y/o por la capacidad interpretativa y la testeabilidad a las que las posibles estructuras fósiles, casi exclusivamente microscópicas, puedan someterse (Mendelson y Schopf, 1992; Schopf, 1999).

Los esfuerzos acumulativos de más de medio siglo de estudio de las rocas anteriores al límite del Cámbrico (i.e. 538.2 $\pm$ 0.2 Ma) han resultado en un pequeño pero impresionante cuerpo de evidencia señalando que la vida se ha originado y diversificado en tiempos mucho más remotos que el Paleozoico temprano (Barghoorn *et al*., 1965; Knoll, 2003). Desafortunadamente, mucha de esta evidencia ha resultado equívoca, mayoritariamente sedimentos parcial o altamente metamorfizados (Barghoorn *et al*., 1965). Es entendible que exista una tradición de escepticismo en la aceptación como evidencia de buena fe (*bona fide*) de ciertos fósiles precámbricos, a pesar del acuerdo lógico entre geólogos y biólogos de que la vida debió haber existido mucho antes del Paleozoico temprano (Barghoorn *et al*., 1965).

El progreso en la investigación paleontológica precámbrica se ve limitado por: (1) la falta de atención e interés en microfósiles o estructuras potencialmente fosilíferas en rocas sedimentarias precámbricas; (2) la escasez de yacimientos precámbricos debido al continuo reciclamiento de la corteza terrestre y la enorme historia geológica depositada encima de estos estratos; y (3) la dificultad de corroborar la evidencia disponible con estudios actualistas (ej.: condiciones paleoambientales extremas, grupos de afinidad taxonómica incierta, etc.).

El rango de variabilidad entre lo animado y lo inanimado aún no ha sido completamente definido (Barghoorn *et al*., 1965; Hays *et al*., 2015). Estudiando el problema general de reconocer evidencia de vida pasada, el investigador se ve forzado a considerar qué similitudes existen entre los remanentes biológicos y los organismos existentes, requeridos para asegurar que la entidad no es abiogénica, y pueda ser catalogada equivocadamente (Barghoorn *et al*., 1965; Hays *et al*., 2015). En el terreno de la paleontología precámbrica, una evaluación absoluta de la confiabilidad de la evidencia fósil no puede ser asegurada en su totalidad, y debe basarse en consideraciones históricas y teóricas sobre los límites y las potencialidades que los diferentes métodos e instrumentos de análisis puedan dilucidar respecto a las rocas (Barghoorn *et al*., 1965).

En este sentido, es necesaria una definición más abierta del concepto de “fósil”, ya que no solamente representa una organización morfológica de un organismo preexistente, sino que debe incluir, además, una discriminación de los niveles de observación, incluyendo posibles estructuras biológicas o residuos orgánicos producidos a nivel molecular (ej.: biofirmas) o atómico (ej.: bioselectividad isotópi-

ca), interpretados como manifestaciones de la actividad biológica (Barghoorn *et al*., 1965; Hays *et al*., 2015).

Es por ello que estos estudios requieren diversos análisis, provenientes de diferentes disciplinas del conocimiento, como la biología, paleontología, geología o la geoquímica (Schopf, 1999). En este sentido, y dada las implicancias que estos estudios acarrean en la comprensión de la vida en la Tierra, es que las evidencias deben buscar ser positivas, es decir, que afirmen el origen biológico de los objetos descritos. De ser neutras, o sea que la muestra de análisis pueda o no tener un origen biológico, deben ser consideradas inadecuadas y requerir análisis más minuciosos. En caso de realizar interpretaciones de biogenicidad por razonamiento negativo, o inferencias por defecto, esto es, aclamar la naturaleza biológica a partir del descarte del origen mineral, puede conllevar a errores significativos (Mendelson y Schopf, 1992; Schopf, 1999).

A medida que el campo de la micropaleontología fue madurando, los investigadores fueron estableciendo métodos más refinados para indentificar microfósiles con una interpretación más y mejor sustentada (Barton *et al*., 2001). Siguiendo las Reglas para la Caza ('Rules for the Hunt', Sec. 1.2) propuestas por Schopf y Walter (1983), se determina si las estructuras de una roca son biológicas en origen (Barton *et al*., 2001).

La basta mayoría de los microfósiles bacterianos del registro geológico poseen afinidades con grupos de cianobacterias modernas (Schopf, 1992). Esto se debe a cuatro principales razones:

1. Las cubiertas de cianobacterias son relativamente resistentes a la degra-

dación, y por tanto, son más susceptibles de ser conservadas en los sedimentos (Golubić y Barghoorn, 1977).

2. Los mucopolisacáridos que componen las cubiertas cianobacterianas son fácilmente quelados por metales y minerales en solución, los cuales evitan la degradación e incrementan el potencial de preservación (Golubić, 1973; Beveridge y Murray, 1976; Pentecost *et al*., 1986; Ferris *et al*., 1988).

3. Las cianobacterias y los filamentos bacterianos tienden a tener dimensiones relativamente grandes ($> 2\mu$m) y por tanto, son visibles bajo el microscopio óptico (Westall, 1999).

4. Las cianobacterias ocupan el escalón más bajo de la pirámide trófica en todos sus respectivos ambientes y, por consiguiente, son más probables de ser encontrados que organismos heterótrofos contemporáneos (Knoll *et al*., 1988; Schopf, 1993; Westall, 1999).

Existe una asociación directa entre el contenido de materia orgánica de un sedimento y su grado de silicificación (Leo y Barghoorn, 1976; Knoll, 1985, 1996). Se ha especulado que la presencia de materia orgánica puede afectar la solubilidad del sílice y su precipitación, al punto que Leo y Barghoorn (1976) y Knoll (1985, 1996) concluyen que a mayor contenido de materia orgánica, peor resulta la preservación de los microfósiles. Diversos experimentos y simulaciones han mostrado que los cambios en la forma y el tamaño de las cianobacterias, durante la degradación, resultan en estructuras similares a las encontradas en los cherts precámbricos (Oehler y Schopf, 1971; Oehler, 1976; Knoll y Golubic, 1979).

Por su parte, otra línea de experimentación ha mostrado que las característi-

cas previamente usadas como parámetros para la identificación de eucariotas en láminas delgadas (i.e.: cuerpos internos como indicativos de restos de organelos, arreglos tetraédricos de células, o estructuras indicativas de divisíon mitótica o meiótica) están, en realidad, presentes en los procesos de silicificación de bacterias (Francis, Margulis, y Barghoorn, 1978; Westall, 1995). Estos artefactos dificultan la distinción entre fósiles eucariotas y procariotas, y en consecuencia, una fiable interpretación para el tiempo de aparición de los eucariotas (Westall, 1999).

Durante las últimas 4 décadas, la ocurrencia de microfósiles precámbricos ha sido firmemente establecida (Schopf, 1992). Un gran número de organismos han sido formalmente descritos para el Precámbrico (Schopf, 1992) (Sec. 1.4).

1.2. Diferencias entre fósiles y pseudofósiles

Schopf y Walter (1983) desarrollaron cinco criterios que, de ser testados apropiadamente sobre las muestas de estudio, determinan la aceptabilidad de una estructura como microfósil '*bona fide*'.

1. **Proveniencia**: la ubicación geográfica y estratigráfica de las muestras en estudio deben conocerse con precisión.

2. **Edad**: la antigüedad de las muestras recolectadas debe ser conocida y confirmada por múltiples líneas de evidencia. Este punto es especialmente relevante para microfósiles precámbricos.

3. **Indigenicidad**: comprende la confirmación de que las muestras en estudio están efectivamente dentro de la matriz rocosa, y no son contaminantes externos.

4. **Singenicidad**: este carácter testea si los materiales fósiles están asociados a los minerales primarios de la roca, o si, por el contrario, forman parte de una introducción posterior ligada a diversos procesos metamórficos o diagenéticos.

5. **Biogenicidad**: implica que la muestra en estudio es de origen biológico tras reconocer ciertas estructuras y morfologías asociadas a otros grupos biológicos actuales o pasados.

La evidencia neutral, es decir, la simple identificación de un objeto como aparentemente no-mineral y que por tanto, se infera por defecto como biogénico es probable que arroje resultados sesgados no deseados (Schopf y Walter, 1983;

Barton *et al*., 2001).

Schopf y Walter (1983) desarrollaron criterios ('*Rules for the Hunt*') para sustentar o refutar la biogenicidad de un material rocoso, posteriormente refinados por Barton *et al*. (2001).

1. **Entorno**: conjunto de evidencias geológicas que permitan aseverar que existió un entorno apropiado con la suficiente disponibilidad de energía para permitir el desarrollo y crecimiento de los organismos.

2. **Complejidad**: las estructuras observadas contienen características atribuibles exclusivamente a las células.

3. **Representación**: si un organismo es identificado, se espera que varias formas similares ocurran en la misma muestra, y que por tanto hayan coexistido en el mismo ambiente.

4. **Asociación**: se espera que las muestras estudiadas exhiban más de una morfología general, de forma tal que a ese hipotético ecosistema se le atribuyan más de 1 especie.

5. **Variabilidad**: la misma morfología general (morfoespecie) exhibe una identidad estructural común pero presentada en diferentes tamaños, dando cuenta de una variación intrapoblacional.

6. **Degradación**: se espera que las morfoespecies identificadas exhiban un rango de degradación acorde con los procesos geológicos (sedimentarios y metamórficos) durante la diagénesis del material orgánico.

7. **Firma isotópica**: los organismos microscópicos obtienen carbono inorgáni-

co por fijación en procesos masa-dependientes que favorecen el uso del isótopo ligero ^{12}C, disminuyendo la concentración de este isótopo en el entorno (Abelson y Hoering, 1961; Burne y Moore, 1987; Sumner, 2001).

1.3. Importancia de estudiar organismos precámbricos

Existen pocos registros fósiles en el mundo que, efectivamente, confirmen que existió vida sobre la Tierra en el Precámbrico, y por tanto, cualquier estudio de ésta índole puede arrojar luz sobre la evolución de la vida (Knoll, 2003).

A pesar de la poca información al respecto - en parte debido a la poca abundancia de afloramientos precámbricos y el frecuente metamorfismo de las rocas asociadas a éstos - se conocen algunos grupos biológicos unicelulares, muchos de ellos asociados a las bacterias e incluso a grupos de eucariotas, sobre los cuales se contruyen teorías acerca de cómo surgieron los grandes dominios de la vida (Knoll, 2003).

Diversos trabajos proveen (Barghoorn y Tyler, 1965; Awramik y Barghoorn, 1977; Mendelson y Schopf, 1992) que para el Paleoproterozoico debió existir una microbiota compuesta por organismos bacterianos, principalmente fotosintéticos, asociados a grupos de cianobacterias (unicelulares, coloniales y filamentosos), así como también algunos grupos que por su complejidad morfológica se los identifica como eucariotas. No obstante, la gran mayoría de las entidades descritas se catalogan dentro de los distintos grupos de acritarcas (i.e.: esferomorfos, acantomorfos, poligonomorfos) de los cuales no se tiene suficiente información acerca del tipo de metabolismo que realizaban (i.e.: fotosintético, sulfooxidante, aeróbico, anaeróbico, etc.) o acerca de la organización celular interna que presentaban (i.e.: presencia de organelos, envoltura nuclear, tipo de membrana celular, etc.).

Por otra parte, el estudio *per se* de la presencia de organismos fósiles en una

muestra de roca, forma buena parte de los intentos de búsqueda de vida fósil en otros planetas y cuerpos planetarios del Sistema Solar, principalmente en Marte (Knoll, 2003). Por consiguiente, conocer cómo era la vida en tiempos precámbricos, al tiempo que desarrollar técnicas de identificación del material fósil para esas épocas, constituyen una fuerte herramienta de investigación en lo que respecta a la astrobiología a desarrollarse en los próximos años (Knoll, 2003, 2011; Board of Space Studies of the National Academies of Science y Medicine, 2019).

Entre 2019-2022, el Panel de la Academia Nacional de Ciencias, Ingeniería y Medicina definió los ejes temáticos principales de la investigación en Astrobiología (Board of Space Studies of the National Academies of Science y Medicine, 2019, 2022). Entre estos ejes se destaca el Eje 4: *Coevolución de la vida y el ambiente físico* donde enfatiza la necesidad del estudio de microfósiles en el Precámbrico y las interrelaciones coevolutivas entre la biósfera y las demás esferas del planeta.

1.4. Antecedentes paleontológicos

De acuerdo con la literatura, los antecedentes paleontológicos más importantes en el contexto de este trabajo se muestran en la Fig. 1. Esta lista de localidades de interés incluye todos los yacimientos precámbricos donde se encontraron fósiles de cuerpo putativos, incluyendo reportes relacionados con la aparición de microfósiles eucariotas. Se descartaron aquellas localidades en las que solamente se encontraron restos estromatolíticos en los que no se realizaron estudios en búsqueda de microfósiles de cuerpo (ya sea a través de láminas delgadas o maceraciones palinológicas, Sec. 4). Por otro lado, también se descartaron aquellas localidades en las que inicialmente se constataron palinomorfos de interés que luego fueron desacreditados como fósiles verdaderos en función de análisis posteriores (Mendelson y Schopf, 1992).

Notar que en la Fig. 1 no se constatan yacimientos paleoproterozoicos de interés en el continente sudamericano. Hasta el momento no se han publicado investigaciones en donde se reporten microfósiles de pared orgánica en formaciones geológicas paleoproterozoicas en Sudamérica. Los únicos dos antecedentes sudamericanos de interés en el Paleoproterozoico, cercanos en edad a la Fm. Paso Severino (i.e. con $<$500 Ma de diferencia), son reportes de estromatolitos: (1) Grupo Cebollatí del Neoarqueano (2.76 Ga, Uruguay, Gaucher *et al*., 2006, 2014, Sec. 1.4.10); y (2) Supergrupo Minas del Paleoproterozoico Temprano (2.42-2.11 Ga, Brasil, Bekker *et al*., 2003). Es por este motivo que este estudio en la Fm. Paso Severino constituye un enfoque novedoso tanto en el contexto regional y como el global. (1 Ga $= 10^9$ años)

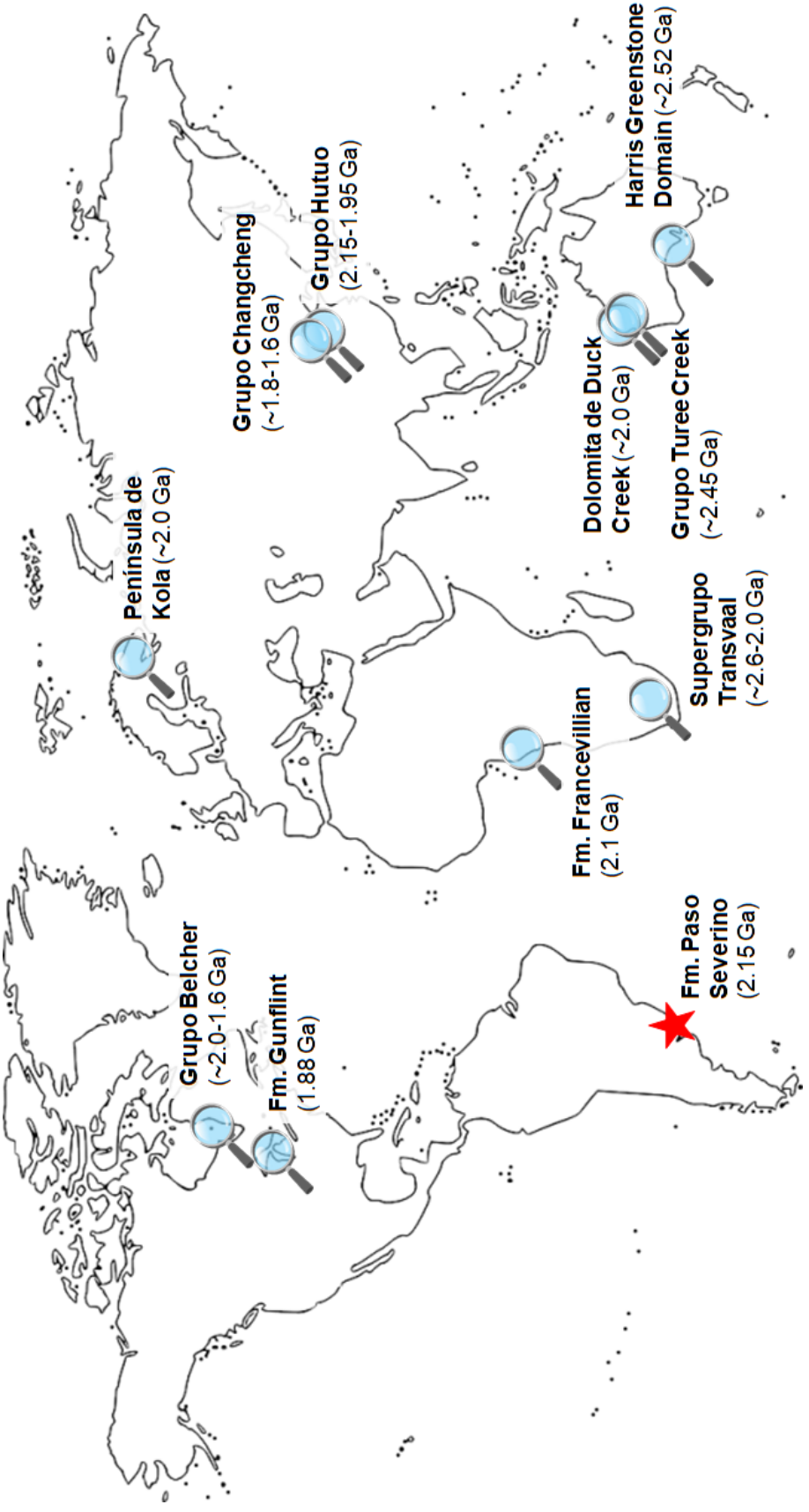


Figura 1: Ubicación geográfica de antecedentes paleontológicos de interés y la Fm. Paso Severino

A continuación se detallan, en orden cronológico, los yacimientos de interés en el contexto de este trabajo, especificando las técnicas metodológicas utilizadas, los microfósiles reportados y las implicancias paleobiológicas y paleoambientales de estos hallazgos.

En general, se reconocen dos grandes biotas paleoproterozoicas: (1) biota tipo-Gunflint (Sec. 1.4.2, 1.4.4, 1.4.8, 1.4.6, 1.4.5), y (2) biota tipo-Changcheng (Sec. 1.4.9). También son reportados otros sitios paleontológicos de interés que se encuentran por fuera de estos dos grandes grupos debido a que poseen una mezcla de estas biotas y/o microfósiles que no encajan dentro de estos grupos (Sec. 1.4.1, 1.4.3, 1.4.7).

1.4.1. Harris Greenstone Domain (∼2.52 Ga, Australia)

Los sedimentos de Harris Greenstone Domain, pertenecientes al Cratón Gawler (Sur de Australia), poseen una edad neoarqueana de ∼2.52 Ga (Zang, 2007). A pesar de separarlo temporalmente de la Fm. Paso Severino unos ∼370 Ma, las características geológicas, particularmente su grado metamórfico (facies anfibolita) y las implicancias de las estructuras orgánicas reportadas como microfósiles de acritarcas complejos, resultan un antecedente relevante. La evidencia sedimentaria sugiere que los depósitos fueron deformados y metamorfizados hace ∼2.44 Ga por un metamorfismo de facies de anfibolita asociados a la Orogenia Sleafordiana (Zang, 2007). En estos metasedimentos, concretamente metacherts, se reportan microfósiles de pared orgánica evidenciados a través de maceraciones palinológicas y láminas delgadas, y observados por microscopía óptica y microscopía de láser Raman (Zang, 2007). A pesar de la degradación

de los fósiles, producto del alto grado metamórfico al que fueron sometidas las rocas, los morfotipos exhiben una morfología compleja, con una pared externa detallada, lo que apunta hacia una interpretación biogénica (Zang, 2007). Esta asociación está formada por microfósiles de filamentos (*Eomycetopsis*, *Siphonophycus*), acritarcas esferomorfas (*Leiosphaeridia*) y acritarcas acantomorfas (*Gorgonisphaeridium*) con procesos celulares espinosos en sus paredes externas (Zang, 2007). De acuerdo con el autor, la compleja morfología de estos últimos sugiere un posible origen eucariota, extendiendo los límites de la aparición de este grupo de organismos en la historia evolutiva de la Tierra (Zang, 2007).

1.4.2. Supergrupo Transvaal ($\sim$2.6-2.2 Ga, Sudáfrica)

El Supergrupo Transvaal constituye una de las unidades sedimentarias más importantes de la paleontología y geología precámbricas (Mendelson y Schopf, 1992), con estratos de edades neoarqueanas ($\sim$2.6 Ga, Altermann y Schopf, 1995; Klein *et al*., 1987) hasta el Rhyaciano ($\sim$2.2 Ga, Nagy, 1974, 1978).

Las metodologías utilizadas en los diversos artículos publicados en estas unidades incluyen maceraciones palinológicas, láminas delgadas y observación por microscopía óptica (Nagy, 1974, 1978; Klein *et al*., 1987; Altermann y Schopf, 1995) y microscopía electrónica de barrido (Klein *et al*., 1987). Paralelamente, los análisis de carbono isotópico son consistentes con restos orgánicos de organismos fotosintéticos oxigénicos ($-$36.9‰VPDB, Klein *et al*., 1987).

Se documentaron múltiples comunidades microfósiles en metacherts estromatolíticos, dolomías y metapelitas (Nagy, 1974, 1978; Klein *et al*., 1987; Altermann

y Schopf, 1995), algunas de ellas asociadas a Formaciones de Hierro Bandeadas (BIFs, Klein *et al*., 1987). Estas asociaciones incluyen diversos registros de grupos de cianobacterias filamentosas: Oscillatoriales (Altermann y Schopf, 1995) y Nostocales (Nagy, 1974, 1978; Klein *et al*., 1987); así como de grupos de cianobacterias cocoides del orden Chroococcales (Entophysalidaceae y Chroococcaceae, Altermann y Schopf, 1995).

Con base en estos reportes, se postula un paleoambiente marino somero de aguas cálidas, capaz de sustentar comunidades estromatolíticas diversas. De acuerdo a estos estudios, los descubrimientos paleontológicos del Supergrupo Transvaal implican un período de diversificación de cianobacterias durante el final del Arqueano y principios del Paleoproterozoico, que derivó en los grandes órdenes de cianobacterias modernas (Nagy, 1974, 1978; Altermann y Schopf, 1995).

1.4.3. Grupo Hutuo (2.15-1.95 Ga, China)

El Grupo Hutuo del Paleoproterozoico Temprano y Medio de la Provincia Shanxi (Norte de China) posee microfósiles depositados en areniscas y carbonatos asociados a estromatolitos (Yin *et al*., 2020). Basados en las dataciones de circones (Yin *et al*., 2020), el depósito ocurrió entre 2.15-1.95 Ga, en parte contemporánea a la Anomalía Isotópica de Lomagundi-Jatuli (Melezhik *et al*., 2007). La metodología utilizada fue la confección de preparados palinológicos a partir de tratamientos con ácido en las muestras de roca, y la posterior observación por microscopía óptica, microscopía electrónica de barrido y microscopía electrónica de transmisión. La asociación micropaleontológica consiste en filamentos y esferoi-

des de cianobacteria (Oscillatoriales y Chroococcales, respectivamente), acritarcas esferomorfas (tipo-*Leiosphaeridia*), y algunos esferoides de pared compleja interpretados como eucariotas de fotosíntesis oxigénica (*Dictyosphaera*), constituyentes de un microfitoplancton asociado a ambientes submareales (Yin *et al*., 2020).

1.4.4. Grupo Belcher (∼2.0-1.6 Ga, Canadá)

El Grupo Belcher se ubica en el conjunto de islas homónimas en la Bahía Hudson (Canadá) donde se estudiaron estromatolitos, dolomías y cherts de varios estratos con edades entre ∼2.0-1.6 Ga (Hofmann y Jackson, 1969; Hofmann, 1974, 1976). Todas las muestras de roca fueron estudiadas en láminas delgadas y observadas a través de microscopía óptica. La asociación micropaleontológica documentada consiste en filamentos y esferoides solitarios y coloniales, consistentes con diferentes grupos de cianobacterias (Oscillatoriales, Chroococcales y Pleurocapsales), y morfotipos de acritarcas esferomorfos interpretados como variantes degradativas de microfósiles de cianobacteria (Hofmann y Jackson, 1969; Hofmann, 1974, 1976). Inicialmente Hofmann (1974) interpretó algunos de estos morfotipos como eucariotas de posible afinidad fúngica, comparándolos con la biota neoproterozoica de la Fm. Bitter Springs (Australia, Schopf y Blacic, 1971) en la que constatan microfósiles putativos de eucariotas. Sin embargo, Hofmann (1976) y revisiones posteriores (Mendelson y Schopf, 1992; Schirrmeister *et al*., 2016), reinterpretan todos los microfósiles descritos como restos de cianobacterias. Dadas las similitudes geológicas, taxonómicas, geocronológicas y paleoambientales de estos estratos con la Fm. Gunflint (Sec. 1.4.8) se ha propuesto

que la microbiota del Grupo Belcher es una biota tipo-Gunflint (Hofmann, 1974, 1976).

1.4.5. Formación Francevillian (2.1 Ga, Gabón)

La Formación Francevillian consiste en estratos de cherts estromatolíticos con muy bajo grado de metamorfismo ($\sim$200-300°C), con una edad de $\sim$2.1 Ga de acuerdo a distintas dataciones isotópicas (Amard y Bertrand-Sarfati, 1997; Lekele Baghekema *et al*., 2017), ubicándolo al final de la Anomalía Isotópica de Lomgaundi-Jatuli (Melezhik *et al*., 2007). Las muestras fueron observadas en láminas delgadas a través de microscopía óptica y microscopía electrónica de transmisión (Amard y Bertrand-Sarfati, 1997). También se realizaron análisis nanométricos mediante espectroscopía Raman, estudios palinológicos, por microsonda de iones *in situ*, y microscopía electrónica de barrido (Lekele Baghekema *et al*., 2017). Los microfósiles encontrados consisten en una asociación típicamente filamentosa, constructora de matas microbianas y estructuras estromatolíticas de cianobacterias del orden Oscillatoriales, así como algunas estructuras esferoidales y elipsodiales clasificadas como cianobacterias Chroococcales y Nostocales (Amard y Bertrand-Sarfati, 1997). También se reportan microfósiles de afinidad problemática (*Eoastrion*) y otros microfósiles de afinidad bacteriana incierta (*Gunflintia*, *Huroniospora*, *Germinosphaera*, Amard y Bertrand-Sarfati, 1997; Lekele Baghekema *et al*., 2017). En general se postula que la microbiota de la Fm. Francevillian constituye una asociación tipo-Gunflint (Sec. 1.4.8), con una paleoecología similar, consistente con organismos bentónicos, solitarios o en pequeñas colonias capaces de formar matas en ambientes marinos someros.

Por otra parte, varios estudios en la pasada década han propuesto la posible presencia de organismos coloniales multicelulares (*Grypania spiralis*) en la Fm. Francevillan (El Albani *et al*., 2010, 2014, 2019), lo que implicaría que la aparición de organismos complejos (eucariotas) habría ocurrido más temprano de lo previamente postulado por los relojes moleculares (Douzery *et al*., 2004; Eme *et al*., 2014; Betts *et al*., 2018; Porter, 2020).

1.4.6. Paleoproterozoico en Australia: Grupo Turee Creek y Dolomita de Duck Creek

Grupo Turee Creek (∼2.45 Ga) Los cherts negros de Turee Creek datados en ∼2.45 Ga contienen restos de una microbiota tipo Gunflint formada por microfósiles de filamentos cianobacterianos (Van Kranendonk *et al*., 2012; Barlow y Van Kranendonk, 2018), estructuras esferoidales de afinidad incierta (esferomorfos) y estructuras tipo-*Kakabekia* y filamentos en roseta (tipo-*Eoastrion*), tanto en estratos marino someros como estratos marino profundos (Barlow y Van Kranendonk, 2018). También se constataron estructuras querogénicas interpretadas como Sustancias Poliméricas Extracelulares (SPE) (Barlow y Van Kranendonk, 2018).

Dolomita de Duck Creek (∼2.0 Ga) Las dolomías y cherts de Duck Creek datadas en ∼2.0 Ga contienen grandes cantidades de materia orgánica con restos de organismos fotosintéticos (Walter *et al*., 1976; Knoll y Barghoorn, 1976; Muir, 1983; Knoll *et al*., 1988). Los estudios en láminas delgadas de estratos estromatolíticos (Walsh y Lowe, 1985; Muir, 1981) y no-estromatolíticos (Knoll y

Barghoorn, 1976; Knoll *et al*., 1988) muestran una asociación micropaleontológica diversa de tipo-Gunflint (Sec. 1.4.8) conformada por restos de filamentos de cianobacterias (*Gunflintia*, *Oscillatoriopsis*, *Siphonophycus*), esferoidos cocoidales (*Huroniospora*) y microfósiles problemáticos (*Kakabekia*, *Eoastrion*).

El paleoambiente propuesto para esta asociaicón micropaleontológica consiste en un ambiente marino somero con bioconstrucciones estromatolíticas por organismos fotosintéticos (Walter *et al*., 1976; Knoll y Barghoorn, 1976; Knoll *et al*., 1988). No obstante, Muir (1983) y Schopf *et al*. (2015) también reportaron una asociación taxonómicamente similar de filamentos en ambientes marino profundos, para el cual proponen una comunidad bentónica microbiana asociada al ciclo biogeoquímico del sulfuro (i.e. sulfuretum, Van Kranendonk *et al*. (2012); Schopf *et al*. (2015)) y a cherts ferríferos. Asimismo, se constatan similitudes entre la asociación reportada por Schopf *et al*. (2015) para las dolomías de Duck Creek y la asociación reportada por Fadel *et al*. (2017) y Barlow y Van Kranendonk (2018) para el Grupo Turee Creek. Se propuso que durante el Gran Evento de Oxidación y épocas posteriores, muchos microorganismos se habrían aprovechado la oxigenación gradual del océano y los cambios en los ciclos biogeoquímicos de azufre y nitrógeno para crecer y desarrollarse (Schopf *et al*., 2015; Fadel *et al*., 2017; Barlow y Van Kranendonk, 2018). El hecho de que no se constaten diferencias morfológicas entre asociaciones de Turee Creek ($\sim$2.4 Ga) y Duck Creek ($\sim$2.0 Ga) implica una evolución hipobraditélica (extremadamente lenta) de los microorganismos durante dicho período.

1.4.7. Península de Kola (∼2.0 Ga, Rusia)

Las metapelitas de la secuencia Pechenga (Península de Kola, Rusia) poseen una edad de ∼2.0 Ga de acuerdo a diferentes dataciones isotópicas (Belova y Akhmedov, 2006). En la Formación Zhdanovskoe se estudiaron muestras de materia orgánica mediante maceraciones palinológicas (Belova y Akhmedov, 2006) observadas bajo microscopía óptica y microscopía electrónica de barrido, en las que reportaron acritarcas esferomorfos (*Leiosphaeridia*), y acritarcas acantomorfos cuya morfología se interpretó como restos fósiles de hongos (*Petsamomyces*, *Fungi incertae sedis*) a partir de restos hifales y esporangiales (Belova y Akhmedov, 2006). Si bien estudios previos en la secuencia Pechenga revelaron microfósiles de acritarcas complejos (Timofeev, 1979, 1982), éstos fueron reexaminados e interpretados como contaminantes o acritarcas deformes de menor edad (Mendelson y Schopf, 1992). No obstante, los resultados de Belova y Akhmedov (2006) podrían implicar la presencia de organismos eucariotas unicelulares complejos hace ∼ 2.0 Ga.

1.4.8. Formación Gunflint (1.88 Ga, Canadá)

Los cherts estromatolíticos asociados a Formaciones de Hierro Bandeadas (BIFs) de la Fm. Gunflint (Ontario, Canadá) poseen una edad de ∼1.88 Ga (Fralick *et al*., 2002). La microbiota descrita para esta formación es abundante y diversa (Barghoorn y Tyler, 1965; Cloud y Licari, 1968; Awramik, 1976; Tappan, 1976; Awramik y Barghoorn, 1977; Knoll *et al*., 1978; Cloud y Morrison, 1980) con un excelente estado de preservación (*Fossillagerstätte*, Cloud y Licari, 1972; Alleon *et al*., 2016; Maldanis *et al*., 2020), lo que permitió múltiples estudios paleobiológi-

cos que marcaron el desarrollo de la micropaleontología precámbrica (Barghoorn y Tyler, 1963; Barghoorn *et al*., 1965; Cloud, 1965; Licari y Cloud, 1968; Awramik y Semikhatov, 1979; Lanier, 1989; Wacey *et al*., 2013).

Las muestras fueron estudiadas a través de láminas delgadas y observadas a través de microscopía óptica, por microscopía electrónica de barrido (Cloud y Hagen, 1965; Schopf *et al*., 1965; Akiyama y Imoto, 1975) y microscopía electrónica de transmisión (Moreau y Sharp, 2004). La microbiota de Gunflint consiste en microfósiles de cianobacterias constructoras de matas microbianas y estromatolitos, tanto de hábitos cocoidales solitarios y coloniales (Chroococcales, Volvocales, Pleurocapsales) como de hábitos filamentosos (Oscillatoriales, Nostocales) (Barghoorn y Tyler, 1965; Barghoorn *et al*., 1965; Cloud, 1965; Cloud y Licari, 1968; Awramik, 1976; Awramik y Semikhatov, 1979). También se describen microfósiles acritarcos problemáticos como *Kakabekia umbellata*, *Eoastrion* sp., ejemplares de acritarcas poligonomorfas (i.e.: *Veryhachium*, Hofmann, 1971) y morfotipos interpretados como posibles restos de eucariotas (Tappan, 1976).

Esta asociación se ha propuesto como una comunidad marino somera (Fischer y Fralick, 2020), de aguas cálidas levemente oxigenadas (Marin-Carbonne *et al*., 2014), fotosintética (Barghoorn *et al*., 1965; Cloud, 1965; Cloud y Licari, 1968; Awramik, 1976; Mendelson y Schopf, 1992). No obstante, análisis recientes a escala nanométrica en restos piritizados apuntan hacia una asociación heterotrófico-saprofítica (Wacey *et al*., 2013), ligada a ciclos biogeoquímicos de metales ferríferos, siendo clave en el entendimiento de la formación de BIFs (Lepot *et al*., 2017; Rasmussen y Muhling, 2020) y la interrelación de minerales como

la hematita. La Fm. Gunflint ha sido propuesta como un análogo terrestre de interés para el estudio de la posible preservación de materia orgánica biogénica en Marte (Moreau y Sharp, 2004).

1.4.9. Grupo Changcheng (∼1.8-1.6, China)

Los estratos del Grupo Changcheng (Norte de China) poseen edades que abarcan desde ∼1.8 Ga en la Fm. Changzhougou (Zhu *et al*., 2000; Lamb *et al*., 2007, 2009) hasta el final del Paleoproterozoico ∼1.6 Ga en la Fm. Dahongyu (Shi *et al*., 2017, 2018) y Fm. Chuanlinggou (Peng *et al*., 2009; Miao *et al*., 2019). La microbiota descrita para el Grupo Changcheng es notoriamente diferente a la biota tipo Gunflint, y está más emparentada (morfológica y paleocológicamente) con las biotas mesoproterozoicas (Lamb *et al*., 2009; Peng *et al*., 2009; Shi *et al*., 2017; Miao *et al*., 2019).

Las rocas sedimentarias de la Fm. Changzhougou (∼1.8 Ga) fueron estudiados a través de láminas delgadas y maceraciones palinológicas, donde se observaron por microscopía electrónica de barrido estructuras de compresión carbonosas identificados como microfósiles putativos de acritarcas esferomorfos (*Leiosphaeridia*) y estructuras elipsodales, interpretados como enquistes posiblemente eucarióticos (Lamb *et al*., 2007, 2009).

En la Fm. Chuanlinggou (∼1.7 Ga) se encontraron acritarcas de posible afinidad eucariota tanto en maceraciones palinológicas como en láminas delgadas, observados a través de microscopiá óptica, microscopía electrónica de barrido y microscopía electrónica de transmisión (Peng *et al*., 2009). Con base en su

morfología, las estructuras reportadas consisten en acritarcas esferomorfas, así como estructuras orgánicas ovoidales, similares a algunos microfósiles mesoproterozoicos, posiblemente asociados a algas verdes (Chlorophyta, Peng *et al*., 2009).

Los cherts y dolomías de la Fm. Dahongyu (∼1.6 Ga) poseen microfósiles de pared orgánica de esferoides cocoidales (*Leiosphaeridia*, *Dictyosphaera*) y filamentosas (*Siphonophycus*), y algunos morfotipos microfósiles caracterizados por procesos espinosos en su pared orgánica, consistentes con una naturaleza eucariota (Shi *et al*., 2017, 2018).

Los microfósiles de pared orgánica encontrados en los esquistos y otras rocas metasedimentarias de la Fm. Chuanlinggou (∼1.6 Ga) consisten en una asociación micropaleontológica inequívocamente eucariota formado por esferoides morfológicamente complejos con estructuras reticulares y ornamentaciones (*Germinosphaera*, *Dictyosphaera*, *Pterospermopsimorpha*, *Simia* y *Valeria*) así como esferoides solitarios y coloniales de baja complejidad (*Cucumiforma*, *Navifusa*, *Schizofusa* y estructuras tipo-*Leiosphaeridia*) interpretados por los autores como estructuras de enquiste eucarióticas (Miao *et al*., 2019).

En suma, la biota tipo Changcheng es una asociación de microfósiles relativamente compleja propuesta como los microfósiles eucariotas más antiguos del registro geológico (Peng *et al*., 2009; Shi *et al*., 2017, 2018; Miao *et al*., 2019).

1.4.10. Registro paleontológico del precámbrico en Uruguay

La caracterización de la vida precámbrica en el Uruguay es dificultosa y muy restringida. No obstante, existen una considerable cantidad de estudios que han aportado al acervo científico en lo que respecta al reporte y evolución de los primeros organismos biológicos.

La evidencia de vida más antigua para Uruguay data del Arqueano (∼2750 Ma.) y la constituyen restos de estromatolitos (bioconstrucciones de cianobacterias) del Grupo Cebollatí, de edad Neoarqueana (Gaucher *et al*., 2006, 2014). Asimismo, para el Mesoproterozoico (1600 Ma. - 1000 Ma.) también se registran estromatolitos en el Grupo Mina Verdún, con edad de 1433 Ma. (Poiré *et al*., 2003). Por otra parte, para el Neoproterozoico (1000 Ma. - 541 Ma.) existen muchos más estudios, registrándose la presencia de estromatolitos y fósiles con esqueleto, incluyendo foraminíferos, otros organismos unicelulares y un diverso grupo de acritarcas - organismos unicelulares microscópicos sin afinida definida (Montaña y Sprechmann, 1993; Gaucher *et al*., 1996, 1998, 2008; Gaucher, 2000, 2014; Blanco y Gaucher, 2005; Poiré *et al*., 2005; Gaucher y Sprechmann, 1999, 2009). Puesto que para el Paleoproterozoico no han habido estudios paleontológicos que evalúen la presencia o ausencia de fósiles, el presente trabajo prentende contribuir al conocimiento paleontológico precámbrico del Uruguay para obtener un mejor panorama de su historia geológica.

1.5. Geología de la Formación Paso Severino

La Formación Paso Severino (FmPS) (Bossi, 1966) se definió como parte de una asociación volcano-sedimentaria metamorfizada llamada Cinturón San José, metamorfizada en facies esquistos verdes. Se desarrolla como una faja de rumbo general EW de más de 150 km de longitud y unos 10 a 15 km de ancho desde la ciudad de Rosario (Departamento de Colonia) en el Oeste hacia pocos kilómetros al SE del Arroyo Casupá (Departamento de Florida), en el Este (Fig. 2-3).

El límite Sur de esta cintura lo constituye el labio de la fosa tectónica de Santa Lucía; mientras que al Norte y al Oeste de la ciudad de San José el límite toma forma de cabalgamientos con vergencia al Sur en el que se han inyectado pegmatitas y granitos de muscovita, granate y turmalina de formas tabulares y bajos buzamientos, donde colapsa sobre granitos y gneisses de la Faja Gélida Paullier (Bossi *et al*., 1998).

La FmPS (Fig. 4) comprende una secuencia sedimentaria integrada por pizarras negras carbonosas, filitas sericíticas, dolomías y una secuencia volcánica compuesta por prasinitas, metabasaltos, metariolitas, metacineritas y metakeratófiros. Estos tipos de litología se interestratifican en niveles de espesores variables desde pocos metros hasta centenas de metros.

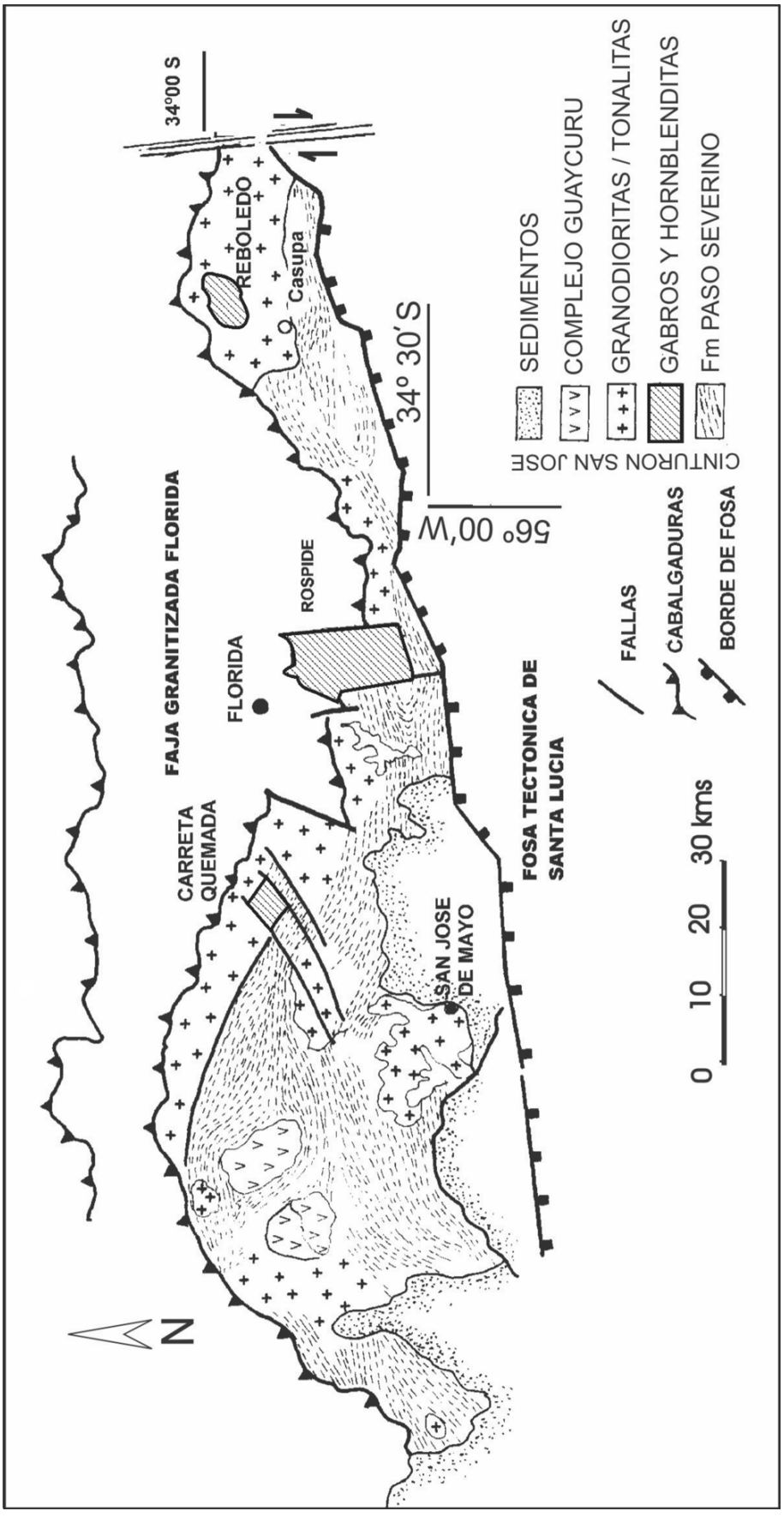


Figura 2: Carta geológica del Cinturón San José.
Extraído de (Bossi y Piñeyro, 2014).

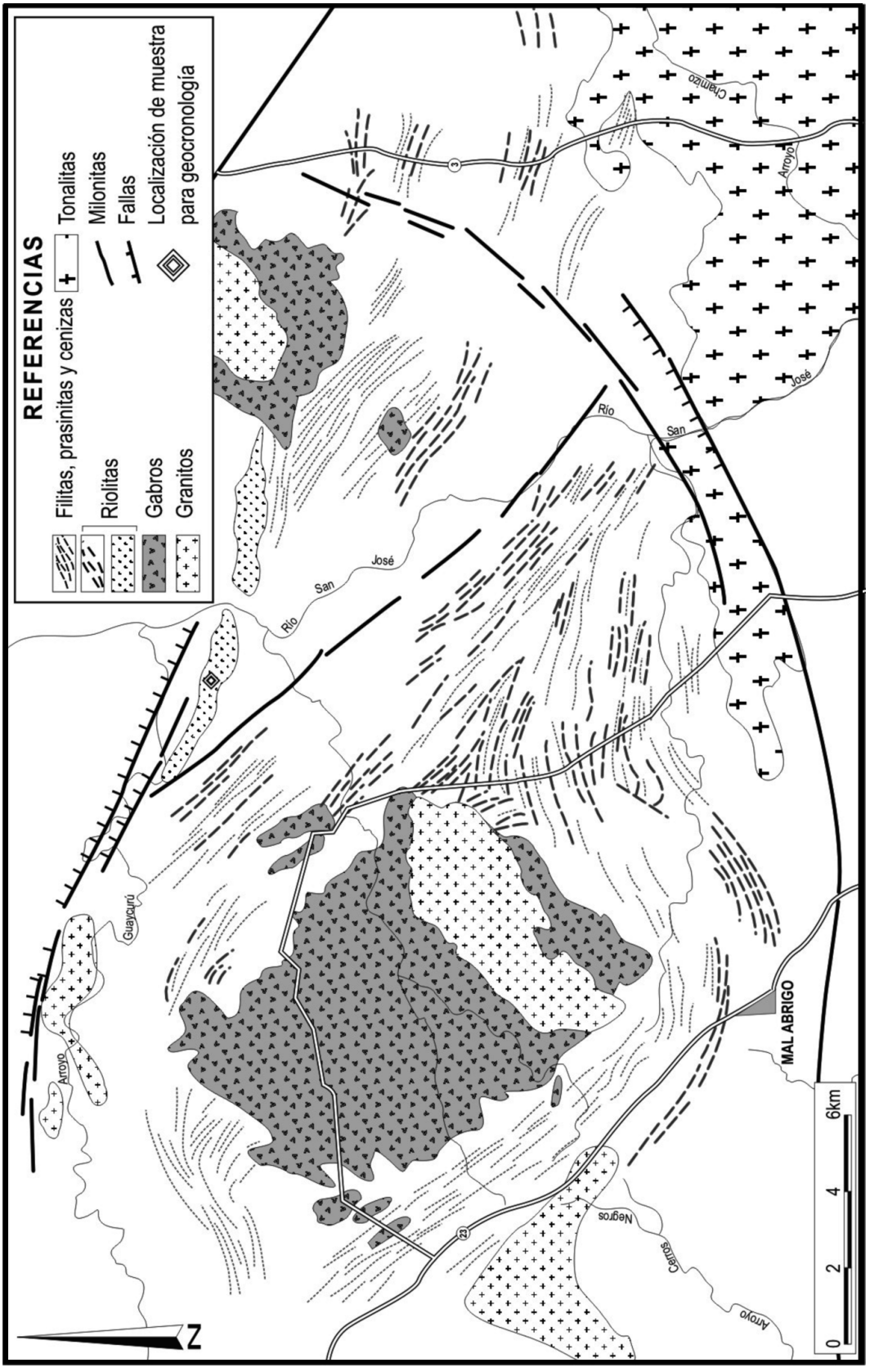


Figura 3: Carta geológica de la Formación Paso Severino en el área de Mal Abrigo.

Extraído de (Bossi y Piñeyro, 2014).

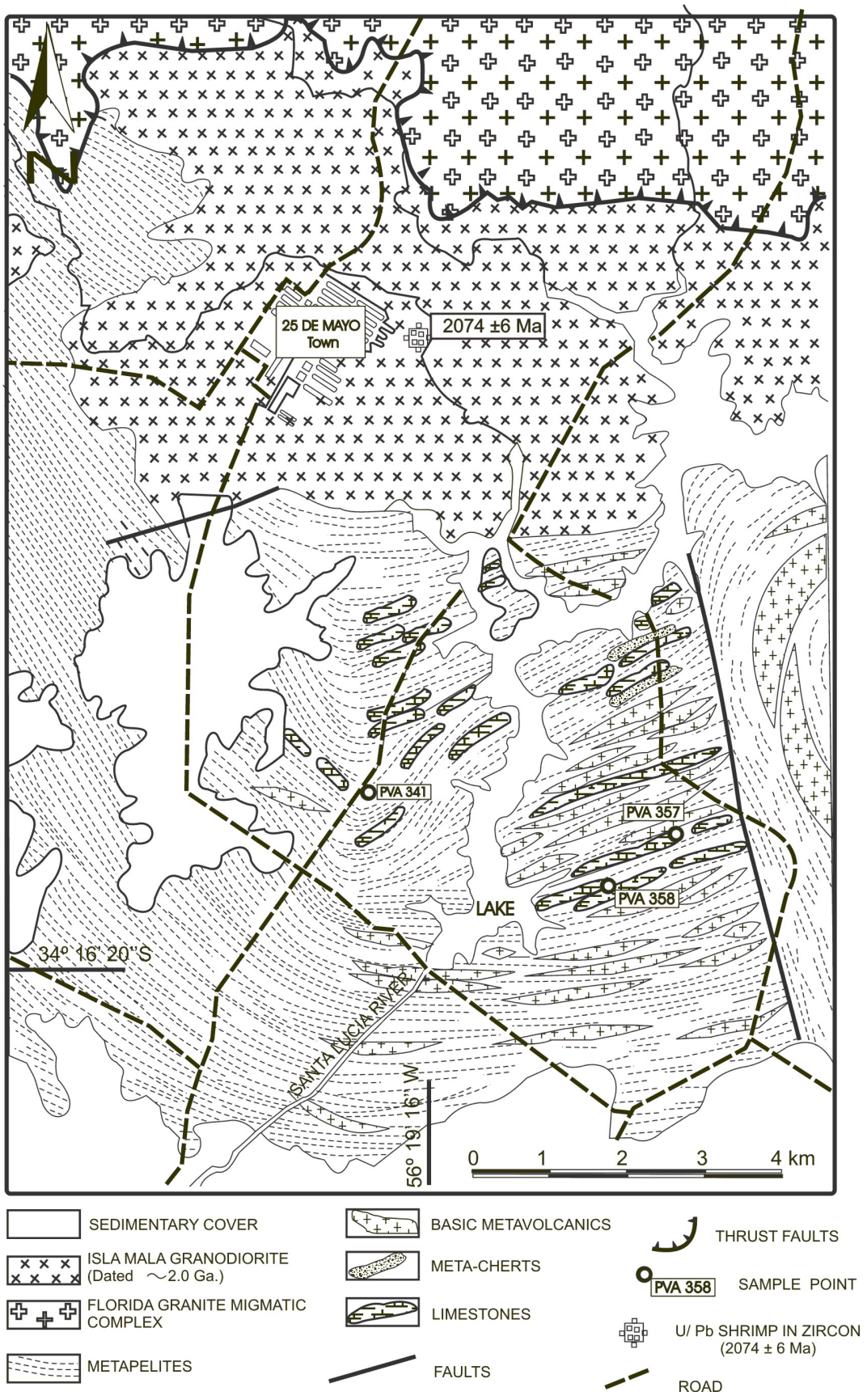


Figura 4: Carta geológica del área tipo de la Fm. Paso Severino, incluyendo niveles de carbonatos.

Extraído de (Maheshwari *et al.*, 2010)

La secuencia fue metamorfizada en facies esquistos verdes durante el Transamazónico y se encuentra en contacto tectónico con un complejo granítico gnéssico de grado metamórfico medio a alto (Faja Florida *sensu*; Bossi y Navarro, 1991).

Hacia el Este, la FmPS evoluciona hacia una secuencia donde dominan materiales sedimentarios detríticos y se reduce el porcentaje de vulcanitas. En la zona de los alrededores de la Villa 25 de Mayo (Fig. 4) se observa una alternancia de pelitas negras, dolomías y prasinitas. Más hacia el Este se pueden reconocer secuencias metasedimentarias con varios ciclos granodecrecientes formados por conglomerados oligomícticos matriz-soportada que gradan a areniscas gruesas cuarzo-feldespácticas, areniscas medias bien seleccionadas y redondeadas, y pelitas en el tope (Bossi y Piñeyro, 2014).

Datos geocronológicos de metariolitas de la FmPS por el método U-Pb SHRIMP indican un valor de 2146$\pm$7 Ma., lo que representa el momento de la efusión de estas lavas y parte de la sedimentación de la secuencia (Bossi *et al*., 2001; Santos *et al*., 2003). Las rocas datadas confirman la estratigrafía sugerida pero falta la edad de las metapelitas, calizas y prasinitas que son los componentes mayores y más antiguos de la FmPS (Bossi y Piñeyro, 2014). Por su parte, Maheshwari *et al*. (2010) obtienen datos quimioestratigráficos de δ^{13}C y ^{87}Sr/^{86}Sr para carbonatos de FmPS que son coherentes con una edad de 2150-2200 Ma. para la depósito de la unidad, tanto en su estratipo como en Cerros de San Juan. Los valores de δ^{13}C alcanzan +11.6 ‰ VPDB, típicos de la Anomalía Isotópica de Lomagundi-Jatuli ocurrida entre 2220-2060 Ma. (Melezhik *et al*., 2007).

Schidlowski y Aharon (1992) propusieron una relación empírica entre la variación de $\delta^{13}C_{carb}$ y $\delta^{13}C_{org}$:

$$\delta^{13}C_{org} = \delta^{13}C_{carb} - 25‰ \tag{1}$$

De esta forma, si $\delta^{13}C_{carb} = +11{,}6‰$ se obtiene que $\delta^{13}C_{org} = -13{,}4‰$. Por tanto, un valor de $\delta^{13}C_{org} = -13{,}4‰$ para la materia orgánica asociada a éstos carbonatos es consistente con un fraccionamiento isotópico causado por organismos fotosintéticos.

2. Hipótesis

Basándonos en los antecedentes anteriormente descritos, se plantea la siguiente hipótesis: A pesar del metamorfismo presente en la FmPS, se preservan microfósiles de pared orgánica (principalmente acritarcas y cianobacterias) los cuales se pueden clasificar.

3. Objetivos

3.1. Objetivo General

Estudiar e identificar microfósiles en las rocas metasedimentarias de la FmPS, mediante la aplicación de diversas técnicas micropaleontológicas.

3.2. Objetivos Específicos

1. Confeccionar preparados palinológicos de muestras ricas en materia orgánica de la FmPS.
2. Realizar estudios en láminas delgadas y pulidas de cherts, carbonatos y pelitas, para el estudio de microfósiles.

3. Identificar, describir y clasificar taxonómicamente los ejemplares encontrados, bajo microscopio con luz transmitida y reflejada, y por microscopía electrónica de barrido.

4. Metodología

Los procesos metodológicos realizados en el presente trabajo se enumeran de la siguiente forma:

1. Extracción de muestras en el campo.
2. Confección de preparados palinológicos de rocas metasedimentarias.
3. Confección de láminas delgadas.
4. Observación bajo microscopio óptico por epiiluminación y transiluminación.
5. Observación bajo microscopía electrónica de barrido.
6. Identificación, descripción y clasificación taxonómica.

Los microfósiles mejor conocidos en el Precámbrico son aquellos encontrados en cherts y carbonatos (Hofmann, 1974; Golubić y Barghoorn, 1977). Las propiedades ópticas de estos cherts (calcedonia y cuarzo) permite el estudio *in situ* mediante secciones petrográficas delgadas y maceraciones controladas con ácidos, de manera tal de asegurar la indigenicidad de los especímenes aislados (Schopf, 1970b; Hofmann, 1974; Golubić y Barghoorn, 1977; Schopf, 1999).

4.1. Extracción de muestras

Las muestras utilizadas en este estudio provienen de dos salidas de campo - realizadas el 18/11/2018 y el 11/05/19 respectivamente - así como también de salidas anteriores del tutor de este trabajo. En total se analizaron 19 muestras de la FmPS con diferente grado de metamorfismo, litología y procedencia estratigráfica dentro de la formación con el propósito de poder estudiar un amplio espectro de variantes (Tabla 1).

En función de la distribución geográfica de la FmPS, se seleccionaron tres áreas de muestreo (Fig. 5) nombradas en función de la localidad más cercana:

1. Localidad de Mal Abrigo (Depto. de San José): 071109, 190511, TPA 207 (Cantera Assandri), U12-3 (MAB-1).

2. Localidad de 25 de Mayo (Depto. de Florida): CDL3, CDL6, CDL7, PVA 338, PVA 341.

3. Localidad de Casupá/Fray Marcos (Depto. de Florida): CSP5, PVA 315.

Tabla 1: Lista de muestras analizadas.

Nombre	Coordenadas geográficas (lat/long)	Cantidad	Recolección
071109	34°05'35.8"S 56°53'02.6"W	3	C. Gaucher
190511	34°05'35.7"S 56°53'02.5"W	1	Salida de campo 11/05/2019
CDL3	34°15'43.6"S 56°18'42.2"W	1	Salida de campo 11/05/2019
CDL6	34°14'28.5"S 56°18'52.2"W	3	Salida de campo 11/05/2019
CDL7	34°14'18.2"S 56°16'29.3"W	1	Salida de campo 11/05/2019
CSP5	34°09'20.4"S 57°00'23.5"W	2	Salida de campo 18/11/2018
PVA 315 (110528)	34°09'58.9"S 55°44'29.1"W	1	C. Gaucher
PVA 338 (040204)	34°14'29.5"S 56°18'52.8"W	3	C. Gaucher, P. Sprechmann
PVA 341	34°14'46.0"S 56°19'18.0"W	1	P. Sprechmann
TPA 207 (Cantera Assandri)	34°09'00.5"S 57°54'00.9"W	2	C. Gaucher (1), Salida de campo 18/11/2018 (1)
U12-3 (MAB-1)	34°05'36.1"S 56°53'03.7"W	1	C. Gaucher

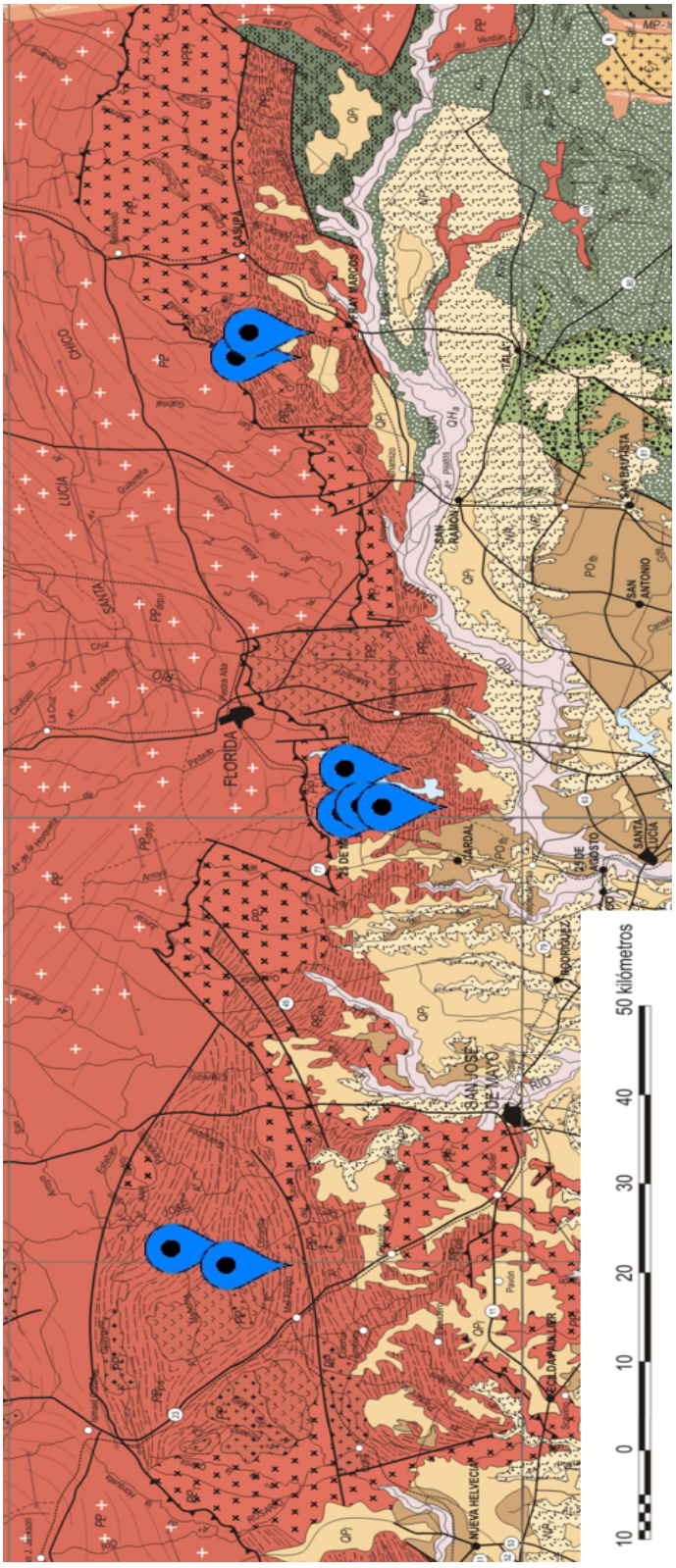


Figura 5: Carta Geológica del Uruguay a escala $1/500{,}000$ con localización de los muestreos.
Extraído y editado de Bossi *et al*. (2001).

4.2. Confección de preparados palinológicos de rocas metasedimentarias

4.2.1. Registro de las muestras

Las muestras recolectadas fueron ingresadas al sistema de registro del Laboratorio de Micropaleontología del Instituto de Ciencias Geológicas, detallándose el número de la muestra, la formación geológica y observaciones pertinentes (i.e.: litología y respuesta frente al ácido clorhídrico HCl). Este procedimiento asociado a muestras precámbricas fue extraído de Gaucher *et al*. (2005).

4.2.2. Tratamiento con HCl

Las muestras fueron colocadas dentro de vasos de bohemia de 500 mL de capacidad, donde fueron tratadas con ácido clorhídrico HCl 36 % a temperatura ambiente bajo una campana de aire a alta velocidad. Tanto para carbonatos (i.e.: calizas o dolomías) como para pelitas la cantidad de HCl a colocar fue de 100-150 mL aproximadamente. La cantidad de muestra colocada en el vaso de bohemia es del orden de las centenas de gramos, ya que de colocarse demasiada masa de muestra el ácido no será suficiente para degradarla, y de colocarse poco material podría no contener suficiente materia orgánica para analizar la presencia de fósiles.

Seguidamente, se registró el resultado de la reacción con el ácido bajo alguna de las siguientes categorías (Tabla 2):

1. HCl^{-}: muestras que no reaccionaron con el ácido.

2. HCl^{o}: muestras que reaccionaron levemenete con el ácido.

3. HCl^{+}: muestras que reaccionaron con el ácido.

4. HCl^{++}: muestras que reaccionaron explosivamente con el ácido.

Una vez el ácido fue colocado en la muestra se deja actuar, agitando cada 30 min. en un total de 4 horas aproximadamente. Las muestras que reaccionaron claramente (i.e.: carbonatos) requirieron mayor tiempo de acción del ácido para favorecer la degradación. El HCl reacciona con los diferentes carbonatos de la roca, liberando CO_2 en una reacción altamente exotérmica, temperatura dependiente, por lo que se utilizó un baño de agua fría para disminuir la velocidad de reacción del ácido, evitando desbordes de los vasos de reacción y otros contratiempos.

4.2.3. Lavado del material degradado

Utilizando una máscara para gases ácidos se elimina el sobrenadante y se agrega agua hasta el tope del vaso de bohemia con el propósito de diluir los iones que puedan ser reactivos con el ácido fluorhídrico (que se utiliza posteriormente), como el Ca^{2+}. Seguidamente, se realizan tres lavados, con 30 min. de espera entre cada lavado de forma que decante el material y no sea succionado por la pipeta, la cual funciona a través de una bomba de chorro de agua (Bomba de Venturi).

Tabla 2: Registro de las muestras y reacción con ácido clorhídrico 36 % puro.

Muestra	**Litología**	**Reacción con HCl**
040204/2	Pelita negra	HCl^{-}
040204/3	Pelita negra	HCl^{-}
040204/4	Pelita negra	HCl^{o}
071109/1	Pelita negra	HCl^{-}
071109/2	Pelita negra	HCl^{-}
071109/3	Pelita gris laminada	HCl^{o}
110528/1	Pelita negra	HCl^{-}
190511/2	Pelita negra	HCl^{o}
CDL3	Pelita carbonosa	HCl^{o}
CDL6A	Dolomía	HCl^{++}
CDL6B	Dolomía	HCl^{+}
CDL6C	Pelita carbonosa	HCl^{o}
CDL7	Dolomía	HCl^{++}
CSP5	Dolomía	HCl^{+}
CSP5a	Dolomía	HCl^{+}
PVA 341	Caliza	HCl^{++}
TPA 207J	Brecha	HCl^{++}
TPA 207N	Caliza	HCl^{++}
U12-3b	Pelita gris-negra	HCl^{-}

4.2.4. Tratamiento con HF

Si la reacción con HCl es fuerte (i.e.: explosiva en carbonatos) se realizó un filtrado a la muestra con un filtro de 10 μm de apertura de poros. Posteriormente, todas las muestras son trasvasadas a vasos de polipropileno, con un lavado de por medio. Esto es debido a que el HF reacciona con las paredes de los vasos de vidrio. Puesto que el HF reacciona fuertemente con las pelitas, especialmente con arcilla y en menor medida con el cuarzo, el tratamiento con HF se realizó dentro de un baño de agua fría en la campana de alta velocidad.

De HF se agregaron entre 100-150 mL al 70 % para todos los tipos de muestra. La muestra se dejó reaccionar entre 12-24 horas, y posteriormente se descartó el sobrenadante tomando las precausiones adecuadas (similares a las del HCl).

Posteriormente, se realizaron 3 lavados con el propósito de aumentar el pH de la solución. Al igual que con el HCl deben esperarse 30 min. entre cada lavado para que los residuos sedimenten.

4.2.5. Extracción del material orgánico

Las muestras son nuevamente trasvasadas a vasos de vidrio. Si hasta el momento la técnica ha sido aplicada correctamente las muestras continenen únicamente la materia orgánica de la roca original, con algunos cristales de floruro de calcio (CaF_2) y otros floruros en menor proporción. Los floruros se diseulven nuevamente con 50 mL de HCl sobre una plancha de vitrocerámica hirviendo entre 10-15 min. Inicialmente se colocan 100 mL de HCl, aunque esta cantidad puede variar si la solución se evapora fácilmente. Seguidamente, se agrega agua hasta el tope y se deja enfriar por 2-3 horas. Finalmente, se realizan dos lavados, con 30 min. de espera entre cada uno.

Usando el filtro de 10 μm, se coloca la muestra encima de una ducha a velocidad de flujo suave, la cual ayuda a filtrar el material a través del filtro por presión, dejando solamente el contenido de interés (i.e.: todo material orgánico mayor a la apertura de poros del filtro). Con la ayuda de una piseta de agua se trasvasa ese material a un frasco pequeño. Posteriormente, se deja reposar el material para que sedimente en el frasco unos 20-30 min. y luego se aspira el agua sobrenadante, evitando succionar el residuo.

Finalmente, se agregan unas 8-12 gotas de glicerina pura como conservante, fungicida y bactericida. Las muestras fueron etiquetadas siguiendo la nomencla-

tura de registro de la Tabla 2 y selladas en la tapa con cinta de papel.

4.3. Confección de láminas delgadas

La principal ventaja del estudio de microfósiles en láminas delgadas radica en que el material orgánico se encuentra dentro de la matriz mineral de la roca y por tanto, el postulado de indigenicidad de Schopf (1999) queda asegurado. La examinación por láminas delgadas del material orgánico intenta demostrar que el especimen forma parte de la roca y no constituye, por tanto, un contaminante (postulado de singenicidad de Schopf, 1999). Si el material orgánico está además grafitizado – tal es el caso de la gran mayoría de las muestras precámbricas – dicho material no puede ser más joven que el evento metamórfico que alteró la roca (Miller, 1988).

La confección de láminas delgadas se realizó siguiendo la metodología en Miller (1988):

1. Corte con sierra diamantada.
2. Pulimento de una cara con abrasivos de carburo de silicio; y pegado a portaobjeto con adhesivo epóxico (Araldite).
3. Corte y desbaste de la muestra con laminadora hasta llevarla a un espesor de 50 a 100 μm.
4. Pulimento con abrasivos finos (grano 600 a 1000) hasta llegar a espesor final de 30 μm.

Esta metodología se llevó a cabo en el Laboratorio de Corte y Molienda del Insti-

tuto de Ciencias Geológicas de la Facultad de Ciencias (UdelaR), en Montevideo. Del total de las muestras procesadas se realizaron 3 láminas delgadas: 040204/4 (pelita negra), 110528/1 (pelita negra), PVA 341 (dolomía).

4.4. Observación por microscopía óptica por epiiluminación y transiluminación

Los microfósiles orgánicos como esporas o acritarcas pueden sobrevivir al metamorfismo bajo ciertas condiciones. Especímenes localizados en posiciones protegidas dentro de la matriz mineral pueden evitar ser destruidos y conservar su morfología (Pflug y Reitz, 1992). Por otro lado, el estudio de estos microfósiles puede resultar dificultoso debido a que su pared orgánica ha sido grafitizada como resultado del calentamiento metamórfico de la roca (Pflug y Reitz, 1992). Bajo luz transmitida (i.e.: transiluminación), las partículas orgánicas aparecen opacas y sin atributos estructurales visibles, por lo que la aplicación adicional de luz reflejada (i.e.: epiiluminación) ayuda a revelar la morfología superficial de la pared orgánica en mayor detalle (Pflug y Reitz, 1992). En muchos casos, la preservación resulta lo suficientemente buena como para permitir la identificación taxonómica del material.

El hecho de poder realizar observaciones comparativas de una misma estructura bajo dos tipos de iluminación diferentes permite discernir entre estructuras biológicas verdaderas y estructuras contaminantes minerales (ej.: pirita o rutilo), que podrían haber quedado aún sin disolverse por los ácidos. Los materiales contaminantes modernos que pudieran encontrarse en el agua, el aire o asocia-

do a algún material de laboratorio presentan baja o nula reflectividad debido a su transparencia y color, ya que no han sobrellevado carbonización (Sec. 5.3 para más detalle).

Por otro lado, los minerales (ej.: calcita, rutilo) suelen presentan birrefringencia, es decir, desdoblan los rayos de luz debido a que presentan diferentes índices de refracción según la dirección cristalina (Nesse, 2012; Elias y Alderton, 2020). Los materiales biogénicos que sobrellevaron procesos de carbonización no presentan birrefringencia por lo que al hacer incidir sobre éstos haces de luz polarizada, los haces no son desviados y el preparado se observa opaco en polarizadores cruzados.

4.4.1. Confección de los preparados palinológicos

Sobre una plancha de vitrocerámica caliente se colocan los portaobjetos. Seguidamente, se colocan 2 gotas de glicerina-gelatina pasada por un baño de agua caliente para que disminuya la viscosidad y permita fijar las muestras. Posteriormente, se adicionan 1-2 gotas de residuo orgánico con una varilla de vidrio. Debe evitarse la formación de burbujas que puedan dañar el preparado y los materiales. Con el cubreobjetos colocado se deja reposar para evitar la entrada de burbujas de aire y se espera a que la glicerina gelatina se solidifique lo suficiente para fijar las muestras al preparado.

Por cada muestra procesada en la sección 4.2 se realizaron dos preparados palinológicos. No obstante, finalmente se procesaron 45 preparados palinológicos al microscopio óptico debido a que varias de las muestras no contenian suficiente

información respecto a la presencia de estructuras de origen biogénico, por lo que resultó necesario confeccionar más preparados para obtener una mejor representatividad de las estructuras de interés. Los preparados fueron observados a través de un microscopio polarizador Leica DM LP (Laboratorio de Micropaleontología, Fcien).

4.5. Observación por microscopía electrónica de barrido

La microscopía electrónica de barrido (MEB) permite reconocer estructuras ornamentales a escalas nanométricas y micrométricas - principalmente ejemplares aislados de microfósiles - que de otra forma no se observarían por métodos ópticos, ya sea porque la magnificación no permite detectar ese nivel de detalle o porque son destruidas/deformadas en el proceso de análisis (Schopf, 1970a; Imoto, 1973; Akiyama y Imoto, 1975; Trewin, 1988).

Por otra parte, la exigencia de evidencias que confirmen la biogecinidad de un material orgánico precámbrico ha llevado a que la investigación micropaleontológica se vuelque sobre la observación de estos especímenes mediante MEB, permitiendo así dilucidar si se trata de un microfósil verdadero o una entidad orgánica amorfa irreconocible sin posibilidad de asignarle una afinidad taxonómica. La aplicación de métodos de microscopía electrónica por si sola para examinar una muestra de roca llevó a varias malinterpretaciones de muchos objetos con base exclusivamente en su morfología (Schopf y Walter, 1983). Estos objetos pueden dividirse en dos grandes grupos: (1) los de origen biológico, y (2) artefactos producto de procesos de preparación durante la microscopía electrónica (Barton *et al*., 2001).

La fundamentación técnica de observación por MEB puede encontrarse en Trewin (1988) (y referencias dentro). La muestra PVA 341 fue la única analizada utilizando este método ya que demostró ser la de mayor cantidad de material fosilífero (ver Sec. 5). Esta metodología se llevó a cabo en el Laboratorio de Geología y Recursos Minerales del Centro Universitario Regional del Este (CURE, UdelaR),

sede Treinta y Tres.

Para observar la muestra por MEB fue necesario prepararla previamente. Para ello se tomó una muestra de roca y se realizó una maceración palinológica como se detalla en la sección 4.2, con la diferencia de que la muestra no se guardan en glicerina conservante sino en etanol.

Posteriormente, la muestra se colocó sobre un portaobjetos de metal y se aguardó unos minutos a que el etanol se evaporara. Seguidamente, se introdujo el portaobjetos en una cámara de vacío (Denton Desk V HP) en donde se metalizó con una lámina de oro, la cual recubre todas las caras expuestas del material orgánico que luego generan el contraste de imagen al hacer pasar el haz de electrones.

Finalmente, la muestra se colocó en el microscopio JEOL JCM-6000 Plus a alto vacío con un voltaje de entre 5-15 kV, y se procesó con el software JEOL JCM-6000 Plus.

4.6. Identificación, descripción y clasificación taxonómica

La identificación taxonómica de los ejemplares fosilíferos encontrados siguió los cirterios de Mendelson y Schopf (1992) y de Schopf (1999). A partir de éstos se clasificó a los especímenes en tres categorías:

1. **Microfósil verdadero**: Especímenes con afinidad taxonómica identificable. Se incluyen en esta categoría aquellos especímenes clasificados en grupos parataxonómicos (ej.: *Acritarcha* (Evitt, 1963a, 1963b)).

2. **Dubiomicrofósil**: Especímenes con afinidad taxonómica dudosa, es decir, que no logran insertarse en alguna de las cateogrías taxonómicas o parataxonómicas asignadas para los microfósiles verdaderos (Mendelson y Schopf, 1992).

3. **Pseudomicrofósil**: Artefractos con apariencia de fósil pero que por sus características físicoquímicas se produjeron abióticamente durante la diagénesis del material rocoso o durante los distintos pasos de la metodología (Mendelson y Schopf, 1992).

La literatura micropaleontológica precámbrica confeccionada por Schopf (1992) (y referencias dentro) fueron las fuentes bibliográficas principales utilizadas para asignarles una categoría taxonómica a los especímenes observados. En la Sec. 6.2 se detallan otras referencias bibliográficas de interés particulares para cada morfotipo.

5. Resultados

5.1. Descripción física de la materia orgánica

La cuantificación de la materia orgánica en proporción al total de material rocoso colectado no forma parte de los objetos pautados en este trabajo. Sin embargo, se constata que a nivel macroscópico ($>$ 1 mm) el 100 $\%$ de las pelitas que fueron colectadas eran de color negro, debido a la abundancia de material orgánico carbonizado. Por su parte, los carbonatos (dolomías y calizas) presentaban regiones dentro de la roca caracterizadas por el color negro propio del material orgánico. A nivel mesoscópico (entre 1 mm y 0.01 mm), bajo la lupa estereoscópica se observa una distribución de materia orgánica ubicua y empaquetada entre los cristales de la matriz mineral. A nivel microscópico ($<$ 100 μm) se observa una configuración similar del material orgánico (Fig 6).

La carbonización de la materia orgánica provoca la opacidad del material a través del Microscopio Óptico por Transiluminación. La única morfología discernible por este método es la forma externa (i.e.: silueta), la cual constituye el borde contrastante entre el especimen opaco y el fondo claro del preparado palinológico (Fig. 7). Para láminas delgadas, el material orgánico se observa más opaco que el resto de los cristales circundantes de la matriz (Fig. 7). Para observar con mayor claridad las estructuras que no logran contrastarse con el fondo del preparado, y para mejorar la resolución en el estudio de las paredes orgánicas es necesario acudir a la luz reflejada o Epiiluminación (sección 4.4), ya que permite observar estructuras de la pared orgánica que no forman parte de la silueta general de los especíemenes (Fig. 8) y/o se encuentran en la misma línea de visión del ocular

dentro de la silueta del material orgánico.

Los cherts negros poseen su coloración debido a la abundancia de granos finos de pirita, y sobre todo debido a la presencia de materia orgánica marrón-negra. Existe una correlación cercana entre el tamaño del grano de calcedonia y cuarzo, y la abundancia de la materia orgánica distribuida (Barghoorn y Tyler, 1965; Knoll, 1996).

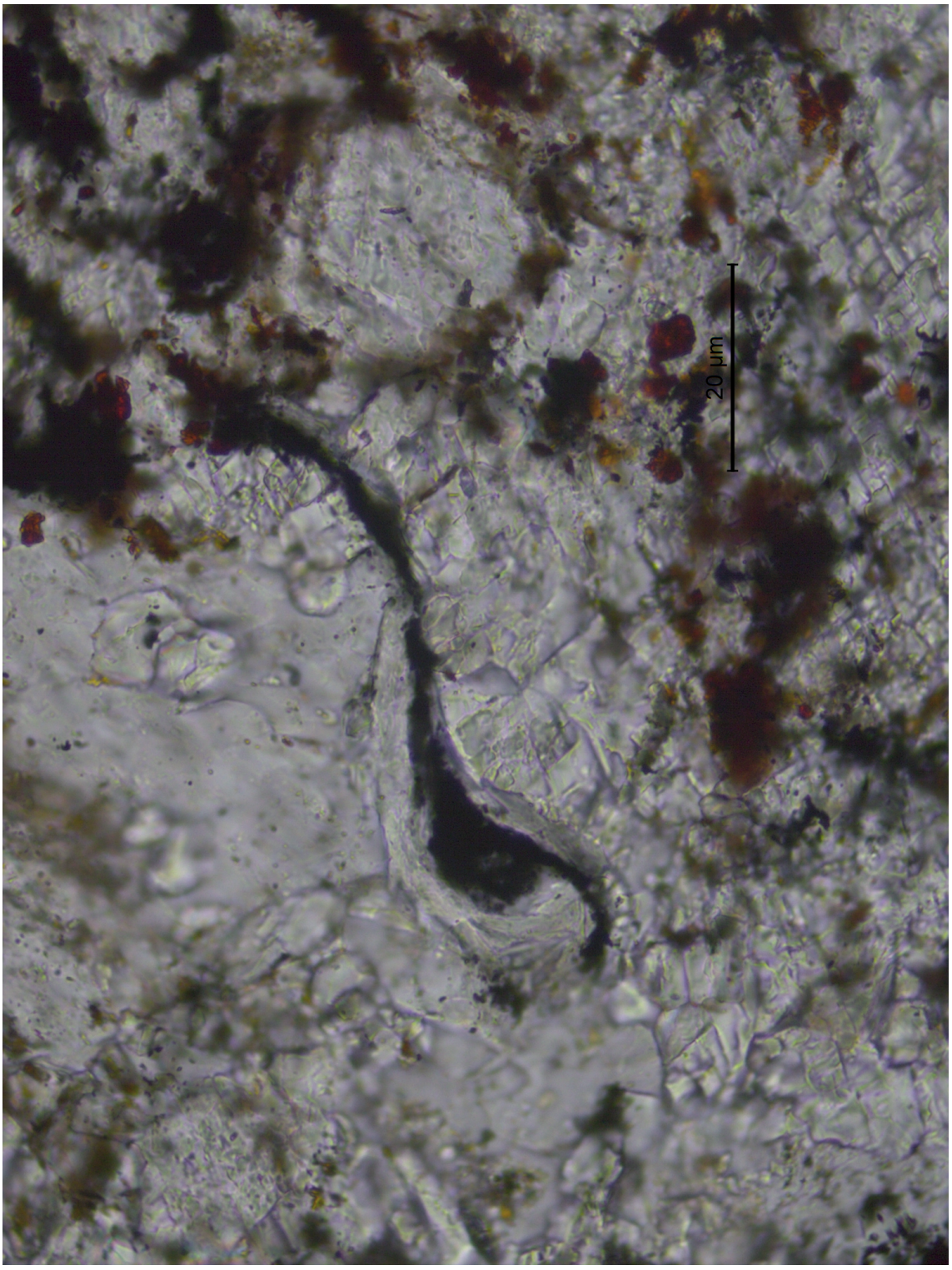


Figura 6: Distribución de la materia orgánica a nivel microscópico. Imagen obtenida por microscopía óptica con transiluminación de la muestra PVA 341 (dolomía) en lámina delgada. La materia orgánica (oscura) se encuentra embebida en una matriz mineral de colores claros.

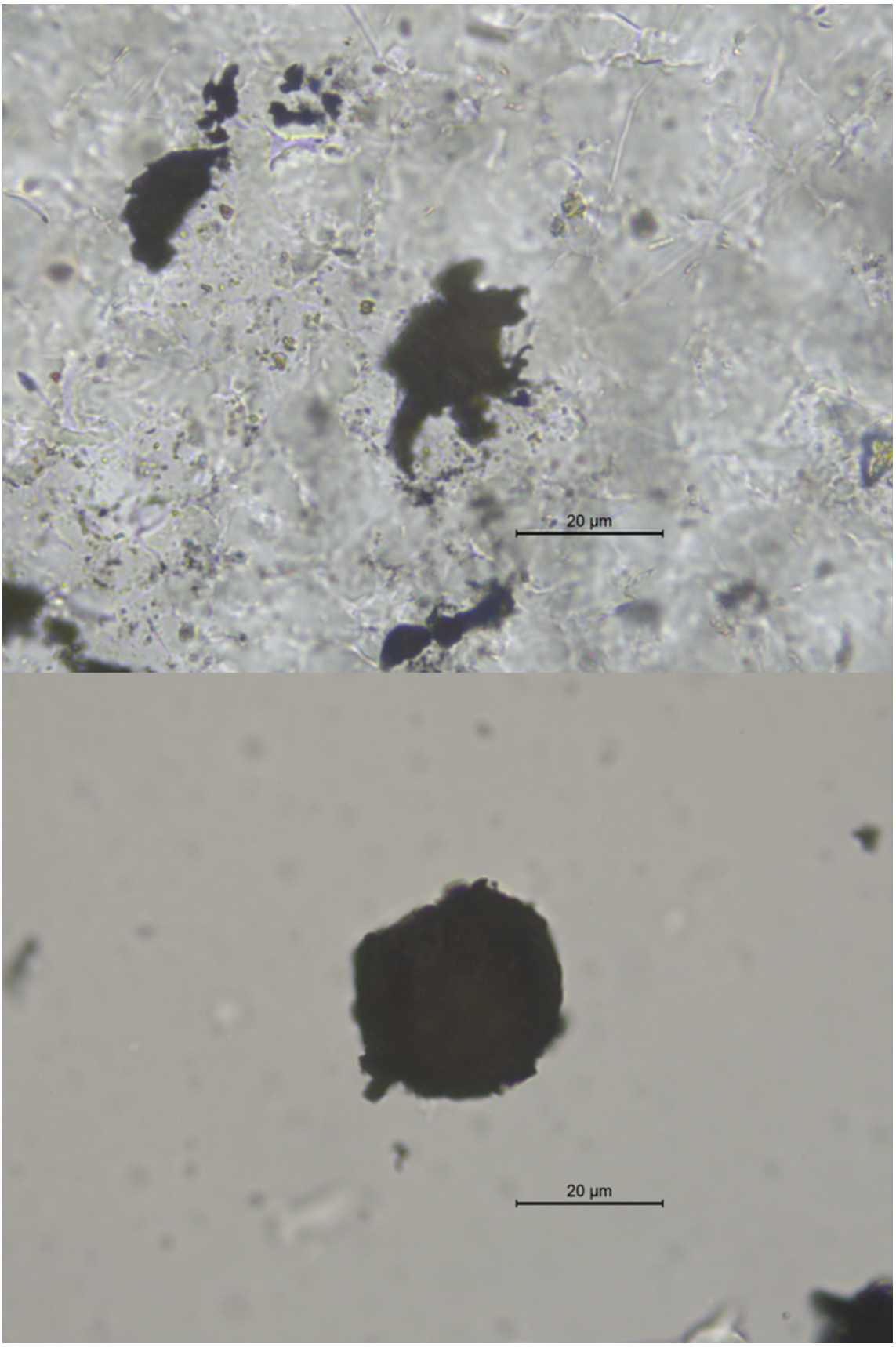


Figura 7: Contraste de morfologías externas (siluetas).
(Arriba) Lámina delgada. (Abajo) Preparado palinológico. Imagen obtenida por microscopía óptica con transiluminación.

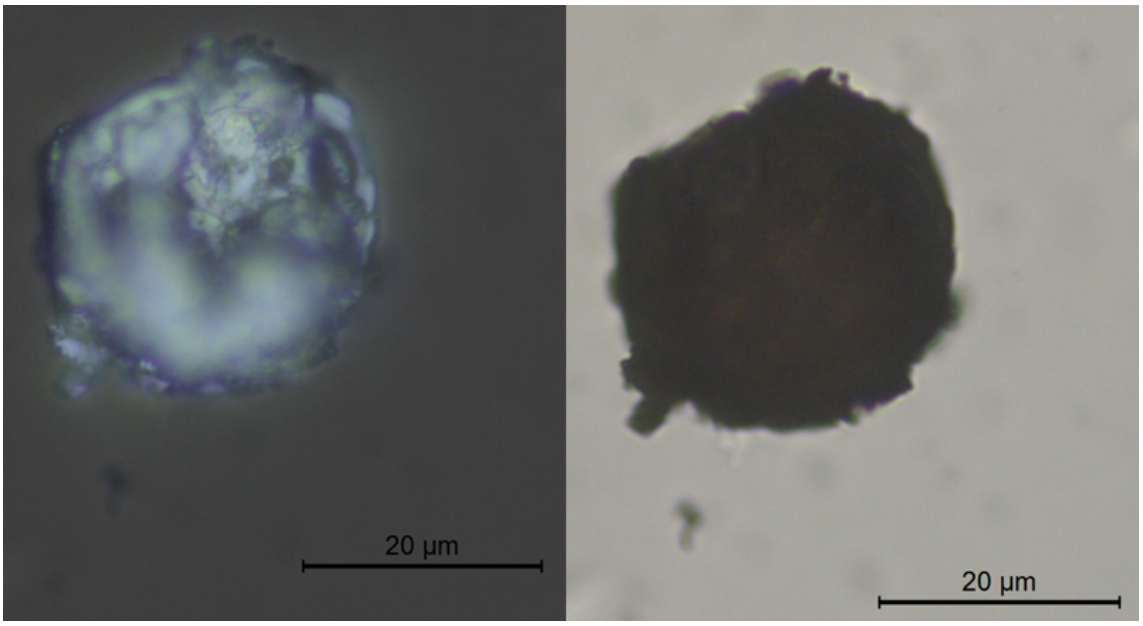


Figura 8: Comparación: transiluminación y epiiluminación.
(Izquierda) Especimen orgánico visto a través de microscopía óptica con epiiluminación. (Derecha) Especimen orgánico visto a través de microscopía óptica con transiluminación. Notar que a través de la epiiluminación es posible observar características de la pared orgánica que no son detectados por transiluminación.

5.2. Registro estadístico de la materia orgánica

5.2.1. Registro estadístico de estructuras de interés micropaleontológico

La Tabla 3 resume los resultados obtenidos a partir de la búsqueda de palinomorfos a partir de preparados palinológicos de las muestras de la FmPS. En total, se observaron 153 microfósiles, de los cuales un 74.5 % de los microfósiles observados se encontraron en litologías carbonáticas (i.e.: calizas y dolomías), mientras que el 25.5 % restante de los microfósiles fueron recolectados de muestras pelíticas (i.e.: pelitas negras, grises, laminadas y carbonosas). No se encontraron microfósiles en la muestra de brecha.

En cuanto a la distribución geográfica de los fósiles encontrados (Fig. 9), la localidad de 25 de Mayo arrojó un total de 103 microfósiles obtenidos a partir de nueve muestras de roca, mientras que la localidad de Mal Abrigo arrojó un total de 48 microfósiles obtenidos a partir de siete muestras de roca. La localidad de Casupá arrojó la menor cantidad de microfósiles (2 especímenes). El esfuerzo de muestreo entre las tres localidades es comparable aunque con algunas diferencias: para la localidad de Casupá se colectaron un total de siete muestras, de las cuales solamente tres fueron analizadas debido al muy bajo contenido fosilífero que arrojaron.

Tabla 3: Cuantificación de los microfósiles de la Formación Paso Severino.

Muestra	**Litología**	**Preparados palinológicos**	**Microfósiles**
040204/2	Pelita negra	2	8
040204/3	Pelita negra	2	0
040204/4	Pelita negra	2	2
071109/1	Pelita negra	2	22
071109/2	Pelita negra	2	0
071109/3	Pelita gris laminada	2	1
110528/1	Pelita negra	2	2
190511/2	Pelita negra	2	2
CDL3	Pelita carbonosa	2	0
CDL6A	Dolomía	2	9
CDL6B	Dolomía	2	7
CDL6C	Pelita carbonosa	2	1
CDL7	Dolomía	1	0
CSP5	Dolomía	2	0
CSP5a	Dolomía	2	0
PVA 341	Caliza	7	76
TPA 207J	Brecha	2	0
TPA 207N	Caliza	5	22
U12-3b	Pelita gris-negra	2	1

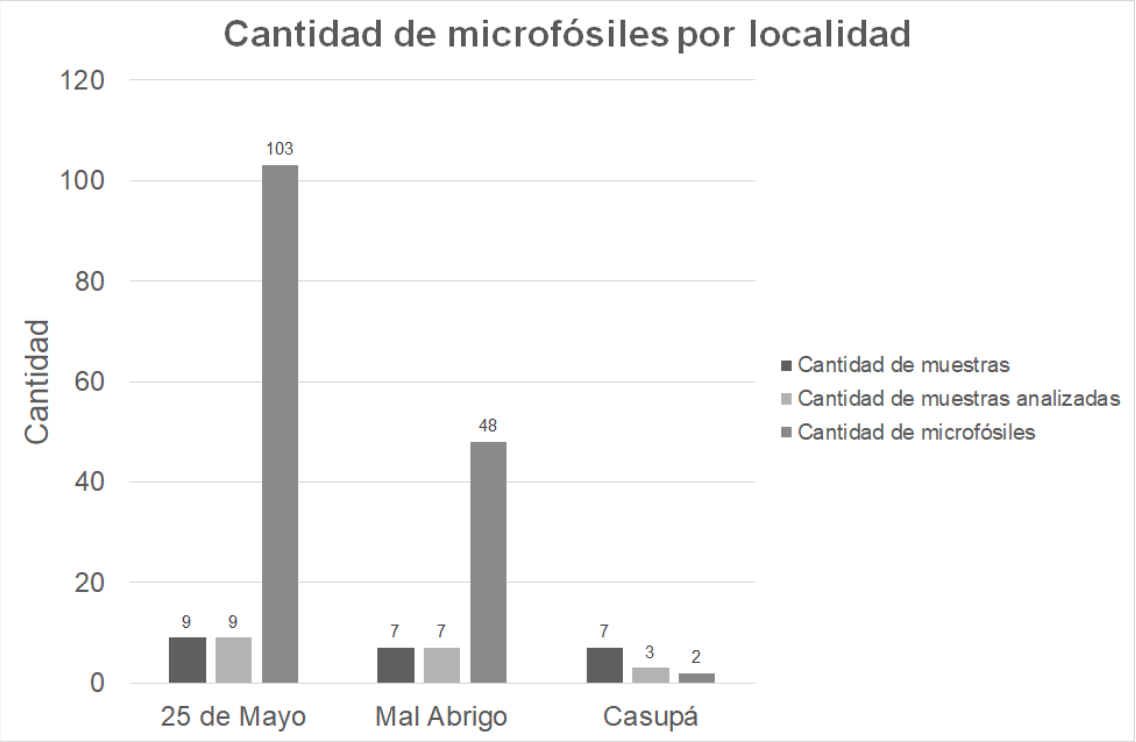


Figura 9: Comparación de muestreo entre localidades de la Formación Paso Severino

La localidad de 25 de Mayo resultó la más fosilífera, mientras que la localidad de Casupá resultó ser la de menor cantidad. El esfuerzo de muestreo entre las tres localidades es comparable.

5.3. Registro de contaminantes

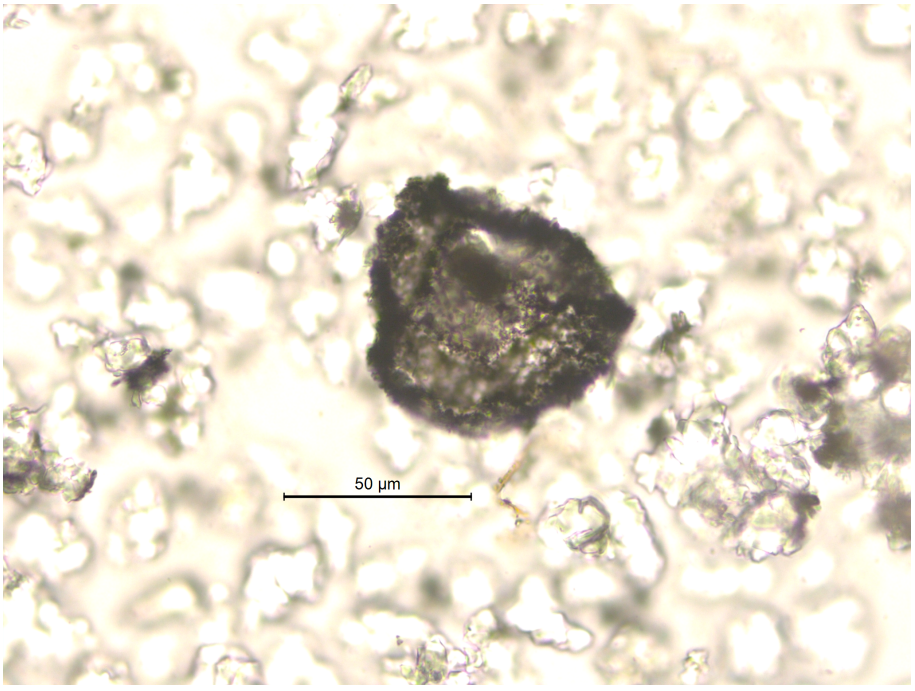
El registro de contaminantes es crucial al momento de estudiar las muestras colectadas (Sec. 1.1). En concreto, tres tipos de contaminantes pueden ser identificados: (1) contaminantes inorgánico-minerales, (2) contaminantes biológicos modernos, y (3) contaminantes artificiales o manufacturados.

5.3.1. Contaminantes inorgánicos y minerales

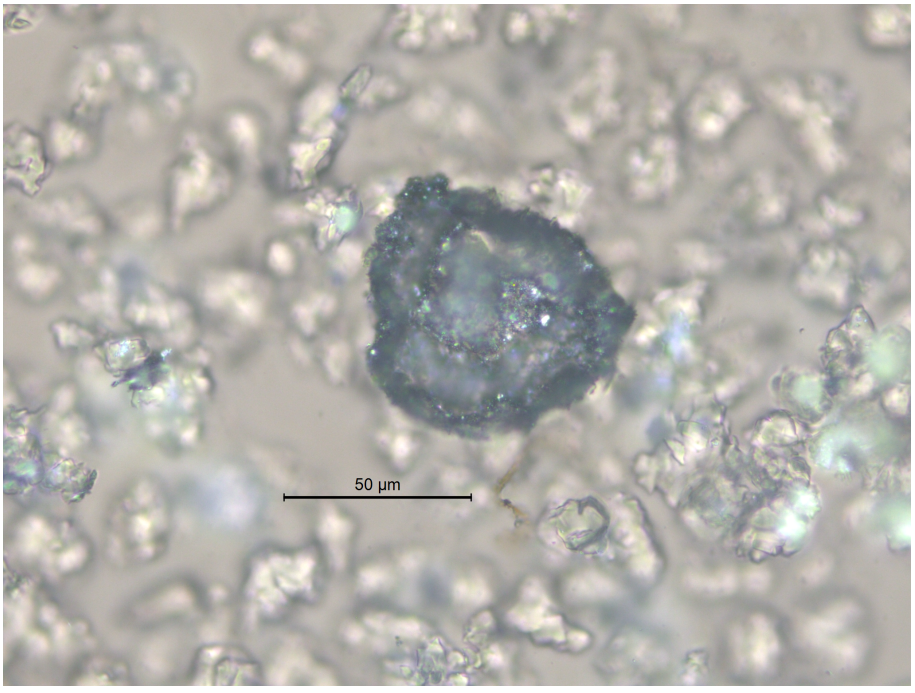
Los contaminantes inorgánico-minerales identificados son de tres tipos: (1) fluoruros, (2) rutilo y (3) pirita.

Fluoruros Los floruros son compuestos inorgánicos formados a partir del anión fluoruro (F^{1-}), el cual tiende a formar enlaces iónicos con cationes de calcio (Ca^{2+}) especialmente en muestras carbonáticas, formando la sal Fluoruro de Calcio (CaF_2, Elias y Alderton, 2020). La presencia de esta sal sugiere que el tratamiento con ácidos durante la confección de los preparados palinológicos (Sec. 4.2.5) no ha sido del todo exitoso, ya que no se lograron extraer completamente todos los minerales de la matriz rocosa y buena parte de ellos reaccionaron con el anión fluoruro del ácido fluorhídrico (HF). Su extrema insolubilidad en agua (0.0016 g/100 mL a 20°C; extraído de Elias y Alderton, 2020) lleva a que no todos los fluoruros sean lavados de los preparados palinológicos. Sin embargo, como este compuesto tiende a ser incoloro no suele confudirse con el material orgánico, aunque si la cantidad de esta sal es abundante puede llegar a aglomerar la materia orgánica evitando que difunda por el portaobjetos al añadir la glicerina-gelatina (Sec. 4.4.1).

La Fig. 10 muestra la presencia de fluoruros en algunos de los preparados. Notar que aún frente a restos de materia orgánica poco carbonizados los fluoruros logran distinguirse por su carácter incoloro y por lo tanto discernible del resto del material de estudio. Esto es evidente tanto para MOT (Fig. 10a) como para MOE (Fig. 10b).



(a) Microscopía Óptica con Transiluminación



(b) Microscopía Óptica con Epiiluminación

Figura 10: Presencia de fluoruros en los preparados palinológicos

Rutilo El Rutilo es un mineral compuesto de Óxido de Titanio (IV) (TiO_2), el cual posee un color rojizo característico, especialmente en muestras silíceas observadas por MOT (Nesse, 2012). Este mineral opaco suele ser resistente al ataque ácido por lo que tiende a observarse en preparados palinológicos precámbricos que no han logrado librarse completamente de los minerales adyacentes a la materia orgánica durante el tratamiento con ácidos (Sec. 4.2.2). Debe tenerse especial cuidado con estos minerales porque su sistema cristalino tetragonal (Nesse, 2012) puede estar asociado a material orgánico amorfo que mediante MOT puede llegar a confundirse con microfósiles de acritarcas poligonomorfos, y por lo tanto, llevar a interpretaciones paleontológicas erróneas (Sec. 1.1). Es posible discernir su naturaleza mineral mediante el test de birrefringencia (Sec. 4.4) o mediante epiiluminación, mostrando una coloración blanco-amarillento característica y alta reflectividad.

Pirita La Pirita es un mineral de Sulfuro de Hierro (II) (FeS_2), de tonalidades amarillo-claras, asociado a rocas metasedimentarias, especialmente de ambientes reductores como el lecho marino profundo (Schopf, 1992; Nesse, 2012). Formada en ambientes privados de oxígeno molecular (O_2), la pirita es un mineral común en metapelitas carbonosas (Schopf, 1992) como las que afloran en la FmPS. Al igual que el rutilo, la pirita no se disuelve en presencia de ácidos fuertes como el ácido clorhídirico y el ácido fluorhídrico (Sec. 4.2.2 y 4.2.4). Sin embargo, la pirita es opaca (Nesse, 2012), por lo que si todavía quedan restos en el preparado, para poder discernirlos del material orgánico carbonizado es necesario prestar detenida atención al color amarillo latón que refleja por epiiluminación.

Debe tenerse especial cuidado con la pirita porque su sistema cristalino cúbico (Nesse, 2012) puede estar asociado al material orgánico amorfo, generando confusiones e interpretaciones paleontológicas erróneas (Sec. 1.1).

La Fig. 11 muestra la presencia de cristales de rutilo (color rojizo) en los preparados de láminas delgadas embebidos en la matriz de cuarzo cristalino. La Fig. 12 muestra un cristal de rutilo en un preparado palinológico. En la Fig. 12a se observa un cristal de hábito hexagonal asociado a materia orgánica carbonizada a través de MOT, constituyendo una posible fuente de error al momento de discernir la biogenicidad del material de estudio. Notar que el mismo cristal observado a través de MOE (Fig. 12b) logra reflejar la luz que le llega de manera tal que es diferenciable de la materia orgánica biogénica. El test de birrefringencia para este cristal es positivo.

La pirita ocurre como cristales individuales o como agregados. Los granos están usualmente asociados espacialmente con la materia orgánica. Los granos de pirita menores a la micra en diámetro tienden a agruparse en las estructuras orgánicas, generando superficies puntiagudas, resultando en formas orgánicas granulares en aspecto. La asociación de granos finos de pirita con la materia orgánica es el tipo más común de preservación de estructuras orgánicas en cherts algales (Barghoorn y Tyler, 1965).

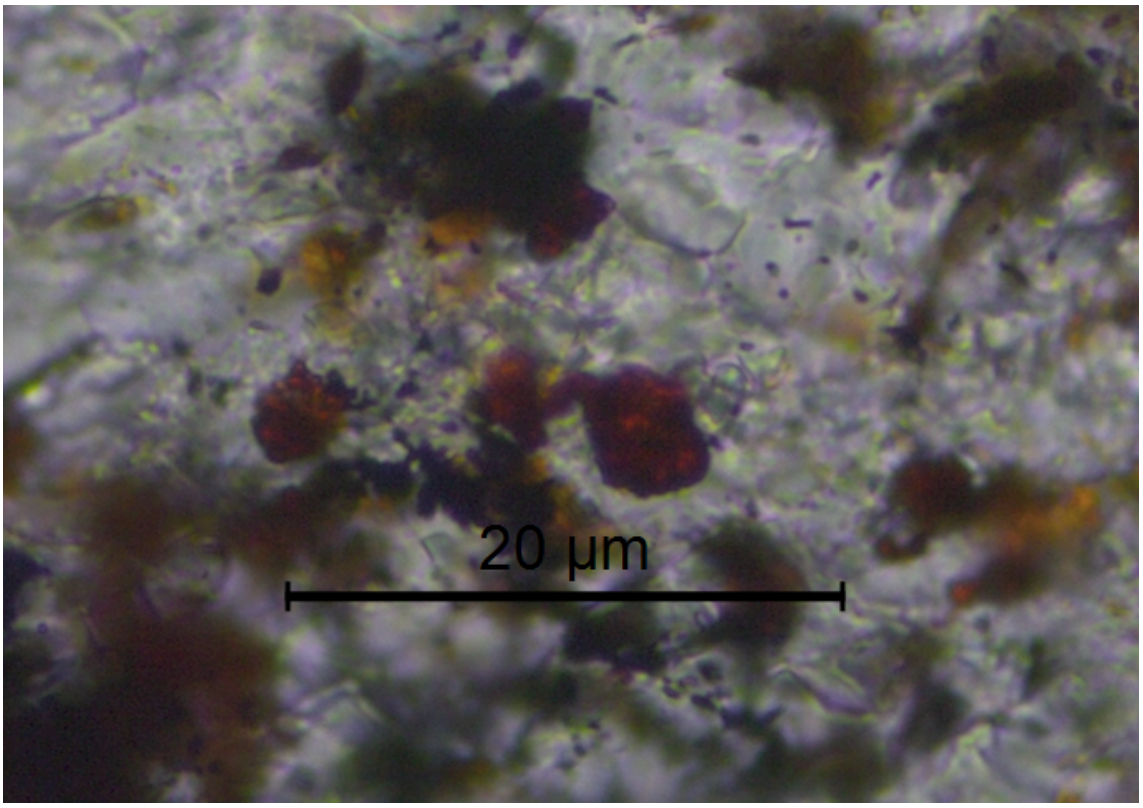
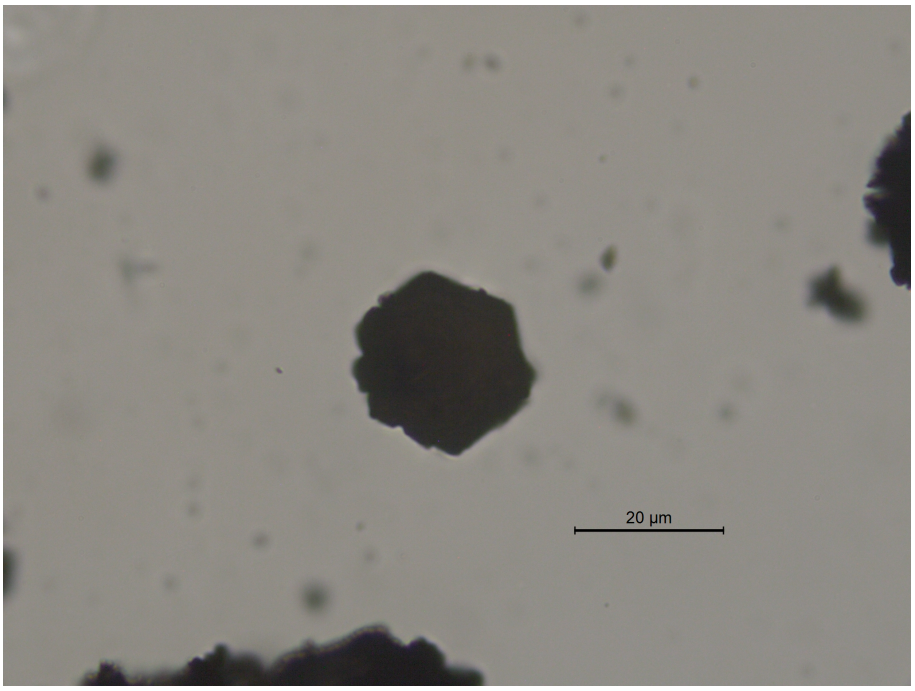
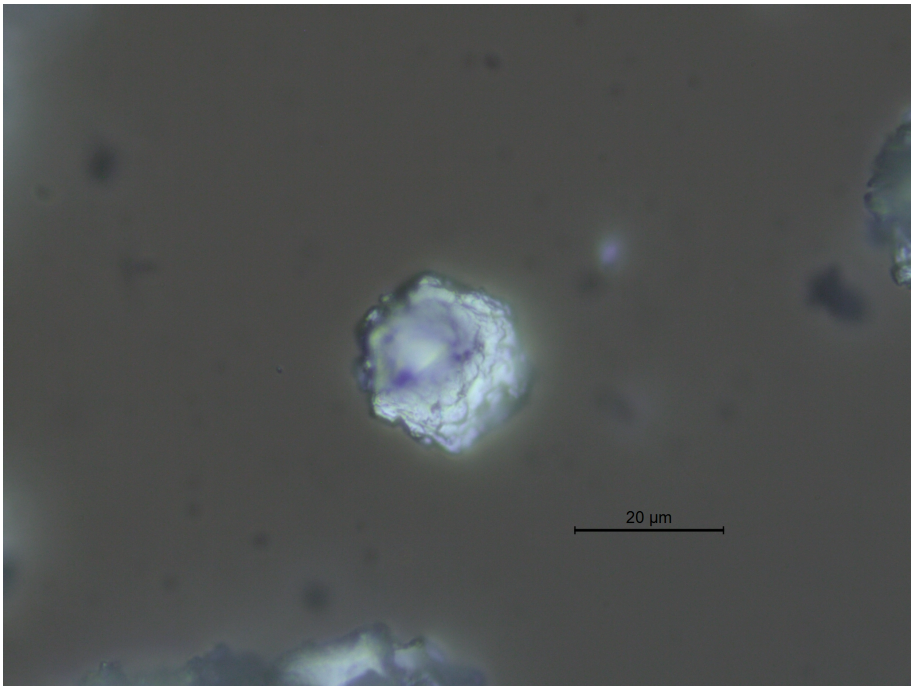


Figura 11: Cristales de Rutilo en láminas delgadas



(a) Microscopía Óptica con Transiluminación



(b) Microscopía Óptica con Epiiluminación

Figura 12: Cristal de hábito hexagonal asociado a materia orgánica carbonizada en preparados palinológicos

5.3.2. Contaminantes biológicos modernos

Durante el lavado de los materiales para la confección de preparados palinológicos es posible que se introduzcan contaminantes biológicos modernos, esto es, estructuras biológicas de organismos actuales (ej.: esporas, polen, bacterias, hongos, cabello humano, etc.) a través del agua utilizada para diluir la concentración de ácidos y filtrar las muestras (Sec. 4.2). Si bien esto puede llegar a ser un problema importante para el estudio e interpretación de muestras fanerozoicas, en muestras precámbricas metamorfizadas, donde las estructuras orgánicas están altamente carbonizadas, no supone mayor inconveniente y por tanto es posible discernir fácilmente los contaminantes biológicos modernos a través de MOT, puesto que éstos son relativamente claros en comparación con el material orgánico carbonizado.

La Fig. 13 muestra un ejemplo de un contaminante biológico moderno. Notar que la tonalidad de colores de estos organismos es más clara que la de la materia orgánica de las muestras de estudio (ej.: Fig. 7), debido, precisamente, a los procesos de metamorfismo causantes de la carbonización.

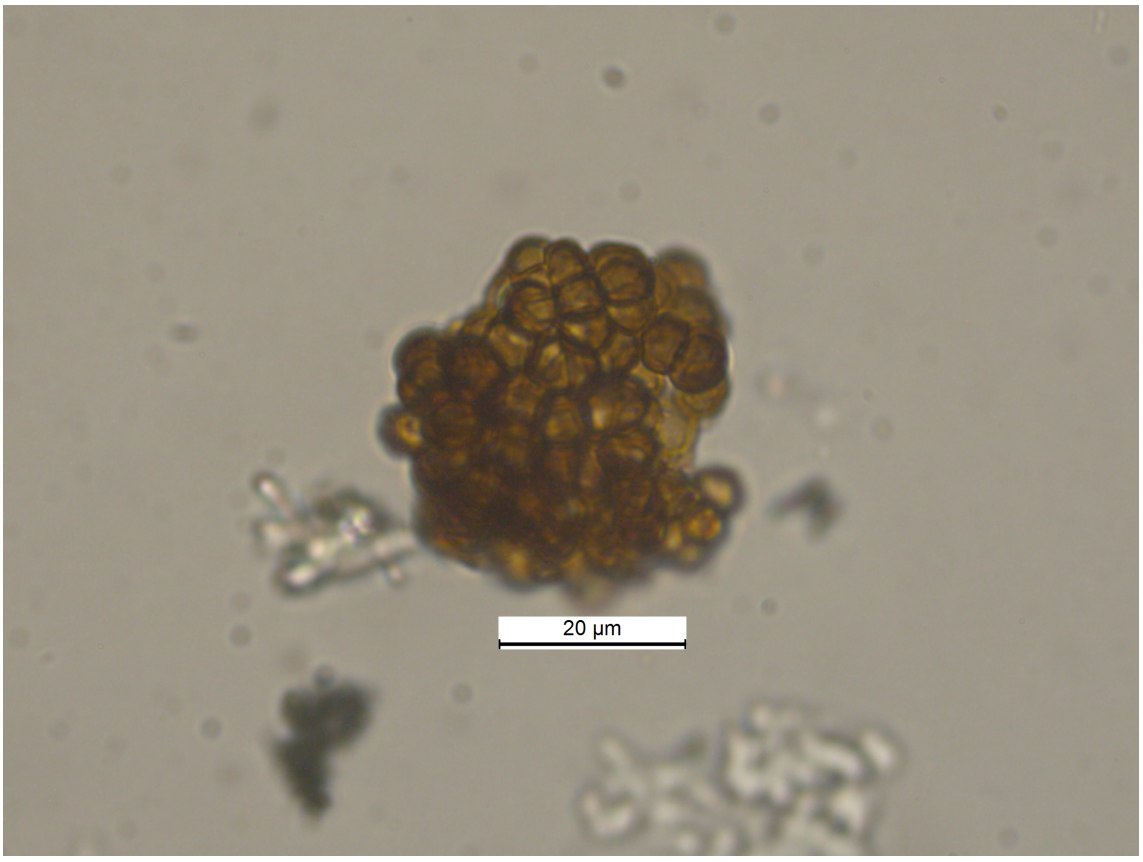


Figura 13: Contaminante biológico moderno

5.3.3. Contaminantes artificiales o manufacturados

Se entiende por contaminantes artificiales/manufacturados a todo material creado por el ser humano que logra fijarse en el preparado palinológico y es observable al MOT. Ejemplos de este tipo de contaminantes son: restos de fibras diversas (ej.: papel, tela) y microplásticos. Ninguno de estos contaminantes impide la correcta interpretación del material orgánico carbonziado, puesto que este tipo de materiales no presenta carbonización, ni tampoco suele relfejar la luz (Sec. 4.4). No obstante, la presencia de este material puede llegar a afectar la difusión del material orgánico durante la fijación por glicerina-gelatina (Sec. 4.4.1), ya que buena parte del material de interés puede aglutinarse alrededor del contaminante, dificultando su identificación. La constatación de este tipo de contaminantes en los preparados palinológicos realizados es evidencia de la necesidad de una mejora en el seguimiento de los pasos metodológicos para futuros análisis, principalmente en la manipulación de los preparados al momento de confeccionar las muestras para el microscopio óptico.

5.4. Registro de estructuras orgánicas de interés paleontológico

5.4.1. Clasificación de las estructuras

Las estructuras orgánicas de interés paleontológico encontradas en las muestras de estudio se clasificaron en las siguientes categorías morfológicas:

1. Esferoides
2. Esferoides agrupados
3. Poligonales
4. Acantomórficas
5. Filamentosas
6. Cuticulares

Esta clasificación está vinculada con la taxonomía de microfósiles de pared orgánica utilizados para muestras fosilíferas del Precámbrico (Schopf, 1992). Si bien cada una de estas categorías está asociada a un grupo taxonómico en concreto, esta sección se limita a describir morfológicamente los ejemplares orgánicos, para luego en la Sec. 6.2 realizar una valoración paleontológica e interpretar taxonómicamente los especímenes observados.

La Tabla 4 muestra un resumen de conteo de las estructuras de interés paleontológico en funcíon de la clasificación, la litología y la localidad de colecta de las muestras.

Tabla 4: Resumen de las estructuras reportadas en este trabajo

		Litología		Localidad		
Tipo de estructura	**Cantidad**	**Carbonatos**	**Metapelitas**	**MA**	**CSP**	**25M**
Esferoides	34	20	14	10	0	24
Esferoides agrupados	4	3	1	2	1	1
Estructuras poligonales	24	21	3	4	0	20
Tipo-estrella	8	8	0	1	0	7
Tipo-romboide	10	9	1	1	0	9
Tipo-piramidal	2	1	1	1	0	1
Tipo-triangular	4	3	1	1	0	3
Estructuras acantomórficas	52	52	0	5	0	47
Tipo-*Micrhystridium*	28	28	0	1	0	27
Tipo-*Veryhachium*	6	6	0	2	0	4
Tipo-*Eoastrion*	8	8	0	0	0	8
Tipo-*Kakabekia*	10	10	0	2	0	8
Filamentos	8	8	0	0	0	8
Cutículas	8	3	5	2	3	3
Total	206	180	26	32	4	170

5.4.2. Esferoides

El término *esferoide* hace referencia a toda estructura orgánica cuya morfología general (i.e.: silueta, Sec. 5.1) es esférica, a diferencia del uso del término *esferomorfo sensu lato* que se utilizará para definir a un microfósil verdadero (confirmado, i.e.: *bona fide*) pero que no ha sido clasificado dentro de los grupos taxonómicos existentes. Una vez confirmado su estatus biogénico, el microfósil puede ser catalogado dentro del grupo de los acritarcas esferomorfos (*Sphaeromorphitae*, Evitt, 1963a, 1963b) o dentro de otros grupos taxonómicos no-acritarcas (i.e.: *Bacteria*, Woese *et al*., 1990).

El estudio de las muestras reflejó un total de 34 estructuras esferoidales (Fig. 14). La Fig. 15 muestra la distribución de diámetros máximos (en micras) de la población de esferoides observados. El diámetro máximo es un carácter diagnóstico en el estudio de los microfósiles esferomorfos (Schopf, 1999). Notar que la distribución de diámetros es unimodal, por lo que esta población de esferoides corresponde a un único grupo ecológicamente homogéneo y eventualmente a un único *taxa* (Sec. 6.2). Esta población presenta un tamaño promedio de $44{,}1 \pm 15{,}6$ μm.

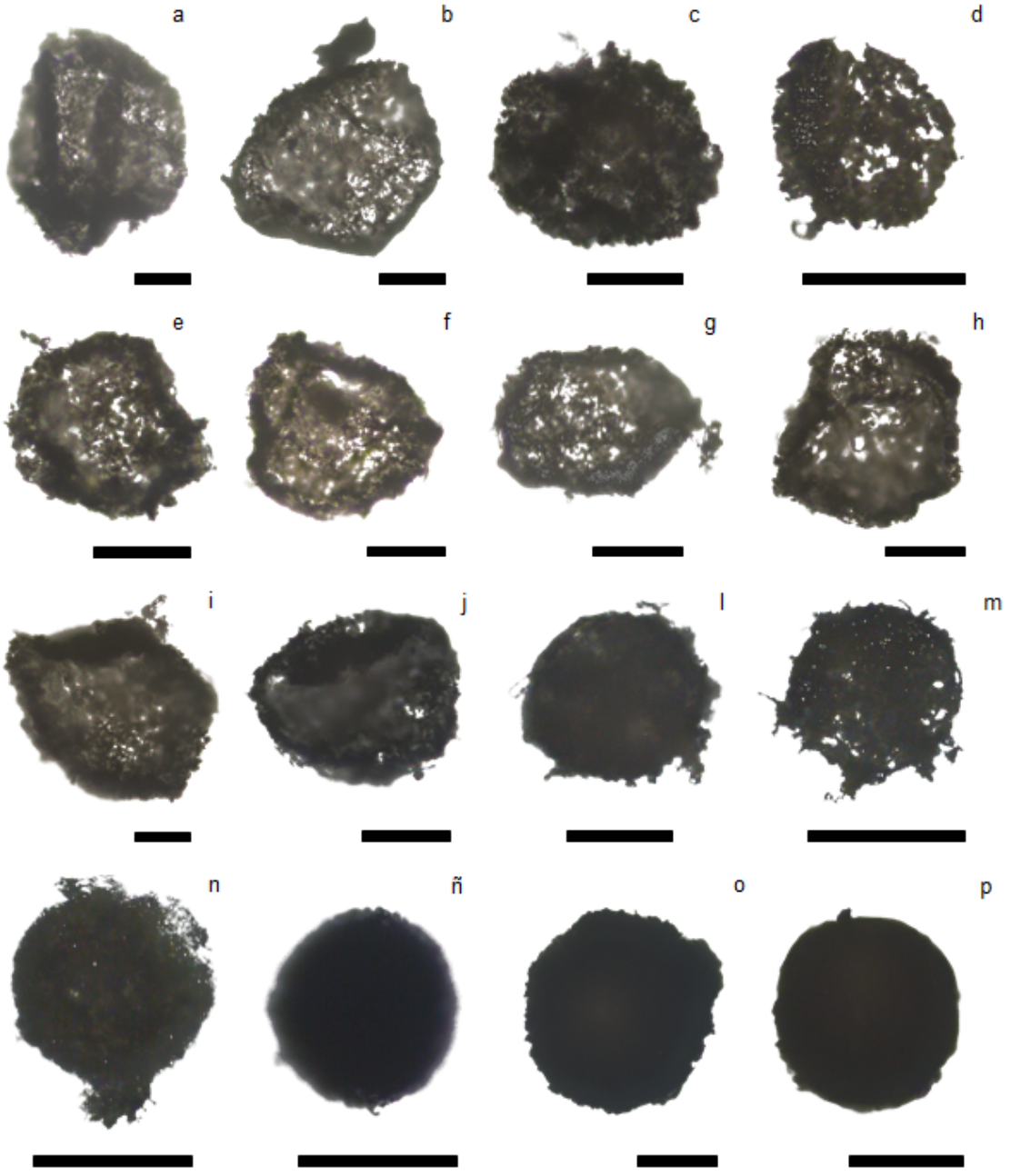


Figura 14: Estructuras esferoidales
Ejemplares a-n pertencen a muestras de 25M (a-j pelíticas; l-n carbonáticas) .
Ejemplares ñ-p pertencen a muestras de MA (ñ-o pelíticas; p carbonato).
Barra: 20 μm.

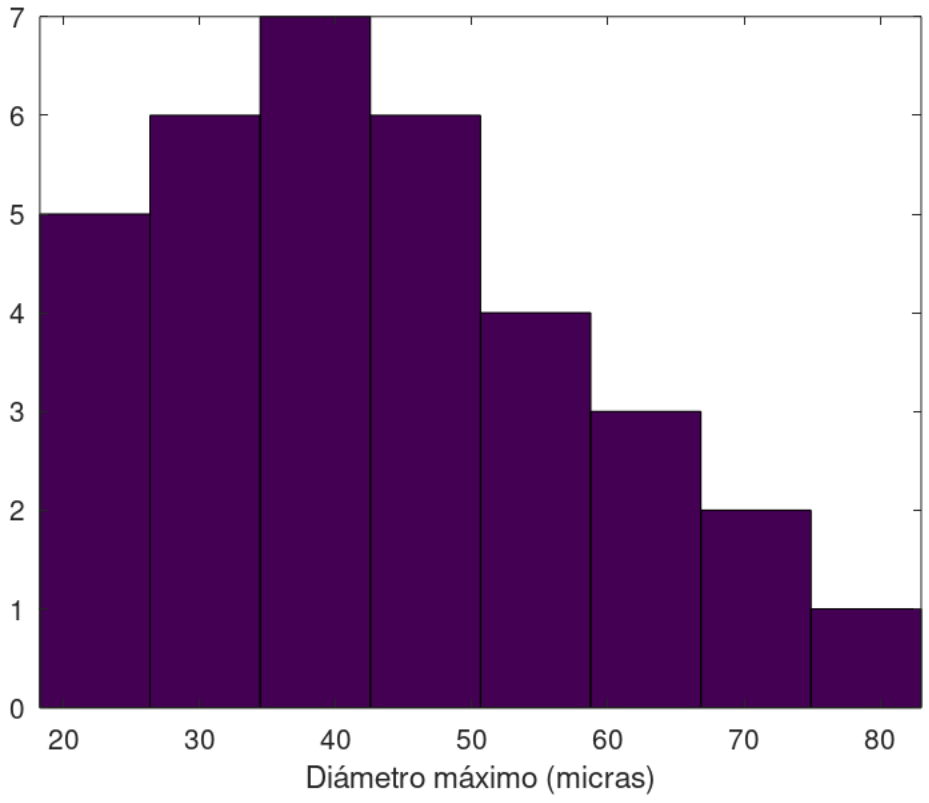


Figura 15: Histograma de diámetros máximos para la población de esferoides

Esfericidad Para determinar la esfericidad de una estructura orgánica vista al microscopio óptico se optó por realizar mediciones de los diámetros. La esfericidad es un atributo tridimensional, sin embargo, solo es posible realizar mediciones en dos dimensiones (i.e.: el plano perpendicular a la visual del observador y paralelo al plano del portaobjetos). Por lo tanto, lo que se observa en realidad es la circularidad de los especímenes. La circularidad observada queda definida a partir del hecho de que en los preparados palinológicos las estructuras pierden la orientación que tenían dentro de la matriz rocosa, y su disposición en el preparado microscópico se vuelve aleatoria. De esta manera, las mediciones de circularidad reflejan diferentes orientaciones tridimensionales, haciendo que ambas variables (circularidad y esfericidad) sean aproximables. Si bien esta afirmación es verdadera al tomar el promedio de las observaciones, no necesariamente es verdadera para una estructura puntual. Para poder establecer que un ejemplar orgánico es efectivamente esférico o cuasi-esférico es necesario tomar diferentes imágenes a través de diferentes planos visuales con el microscopio óptico (tanto con MOT como con MOE) y reconstruir su tridimensionalidad a partir de éstas. Cualquier efecto de deformación de la materia orgánica durante la confección de los preparados microscópicos y su fijación al portaobjetos es ignorada. De tener deformación, la misma es de índole diagenético-metamórfica y/o biogénica (Sec. 6.1). La circularidad/esfericidad se definió a partir de la medición de dos diámetros máximos, ortogonales entre sí. Esta variable queda definida a partir del cociente entre el diámetro menor y el diámetro mayor (diámetro máximo), por lo que cuanto más cercano a 1 sea este cociente, más circular es el objeto (y por extensión más esférico). Notar que esta variable toma valores entre 0 y 1.

La Fig. 16 muestra la distribución de diámetros ortogonales de los ejemplares observados. Notar que existe una relación lineal entre ambos diámetros (la pendiente de la curva es 1.01), con un $R^2 = 0{,}872$. La Fig. 16 compara los diámetros máximos con una relación de circularidad perfecta (1:1). Si bien la dispersión aumenta con el tamaño, la relación entre diámetros no se aparta considerablemente de la recta. La Tabla 5 muestra una comparación entre el modelo de circularidad perfecta y el de mejor ajuste de los datos utilizando diversos coeficientes estadísticos (i.e.: R^2, Coeficiente de Determinación de Pearson, Residuo Estadístico). Los valores estadísticos obtenidos demuestran que la población de estructuras orgánicas puede catalogarse de esferoidal con un margen satisfactorio de confianza.

Tabla 5: Comparación de datos estadísticos para el modelo de esferoides

Recta de ajuste	R^2	**Coef. Pearson**	**Residuo estadístico**
$y = x$	$0{,}8403$	$0{,}9167$	$0{,}4289$
$y = 1{,}01x - 0{,}785$	$0{,}8720$	$0{,}9338$	$0{,}4326$

La Fig. 17a muestra la esfericidad en función del diámetro máximo. No existe una relación lineal directa entre ambas variables ($R^2 = 0{,}097$) a pesar de la aparente tendencia de la esfericidad a disminuir con el aumento del tamaño del espécimen. La esfericidad promedio de esta población es de $0{,}914 \pm 0{,}056$.

Una variable asociada a la esfericidad es el Porcentaje de Desviación de la Esfericidad (PDE) el cual se define como la resta entre la unidad y la esfericidad, expresado en porcentaje (ej.: un valor de esfericidad de 0.9 presenta un PDE de 10 %). La Fig. 17b muestra cómo varía esta variable en función del diámetro máximo. Similarmente, no es posible establecer una relación lineal significativa

entre ambas variables ($R^2 = 0{,}103$). No obstante, esta variable permite establecer criterios para diferenciar especímenes esferoidales de elipsoidales. El criterio adoptado es el siguiente: por debajo del 25 % de PDE, se considera al espécimen como esferoide; por encima de dicho valor, el espécimen es elipsoidal. Si bien este criterio puede resultar arbitrario, permite establecer diferencias claras entre organismo esferoidales y elipsoidales actuales (ej.: células que presentan una longitud que es el doble del ancho de la célula, con 50 % de PDE, como es el caso de algunas especies de bacilos, Madigan *et al*., 2020).

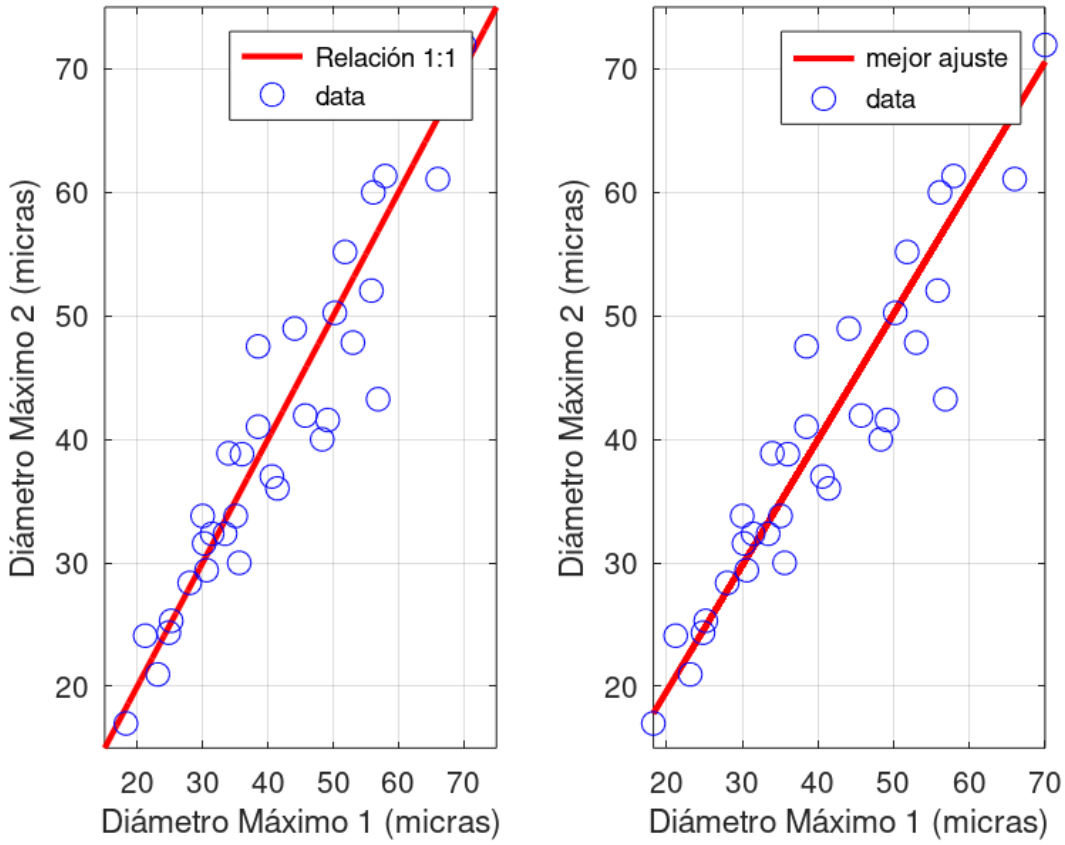
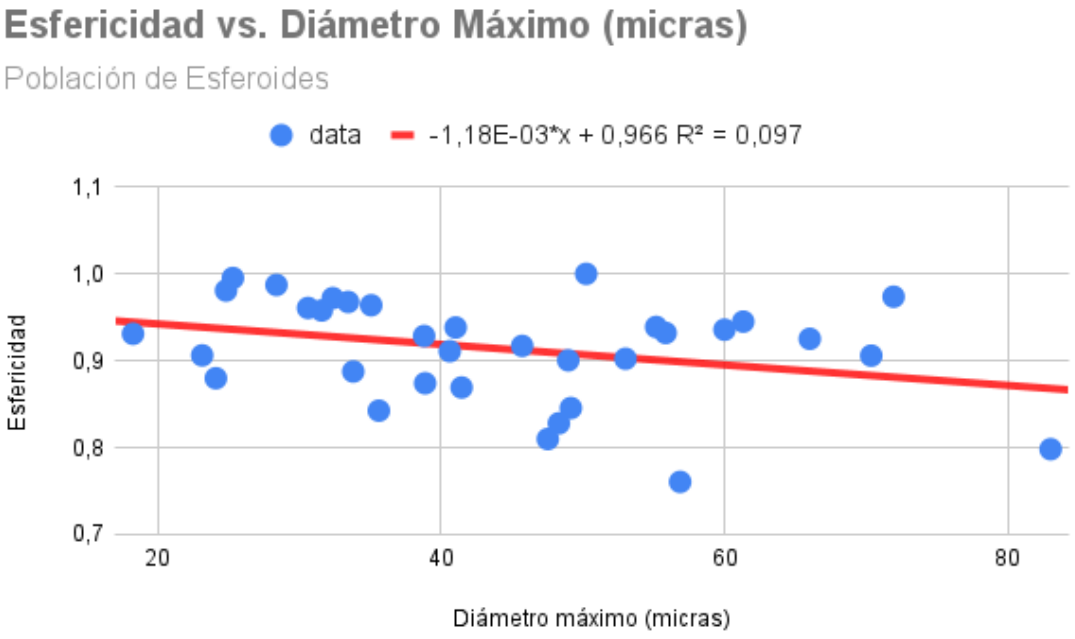
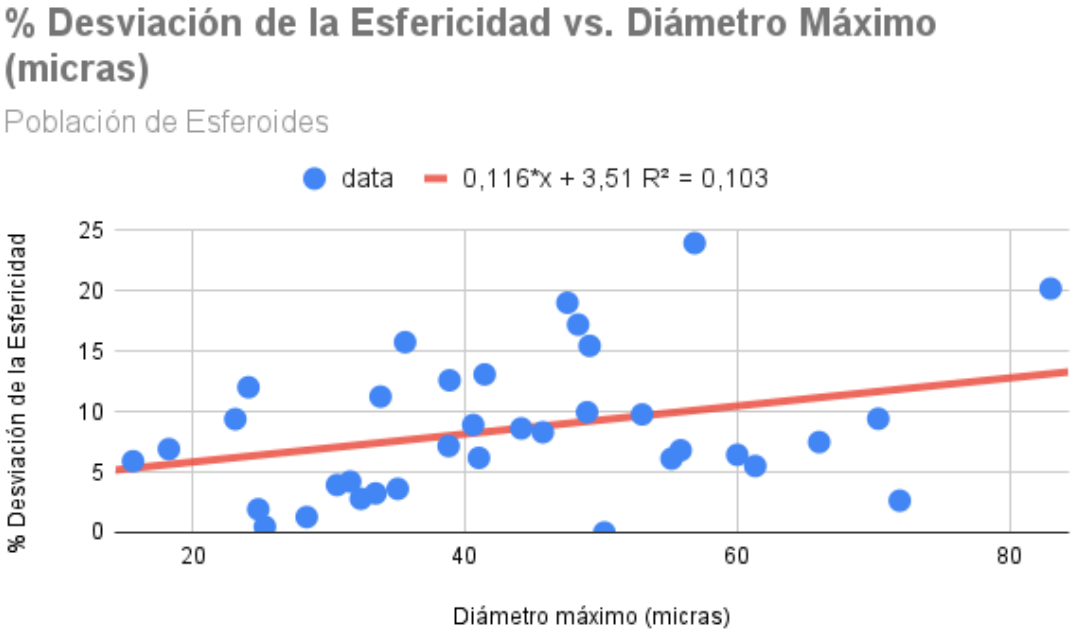


Figura 16: Relación de diámetros ortogonales para la población de esferoides Comparación de los diámetros ortogonales de la población de esferoides. (Izquierda) Modelo de circularidad perfecta (1:1). (Derecha) Modelo de mejor ajuste a los datos.



(a) Esfericidad en función del diámetro máximo



(b) Porcentaje de desviación de la esfericidad en función del diámetro máximo

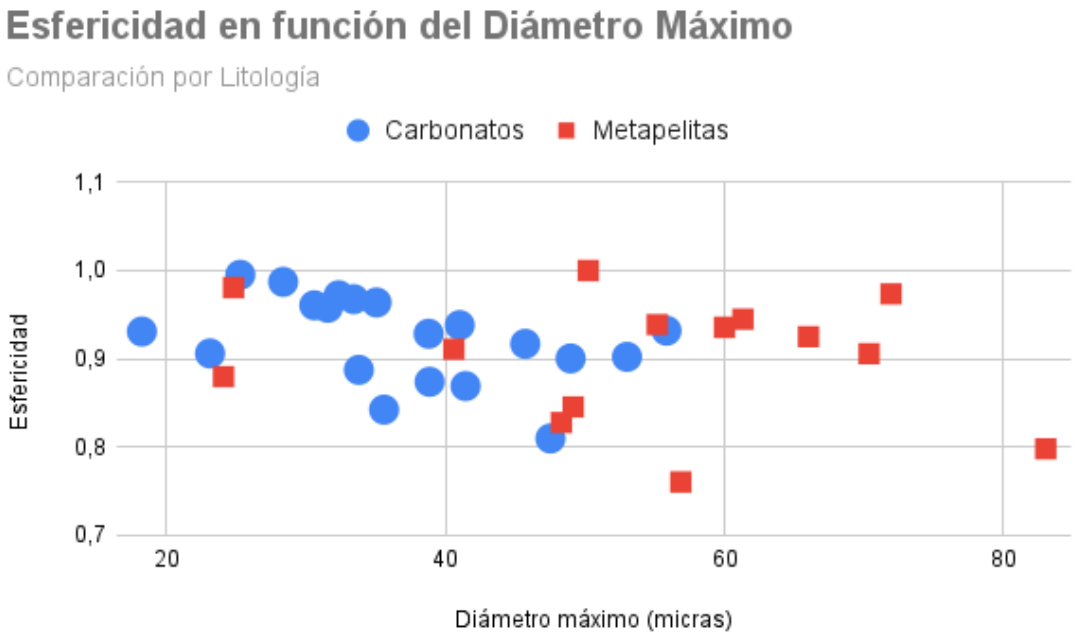
Figura 17: Relación de esfericidad para la población de esferoides

Ocurrencia por litología y localidad La Fig. 18 muestra la relación entre la litología de la roca (Fig. 18a), su localidad geográfica de colecta (Fig. 18b) y la esfericidad en función del diámetro máximo. No existen relaciones aparentes entre la litología de la roca y/o la localidad de colecta asociadas a la esfericidad y/o el tamaño máximo del esferoide.

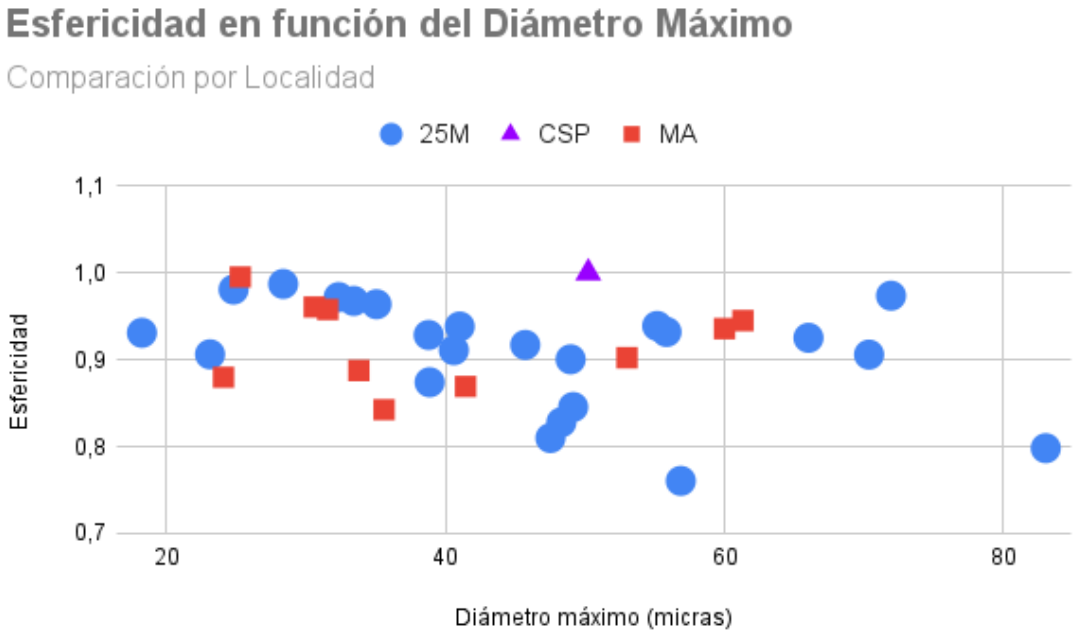
Los esferoides colectados en metapelitas son comparables en tamaño y esfericidad con los esferoides colectados en carbonatos (Fig. 18a). Los esferoides en metapelitas poseen un rango de esfericidad (0.75-1) y diámetro máximo (20-60 μm) levemente mayor que el rango para los esferoides en carbonatos (esfericidad: 0.8-1; diámetro máximo: 15-85 μm). Si bien los carbonatos podrían ser más selectivos al tamaño al momento de atrapar esferoides en su matriz, también es posible que no se hayan encontrado esferoides mayores a 60 μm por cuestiones asociadas al ambiente de depósito y la ocurrencia (ecológica) de las especies involucradas (Sec. 6.1 y 6.3).

La localidad de MA exhibe una distribución de tamaños comparable a la de la localidad de 25M, con valores que oscilan entre 20-70 μm de diámetro (Fig. 18b). La localidad de 25M exhibe un rango de tamaños levemente superior (15-85 μm). El rango de esfericidad para los especímenes de la localidad de MA es del entorno de 0.85-0.98, mientras que para la localidad de 25M, la esfericidad es de 0.75-0.98. La estructura esferoidal identificada para la localidad de CSP será tratada en la sección 5.4.3. La localización de los afloramientos de la FmPS (Sec. 1.5) no parece afectar la esfericidad o el tamaño máximo del esferoide.

Tomando en cuenta la distribución de tamaños de la Fig. 15, y partiendo de la hipótesis de que se trata de una única población de esferoides (i.e.: distribución unimodal), se puede argumentar que no existen correlaciones evidentes que permitan diferenciar subpoblaciones de esferoides. Estudios estadísticos más profundos que cuenten con un número más amplio de especímenes serán requeridos a futuro para poder obtener conclusiones más robustas (Sec. 6).



(a) Litología de los esferoides



(b) Localidad de los esferoides

Figura 18: Relación entre la litología, localidad y esfericidad para la población de esferoides
Referencias: 25M = 25 de Mayo, CSP = Casupá, MA = Mal Abrigo.

Estructura de la pared orgánica La Fig. 14 muestra diversos grados de preservación de la pared orgánica para la población de esferoides. El grado de carbonización de los esferoides en la localidad de MA es relativamente superior en comparación con el grado de carbonización de los esferoides de la localidad de 25M, independientemente de la litología de la que fueron extraídos. Estas observaciones posiblemente estén asociadas a la geología de la FmPS (Fig. 2-4; Sec. 6.1). En particular, la intrusión de gabros y granitos del Complejo Guaicurú en la zona de Mal Abrigo permitiría suponer mayores temepraturas de metamorfismo en el área (Bossi y Piñeyro, 2014).

Por otro lado, no se observan grandes diferencias en el grado de preservación de los esferoides de muestras pelíticas con los esferoides de muestras carbonáticas. Los esferoides de la Fig. 14*a-m* exhiben un mayor grosor relativo con respecto a la pared interior del esferoide. La deformación de la pared orgánica está dada por diversos procesos diagenético-metamórficos de enterramiento y litificación, generando gránulos de carbono orgánico concentrado en los bordes de la estructura (Sec. 6.1). Los ejemplares altamente carbonizados (Fig. 14*ñ-p*) no muestran una diferencia clara entre el borde de la estructura y su interior. Algunos de los esferoides encontrados exhiben pliegues en su pared orgánica (Fig. 14*a,c,j*), siendo el más notorio los pliegues del ejemplar de la Fig. 14*a*. La presencia de pliegues es un atributo de origen diagenético, posiblemente asociado a la compactación de los estratos (Sec. 6.1).

Las Fig. 19 y 20 muestran parte de la población de esferoides observados a través de MOE. El grado de preservación de la pared orgánica es variable, con

ejemplares con pared orgánica relativamente lisa (Ej.: *3a-d* en Fig. 19) y otros con paredes orgánicas más granuladas (Ej.: *4a-d* en Fig. 19). La toma de imágenes de diferentes planos de foco permite obtener una mejor resolución de la pared orgánica y evaluar el grado de preservación (Sec. 6.1).

La Fig. 21 muestra un esferoide a través de MEB sobre el cual puede observarse la estructura de la pared orgánica en mayor detalle (Sec. 4.5). La materia orgánica se observa rugosa y granulada tanto en el interior como en los bordes, el cual es notoriamente más grueso, posiblemente debido a pliegues concéntricos característicos de esferomorfos de paredes delgadas (Javaux y Knoll, 2017). A pesar del grado de degradación de la pared, la estructura general se mantiene y es posible discernir su morfología esferoidal.

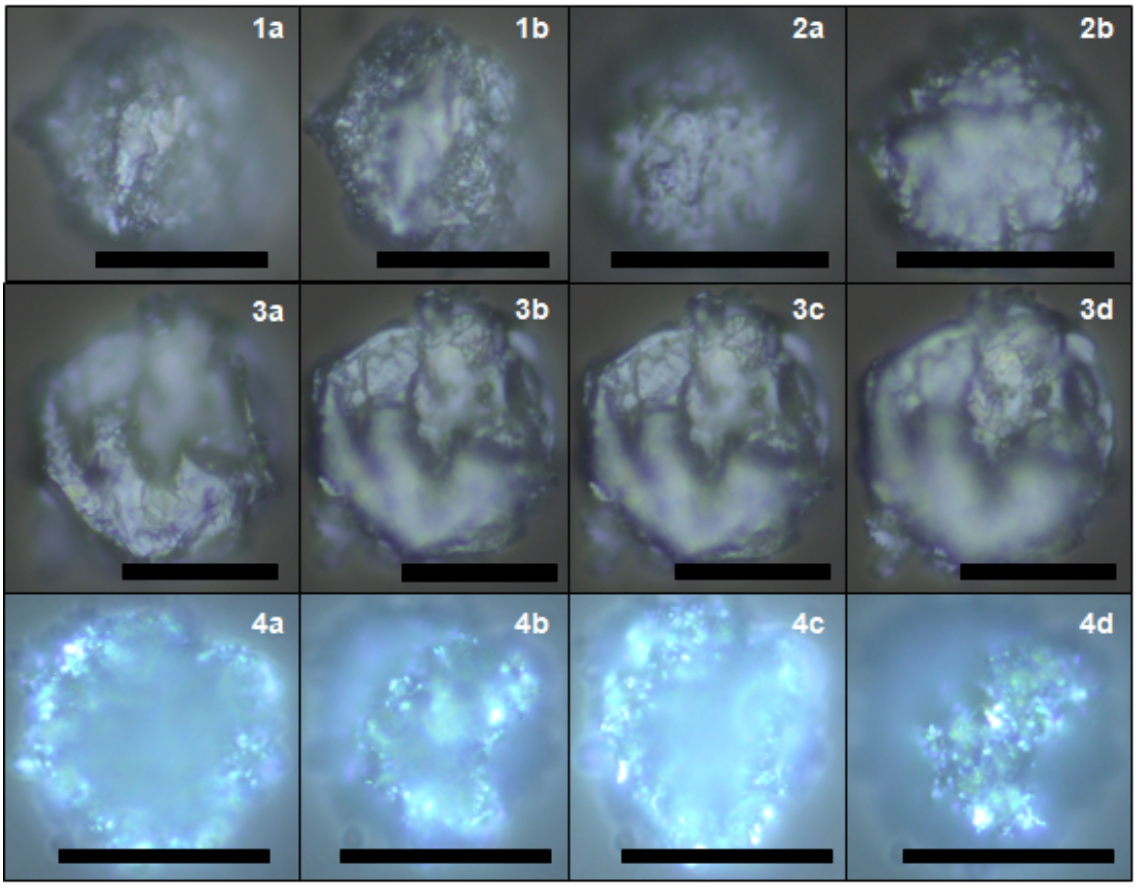


Figura 19: Estructuras esferoidales observadas por MOE
Imágenes *1a-b* pertencen al ejemplar *ñ* de la Fig. 14. Imágenes *3a-d* pertenecen al ejemplar de la Fig. 8. Imágenes *4a-d* pertenecen al ejemplar *p* de la Fig. 14. Barra: 20 μm.

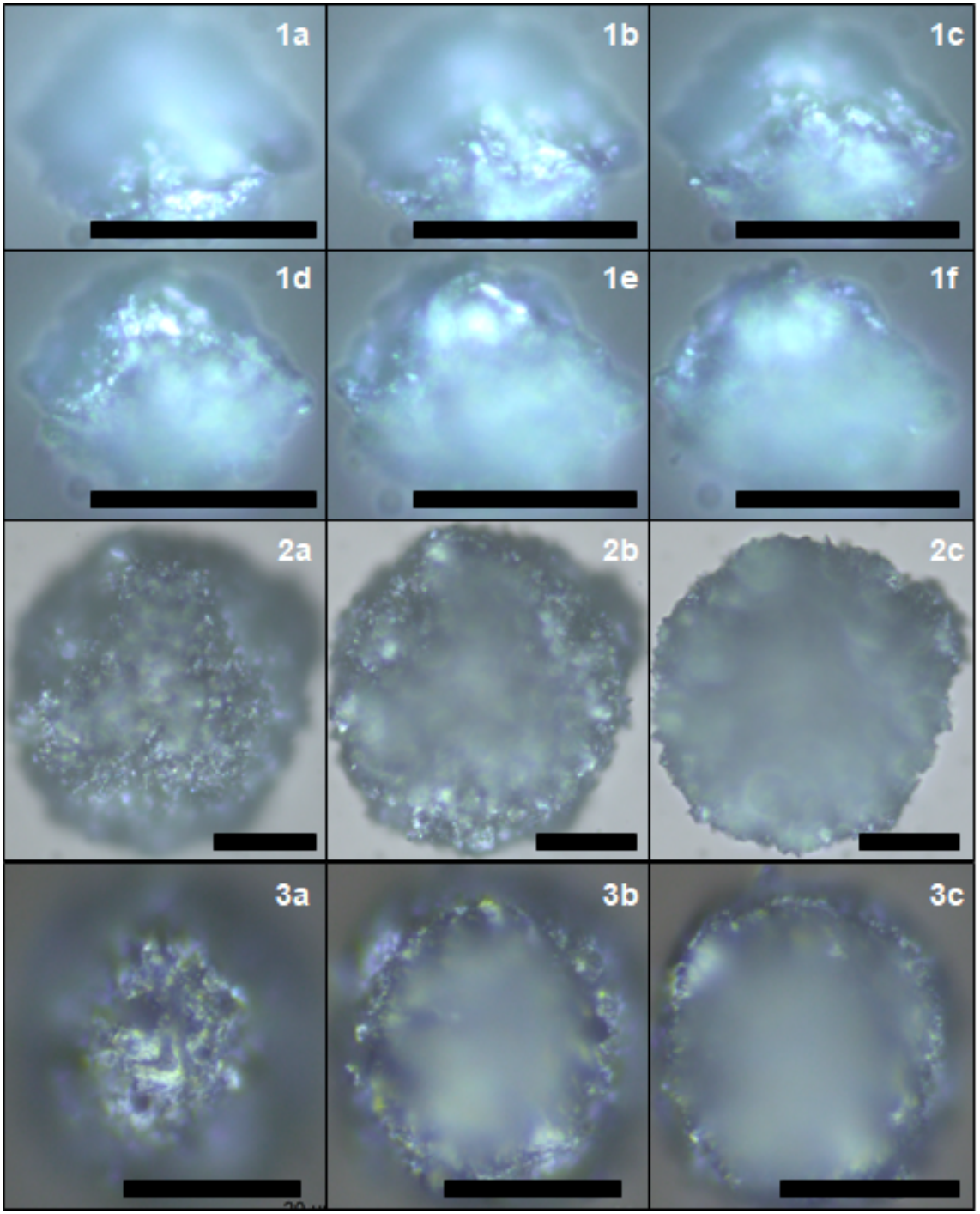
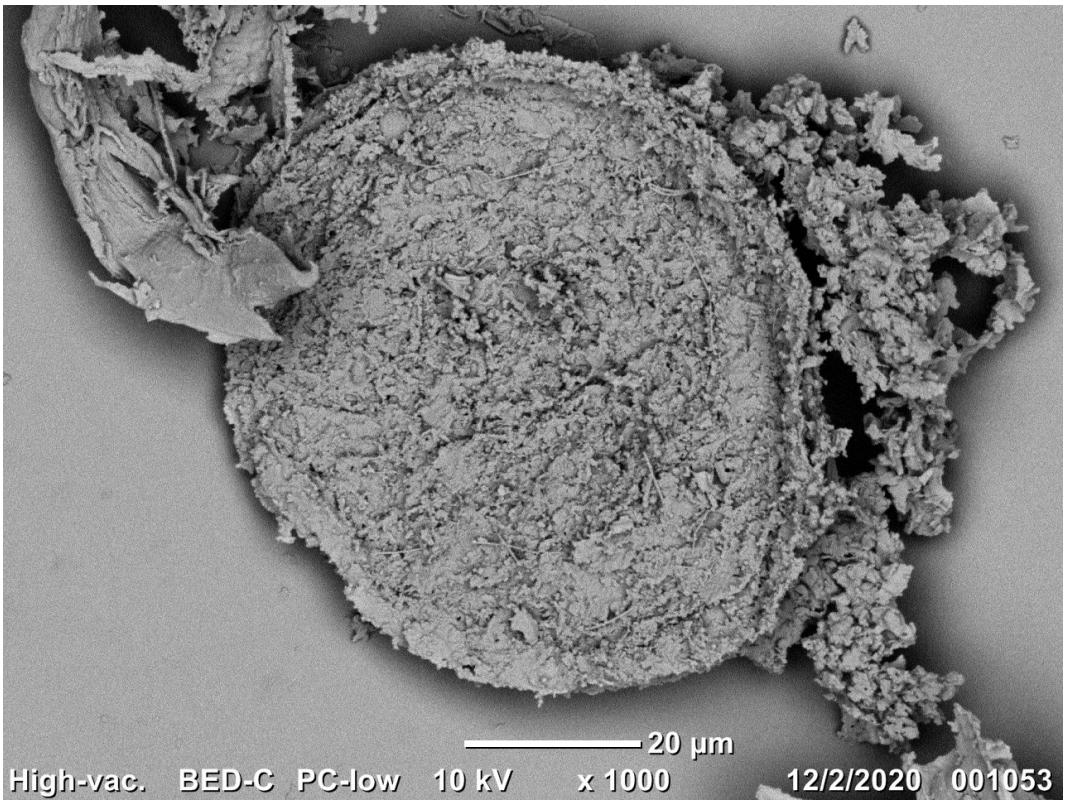
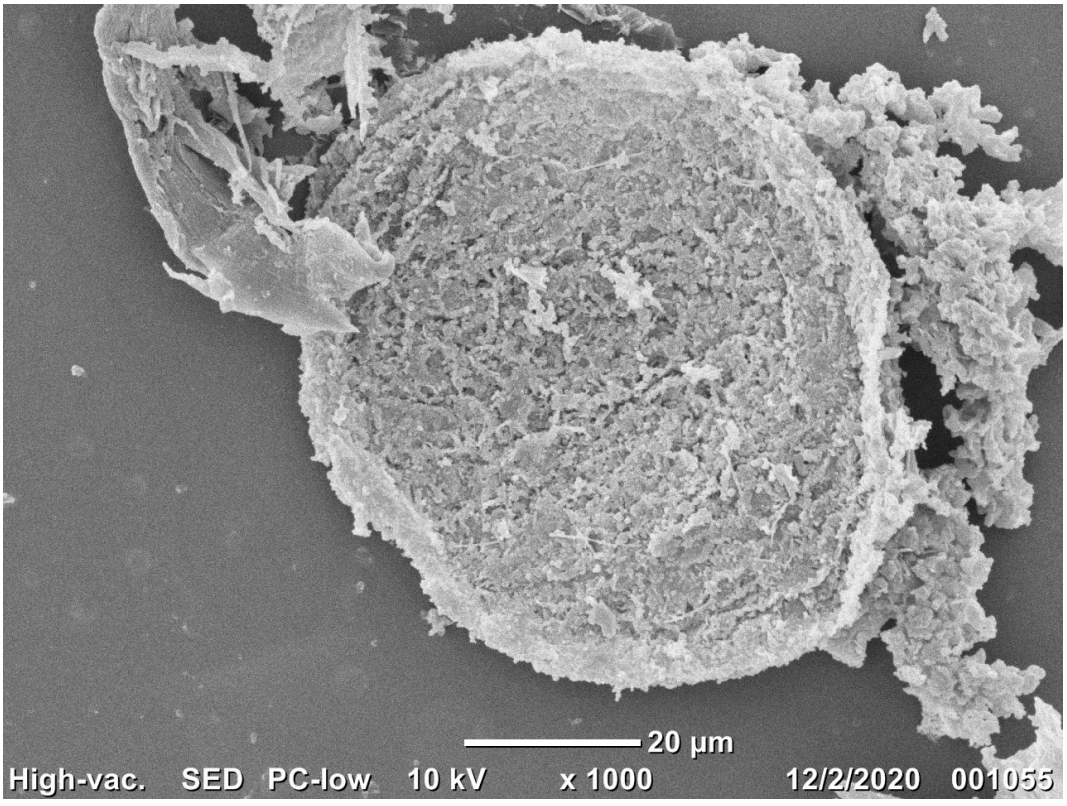


Figura 20: Estructuras esferoidales observadas por MOE (*Continuación*)
Imágenes *2a-c* pertencen al ejemplar *o* de la Fig. 14.
Barra: 20 μm.



(a) Backscattered Electron Detector-Conventional (BED-C)



(b) Secondary Electron Detector (SED)

Figura 21: Estructura de la pared orgánica de un esferoide
Esferoide de unos $70{,}4\mu m$ de diámetro máximo (*Leiosphaeridia tenuissima*, Eisenack (1958)), muestra carbonática PVA 341 (25M). Imágenes obtenidas a través del MEB.

5.4.3. Esferoides agrupados

La Tabla 6 resume los datos asociados a las observaciones de las estructuras orgánicas clasificadas como esferoides agrupados. Las tres localidades de muestreo y los dos tipos de litologías estudiadas están representados. Sin embargo, las cuatro estructuras son particularmente diferentes tanto en morfología como en preservación.

Tabla 6: Resumen de las características asociadas a los esferoides agrupados observados.

Muestra	**Litología**	**Localidad**	**Cantidad de esferoides asociados**	**Tamaño de esferoides (en μm)**	**Tamaño total (en μm)**
110528/1	Metapelita	CSP	7	17,4	50,2
TPA 207N	Carbonato	MA	7	7,4	25,1
TPA 207N	Carbonato	MA	2	18,4	36,7
PVA 341	Carbonato	25M	3	21,3	42,5

Estructura 110528/1-CSP Originalmente clasificada como un esferoide (Sec. 5.4.2), la estructura de la Fig. 22 es el punto asociado a la localidad de CSP que se muestra en la Fig. 18b. La morfología principal es esferoidal con una esfericidad cercana a 1. Presenta subdivisiones esferoidales, que podrían interpretarse como esferoides individuales que forman parte de una agrupación (posiblemente colonial) o una subdivisión asociada a estructuras internas (subcelulares). Para una discusión más en detalle de esta estructura véase la Sec. 6.2.

Estructura TPA 207N-MA1440 Estructura compuesta por siete esferoides dispuestos en dos filas de tres y cuatro esferoides (Fig. 23*a-d*). A pesar del deterioro de la pared orgánica en algunos de los esferoides, el grado de preservación per-

mite distinguir individualmente los esferoides entre sí (Fig. 23*c-d*).

Estructura TPA 207N-MA1463 Estructura compuesta por dos esferoides agrupados (Fig.. 23*e-f*). Es notorio el deterioro de la pared orgánica de ambos esferoides. No debe descartarse el hecho de que sea una única estructura, o dos estructuras esferoidales independientes. Posiblemente se trate de una estructura orgánica díada, formada como resultado de una fisión binaria (Sec. 6.1 y 6.2).

Estructura PVA 341-25M Estructura (observada por MEB, Fig. 24) que consiste en tres subestructuras esferoidales agrupadas, de las cuales una de ellas ha perdido material orgánico y solo se observa una hemi-esfera deteriorada. Los dos esferoides restantes son distinguibles entre sí. El deterioro de la materia orgánica es similar al de las paredes orgánicas de los esferoides aislados observados para esa localidad y litología (Sec. 5.4.2, Fig. 14 y 21).

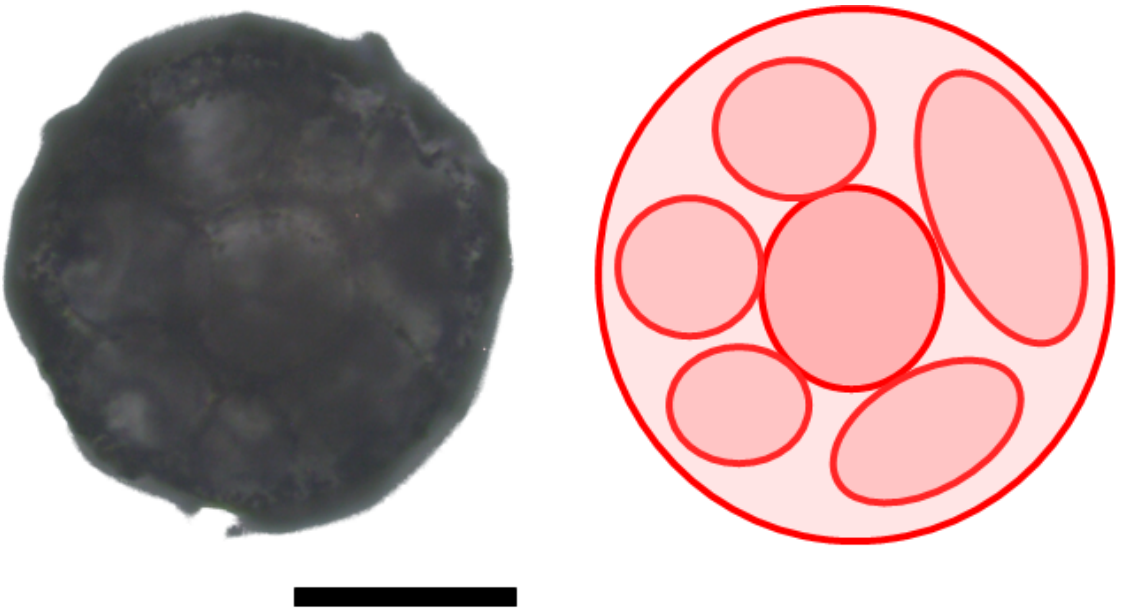


Figura 22: Estructura esferoidal con esferoides internos
(Izquierda) Estructura esferoidal observada por MOT de un preparado palinológico obtenido a partir de una muestra pelítica de CSP. (Derecha) Modelo micropaleontológico propuesto para esta estructura (Sec. 6.2).
Barra: 20 μm.

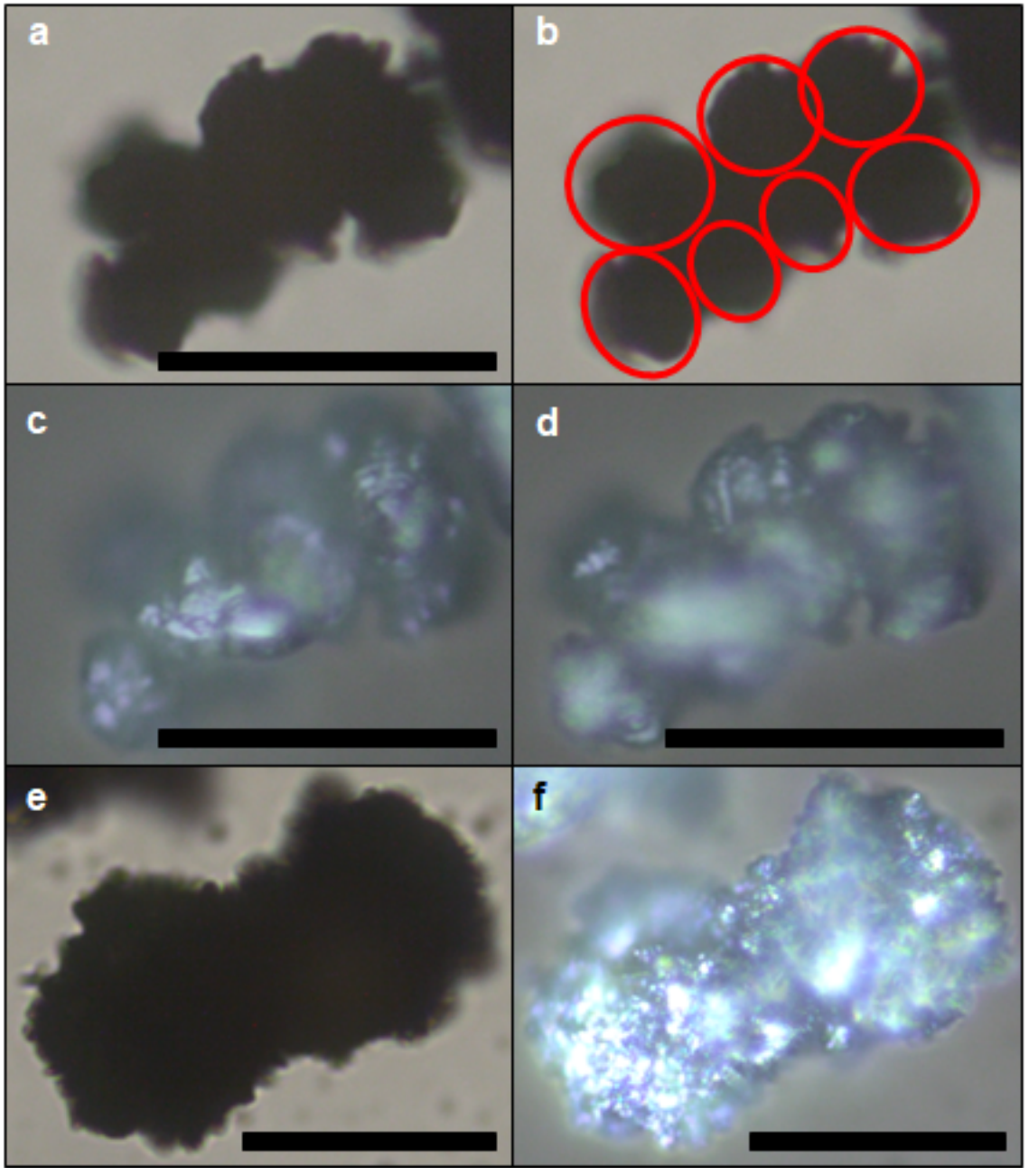


Figura 23: Estructuras esferoidales agrupadas
Imágenes *a-d* pertenecen a la estructura TPA 207N-MA1440 (*a-b* con MOT, *c-d* con MOE). Imágenes *e-f* pertencen a la estructura TPA 207N-MA1463 (*e* con MOT, *f* con MOE). Ambas estructuras pertenecen a muestras carbonáticas de la localidad de MA.
Barra: 20 μm.

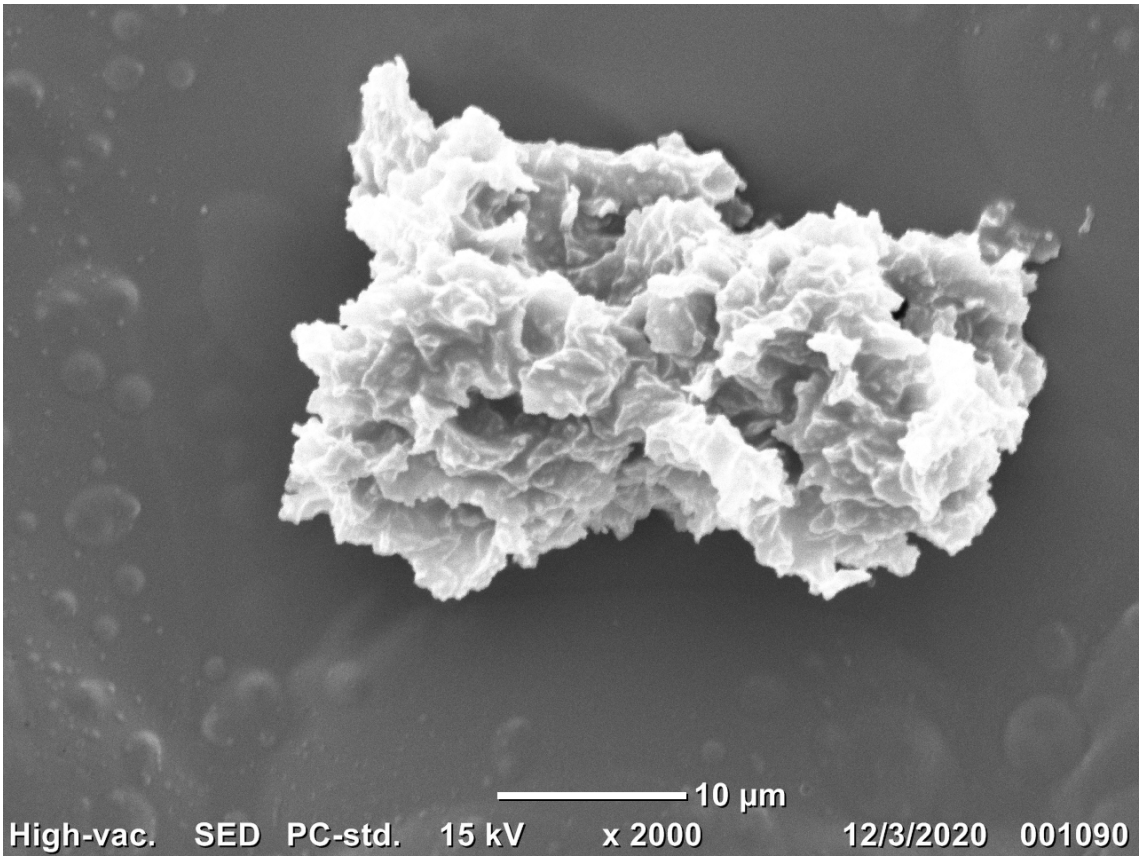


Figura 24: Esferoides agrupados (deteriorados)
Estructura de tres esferoides agrupados con bajo grado de preservación de la pared orgánica. Imagen obtenida a través del MEB.

5.4.4. Estructuras poligonales

Se entiende por estructura *poligonal* a toda entidad microscópica compuesta de materia orgánica que exhibe una morfología general (i.e.: silueta, Sec. 5.1) asociable a una geometría poligonal (ej.: romboide, estrellado, triangular). Se diferencia del término *poligonomorfo sensu lato* en la medida de que este último es apropiado para estructuras microfosilíferas verdaderas (i.e.: *fósil bona fide*) que exhiben una morfología poligonal. Algunos tipos de morfotipos poligonales pueden ser clasificados dentro del grupo parataxonómico de los acritarcas poligonomorfos (*Polygonomorphitae*, Evitt, 1963a, 1963b). Todas las estructuras se observaron en luz reflejada y se constataron que no se tratan de minerales, y están compuestas enteramente por materia orgánica carbonizada.

Se encontraron un total de 24 estructuras poligonales orgánicas (Fig. 25). La Fig. 26a muestra la cantidad de estructuras poligonales en función de la litología y la localidad de la muestra. Los carbonatos extraídos de las cercanías a la localidad de 25M continen la mayor cantidad de estructuras poligonales orgánicas, mientras que para la localidad de MA se encontraron un total de cuatro estructuras poligonales (dos en carbonatos y dos en metapelitas). Esta observación es comparable con la aparición de estructuras esferoidales en función de la localidad de colecta de las muestras (Fig. 18b).

La Fig. 26b muestra el histograma de distribución por tamaños. El tamaño máximo promedio de esta población es de $33,6 \pm 11,0\ \mu m$. A través del Test de Kolmogorov-Smirnov se comprueba que no es posible rechazar la hipótesis nula de que la distribución de tamaños sea una única distribución normal (unimodal,

con $p - valor < 0{,}09$). La cantidad de datos que conforman la muestra no es suficientemente grande para extraer más información respecto a su distribución.

Clasificación de las estructuras poligonales Las formas poligonales observadas se clasificaron en cuatro morfotipos:

1. Estrella
2. Piramidal
3. Rómbica
4. Triangular

La Fig. 27a muestra la cantidad de estructuras poligonales en función de la litología, la localidad de colecta y la morfología. Las dos estructuras con mayor ocurrencia son la rómbica y la estrella. Es posible que las cuatro estructuras estén interrelacionadas y esta diversidad morfológica sea resultado de una única población poligonal que sufrió modificaciones (posiblemente diagenético-metamórficas) en la pared orgánica (Sec. 6.1 y 6.2). La mayor ocurrencia de estructuras poligonales en carbonatos en comparación con las metapelitas podría implicar cierto grado de selectividad en la preservación del material orgánico (Sec. 6.1).

La Fig. 27b muestra la relación entre el diámetro máximo de la estructura y su morfología general. Tanto la morfología estrella como la rómbica parecen exhibir un rango de diámetros comparables (15-60 μm). Los puntos asociados a las morfologías triangular y piramidal no permiten extraer afirmaciones más robustas respecto al rango de tamaños dada la poca ocurrencia de éstos morfotipos.

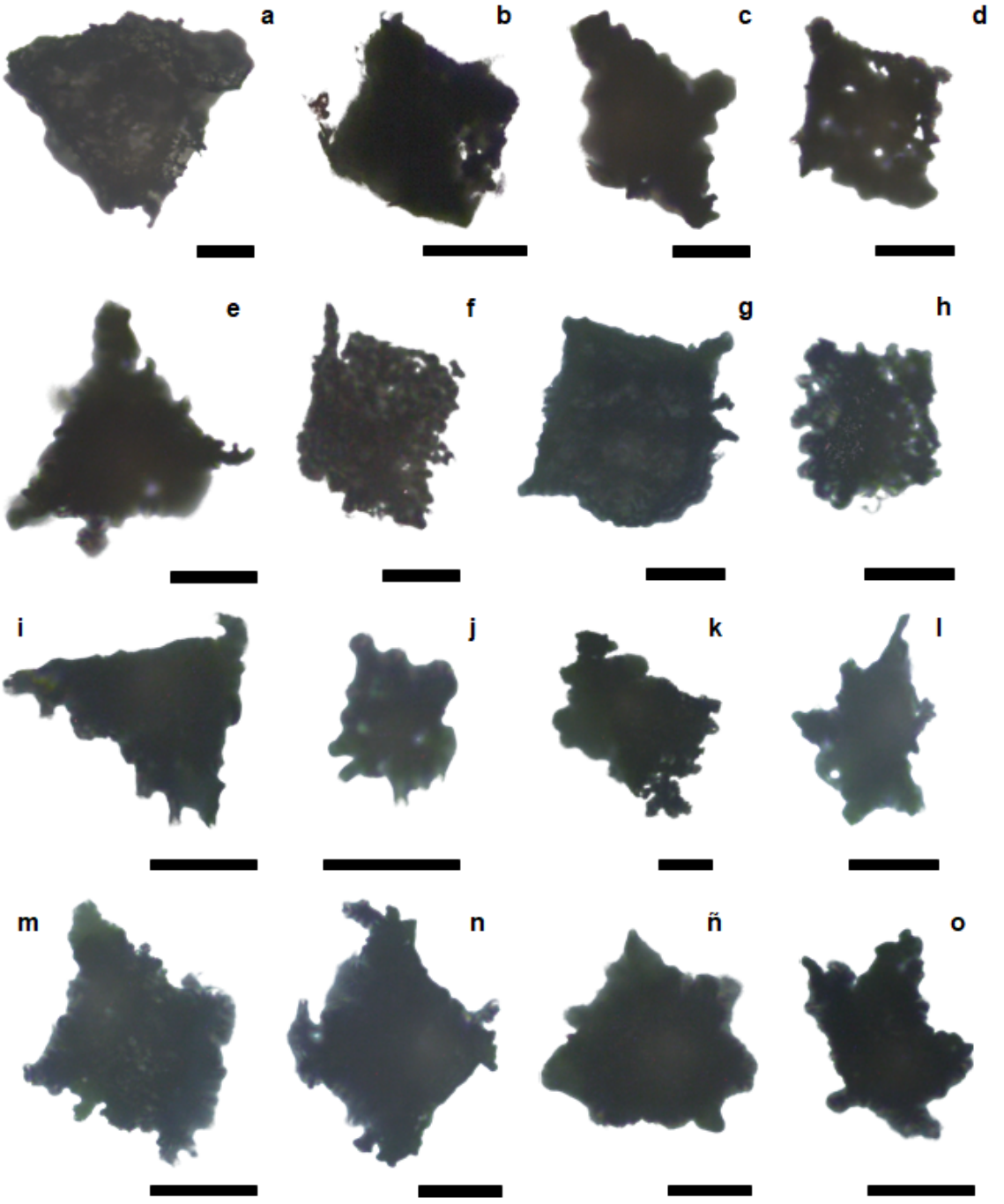
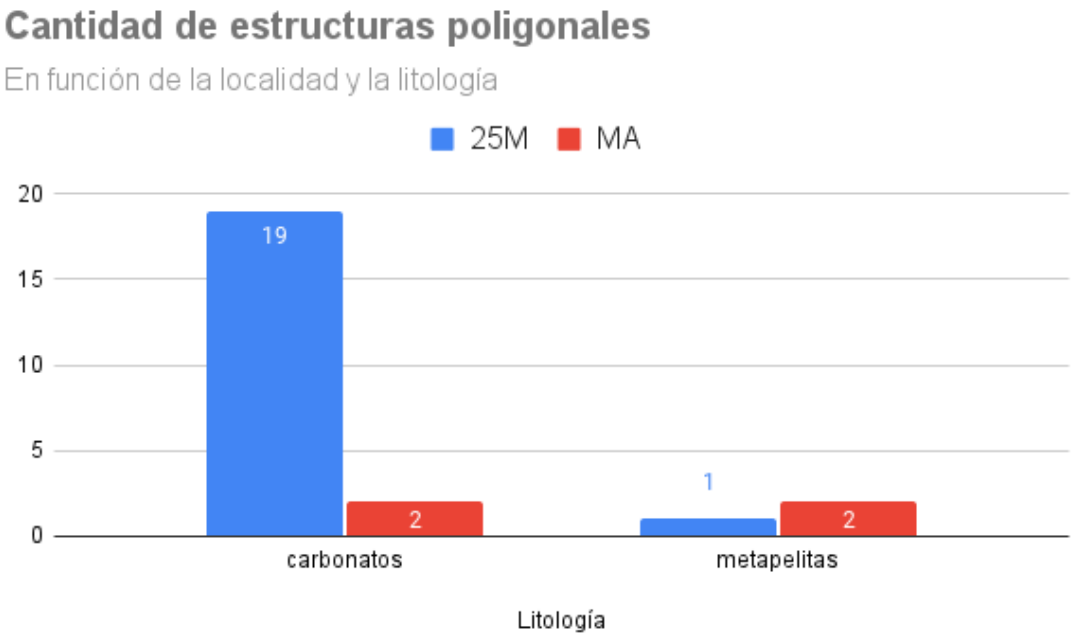
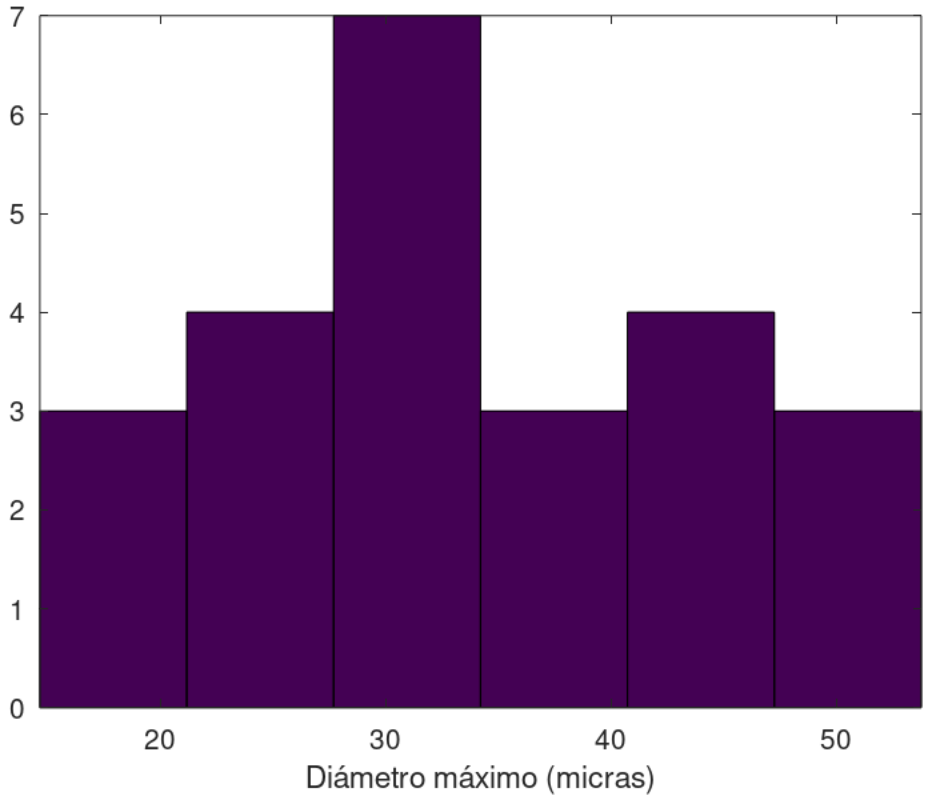


Figura 25: Estructuras poligonales
Ejemplares *a, h* corresponden a muestras metapelíticas de MA. Ejemplares *d-e* corresponden a muestras carbonáticas de MA. Ejemplares *b-c, f-g, i-o* corresponden a muestras carbonáticas de 25M. Ejemplar *b* se observó en lámina delgada, el resto en preparados palinológicos.
Barra: 10 μm.

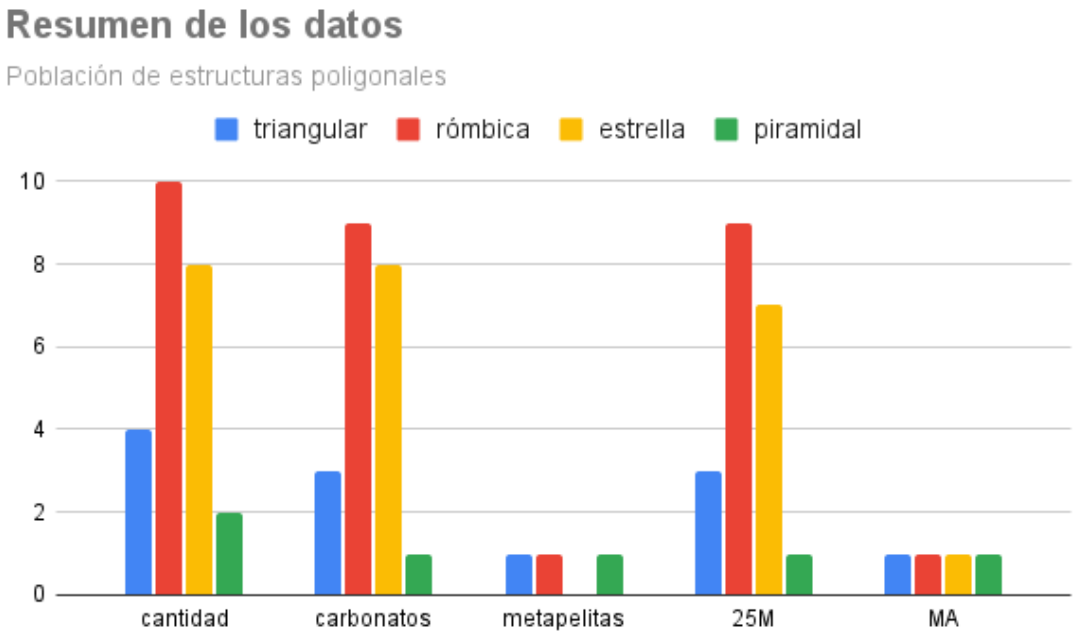


(a) Relación entre cantidad de estructuras poligonales, litología y localidad



(b) Histograma de distribución de tamaños para la población de estructuras poligonales

Figura 26: Resumen de datos colectados para la población de estructuras poligonales



(a) Relación entre los tipos de formas poligonales, litología y localidad de las estructuras observadas

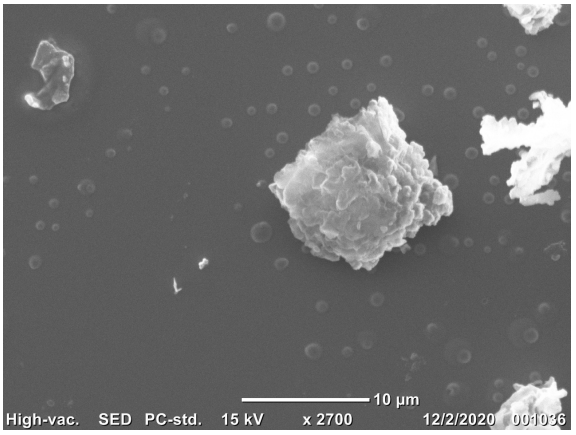


(b) Diámetro máximo de la población de estructuras poligonales en función de su morfología general

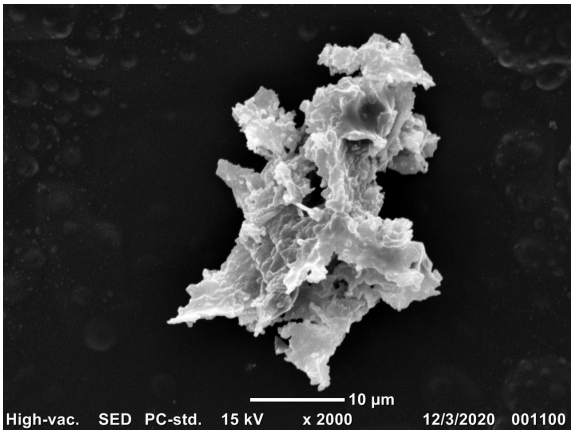
Figura 27: Clasificación de las estructuras poligonales y su relación con los parámetros de litología, localidad y diámetro máximo

Estructura de la pared orgánica La Fig. 28 muestra algunas estructuras poligonales observadas a través de MEB, sobre las cuales es posible realizar observaciones respecto al grado de preservación de la pared orgánica. El estado granulado y deteriorado de la pared es comparable con el de otros grupos de estructuras (Sec. 5.4.2 y 5.4.3), lo cual implica un estado general de preservación independiente de la morfología (Sec. 6.1). A pesar de la dificultad de cuantificar el grado de preservación, no se evidencian mayores diferencias entre los morfotipos de estructuras poligonales.

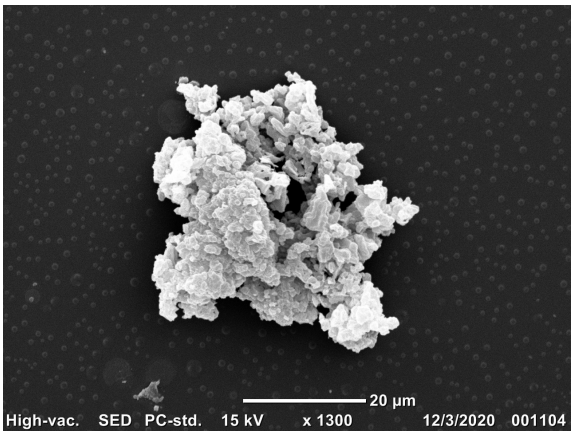
La baja cantidad de estructuras observadas y la desigual representatividad de morfotipos no permite establecer conclusiones robustas respecto a posibles grados de selectividad en la preservación de una estructura frente a otra.



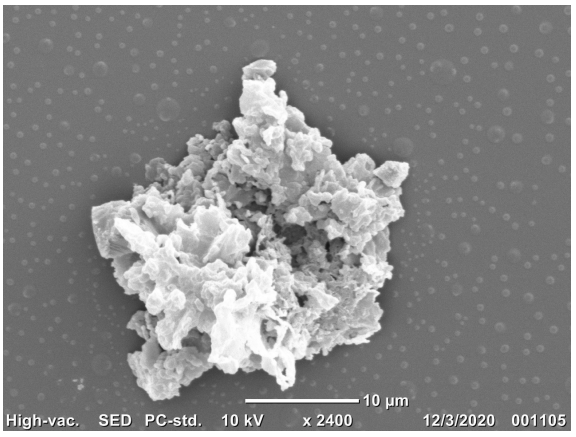
(a) Estructura poligonal rómbica



(b) Estructura poligonal estrella



(c) Estructura poligonal estrella



(d) Estructura poligonal estrella

Figura 28: Estructura de la pared orgánica de la población de estructuras poligonales
Muestra carbonática PVA 341 (25M). Imágenes obtenidas a través del MEB por el método de electrones secundarios (SED).

5.4.5. Estructuras acantomórifcas

Toda estructura orgánica microscópica que presente ornamentaciones de tipo *espinosa* (en inglés '*spiny*') es considerada como *acantomórfica sensu lato* (Evitt, 1963a, 1963b; Downie *et al*., 1963; Downie y Sarjeant, 1964). El estudio de las muestras arrojó un total de 52 estructuras acantomórficas, las cuales se subdividieron en cuatro grupos principales de acuerdo con su grado de similaridad a grupos taxonómicos de microfósiles acantomórficos consolidados:

1. Tipo-*Micrhystridium* (Deflandre, 1937; Sarjeant y Stancliffe, 1994).
2. Tipo-*Veryhachium* (Deunff, 1954; Sarjeant y Stancliffe, 1994).
3. Tipo-*Eoastrion* (Barghoorn y Tyler, 1963).
4. Tipo-*Kakabekia* (Barghoorn y Tyler, 1963).

Todas las estructuras observadas se encontraron en litologías carbonáticas (i.e.: calizas, dolomías), lo cual sugiere cierta correlación entre la selectividad de la litología y la preservación de este tipo de estructuras (Sec. 6.1). Los datos colectados a partir de la observación de las estructuras acantomórficas pueden verse en la Fig. 29. La Fig. 29a muestra la cantidad de estrucuturas acantomórficas en función del tipo de estructura y la localidad de colecta de la muestra. Las estructuras tipo-*Micrhystridium* fueron las más abundantes tanto para la localidad de 25M como para el análisis de las muestras en total. La Fig. 29b muestra los histogramas de distribución de tamaños de las diferentes poblaciones de estructuras acantomórficas en función del morfotipo.

Es importante tener en cuenta que si bien el microfósil *Veryhachium* está cla-

sificado dentro del grupo de acritarcas Polygonomorphitae (Deunff, 1954; Evitt, 1963a, 1963b; Sarjeant y Stancliffe, 1994), las estructuras reportadas en este trabajo coinciden preliminarmente con estructuras acantomórifcas espinosas, pero similares en su organización estructural al microfósil *Veryhachium*. Asimismo, la propia distinción entre acritarcas poligonomorfos y acantomorfos suele ser difusa, meramente arbitraria (Sarjeant y Stancliffe, 1994) y temporal, en la medida que más y mejor evidencias micropaleontológicas deberán permitir un acercamiento taxonómico a grupos biológicos reales (Hofmann, 1971, 1976). Una discusión más profunda sobre el estado taxonómico de estas estructuras particulares se encuentra en la Sec. 6.2.3.

El bajo número de muestras para las poblaciones tipo-*Veryhachium*, tipo-*Kakabekia* y tipo-*Eoastrion* no permite realizar análisis estadísticos robustos para testear la heterogeneidad de la población en función de la distribución de tamaños. Puesto que estas estructuras fueron agrupadas en morfotipos puntuales (exclusivamente a partir de su morfología general), es aceptable suponer que estas poblaciones son únicas y homogéneas, por lo que pertenecerían a un mismo grupo taxonómico (Sec. 6.2).

La población de estructuras tipo-*Micrhystridium* es relativamente grande ($N = 28$), en comparación con los demás morfotipos, por lo que es posible realizar un análisis estadístico para testear la homogeneidad de la población. A través del Test de Kolmogorov-Smirnov se comprueba que no es posible rechazar la hipótesis nula de que esta distribución de tamaños unimodal ($p - valor < 0{,}05$), por lo que es razonable aceptar de que se trata de una única población de estructuras,

posiblemente asociadas a un único grupo taxonómico (Sec. 6.2).

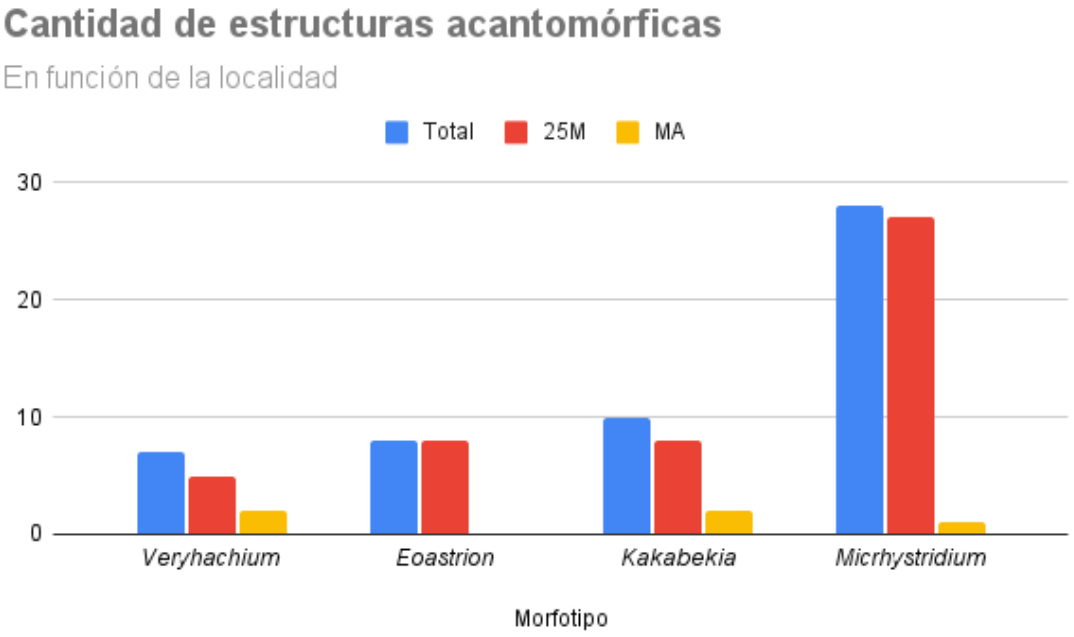
Estructuras tipo-*Micrhystridium* Se utiliza una definición pragmática para el grupo tipo-*Micrhystridium* tomada de Sarjeant y Stancliffe (1994), a partir de la descripción de Eisenack (1969) y Turner (1984). Esta definición no necesariamente refleja una asignación taxonómica a las estructuras orgánicas, sino que sirve de clasificación a los efectos de poder establecer una distinción entre estructuras acantomórficas. Para una discusión completa respecto a la interpretación paleontológica y asignación taxonómica ver Sec. 6.2.

Se entiende por estructuras tipo-*Micrhystridium* a toda estructura orgánica redonda, con un número variable de procesos radiales, distribuidos homogéneamente por toda la estructura, similares en tipo y cerrados en las puntas (Eisenack, 1969; Turner, 1984; Sarjeant y Stancliffe, 1994). Usualmente los procesos son simples pero ocasionalmente pueden ocurrir ramificaciones. El diámetro del cuerpo central no supera las 70 μm, mientras que el diámetro total puede exceder las 300 μm (Eisenack, 1969; Turner, 1984; Sarjeant y Stancliffe, 1994).

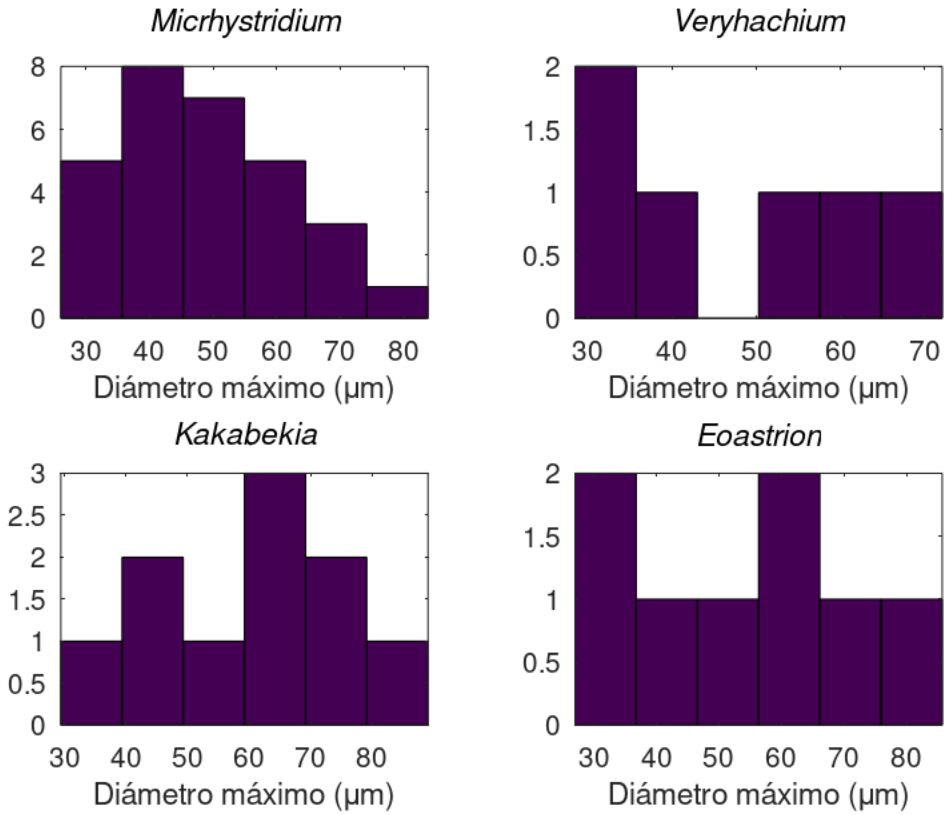
En total se reconocieron 28 estructuras tipo-*Micrhystridium* (Fig. 30), con un tamaño promedio total de $48,6 \pm 13,6\mu$m de diámetro. Análogamente con la población de esferoides, es posible argumentar que la disposición de estas estructuras acantomórficas en el preparado microscópico y en la lámina delgada es aleatoria y no existe *a priori* una orientación preferencial aparente. Por lo tanto, la observación de procesos celulares es, de igual modo, aleatoria. No obstante, deben tomarse en cuenta modificaciones en la distribución de los procesos producto de la litificación y el metamorfismo de las rocas que los contienen (Sec. 6.1). Esto podría generar que algunos procesos se reorienten de manera preferencial en alguna de las dimensiones de la matriz rocosa, haciendo que se observen en los preparados como procesos que ocurren de manera desigual en la estructura (Ej.: Fig. 30k). Sin embargo, el comportamiento general de esta población es de una ocurrencia homogéneamente distribuida de procesos orgánicos, con longitudes similares, aunque de grosores diferentes (Ej.: comparar el grosor de los procesos de la Fig. 30g con 30i).

Si bien el análisis estadístico (Fig. 29b) muestra que la distribución de tamaños de estas estructuras es razonablemente unimodal, las diferencias en el grosor de los procesos podría significar una carcterística con potencial de diferenciación taxonómica (Sec. 6.2). La Fig. 35 muestra la pared orgánica de algunos ejemplares de esta población vistas a través de MOE. Se constata que la textura de dicha pared es de carácter orgánico y no está asociada a minerales que puedan influir en la morfología de los procesos y su consecuente interpretación.

La Fig. 31 muestra la estructura de la pared orgánica de un ejemplar acantomorfo



(a) Cantidad de estructuras acantomórficas en función de la localidad



(b) Histograma de distribución de tamaños para los morfotipos de estructuras acantomórficas

Figura 29: Resumen de los datos colectados para la población de estructuras acantomórficas

tipo-*Micrhystridium*. Notar que algunos de sus procesos se han plegado hacia el centro superponiéndose con el cuerpo central. Este tipo de evidencias es consistente con la observación de una distribución heterogénea en algunos ejemplares de esta población (Ej.: Fig. 30k), posiblemente asociado a compatación y/o deformación (Sec. 6.1).

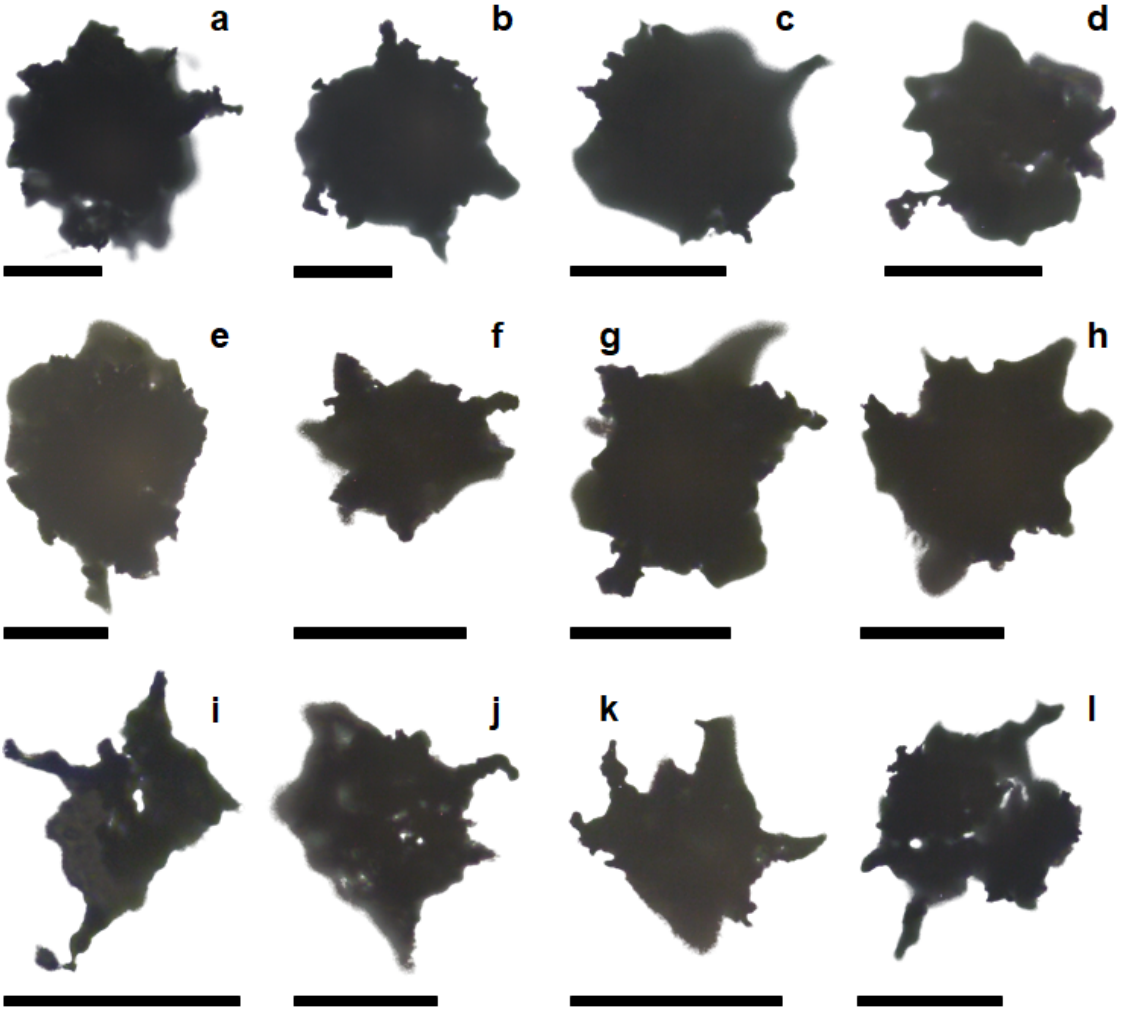


Figura 30: Estructuras acantomórficas tipo-*Micrhystridium*
Todos los ejempalres de las Fig.s *a-l* se corresponden a la muestra PVA 341 cercana a la localidad de 25M. El ejemplar de la Fig. *i* se observó a través de una lámina delgada, mientras que el resto se obtiveron a partir de preparados palinológicos.
Barra: 20 μm.

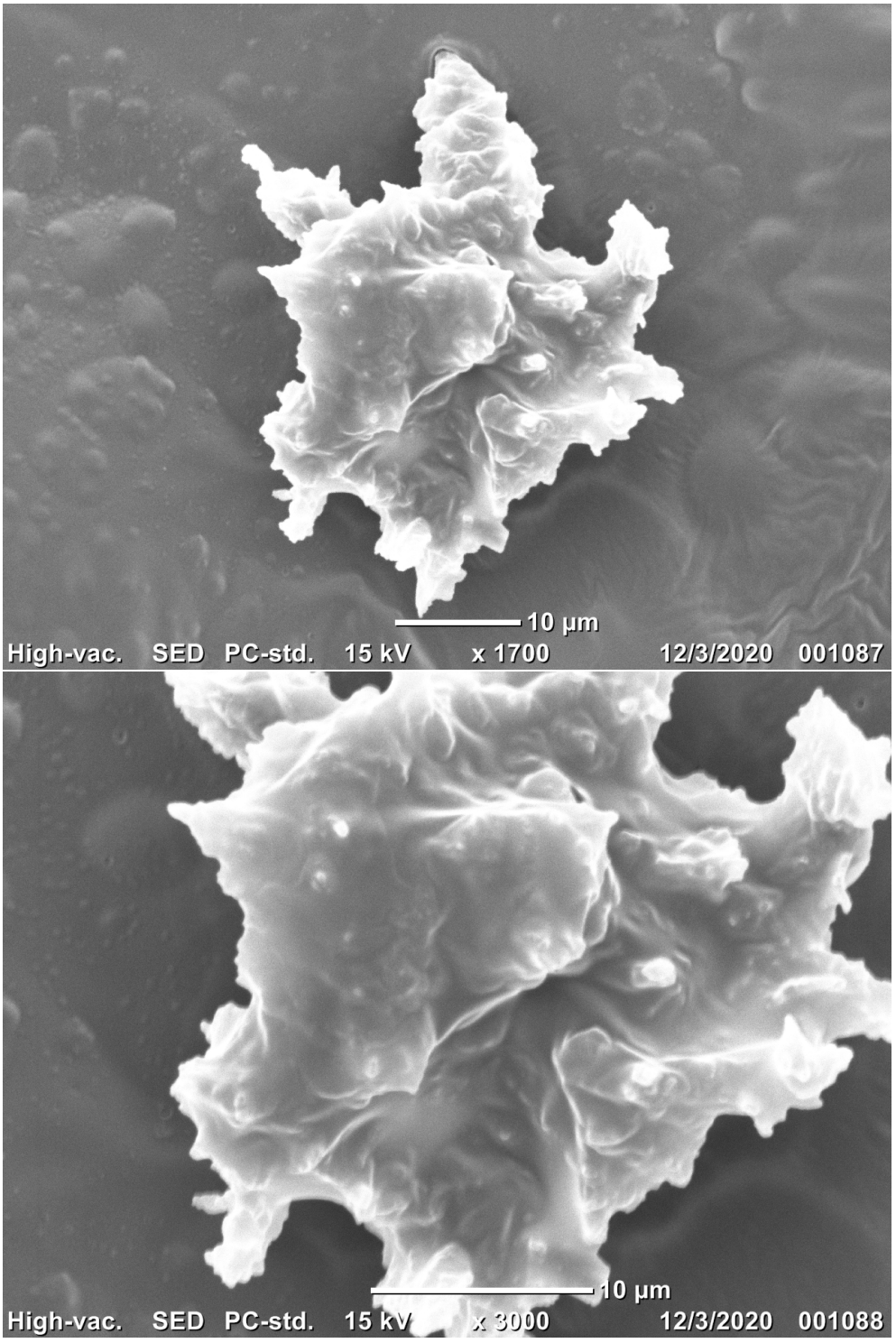


Figura 31: Estructura de la pared orgánica de una estructura orgánica tipo-*Micrhystridium*
Muestra carbonática PVA 341 (25M). Imágenes obtenidas a través de MEB (SED).

Estructuras tipo-*Veryhachium* Toda estructura orgánica de morfología general no globular, formada por 1-8 procesos, generalmente puntiagudos, largos (entre $10 - 40\mu$m) y curvados, con un tamaño total que puede superar las 100 μm de diámetro ingresa en la clasificación de estructuras tipo *Veryhachium* (Deunff, 1954; Norris y Sarjeant, 1965; Sarjeant y Stancliffe, 1994).

En total se encontraron 6 estructuras tipo *Veryhachium* (Fig. 32) con un tamaño promedio de $45,7 \pm 17,2\mu$m de diámetro total. La Tabla 7 muestra un resumen de los datos colectados para esta población.

Tabla 7: Resumen de los datos colectados para la población de estructuras tipo-*Veryhachium*

Muestra	Localidad	Litología	Tamaño total (en μm)
PVA 341	25M	carbonatos	33,91
PVA 341	25M	carbonatos	41,67
PVA 341	25M	carbonatos	52,18
PVA 341	25M	carbonatos	61,65
TPA 207N	MA	carbonatos	28,46
TPA 207N	MA	carbonatos	61,66

El número de procesos y su longitud es homogénea en esta población, lo que sugiere cierta uniformidad poblacional, posiblemente asociada a una única designación taxonómica (Sec. 6.2). El grado de preservación de la pared orgánica no permite evaluar correctamente estructuras subcelulares, especialmente en la unión entre el cuerpo central y los procesos (Fig. 36). No obstante, debido al alto grado de similitud de las estructuras entre sí y su compatibilidad con las descripciones aportadas por Deunff (1954) y Sarjeant y Stancliffe (1994) es razonable clasificarlas dentro de este grupo.

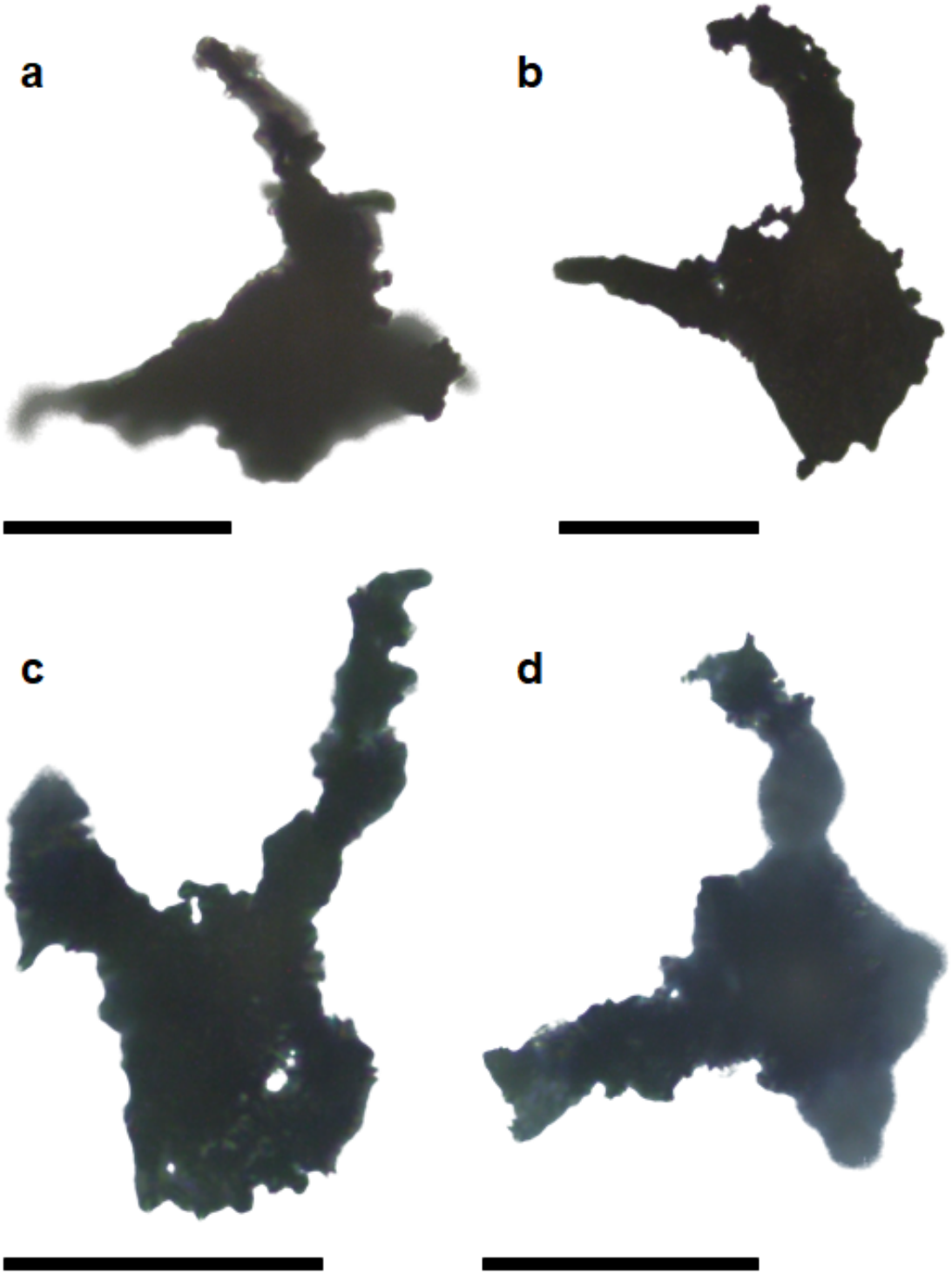


Figura 32: Estructuras acantomórficas tipo-*Veryhachium*
Todos los ejemplares de esta Fig. pertenecen a la muestra carbonática PVA 341 de la loclidad de 25M. Barra: 20 μm.

Notar que los procesos observados para estas estructuras son cerrados en los extremos, con excepción de los ejemplares de la Fig. 32*c-d*, cuyos extremos están abiertos, exhibiendo un grosor medianamente uniforme desde el origen de la conexión con el cuerpo orgánico central hacia el exterior. Esta observación no es del todo consistente con la diagnosis del género *Veryhachium*, aunque es posible que estos atributos se deban a estructuras que fueron modificadas durante procesos diagenético-metamórficos (Sec. 6.1). Es probable que este atributo particular sea diagnóstico de la necesidad de una mejor clasificación de esta población de estructuras (Sec. 6.2).

Estructuras tipo-*Eoastrion* Se entiende por estructura tipo-*Eoastrion* a toda estructura orgánica formada por un cuerpo central relativamente pequeño comparado con el cuerpo total de la estructura, compuesta por filamentos irregulares que irradian del cuerpo central (Barghoorn y Tyler, 1965). Los microfósiles orginariamente clasificados bajo el género *Eoastrion sp.* poseen características que son ignoradas en esta primera aproximación a la clasificación de las estructuras acantomórficas de este análisis. El tamaño máximo que alcanzan las estructuras acantomórficas clasificadas como de tipo-*Eoastrion* (diámetro total promedio: $53,5 \pm 18,5 \mu$m) no se corresponden con el tamaño definido por Barghoorn y Tyler (1965) para el género *Eoastrion* ($1{,}5 - 18 \mu$m). A pesar de ello, el grado de similitud entre las estructuras acantomórficas encontradas y los microfósiles clasificados dentro del género *Eoastrion sp.* es razonable, lo cual sugeriría la posibilidad de la existencia de una población de tamaño mayor que la encontrada para la Fm. Gunflint (Barghoorn y Tyler, 1965, Sec. 6.2).

La Fig. 33 muestra los ejemplares de esta población de estructuras acantomórficas, llegando a un total de 8 estructuras. Los ejemplares de la Fig. 33*a-f* exhiben una morfología similar, formada por tres procesos principales que surgen de un cuerpo central, relativamente de menor tamaño que el largo de los procesos. La disposición de los procesos y la distancia que los separan entre sí es notablemente similar en esta subpolación de estructuras, a pesar del bajo grado de preservación de los procesos pseudofilamentosos que exhiben. La Fig. 35 muestra algunos de los ejemplares de esta población vistos a través de MOE. Por esta vía se constata la naturaleza orgánica de estas estructuras así como también la carencia de asociaciones con minerales contaminantes que pudieran interferir en la interpretación de las morfologías. Véase la Sec. 6.1 para una discusión en profundidad de los aspectos metamórficos asociados a la ocurrencia de estas estrcturas. De constatarse su biogenicidad, estos atributos posiblemente sean de importancia diagnóstica para la clasificación e interpretación paleontológica de los ejemplares (Sec. 6.2).

En cuanto a los ejemplares de la Fig. 33*g-h*, muestran una disposición de procesos diferente a la de los ejemplares de la Fig. 33*a-f*. El número de procesos de éstos ejemplares es mayor y su organización es menos homogénea. El grado de preservación no permite establecer conclusiones robustas respecto a posibles atributos que ayuden en la interpretación paleontológica (Sec. 6.2), más allá del hecho de que mediante MOE se constata su naturaleza orgánica y la carencia de cualquier asociación con minerales contaminantes.

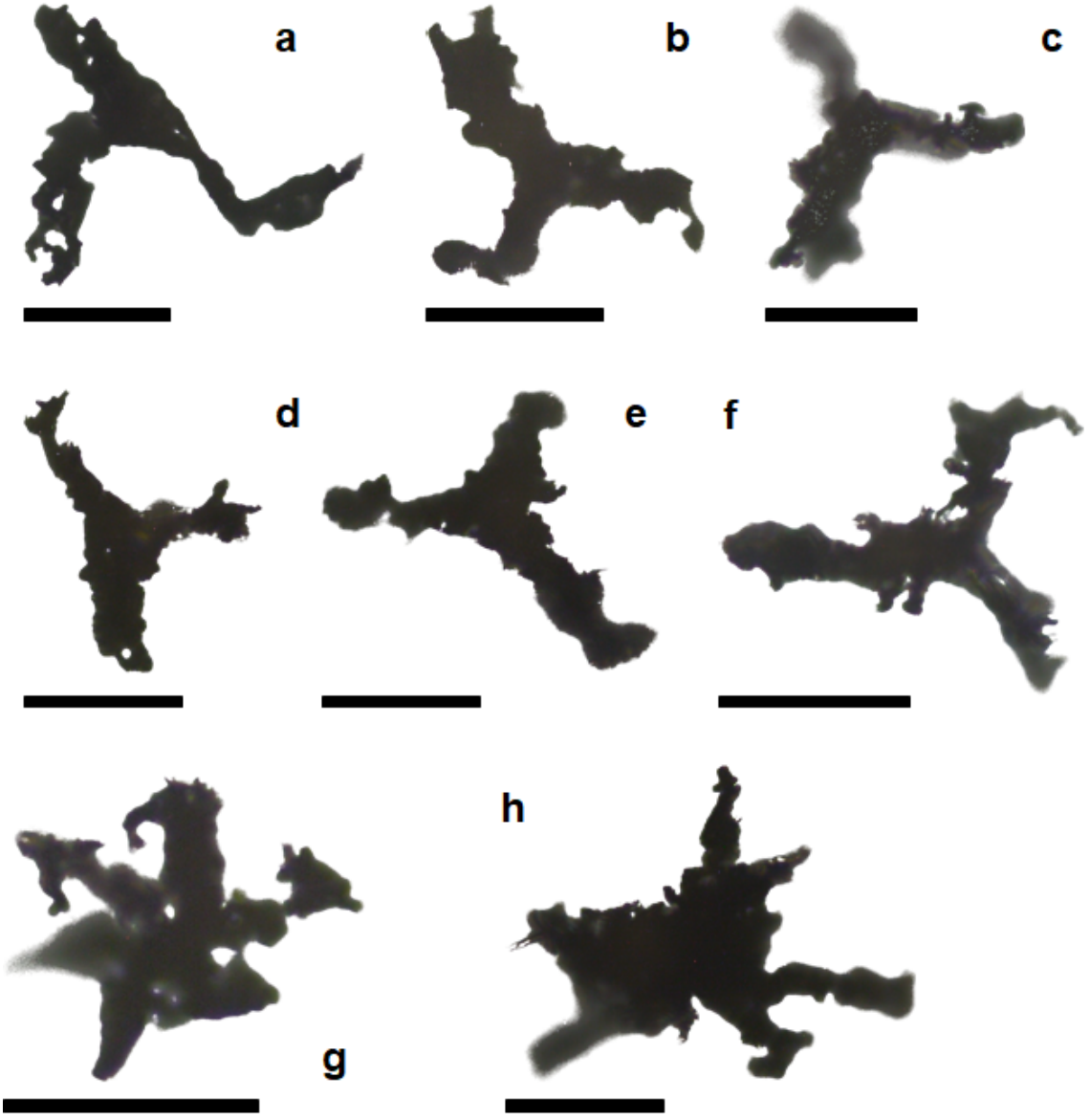


Figura 33: Estructuras acantomórficas tipo-*Eoastrion*
Todos los ejemplares de esta Fig. pertenecen a la muestra carbonática PVA 341 de la localidad de 25M. Barra: 20 μm.

Estructuras tipo-*Kakabekia* Las estructuras tipo-*Kakabekia* se definen a partir de los caracteres diagnósticos del género *Kakabekia* establecido por Barghoorn y Tyler (1965). Análogamente a los casos anteriores de estructuras acantomórficas, esta descripción es un criterio laxo que permite establecer cierto grado de similaridad entre los microfósiles aceptados, y las estructuras orgánicas reportadas en este trabajo. Para una discusión respecto al estatus de las estructuras y su intepretación paleontológica, véase la Sec. 6.2.

Barghoorn y Tyler (1965) proponen el género *Kakabekia* a todas aquellas estructuras orgánicas constituidas a partir de una organización tripartita, formadas por un bulbo esferoidal, un estípite y una corona o manto con aspecto de paraguas ('*umbrella-like shape*', Barghoorn y Tyler, 1965). Las estructuras descritas tienen largo variable de entre $12 - 30\mu$m.

La Fig. 34 muestra las estructuras acantomórficas reportadas para este trabajo que constatan un aspecto similar a las descritas por Barghoorn y Tyler (1965) propuestas para el género *Kakabekia* con la diferencia del tamaño total. La población de estructuras acantomórficas de este tipo exhibe un tamaño total promedio de $60,6 \pm 17,7\mu$m, divergiendo significativamente de la población microfosilífera a la que se está correlacionando. El histograma de distribución de tamaños de la Fig. 29b no permite extraer conclusiones respecto a diferencias poblacionales por tamaño, dada la baja cantidad de muestras. Para una discusión acerca de las interpretaciones paleontológicas de estas estructuras véase Sec. 6.2.

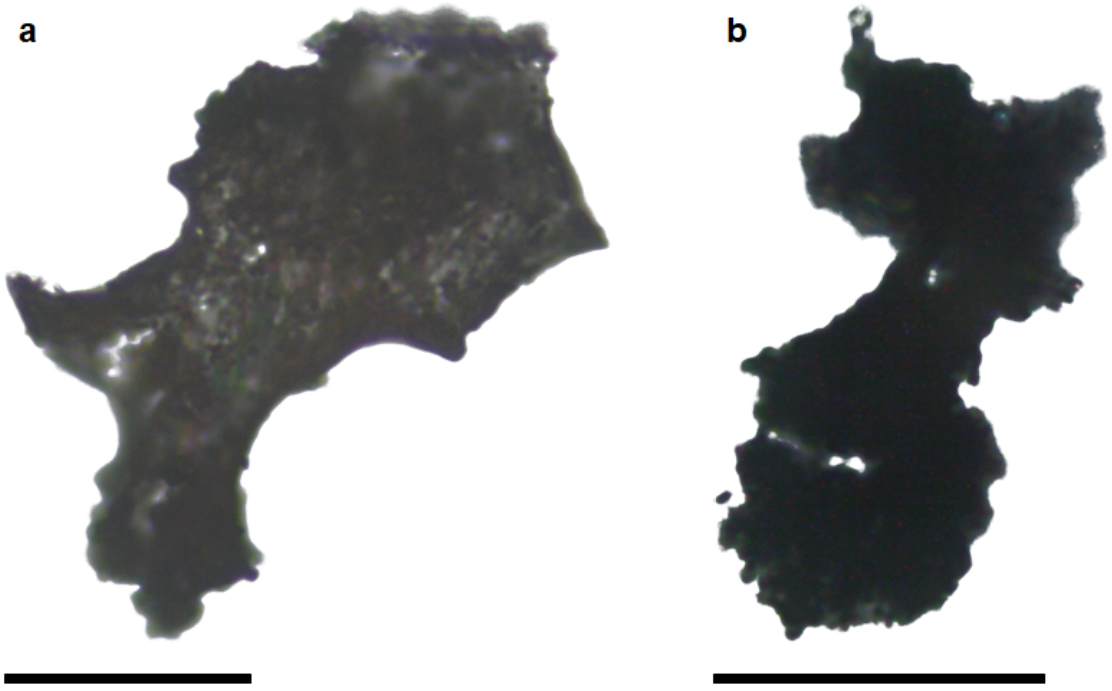


Figura 34: Estructuras acantomórficas tipo-*Kakabekia*
Los ejemplares de esta Fig. pertenecen a la muestra carbonática PVA 341 de la localidad de 25M. Barra: 20 μm.

La Fig. 36*c-d* muestra la estructura de la pared orgánica de esta población vista por MOE, mientras que la Fig. 37 muestra la estructura de la pared orgánica a través de MEB. En ambos casos se detalla una pared orgánica con ausencia de minerales contaminantes que puedan generar modificaciones en el cuerpo general del ejemplar. El grado de preservación de la pared orgánica no permite realizar observaciones robustas respecto de la naturaleza de la pared. La morfología general posee un grado de similaridad consistente con las descripciones realizadas para este grupo. Las variaciones de tamaño entre la región del manto/corona y el bulbo se detallan en la sección 6.2, las cuales pueden llevar a una interpretación paleontológica de relevancia taxonómica.

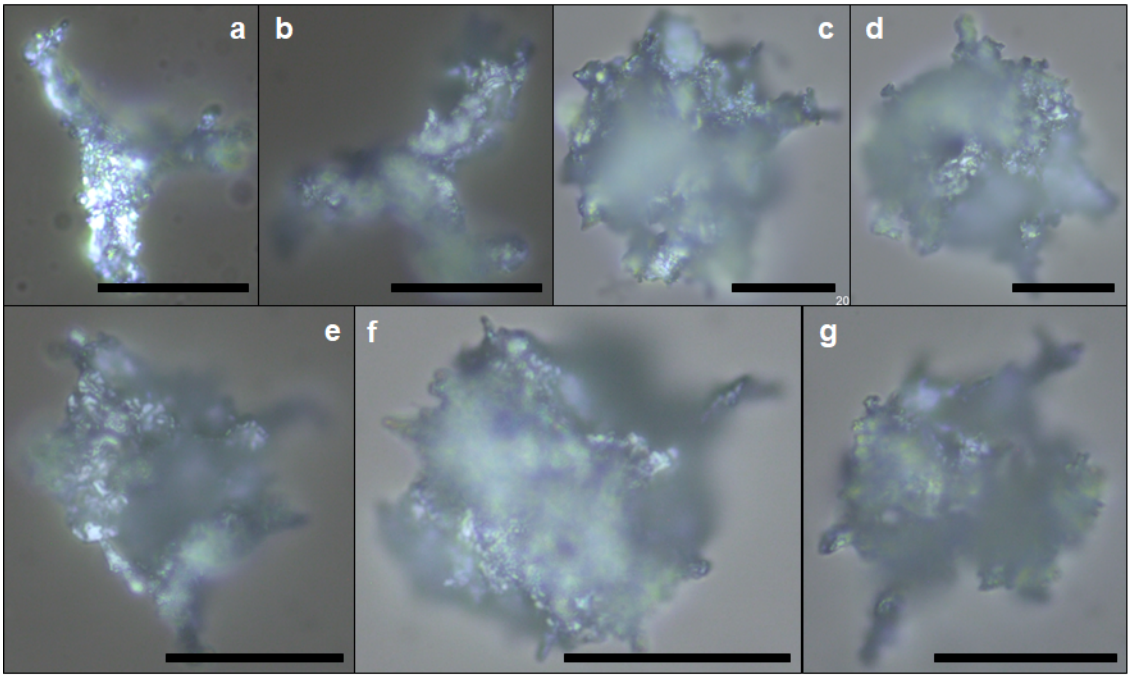


Figura 35: Estructuras acantomórficas observadas por MOE
Ejemplares *a-b* pertenecen a la población de estructuras tipo-*Eoastrion*. Ejemplares *c-g* pertenecen a la población de estructuras tipo-*Micrhystridium*. Todas las estructuras de esta Fig. fueron extraídas de la muestra carbonática PVA 341 de la localidad 25M.
Barra: 20 μm.

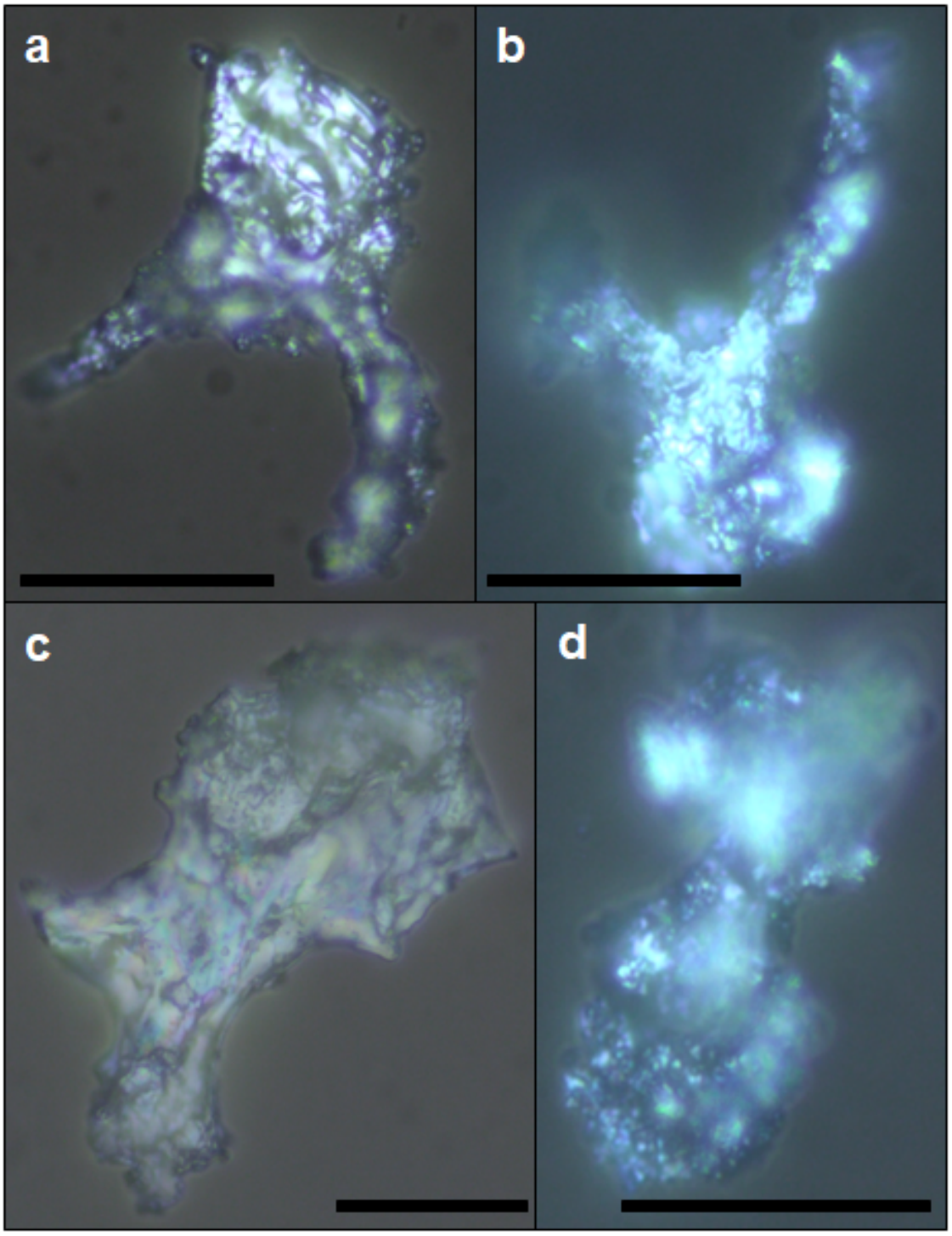


Figura 36: Estructuras acantomórficas observadas por MOE (*Continuación*)
Ejemplares *a-b* pertenecen a la población de estructuras tipo *Veryhachium*. Ejemplares *c-d* pertenecen a la población de estructuras tipo *Kakabekia*. Todas las estructuras de esta Fig. fueron extraídas de la muestra carbonática PVA 341 de la localidad 25M.
Barra: 20 μm.

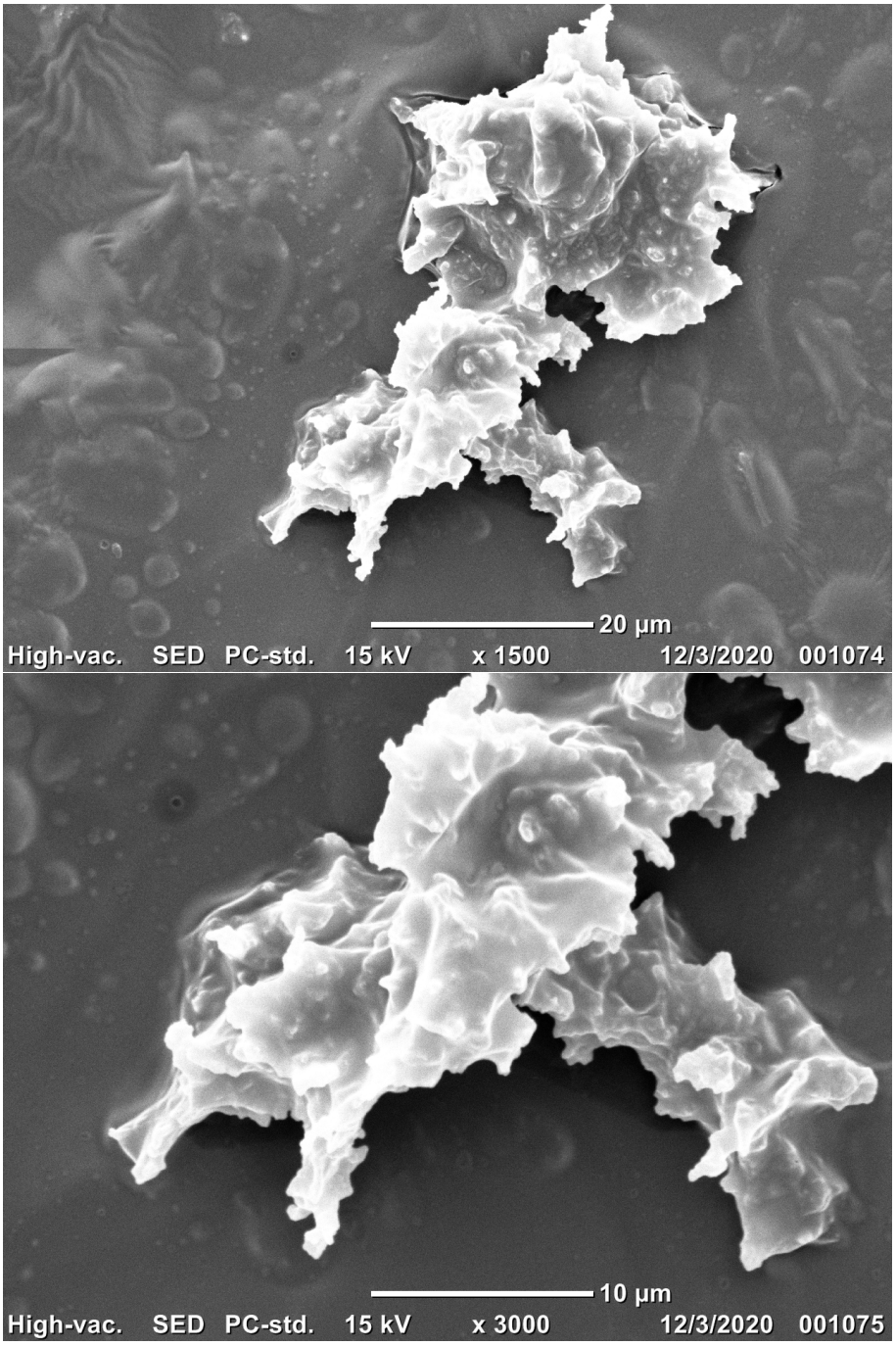


Figura 37: Estructura de la pared orgánica de una estructura tipo-*Kakabekia* Muestra carbonática PVA 341 (25M). Imágenes obtenidas a través de MEB (SED).

5.4.6. Filamentos

Se entiende por estructura microbiológica filamentosa a toda estructura orgánica microscópica cuya mayor disposición de la materia orgánica se desarrolla en una dirección longitudinal. Esta definición se relaciona con el hábito filamentoso de algunos grupos de microorganismos (Madigan *et al*., 2020), y permite establecer asociaciones de biogenicidad. En Mendelson y Schopf (1992) se entiende por filamento a toda estructura microscópica orgánica cilíndrica que puede ser atribuida a un organismo, generalmente a cubiertas de cianobacterias filamentosas, tanto de grupos con filamentos septados (tabulados) como no septados. La identificación de estructuras filamentosas en una asociación micropaleontológica tiene relevancia paleoecológica y paleoambiental (Sec. 6.3). Para una discusión completa sobre las dificultades de la identificación de este grupo en particular véase la Sec. 6.1.

El estudio de las muestras arrojó un total de 8 estructuras filamenosas con posible afinidad biológica. La longitud promedio de esta población de estructuras filamentosas es de $63,6 \pm 11,2 \mu m$, con un grosor promedio de $9,5 \pm 2,8 \mu m$. Todos los ejemplares filamentosos fueron recolectados en la muestra carbonática PVA341 cercana a la localidad de 25M, lo cual sugiere cierta relación entre la ocurrencia de estas estructuras y su litología (Sec. 6.1). La Tabla 8 muestra los datos recolectados para esta población de estructuras filamentosas. La Fig. 38 muestra algunos de los ejemplares filamentosos reportados en este análisis.

Tabla 8: Resumen de los datos colectados para la población de estructuras filamentosas

Muestra	**Localidad**	**Litología**	**Longitud (en μm)**	**Grosor (en μm)**
PVA 341	25M	carbonatos	59,3	8,6
PVA 341	25M	carbonatos	71,2	13,7
PVA 341	25M	carbonatos	68,3	10,0
PVA 341	25M	carbonatos	53,3	4,2
PVA 341	25M	carbonatos	81,1	9,2
PVA 341	25M	carbonatos	73,9	7,8
PVA 341	25M	carbonatos	52,2	9,4
PVA 341	25M	carboantos	44,5	8,7
PVA 341	25M	carbonatos	68,4	13,9

La baja cantidad de muestras observadas y el pobre estado de preservación de las mismas no permite realizar observaciones más precisas que conlleven a una interpretación paleontológica más robusta (Sec. 6.2). Por otro lado, se identificó una población de estructuras pseudofilamentosas cuyo estado de preservación llevó a descartar la hipótesis de que puedan pertenecer a la población de estructuras filamentosas descrita. No obstante, esta población de pseudofilamentos podría tener un origen en común con la población de filamentos reportada, ya sea a partir de un origen biogénico común (Sec. 6.2) o por un origen diagenético común (Sec. 6.1).

A nivel de estructura, la población de filamentos presentan una pared orgánica deteriorada y en forma de hilos desmenuzados. El nivel de preservación y degradación es consistente con otras estructuras orgánicas reportadas en este trabajo (Sec. 6.1). Este nivel de degradación es posible que se deba a los diversos procesos diagenético-metamórficos que derivaron en una granulación de la materia orgánica y deterioro de la pared tanto a nivel longitudinal como a nivel radial (Sec. 6.1).

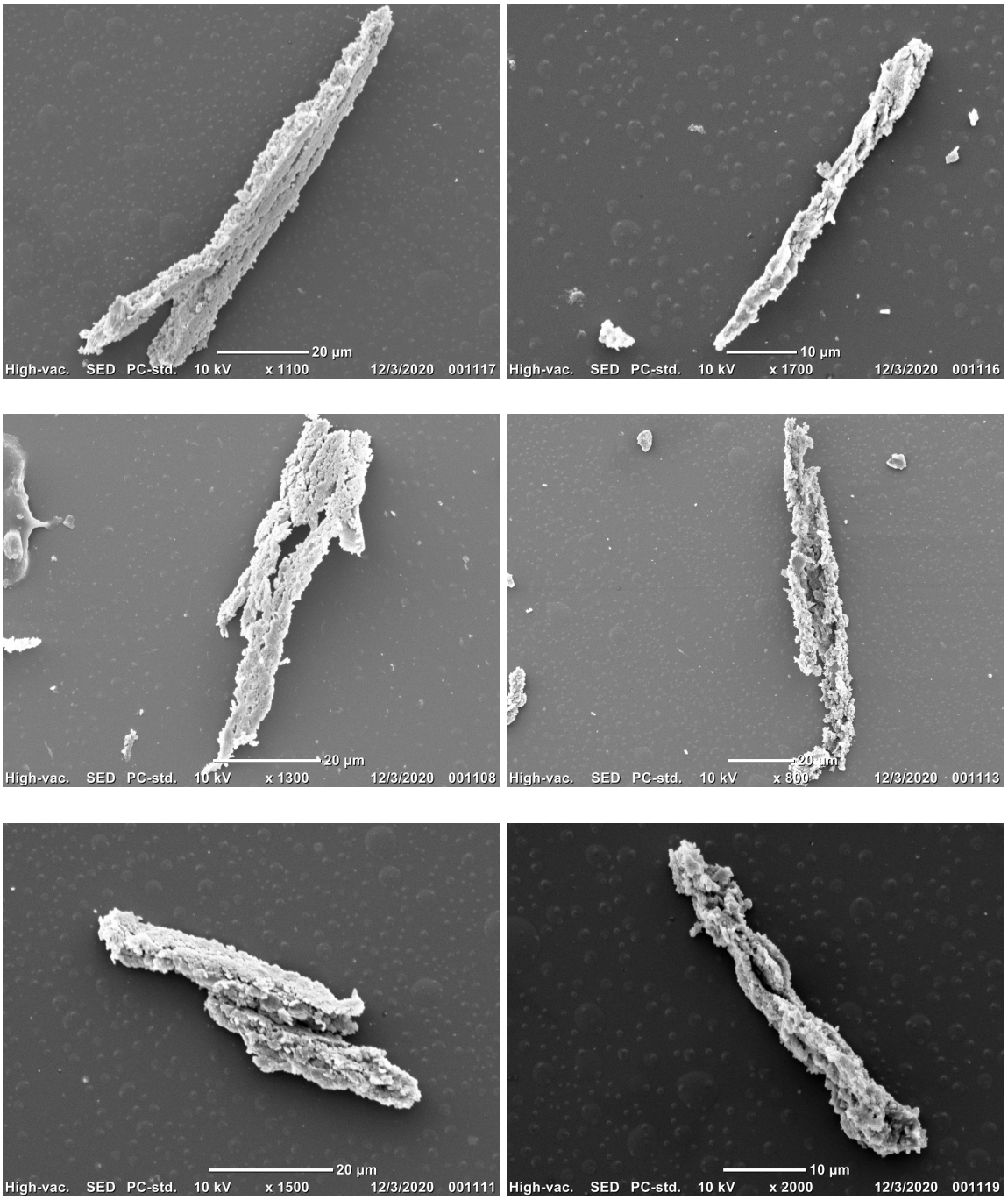


Figura 38: Estructuras filamentosas observadas a través de MEB
Muestra carbonática PVA 341 (25M). Imágenes obtenidas a través de MEB (SED).

5.4.7. Cutículas

Se define *cutícula* a toda estructura microscópica amorfa cuya pared orgánica es relativamente lisa (en comparación con el resto de las poblaciones estudiadas) y que no puede ser catalogada dentro de los grupos morfológicos anteriores. Esta definición es efectiva bajo la hipótesis de que el carbono asociado a estas litologías tiene una firma isotópica consistente con un origen biológico (Melezhik *et al*., 2007). Si bien no es posible atribuir una morfología particular a estas estructuras, constatar estas poblaciones puede validar otras hipótesis respecto a la naturaleza biogénica del carbono (Sec. 6.1).

La Tabla 9 muestra los datos recolectados para esta población de estructuras. Notar que este tipo de estructuras está reportada para las tres localidades de colecta, así como también para los dos tipos de litlogías estudiados. Esta ubicuidad de estructuras cuticulares podría tener implicancias a nivel tafonómico (Sec. 6.1).

Tabla 9: Resumen de los datos colectados para la población de estructuras cuticulares

Muestra	**Localidad**	**Litología**	**Tamaño máximo (en μm)**
110528/1	metapelita	CSP	95,9
110528/1	metapelita	CSP	51,9
071109/1	metapelita	CSP	52,9
U12-3b	metapelita	MA	62,9
071109/1	metapelita	MA	78,8
PVA 341	carbonatos	25M	63,7
PVA 341	carbonatos	25M	27,3
PVA 341	carbonatos	25M	61,2

La Fig 39 muestra algunas de las estructuras cuticulares reportadas. Los tamaños asociados a estas estructuras son relativamente grandes (tamaño máximo: $61,8 \pm 18,8 \mu m$) para tratarse de envolturas celulares, no obstante, diferentes procesos degradativos asociados a la diagénesis y el metamorfismo del material litológico podrían conllevar a una ruptura de la pared orgánica que derivase en la formación de una estructura orgánica con un diámetro mayor que el que originalmente podría haber tenido (Sec. 6.1 y 6.2).

La Fig. 40 muestra la pared orgánica de estas estructuras cuticulares a través de MOE. Ninguna de las estructuras catalogadas bajo esta clasificación presentó asociación con alguno de los tipos de contaminantes minerales reportados en la Sec. 5.3. Notar que la epiiluminación sobre estas estructuras permite ver en mayor detalle el grado de preservación de la pared orgánica.

Las imágenes por MEB muestran la estructura de la pared orgánica de estos ejemplares (Fig. 41). La pared orgánica se observa relativamente lisa en comparación con otros grupos, y es discernible a su vez, del resto de la materia orgánica amorfa deteriorada (comparar por ejemplo la materia orgánica amorfa en los alrededores de las cutícula de la Fig. 41). Estas observaciones podrían estar relacionadas al grado de preservación general de la materia orgánica y los procesos diagenético-metamórficos asociados (Sec. 6.1). Es posible que estas cubiertas orgánicas hayan logrado preservarse de mejor manera que las paredes orgánicas de las demás estructuras reportadas.

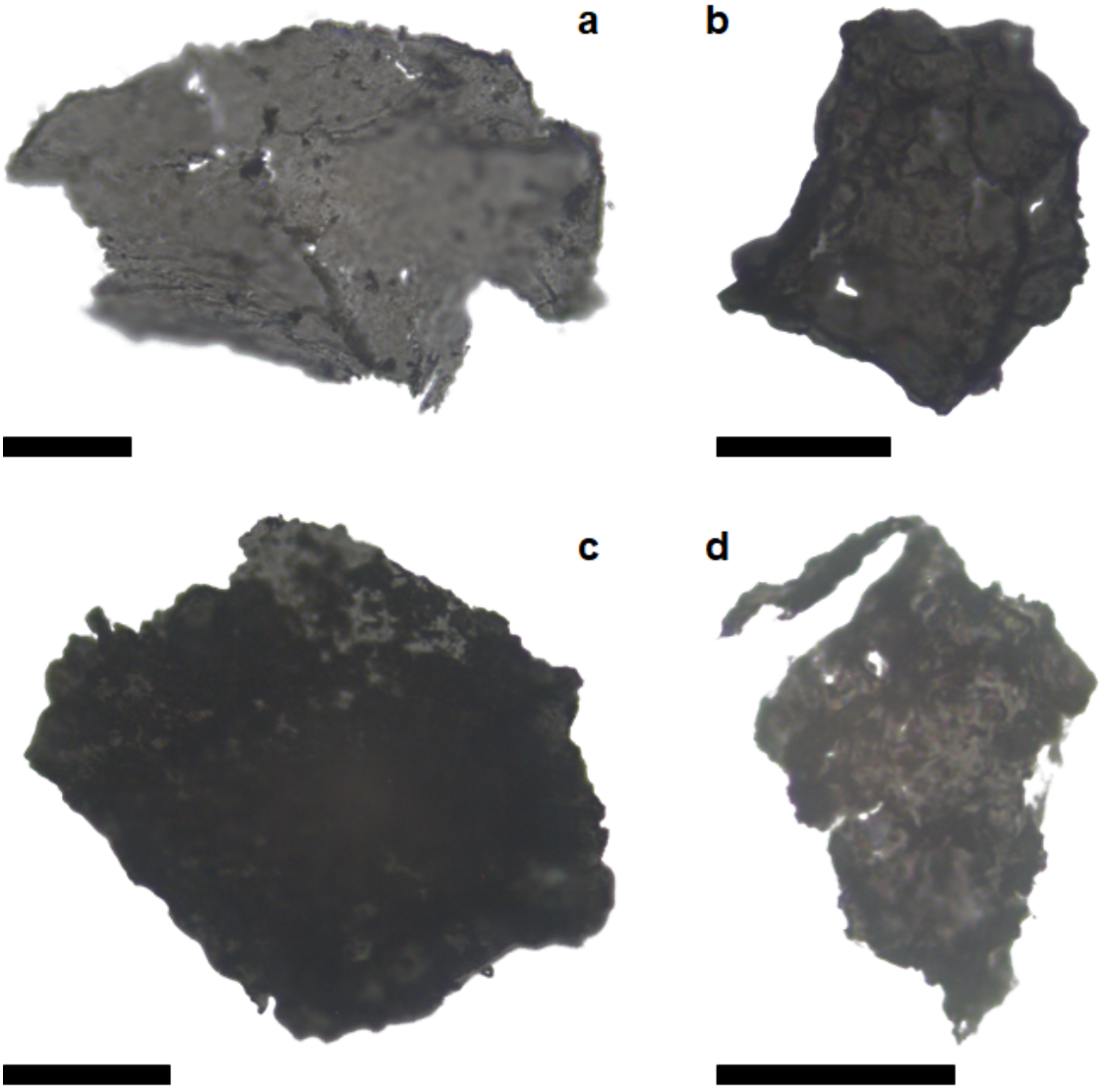


Figura 39: Estructuras cuticulares
Ejemplares *a-c* pertenecen a la población de estructuras cuticulares extraídas de muestras metapelíticas cercanas a la localidad de CSP. El ejemplar *d* pertenece a una muestra metapelítica extraída de las cercanías a la localidad de MA.
Barra: 20 μm.

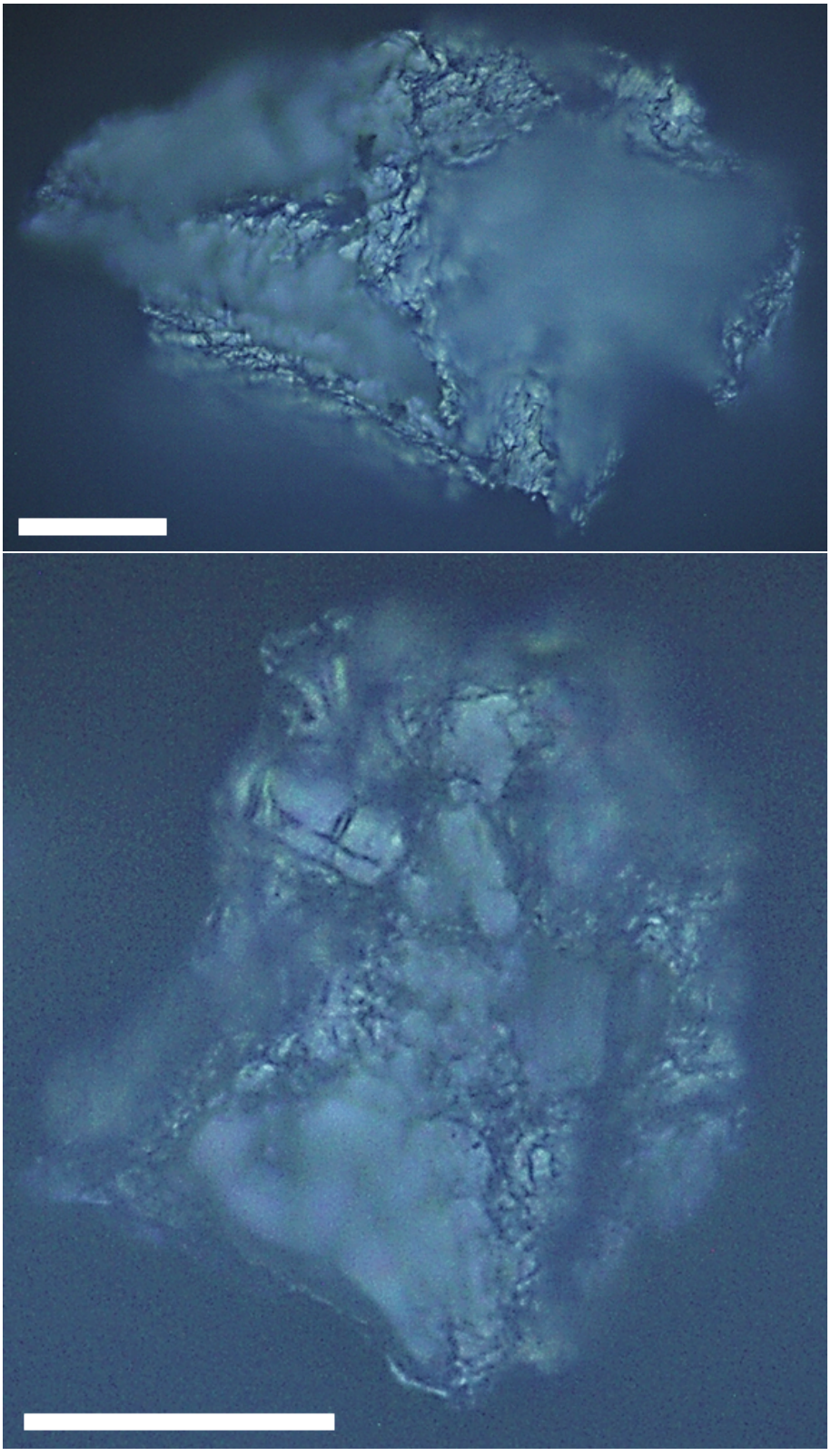


Figura 40: Estructuras cuticulares observadas por MOE
Ambos ejemplares pertenecen a la muestra metapelítica 110528/1 extraída de las cercanías de la localidad de CSP.
Barra: 20 μm

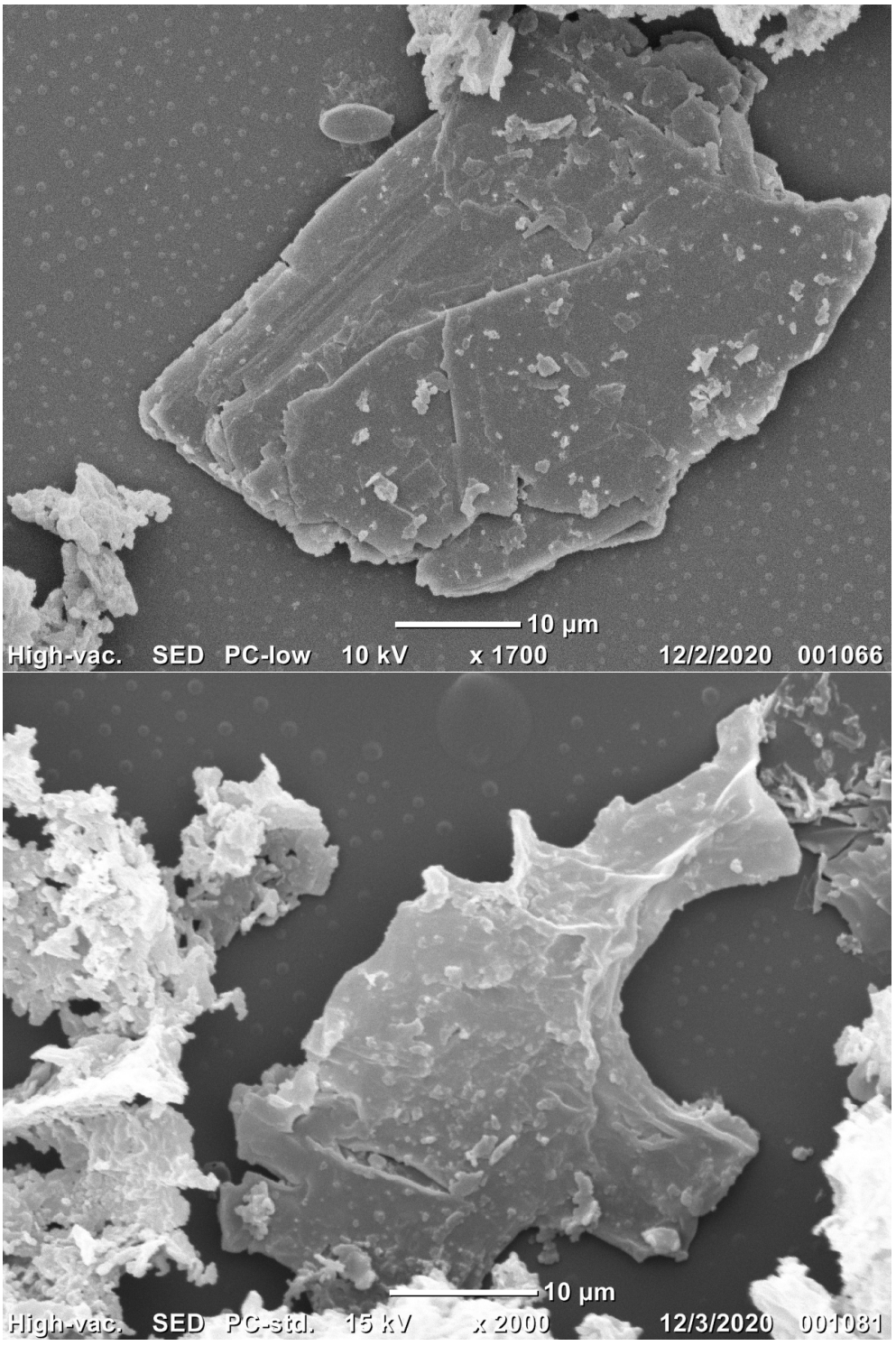


Figura 41: Estructura de cutículas orgánicas
Muestra carbonática PVA 341 (25M). Imágenes obtenidas a través de MEB (SED).

6. Discusión

El estudio micropaleontológico llevado a cabo permitió identificar la presencia de asociaciones de acritarcas y otros palinomorfos de interés. En esta sección se abordarán tres aspectos complementarios clave para guiarnos hacia una interpretación paleontológica. En primer lugar se analizarán las características tafonómicas de la asociación, incluyendo procesos diagenético-metamórficos, preservación diferencial y presencia de pseudofósiles. Luego, se discutirán las propuestas taxonómicas realizadas en torno a la posible paleobiología de estos acritarcas y una posible asociación a microorganismos eucariotas. Finalmente, se abordarán las implicancias paleoecológicas y paleoambientales de la asociación, considerando tanto los aspectos abióticos como bióticos del ambiente de depósito.

6.1. Tafonomía

En esta sección se analizarán tres aspectos principales de la tafonomía de las estructuras reportadas: (1) diagénesis y metamorfismo, (2) preservación diferencial y (3) comparación con otros yacimientos.

6.1.1. Diagénesis y metamorfismo

De acuerdo con lo expresado en la Sec.1.5, la Fm. Paso Severino fue metamorfizada en facies de esquistos verdes durante el Transamazónico (Bossi, 1966; Bossi *et al*., 1998; Bossi y Navarro, 1991; Bossi y Piñeyro, 2014). Esto implica que la materia orgánica fue sometida a temperaturas entre 300-450°C y presio-

nes entre 1-4$kbar$. Por su parte, las muestras carbonáticas (dolomíticas) sugieren que los organismos fueron encapsulados dentro de los precipitados carbonáticos una vez se depositaron en el fondo marino.

La materia orgánica de las muestras en cherts y metapelitas muestran una preservación tridimensional y no exhiben los signos típicos de compresión reportados por Mendelson y Schopf (1992), tanto en la población de morfotipos esferoidales como acantomorfos (Sec.6.2.1), lo cual supone que el grado de compactación no fue suficiente para deformar éstas estructuras.

El grado de carbonización de la materia orgánica es el esperado para muestras consistenes con un metamorfismo de facies de esquistos verdes (Pflug y Reitz, 1987; Schiffbauer *et al*., 2012).

En general, se propone que los microfósiles reportados consisten en una asociación planctónica (Sec. 6.3), cuyos restos se depositaron en el fondo marino y fueron embebidos en la matriz sedimentaria de la roca madre.

6.1.2. Preservación diferencial

Tomando en cuenta la Tab. 4, las poblaciones de esferoides fueron las de mayor frecuencia. Particularmente, los esferomorfos son más frecuentes en metapelitas que en carbonatos. Por su parte, las estructuras de mayor frecuencia en carbonatos resultaron los acritarcas acantomorfos de tipo-*Micrhystridium*, seguido por las estructuras poligonomorfas clasificadas como *Octoedryxium* y posteriormente los esfermorofos.

Es evidente que las litologías carbonáticas lograron una mejor preservación de

la materia orgánica, no solo en cantidad y riqueza de especies fósiles, sino también en grado de preservación. Esta observación nos lleva a plantear una posible preservación diferencial en carbonatos por sobre las metapelitas. Por tanto, los resultados de este trabajo apuntan a mejorar y enfocar los esfuerzos de búsqueda de microfósiles paleoproterozoicos en rocas carbonáticas.

A nivel taxonómico individual, el hecho de que los esfermorofos sean relativamente más abundantes en metapelitas sugiere que esta frecuencia de aparición podría estar más ligada a una relación paleoecológica con el ambiente de depósito que a una historia tafonómica (Sec. 6.3). Esta ubicuidad de esferomorfos en rocas carbonáticas y metapelíticas refuerza la presencia de acritarcas esferomorfas y microfósiles de bacterias cocoides en la Fm. Paso Severino.

Por otra parte, el hecho de que todas las estructuras de tipo-*Micrhystridium* se hayan reportado en rocas carbonáticas podría sugerir una estrecha conexión tafonómica, e incluso paleoecológica con el ambiente de depósito. Del mismo modo, los microfósiles problemáticos, inicialmente clasificados como estructuras acantomórifcas (Sec. 6.2) fueron reprotados en su totalidad en rocas carbonáticas. Puesto que esta asociación es relativamente diversa (Sec. 5.4.5), como para ser explicada por un mismo mecanismo tafonómico abiogénico, es posible hipotetizar acerca de una preservación diferencial de este grupo de estructuras por sobre otros.

6.1.3. Comparación con otros yacimientos

Desafortunadamente, la mayoría de los yacimientos precámbricos estudiados, y concretamente los del Paleoproterozoico, exhiben grados de metamorfismo bajo o nulo (Ej.: Fm. Gunflint, Sec.1.4.8). Esto es debido a que los esfuerzos de búsqueda de vida precámbrica se centran primero en aquellas formaciones geológicas donde la preservación de los fósiles perimte una mejor identificación y devela mayor información respecto a su paleobiología (Sec. 1.1). No obstante, se recalca la necesidad de estudiar y conocer cómo se preservan, sobreviven y se identifican estructuras orgánicas en formaciones tafonómicamente menos privilegiadas, con el propósito no solo de ampliar nuestra visión acerca de la vida precámbrica, sino de conocer mejor las limitaciones de las técnicas y nuevas tecnologías, los sesgos y refinamientos de las interpretaciones y las posibilidades de preservación de la vida en rocas de variada historia geológica (Pflug y Reitz, 1987).

Por su parte, los experimentos de inducción térmica realizados por Schiffbauer *et al*. (2012) en microfósiles mesoproterozoicos del Grupo Ruyang muestran que incluso en metamorfismos de facies de anfibolita ($\sim$500°C) es posible que sobrevivan las características diagnósticas de los morfotipos más abundantes. Esto sugiere que, a pesar del grado de metamorfismo presentado en la Fm. Paso Severino (menor al estudiado en Schiffbauer *et al*., 2012), las estructuras orgánicas reportadas tienen validez taxonómica, en la medida que se tomen las precauciones correspondientes respecto a su biogenicidad (Sec. 6.2).

Uno de los yacimientos más relevantes y más comparables con la Fm. Paso

Severino corresponde a los metasedimentos del Arqueano Tardío ($\sim$ 2520 Ma) de Harris Greenstone Domain (Australia, Zang, 2007, Sec. 1.4.1). Los microfósiles reportados fueron sometidos a un metamorfismo de facies de anfibolita ($>$500°C) por lo que el grado de carbonización de la materia orgánica es superior al de la Fm. Paso Severino.

6.2. Biogenicidad y paleobiología

En esta sección, se analizarán los argumentos que respaldan la biogenicidad de los morfotipos reportados, así como los aspectos que indican una interpretación no-biológica (pseudofósiles). Se discutirán las implicancias paleobiológicas de ambos escenarios y se propondrán alternativas a las interpretaciones dadas.

La Tabla 10 muestra un resumen de los taxa reportados en este trabajo así como también las estructuras reportadas como pseudomicrofósiles y dubiomicrofósiles en función de la discusión de su biogenicidad (Sec. 1.2).

6.2.1. Esfermorfos

De acuerdo con la Fig. 15 la población de morfotipos esferomorfos posee un rango altamente variable de acuerdo con los estándares reportados en Mendelson y Schopf (1992) para poblaciones de microfósiles esferoides. Tomando el criterio de Mendelson y Schopf (1992) de 60 μm de diámetro máximo, se tienen dos grandes grupos poblacionales: (1) microesferomorfos ($<$60 μm, $N = 28$) y (2) mesoesferomorfos (60-100 μm, $N = 6$). Ningún macroesferomorfo ($>$100 μm) fue reportado. De acuerdo con Mendelson y Schopf (1992), los microesferomor-

fos son considerados como esferoides de probable origen procariota, mientras que los mesoesferomorfos son considerados como estructuras de probable origen eucariota, sobre la base de que muy pocos taxa procariota superan el límite máximo de 60 μm de diámetro. No obstante, el diámetro por sí solo no puede ser considerado un carácter diagnóstico de los eucariotas, en especial considerando el estado de degradación y metamorfismo de las estructuras reportadas (Sec. 6.1). En Knoll *et al*. (1978) y Knoll (1983) se proponen otras estructuras internas diagnósticas para la asignación eucariota como inclusiones de materia orgánica ('spots') dentro del esferoide o estructuras complejas en la pared orgánica como procesos celulares u ornamentaciones. Para los ejemplares reportados no se observan ninguna de éstas características.

Puesto que todas las estructuras mesoesferomorfas se reportan en metapelitas (Fig. 18a), una alternativa que explique su ocurrencia podría relacionarse a los procesos de compactación durante el metamorfismo, el cual tiende a incrementar del radio de los esferoides (Mendelson y Schopf, 1992). Las evidencias de compactación en estructuras esferomorfas se manifiestan en forma de fisuras radiales en las paredes orgánicas (Mendelson y Schopf, 1992). Sin embargo, ninguna de estas estructuras fisurales fueron observadas. Aún así, considerando el estado carbonización de las estructuras, si se aplican las ecuaciones de corrección por compactación propuestas por Mendelson y Schopf (1992) sobre esta población, se encontraría que todas las estructuras caen dentro del límite de 60 μm, lo cual podrían interpretarse como microesferomorfos compactados de posible origen procariota.

Si todos los mesoesferomorfos fueron reportados en muestras metapelíticas, y las muestras carbonáticas solamente contienen microesferomorfos, se puede plantear la hipótesis de una selectividad preferencial y una posible relación entre el tamaño del esferoide y la litología asociada. Es posible que durante los procesos tafonómicos de metamorfismo en las metapelitas, las poblaciones de microesferomorfos no sobreviviesen a las condiciones de temperatura y presión, y se degradasen más fácilmente, sobreviviendo únicamente los ejemplares mesoesferomorfos. Por otro lado, el hecho de que no se reporten mesoesferomorfos en muestras carbonáticas podría indicar un atributo paleoecológico/paleoambiental y no a una selectividad preferencial (Sec. 6.3). Este patrón ya fue reportado anteriormente por Mendelson y Schopf (1992) e incluso estudiado experimentalmente por Westall (1995). Se impone, por tanto, la necesidad de nuevos estudios que busquen posibles relaciones tafonómicas entre estas dos subpoblaciones de esferoides.

Uno de los aspectos más destacables de esta población de esferoides es la amplia variación de tamaños reportados (Fig. 15). Si bien se trata de una distribución estándar unimodal (Sec. 5.4.2), homogénea en morfotipos, este patrón no es consistente con el hecho de que, en poblaciones modernas de bacterias, las distribuciones de tamaño tienden a ser más restringidas y cercanas a la media poblacional (Mendelson y Schopf, 1992). En consecuencia, el morfoespacio de estructuras orgánicas biológicas putativas resulta demasiado amplio y posiblemente se solape con el morfoespacio de estructuras abiogénicas (Brasier y Wacey, 2012). Esto último plantea dos posibles interpretaciones: (1) se trata de un conjunto de acritarcas esferomorfos de difusa afinidad biológica con posibles estructuras

pseudofósiles, o (2) existen dos o más subpoblaciones microfósiles enmascaradas que por similitud en las características morfológicas de la pared externa y el grado de preservación no es posible discernir taxonómicamente entre ellas. Este dilema es común en muchas poblaciones de microesferoides precámbricos de bacterias y se asocia a un hecho evolutivo denominado por Schopf (1999) como 'Síndrome de Volkswagen', en donde la riqueza interespecífica asociada a la variabilidad bioquímica y metabólica se ve enmascarada por una fachada morfológica común.

El grado de preservación detallado en la Sec. 6.1 no permite hacer más aseveraciones respecto a la estructura fina de la pared orgánica. Las observaciones por MEB (Fig. 21) de la pared orgánica muestra una disposición de la materia orgánica granulada homogénea producto de la degradación diagenética y el metamorfismo, impidiendo mayores intentos de clasificación taxonómica.

Por el rango de tamaños y la aparente carencia de más características diagnósticas cuantificables, las coincidencias taxonómicas más acertadas que se pueden realizar apuntan hacia el grupo de acritarcas esferomorfas *Leiosphaeridia* Eisenack (1958), género reportado en múltiples yacimientos proterozoicos (Sec. 1.4, Mendelson y Schopf, 1992). No es posible ir más allá dentro del género debido a la falta de más información y mejores ejemplares preservados. La resolución de la estructura de la pared del espécimen de la Fig. 21 permite sugerir una asociación con la especie neoproterozoica *Leiosphaeridia tenuissima* Eisenack (1958), sobre la base de su tamaño y la presencia de pliegues en la pared, producto de la deformación y la compactación diagenética (Butterfield *et al*., 1994).

Sin embargo, de acuerdo con las consideraciones intrapoblacionales mencionadas anteriormente, no debe descartarse la posibilidad de que hayan coexistido varias poblaciones de especies de *Leiosphaeridia* spp.

En Willman (2009) y Willman y Cohen (2011) se realizaron varios estudios de la ultraestructura de la pared a través microscopía electrónica de transmisión en especímenes de *Leiosphaeridia* ediacáricos. Sobre la base de estos análisis, se observan paredes multilaminadas y pliegues consistentes con estructuras de enquiste eucarióticas (i.e.: aplanosporas), posiblemente de origen algal, aunque no descartan un origen metazoario (Willman, 2009; Willman y Cohen, 2011). Por otra parte, las diferencias encontradas en la pared de diversos especímenes de *Leiosphaeridia* podría indicar diferentes estadíos de desarrollo, más que diferencias de preservación.

Otros estudios morfológicos han vinculado especímenes de *Leiosphaeridia* con el grupo plantónico de algas verdes Prasinophyta (i.e.: *Pachysphaera pelagica*, Jux (1968); Talyzina y Moczydowska (2000)). Por su parte, Javaux *et al*. (2003) atribuye un carácter eucariota a varios ejemplares mesoproterozoicos (ca. 1500-1400 Ma.) de *Leiosphaeridia* del Grupo Roper (Australia) y del Grupo Ruyang (China), sobre la base de una complejidad estructural en la pared no reportada para procariotas (i.e.: multilaminar plegada sin ornametaciones, Javaux *et al*. (2001, 2003, 2004)).

Dadas estas consideraciones, la interpretación más probable para esta población de esferomorfos es la de 'posiblemente eucariota' (*Eucariota? incertae sedis*).

6.2.2. Esferoides coloniales

Las cuatro estructuras reportadas como esferoides agrupados (Sec. 5.4.3) se pueden dividir en dos grupos: (1) la estructura 110528/1-CSP y (2) esferoides agrupados en diferente número. Puesto que se reportan muy pocas estructuras de interés y con un grado de preservación bajo o muy bajo, las interpretaciones que resultan de este análisis deben ser tomadas con extrema precaución.

La estructura 110528/1-CSP (Fig. 23) tiene una apariencia morfológica que podría llevar hacia una interpretación biogénica, concretamente la de una colonia de esferoides, posiblemente cianobacteriana, rodeada por una envoltura originalmente mucilaginosa. Los esferoides internos de la estructura poseen diámetros consistentes con las poblaciones de esferomorfos reportadas, con algunas formas elipsoidales no reportadas en las poblaciones de esferoides solitarios. Parece poco plausible asumir un aglutinamiento de materia orgánica aleatoria que derivase en una estructura semejante, por lo que sus atributos morfológicos son de apariencia biogénica. Como no existen más evidencias poblaciones de este morfotipo particular que permitan una cuantificación morfológica pormenorizada, se debe interpretar esta estructura como 'probablemente dubiofósil'. Estructuras similares fueron reportadas anteriormente para la Fm. Gunflint (Barghoorn y Tyler, 1963; Licari y Cloud, 1968; Kaźmierczak, 1976, 1979), catalogadas como microfósiles coloniales plantónicos fotosintéticos anaerobios o estructuras de enquiste de cianobacterias, o incluso propuestas eucarióticas como algas clorofíceas del género *Volvox*. Dada la poca evidencia cuantificable y la falta de más ejemplares similares, la estructura en cuestión se cataloga como 'dubiofósil'.

Las estructuras TPA 207N-MA1440 (Fig. 23*a-d*), y TPA 206N-MA1463 (Fig. 24) poseen una característica en común: están formados por microesferoides agrupados, aunque en cantidades diferentes y con grados de preservación evidentemente distintos. De acuerdo con los criterios establecidos por Mendelson y Schopf (1992), debido a las dimensiones de estas agrupaciones (Tab. 6), se propone la asginación de microfósil probablemente procariota fotosintético plantónico, afín a cianobacterias del orden Chroococcales. Awramik y Barghoorn (1977) documentaron esforides agrupados de tamaños similares para la Fm. Gunflint bajo la denominación *Corymbococcus hodgkisii* con una diagnosis similar a las morfologías que exhiben estas estructuras: agregado de estructuras esferoidales de entre 5-18 μm de diámetro, con una textura superficial de la pared irregular y granular. Posteriormente, la revisión bibliográfica de Mendelson y Schopf (1992) interpretan los ejemplares clasificados como *C. hodgkisii* como miembros de la especie *Glenobotrydion aenigmatis*, reportados en la microbiota neoproterozoica de Bitter Springs (Australia, Schopf, 1968). Los esferoides que forman las estructuras TPA 207N-MA1440 y TPA 207N-MA1463 encajan dentro de estas descripciones de microfósiles de cianobacterias del orden Chrooccocales (Tab. 6).

6.2.3. Poligonomorfos

Al momento en que se produjo este trabajo no existen estudios sistemáticos de poblaciones de acritarcas poligonomorfas para formaciones geológicas del Paleoproterozoico y en general no existen muchos reportes en la bibliografía (Schopf, 1992). Es importante recalcar que existe una gradación morfológica entre acritarcas poligonomorfas y acantomorfas que torna cualquier esfuerzo de clasificación una tarea dificultosa al punto de que cualquier decisión taxonómica es esencialmente arbitraria (Downie *et al*., 1963; Sarjeant y Stancliffe, 1994).

Las estructuras reportadas en este trabajo son exclusivamente de pared orgánica, descartando cualquier otra estructura que se encuentre asociada a minerales que podrían haber sustituido o encrustado en la pared durante la diagénesis. Esta observación es pertinente debido a que en el pasado muchas estructuras han sido erróneamente identificadas como biogénicas (Schopf, 1992). Si bien se han reportado microfósiles permineralizados y asociados a minerales, particularmente con pirita, en formaciones del Mesoproterozoico Inferior (Oehler, 1977; Oehler y Logan, 1977), el Proterozoico Superior (Love y Zimmerman, 1961) e incluso en la Fm. Gunflint (Tyler y Barghoorn, 1963) de las cuales es posible extraer información paleontológica valiosa, cualquier intento por interpretar estructuras permineralizadas o mineral-asociadas en muestras de la Fm. Paso Severino solamente incrementaría las incertidumbres asociadas a la biogenicidad. A modo de ejemplo, la Fig. 12 muestra un cristal sobre el que se aglutinó materia orgánica. Al comparar esta estructura con los morfotipos poligonomorfos reportados y mediante la prueba de luz polarizada es evidente por la forma en que refleja la

luz por microscopía de epiiluminación que se tratan de estructuras de orígenes diferentes y por tanto se descarta esta alternativa abiogénica para la ocurrencia de estos morfotipos.

Los registros sistemáticos de acritarcas poligonomorfos más antiguos datan del Neoproterozoico (Timofeev y German, 1976), lo cual hace este reporte una aparición novedosa, posiblemente debido a una falta de esfuerzos de búsqueda de palinomorfos en formaciones paleoproterozoicas. En este trabajo se reconocen dos tipos de estructuras: poligonomorfos del complejo *Veryhachium* y poligonomorfos emparentados con la acritarca neoproterozoico *Octoedryxium*.

En Timofeev y German (1976) se describe el género *Octoedryxium* Rudavskaya (1973) como un microfósil de pared orgánica de aspecto poliédrico, generalmente octaédrico. La Fig. 25 muestra estructuras de pared orgánica que encajan con esta descripción, a pesar del grado de degradación producto de los procesos tafonómicos. Dada la alta similitud morfológica entre las estructuras reportadas aquí y los microfósiles asignados a *Octoedryxium*, es probable que el origen de éstas estructuras sea biogénico y esté asociado a este género de acritarcas. Los reportes más antigos de *Octoedryxium* pertecen a la Fm. Lakhanda (ca. 950 Ma) en India (Timofeev y German, 1976).

En la Sec. 5.4.4 se clasificó a esta población en varias subpolaciones de acuerdo con su morfología poliédrica (i.e.: estrella, rómbica, piramidal, triangular). Estas variaciones morfológicas admiten dos interpretacioness: (1) se trata de varias subpolaciones de acritarcas poligonomorfos, (2) se trata de una única población de acritarcas poligonomorfos que sufrieron procesos degradación y compacta-

ción asociados con el metamorfismo, resultando en la observación de varias estructuras poliédricas. Con base en esta última postura, y considerando que la distribución de tamaños es unimodal (Sec. 5.4.4) la explicación más parsimoniosa implica considerar una única asignación taxonómica la cual exhibe subvariantes morfológicas asociadas a la historia diagenética y metamórfica de las litologías hospedadoras. Esta última observación resulta de extrema relevancia puesto que el reporte de variabilidad tafonómica dentro de un mismo taxa puede ayudar a la interpretación de futuros muestreos. Por su parte, el análisis de muestreo por litologías para este grupo no sugiere que exista una selección preferencial de preservación (Fig. 26a).

En cuanto a la clasificación taxonómica, Timofeev y German (1976) establecen dos especies con base únicamente en su morfología, concretamente, en la simetría de longitud de las aristas observables: *O. truncatum* con asimetría de aristas (i.e.: diferente longitud, irregular), y *O. simmetricum* con simetría de aristas (i.e.: igual longitud). Posteriormente, ambas especies fueron sinonimizadas por Vidal (1976) bajo la especie *Octoedryxium truncatum*. Los ejemplares de la Fig. 25*b,d,h* parecerían exhibir una morfología consistente con la descripción de *O. truncatum*.

Dadas estas consideraciones, es posible tomar dos posturas: (1) los microfósiles reportados pertenecen al género *Octoedryxium* del Neoproterozoico, o (2) debido al enorme hiato de reportes en registro fósil ($\sim$1200 Ma), los microfósiles reportados en este trabajo pertecen a una nueva especie de acritarcas poligonomorfos emparentados morfológicamente con el género neoproterozoico *Octoedryxium*.

Abordar esta segunda posibilidad implica definir una nueva especie dentro del grupo con su correspondiente sistemática paleontológica.

La hipótesis de hipobraditelia propuesta por Schopf (1999) plantea que las cianobacterias y otros microorganismos precámbricos poseen una tasa de evolución extremadamente lenta al punto de que varios taxa modernos se han asociado con microfósiles proterozoicos e incluso arqueanos. Bajo esta mirada, los microfósiles poligonomorfos reportados podrían ingresar dentro del género *Octoedryxium* argumentando una evolución hipobraditélica similar a la exhibida por las cianobacterias.

Desde un punto de vista paleobiológico, *Octoedryxium* se interpreta como un organismo unicelular plantónico probablemente fotosintético, aunque no se detalla su afinidad a nivel de dominio (Timofeev y German, 1976; Schopf, 1992). Desde un punto de vista morfológico, estas estructuras son similares a las algas verdes plantónicas del género *Tetraedron* (Fig. 42) - particularmente la especie *Tetraedron bifurcatum* - por lo que no debería descartarse una afinidad eucariótica dentro de Chlorophyta.

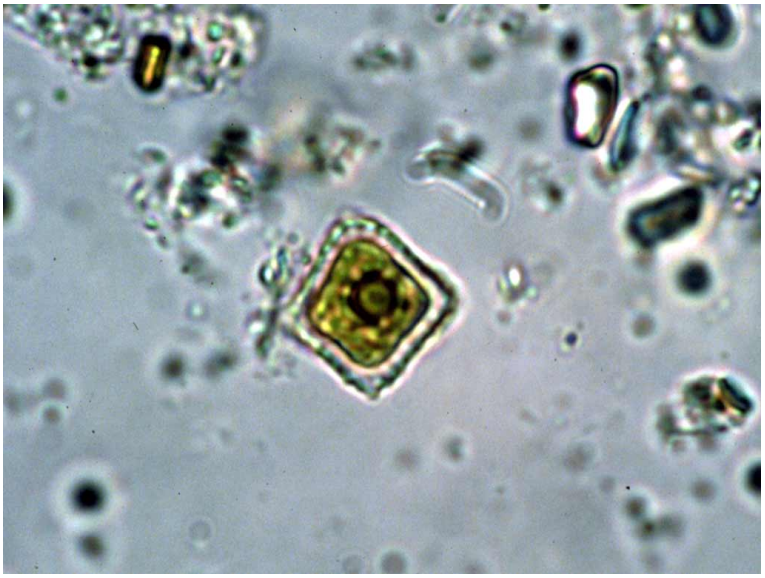


Figura 42: *Tetraedron* sp.
Espécimen del alga verde (*Chlorophyta*) del género *Tetraedron*. Compare esta imagen con los ejemplares de la Sec. 5.4.4. Imagen de dominio público (Wikipedia).

6.2.4. Poligonomorfos del género *Veryhachium*

En Hofmann (1971) se describe un morfotipo basado en un único ejemplar (Fig. 43) clasificado como poligonomorfo del género *Veryhachium* (Deunff, 1954) para la Formación Gunflint (ver Sec. 1.4.8).

En la revisión realizada por Sarjeant y Stancliffe (1994) se propone la siguiente diagnosis para el género *Veryhachium*: morfotipos vesiculares, triangulares a cuadrados, con lados de cóncavos a convexos, con espinas que surgen en varios ángulos, de cuneiformes a acuminados en forma y uniformes en tamaño, distalmente cerrados y usualmente puntiagudos, con espinas comunicando al cuerpo central libremente con el interior. La pared celular de las espinas y el cuerpo central puede variar en ornamentación. Las características diagnósticas para los diferentes miembros de éste complejo no son cuantificables en las estructuras de éste trabajo debido al grado de deterioro de los especímenes, y al bajo número de muestreo. De las cuatro estructuras de la Fig. 32 clasificadas dentro de éste complejo, la estructura Fig. 32*a* presenta una alta similitud tanto en morfología general como en tamaño con el ejemplar reportado por Hofmann (1971) con la diferencia de que la estructura de éste trabajo presenta un grado de carbonización mayor a la de la Fm. Gunflint, así como deformaciones propias de la historia tafonómica de la litología. Por este motivo, la estructura en cuestión se propone como *Veryhachium?*.

Las otras tres estructuras reportadas (Fig. 32*b-d*) presentan extensiones filamentosas relativamente grandes en comparación con el tamaño del cuerpo central, y exhiben cuerpos centrales presumiblemente cuadrados consistentes con la des-

cripción del complejo *Veryhachium*. Por otro lado, algunas de éstas extensiones son abiertas (Fig. 32*c-d*) y las variaciones de grosor son irregulares. Dadas las consideraciones descritas, el bajo grado de preservación y la falta de propuestas taxonómicas dentro de la literatura para éstas estructuras en particular, se propone la categoría de 'dubiofósil', con morfologías símiles a *Veryhachium* pero que no cumplen con algunos de los caracteres diagnósticos del grupo. Es posible que éstas estructuras merezcan mayor atención en futuras investigaciones una vez que se logren encontrar sistemáticamente en mayor cantidad y mejor preservadas, de manera tal de poder asignar o refutar un estatus biogénico putativo.

Respecto a la paleobiología de éstos microfósiles, Mendelson y Schopf (1992) interpreta a *Veryhachium* como un organismo plantónico procariota, de dudosa afinidad taxonómica. Se considera una paleobiología similar para la estructura de la Fig. 32*a*.

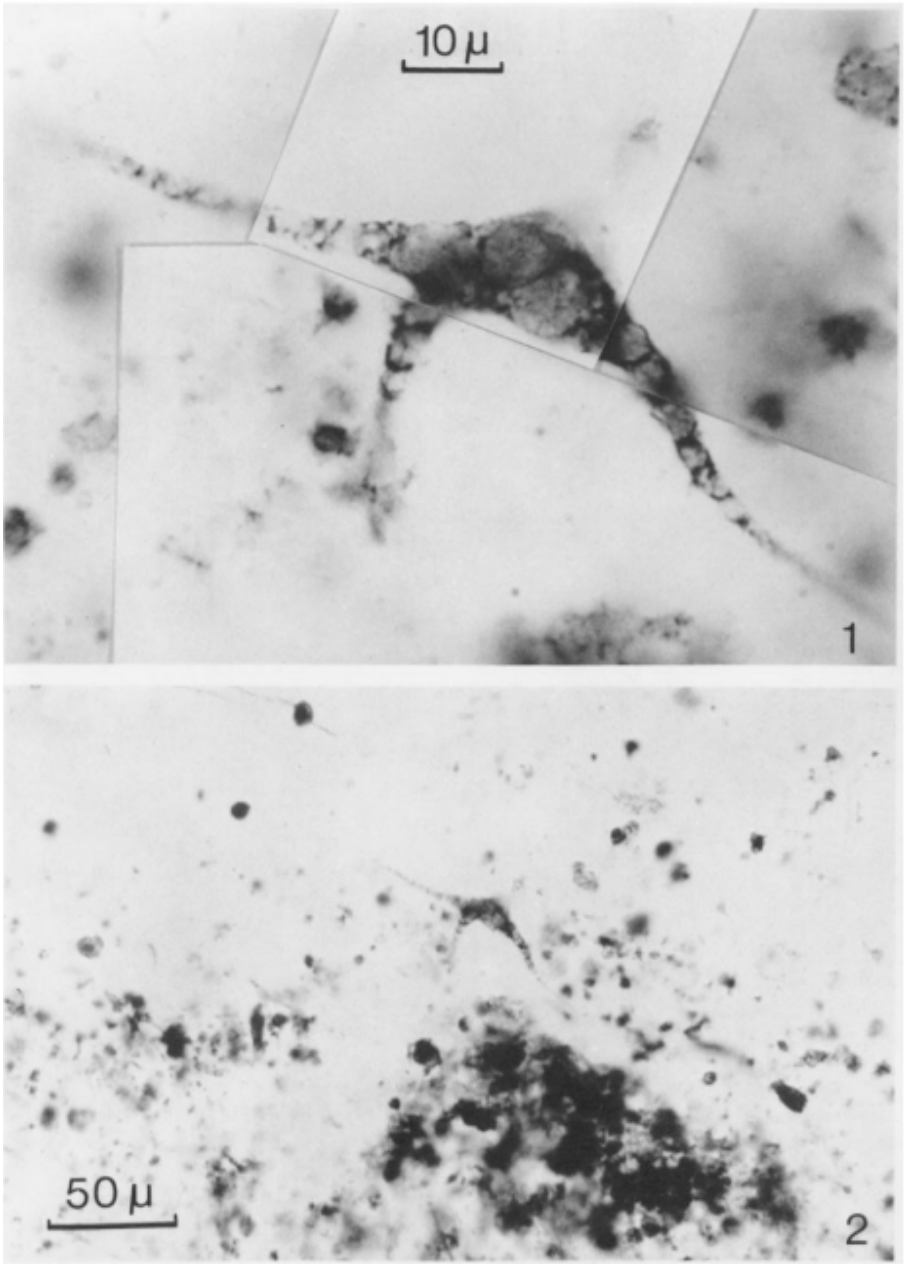


Figura 43: Especimen de *Veryhachium?* reportado para la Fm. Gunflint Compare esta estructura con la Fig. 32. Imagen extraída de Hofmann (1971).

6.2.5. Acantomorfos del complejo *Micrhystridium*

De los tres tipos de estructuras acantomórficas reportadas en la Sec. 5.4.5, se desarrollarán en esta subsección las estructuras tipo-*Micrhystridium*, cuyos morfotipos han sido catalogados dentro del grupo Acanthomorphitae (Downie *et al*., 1963). Las estructuras tipo-*Eoastrion* y tipo-*Kakabekia* si bien se consideran acritarcas acantomórficos *sensu lato*, no se los ha incluido dentro de la sistemática paleontológica de este grupo, por lo que se los considera '*microfosil problematica incertae sedis*' (Cloud, 1965; Mendelson y Schopf, 1992) y se desarrollarán en subsecciones siguientes.

La diagnosis propuesta por Sarjeant y Stancliffe (1994) para el grupo de acrtiarcas del complejo *Micrhystridium* (Deflandre, 1937) consiste en: acritarcas con de forma esférica, ovalada o subpoligonal, cuya morfología vista a través de microscopía óptica se ve modificada por la presencia de espinas, de morfología variada (simple, bifurcada, ramificada, entre otras). Las estructuras reportadas en la Sec. 5.4.5 (Fig. 30) encajan dentro de esta descripción, a pesar del grado de deterioro producto de los efectos de carbonización metamórifca. En la revisión de Sarjeant y Stancliffe (1994) se desarrollan y proponen varias enmiendas y sinonimias taxonómicas para diferentes géneros de acritarcas del complejo *Michrystridium*, entre los que se encuentran los géneros *Asteridium* (Moczydłwska, 1991), *Polygonium* (Palacios *et al*., 2018) y *Eomicrhystridium*, siendo esta última reportada para la Fm. Gunflint (Pflug y Reitz, 1992). Ambos géneros presentan diagnosis que encajan con las descripciones de los palinomorfos reportados en este trabajo. Sin embargo, en vista de la baja preservación de los especímenes

reportados, no es posible utilizar los criterios diagnósticos propuestos para definir taxonómicamente éstas estructuras.

Por otra parte, la cantidad de estructuras reportadas permitió hacer un análisis de tamaños (Fig. 29b) sobre el cual se determinó que la distribución de tamaños es unimodal, aunque con una variación de tamaños considerable. A partir de estos resultados se pueden plantear dos posturas: (1) las estructuras encontradas se corresponden a un único grupo de acritarcas acantomórficos altamente variables en tamaño, posiblemente producto de efectos tafonómicos (diagenético/metamórficos) y/o a variaciones fenotípico-ontogénicas propias de la biología de éstos organismos, o (2) las estructuras encontradas se corresponden a dos o más grupos de acritarcas con variaciones de tamaño más acotadas que por el grado de deterioro de los mismos no es posible diferenciarlos y la falta de más especímenes preservados no es posible diferenciar dos o más modas en el histograma de distribución de tamaños que permita discernir la presencia de subpoblaciones de estructuras ('Síndrome de Volkswagen').

La presencia de procesos celulares ('espinas') en esta población de estructuras tiene implicancias a nivel paleobiológico. En un primer acercamiento, Mendelson y Schopf (1992) proponen una asignación eucariota plantónica para los acritarcas acantomorfos interpretados como estructuras de resistencia o enquiste, y sobre la base de un complejidad morfológica solo alcanzable a través de una maquinaria citoesquelética consistentes con la biología eucariota. No obstante, numerosos estudios de relojes moleculares (Douzery *et al*., 2004; Eme *et al*., 2014; Betts *et al*., 2018; Porter, 2020) establecen el origen del clado de los

eucariotas hace aproximadamente ∼1.8 Ga, por lo que una interpretación eucariótica resulta incongruente. Por otra parte, existen contraejemplos reales de arqueobacterias (Asgararchaeota) que exhiben procesos celulares comparables (Koonin, 2015; Zaremba-Niedzwiedzka *et al*., 2017), y estudios genéticos de bacterias con genes análogos en función a los que conforman el citoesqueleto en eucariotas (Löwe *et al*., 2004; Jékely, 2008; Busiek y Margolin, 2015). Por estos motivos, y en ausencia de otras evidencias morfológicas y/o biogeoquímicas, se debe considerar a las estructuras reportadas como *Eucariota? incertae sedis*.

6.2.6. Estructuras tipo *Eoastrion*

Existen varias interpretaciones posibles para las estructuras tipo-*Eoastrion* (Fig. 33). Los ejemplares exhiben una organización tri-radiada similar a varios microfósiles reportados para la Fm. Gunflint (Barghoorn y Tyler, 1965; Awramik y Barghoorn, 1977), las dolomías de Duck Creek (Knoll y Barghoorn, 1976; Knoll *et al*., 1988) y los metasedimentos de Turee Creek (Barlow y Van Kranendonk, 2018), aunque con evidentes diferencias morfológicas. Como se mencionó anteriormente en la Sec. 5.4.5, la diferencia de tamaños de las estructuras reportadas con el microfósil *Eoastiron* no hacen posible una interpretación inmediata y requiere mayor análisis.

En Barghoorn y Tyler (1965) se describe al género *Eoastrion* como filamentos septados de número variable, radiados irregularmente de un cuerpo central, con filamentos simples o ramificados y aproximadamente de igual longitud.

Puesto que ninguna de las estructuras se las encontró asociadas a inclusiones

minerales de pirita o rutilo (tanto por preparados palinológicos como en láminas delgadas), se descarta que se hayan formado producto de la algutinación mineral. Por otro lado, el grado de preservación de estas estructuras no es suficientemente aceptable como para realizar cuantificaciones morfológicas, particularmente sobre la longitud de los brazos debido a su grado de deterioro y sobre el grosor de los mismos debido a conspicuas irregularidades. Sin embargo, se considera que las morfologías multiradiadas en general, y la triradiada en particular (Fig. 33*a-f*), es un atributo diagnóstico relevante que no debe ser pasado por alto en la interpretación.

Otras dos estructuras triradiadas de interés para éste análisis son: *Galaxiopsis melanocentra* (Awramik y Barghoorn, 1977; Knoll *et al*., 1988) y *Exochobrachium triangulum* (Awramik y Barghoorn, 1977). La diagnosis para *G. melanocentra* consiste en una estructura irregular de 20-30 μm de diámetro con 2-3 brazos radiados (pseudopodia) con apariencia de 'galaxia', de superficie reticulada, con un grosor de brazo superior a las 5 μm, con un cuerpo central denso de 15 μm o menos en diámetro (Awramik y Barghoorn, 1977). Mientras que la diagnosis para *E. triangulum* consiste en una estructura de 20 μm de diámetro con tres brazos radiados de un cuerpo central, con terminaciones en esferas pequeñas de 1.5-3.0 μm de diámetro, exhibiendo una ornamentación toscamente reticulada (Awramik y Barghoorn, 1977).

Si bien existen discrepancias relativas con respecto a los tamaños de los microfósiles reportados para yacimientos con biotas tipo Gunflint y las estructuras reportadas para la Fm. Paso Severino, las asociaciones morfológicas con los taxa

anteriormente descritos resultan ineludibles. Las estructuras multiradiadas reportadas en Turee Creek por Barlow y Van Kranendonk (2018) también exhiben un tamaño superior a las estructuras tipo *Eoastrion* de las biotas Gunflint, observación sobre la cual proponen la existencia de morfotipos emperantados dentro de un grupo de estructuras 'eoástridas' más diverso.

Tanto *Eoastrion* sp. como *E. triangulum* y *G. melanocentra* fueron catalogados por Mendelson y Schopf (1992) como 'Procariota? *incertae sedis*', mientras que otros autores los han emparentado con organismos (posiblemente coloniales) del género bacteriano *Metallogenium* (Cloud, 1965; Margulis *et al*., 1983; Klaveness, 1999). Partiendo de una hipótesis de hábito colonial para estas estructuras, podría esperarse un arreglo triradiado de mayor tamaño, involucrando un mayor número de individuos.

Sin embargo, los análisis nanométricos realizados por Lekele Baghekema *et al*. (2017) para ejemplares de la Fm. Francevillan (Sec. 1.4.5) no arrojaron resultados conclusivos respecto a la naturaleza biogénica de estas estructuras por lo que cualquier interpretación paleontológica más profunda deberá aguardar por futuras investigaciones.

Por el momento y tomando en cuenta las apreciaciones morfológicas anteriores se opta por una asignación laxa de *Eoastrion sensu lato*, asignándole a este último un estatus de 'dubiomicrofósil'. Es importante tener en cuenta que esta asignación está realizada sobre la base de pocos ejemplares, por lo que constituye una interpretación provisoria hasta que se encuentren nuevos ejemplares y/o evidencias a favor o encontra de la biogenicidad de estas estructuras.

6.2.7. Estructuras tipo *Kakabekia*

Las estructuras acantomorfas de tipo *Kakabekia* son similares en morfología general con el microfósil *Kakabekia umbellata* reportado inicialmente en la Fm. Gunflint por Barghoorn y Tyler (1965), y con el organismo moderno *Kakabekia barghoorniana* reportado por Siegel *et al*. (1967). Ambos microorganismos presentan dificultades para asignarlos a un grupo taxonómico concreto ('*microfosil problematica*'), incluso a nivel de dominio, ya sea porque las evidencias paleontológicas no muestran caracteres diagnósticos claros (Cloud, 1965) o porque su cultivo en el laboratorio es muy dificultoso (Siegel y Guimarro, 1966; Siegel *et al*., 1967; Siegel y Siegel, 1968). Hasta el momento no han habido nuevos estudios posteriores al de Siegel (1999) por dilucidar la taxonomía de estos organismos utilizando nuevas tecnologías (ej.: genómica), por lo que muchos aspectos de la biología de estos organismos son desconocidos.

Asimismo, las estructuras reportadas bajo este morfotipo presentan una variación estructural consistente con los modelos ontogenéticos de desarrollo de los microorganismos modernos (Siegel, 1999), con morfotipos desarrollados que exhiben las tres partes principales (i.e.: bulbo, estípite y corona, Fig. 34*b*) y ejemplares que exhiben alguna de éstas tres partes más desarrolladas que las demás (Fig. 34*a*). Sin embargo, el grado de preservación no permite realizar cuantificaciones más minuciosas para determinar las proporciones de cada uno de los estadios ontogenéticos.

El hecho de que este morfotipo esté reportado en ambas litologías (carbonáticas y metapelíticas) y a lo largo de dos de las tres localidades muestreadas

(25MA, CSP, y MA) sugiere una presencia ubicua en la formación. No obstante, la variación de tamaños reportados para este morfotipo excede las descritas por Barghoorn y Tyler (1965) para el género, o con las descripciones de Siegel *et al*. (1967). En este sentido, la hipótesis de un morfoespacio relativamente acotado (Brasier y Wacey, 2012) para guiar la interpretación biogénica de éstos microfósiles parece apuntar hacia una naturaleza dubiofósil o incluso pseudofósil. Del mismo modo, la baja cantidad de estructuras reportadas no permite mejores desripciones. No obstante, las mismas observaciones fueron reportadas para estructuras tipo *Kakabekia* en las muestras de Turee Creek (Barlow y Van Kranendonk, 2018), con ejemplares morfológicamente emparentados que excedían el tamaño diagnóstico del género.

Por su parte, en Mendelson y Schopf (1992) se interpretaron las estructuras tipo *Kakabekia* reportadas por Maithy (1973) para el Neoproterozoico de la India (ca. 1020 Ma) como masas irregulares de materia orgánica producidas durante la maceración, descartando las propuestas de *K. flabelliformis* y *K. rarea* como miembros putativos del género. Puesto que todas las estructuras de este morfotipo reportadas en este trabajo fueron obtenidas mediante maceraciones palinológicas, no debe descartarse la posibilidad de que estas estructuras sean el producto de artefactos similares.

Tomando en cuenta estas consideraciones la conclusión más parsimoniosa sugiere la asignación de 'dubiofósil'. Puesto que los microfósiles de *Kakabekia* no han sido estudiados utilizando nuevas tecnologías, ni han surgido nuevos reportes sobre organismos modernos emparentados, se impone la necesidad de

nuevas investigaciones que permitan clarificar la naturaleza de estas estructuras antes de poder asegurar su biogenicidad.

De confirmarse su naturaleza microfósil en futuros trabajos, y dada la disonante variabilidad de tamaños se podría constatar la presencia de una nueva especie emparentada con las dos anteriormemente mencionadas, lo cual sugeriría, en principio, la necesidad de un nuevo grupo taxonómico - posiblemente Familia *Kakabekidae* - de organismos kakabékidos. Siguiendo este razonamiento, y tomando en cuenta los reportes (Siegel y Guimarro, 1966; Siegel y Siegel, 1971; Siegel, 1999), la presencia de organismos kakabékidos en la Fm. Paso Severino podría tener implicancias paleoambientales, discutidas en la Sec. 6.3.

6.2.8. Pseudofilamentos y cutículas

Con base en la bibliografía disponible (Schopf, 1992) y las cuantificaciones morfométricas reportadas (Sec. 5.4.6-5.4.7) se debe descartar el origen biogénico de estas estructuras.

Pseudofilamentos En primer lugar, el grado de degradación de las estructuras filamentosas no permite generar descripciones más detalladas que el reporte de una apariencia filamentosa de la materia orgánica. Por otra parte, si bien Mendelson y Schopf (1992) reportan una afinidad probablemente cianobacteriana para filamentos de grosor $>$3.5 μm como las reportadas en este trabajo (Tab. 8), no es posible basarse únicamente en este caracter para justificar un origen biológico y otorgar una interpretación taxonómica.

Todas las estructuras filamentosas reportadas pertenecen a una única muestra

de roca (PVA 341) carbonática, y sólo se reportaron bajo la observación por MEB (Sec. 5.4.6, Fig. 38). No se constatan evidencias estructurales de células individuales, septos ni estructuras de diferenciación celular asociadas a los filamentos de cianobacterias (i.e.: acinetes, heterocistos).

Numerosos experimentos que buscan explicar la formación abiótica de pseudofilamentos en diferentes litologías se han planteado con el propósito de guiar la interpretación de restos orgánicos precámbricos (Francis *et al*., 1978; Francis, Barghoorn, y Margulis, 1978; García-Ruiz *et al*., 2003; Rouillard *et al*., 2018). Sin embargo, estos experimentos no resultan esclarecedores en este caso, ya sea porque los trabajos experimentales se realizaron sobre litologías diferentes, porque los resultados obtenidos no coinciden morfológicamente con los filamentos reportados aquí, o porque tampoco logran simular exitosamente la historia tafonómica de las litologías estudiadas. De existir un mecanismo abiogénico de formación para estas estructuras deberá demostrarse en futuros trabajos, tanto paleontológicos (i.e.: ejemplares mejor preservados y/o búsqueda de biomoléculas asociadas) como experimentales (i.e.: experimentos de degradación de filamentos modernos sometidos a procesos degradativos/tafonómicos similares).

En el mejor de los escenarios interpretativos podrían tratarse de fósiles de cubiertas mucilaginosas de cianobacterias filamentosas que rodeaban a los cuerpos filamentosos *per se* y lograron sobrevivir a los procesos degradativos de diagénesis/metamorfismo. Sin embargo, dada la falta de evidencia clara que apunte hacia un origen biológico, es probable que se trate de pseudofilamentos, es decir, artefactos de agregación de materia orgánica con apariencia fósil (pseudofósiles).

Cutículas Sobre esta población de estructuras no es posible más información que la reportada en la Sec. 5.4.7.

Posibles propuestas para la formación de estas estructuras pueden estar ligados al aglutinamiento de la materia orgánica o en el mejor caso a sustancias poliméricas extracelulares. Las estructuras cuticulares observadas por MEB (Fig. 41) muestran un color más claro (menor opacidad), diferente al resto de la materia orgánica aglutinada circundante. Si se tratasen de envolturas mucilaginosas protectoras de células de hábito colonial, sus morfologías deberían revelar alguna evidencia de ello (i.e.: como moldes externos de las colonias).

Estas estructuras podrían ser propicias para buscar biomarcadores, elementos traza asociados a metabolismos biológicos y análisis biomoleculares futuros que confirmen o descarten un origen biológico.

En vista de estas consideraciones, no se debería descartar un origen abiótico para la formación de estas estructuras, ni tampoco asignarles una interpretación paleobiológica.

Tabla 10: Resumen de los resultados con base en su biogenicidad

Categoría	Figuras	Referencias
PSEUDOMICROFÓSILES		
Estructuras filamentosas	Fig. 38	Sec. 5.4.6, 6.2.8
Cutículas	Fig. 40, 41	Sec. 5.4.7, 6.2.8
DUBIOMICROFÓSILES		
Esferoide colonial? (*Volvox?)*	Fig. 22	Sec. 5.4.3, 6.2.2
Eoastrion sensu lato (*Metallogenium?*)	Fig. 33*g-h*	Sec. 5.4.5, 6.2.6
Eoastrion sensu lato	Fig. 33*a-f*, 35a-b	Sec. 5.4.5, 6.2.6
Kakabekia?	Fig. 34, 36*c-d*, 37	Sec. 5.4.5, 6.2.7
Poligonomorfos del Complejo *Veryhachium?*	Fig. 32*b-d*, 36*a-b*	Sec. 5.4.5, 6.2.4
MICROFÓSILES		
Cyanobacteria (Chrooccocales?)		
Glenobotrydion aenigmatis	Fig. 23*a-d*, 24	Sec. 5.4.3, 6.2.2
Procariota? incertae sedis		
Veryhachium?	Fig. 32*a*	Sec. 5.4.5, 6.2.4
Eucariota? incertae sedis		
Leiosphaeridia spp.	Fig. 14	Sec. 5.4.2, 6.2.1
Leiosphaeridia tenuissima	Fig. 21	Sec. 5.4.2, 6.2.1
Octoedryxium truncatum (*Tetraedron?*)	Fig. 25, 28	Sec. 5.4.4, 6.2.3
Acantomorfos del Complejo *Micrhystridium*	Fig. 30, 35, 31	Sec. 5.4.5, 6.2.5

6.3. Paleoecología, paleoambiente y paleogeografía

Con base en los resultados obtenidos (Sec. 5), su consecuente discusión de biogenicidad (Sec. 6.2) y diversas investigaciones en la literatura, se describirán en esta sección algunas de las implicancias paleoecológicas, paleoambientales y paleogeográficas de la asociación micropaleontológica de la Fm. Paso Severino. Se propondrán hipótesis de trabajo para futuras investigaciones y se discutirán las limitaciones de las inferencias realizadas.

Estas inferencias se basan en la interpretación de la evidencia paleontológica y la literatura científica disponible hasta el momento, por lo que cualquier planteo realizado está sujeto a escrutiños futuros, y deberán ser respaldados (o refutados) por investigaciones más específicas, preferentemente con el aporte de nuevas tecnologías y miradas interdisciplinarias.

Con base en la evidencia microfosilífera reportada se puede inferir que la Formación Paso Severino consiste en una asociación paleontológica formada principalmente por microorganismos fotosintéticos plantónicos que habitaron la zona fótica del océano paleoproterozoico hace $\sim$2.15 Ga.

La presencia de microfósiles de pared orgánica esferomorfos de *G. aenigmatis* se interpreta como evidencia directa de microorganismos de hábito solitario o colonial de cianobacteria del orden Chroococcales (Sec. 6.2.1, 6.2.2).

Por otra parte, la ausencia de reportes de microfósiles putativos de organismos filamentosos, es consistente con un ambiente marino profundo, alejados de los ambientes transicionales y marino someros donde proliferan las cianboacterias filamentosas (bentónicas). Esta observación se asocia con el hecho de que los

filamentos requieren ecosistemas más someros para desarrollarse, y poder formar, eventualmente, estructuras estromatolíticas.

Tomando en cuenta que el depósito de la Fm. Paso Severino es posterior al Gran Evento de Oxidación, se postula que los niveles de oxígeno debieron ser suficientes, al menos en la zona fótica, para sustentar diversas especies de organismos, como los reportados en este trabajo. Asimismo, los niveles de luz solar debieron haber permitido la proliferación de microorganismos fotosintéticos, al menos a nivel de superficie oceánica.

Adicionalmente, el reporte de microfósiles acantomórficos del complejo *Micrhystridium* sugiere la presencia de microorganismos no fotosintéticos, posiblemente bacterias, arqueas o incluso eucariotas. Sin embargo, puesto que las evidencias reportadas aquí son principalmente morfológicas, no se puede inferir más información acerca de los metabolismos dominantes, las interrelaciones entre los mismos y sus dependencias con los ciclos biogeoquímicos. Es probable que hayan existido microorganismos con metabolismos no fotosintéticos, adaptados a condiciones oxígeno deficientes.

En vista de una estrecha interreleación con organismos modernos de *Metallogenium* es posible que éstas bacterias hayan jugado un rol controlador en los ciclos biogeoquímicos de los metales disueltos en los océanos paleoproterozoicos (Klaveness, 1999), asociado a los aportes de nutrientes de las dorsales mesooceánicas paleoproterozoicas.

De confirmarse la presencia de microfósiles asociados a *Kakabekia* (Sec. 6.2.7) tendría implicancias paleogeográficas y paleoambientales. De acuerdo con Siegel

(1999), los ejemplares de *K. barghoorniana* fueron encontrados en regiones del planeta caracterizadas por cuerpos de agua alcalinos, con latitudes polares/sub-polares ($\gtrsim$45°N) y ambientes enriquecidos con nitrógeno. Estas características supondrían un paleoambiente polar y alcalino para la Fm. Paso Severino.

En este sentido, los estudios paleomagnéticos reportados por Rapalini *et al*. (2015) muestran que el Cratón Río de la Plata habría estado ubicado en una posición polar/sub-polar hace unos ∼2.05 Ga, para luego transicionar hacia paleolatitudes más ecuatoriales. Partiendo de esta información, es razonable suponer que para la edad de depósito propuesta para la Fm. Paso Severino (∼2.15 Ga, Sec. 1.5), el Cratón Río de la Plata se habría ubicado en paleolatitudes similares (i.e.: $\gtrsim 40°$S). El trabajo de Rapalini *et al*. (2015) está asociado a la reconstrucción y formación del supercontinente meridional polar Atlantica (2.1-2.05 Ga), un evento tectónico relativamente contemporáneo a la Anomalía Isotópica de Lomagundi (2.22-2.06 Ga, Melezhik *et al*., 2007). Sin embargo, existen diferencias temporales de ∼100 Ma entre la edad propuesta para la Fm. Paso Severino (∼2.15 Ga, Santos *et al*., 2003; Maheshwari *et al*., 2010) y las reconstrucciones paleomagnéticas para el cratón del Río de la Plata a partir de los granitos de Isla Mala (∼2.075-2.08 Ga, Hartmann *et al*., 2000; Rapalini *et al*., 2015) que podrían implicar una configuración cratónica diferente. No obstante, se considera que las mismas no deberían ser ampliamente disímiles.

A su vez, la constatación de microfósiles putativos asociados a grupos de cianobacterias, las cuales se ha demostrado que son capaces de sobrevivir y proliferar en temperaturas polares (Vincent, 2007), sería consistente con esta línea inde-

pendiente de evidencia, lo cual sustenta la interpretación paleoambiental planteada.

Por otra parte, los modelos de paleotemperatura basados en isótopos estables de oxígeno y silicio en cherts precámbricos establecen una paleotemperatura oceánica mínima de $\sim$37°C para la Fm. Gunflint (Marin-Carbonne *et al*., 2014), e incluso superior para edades $>$2.0 Ga. Por tanto, es posible que se trate de un paleoambiente de aguas cálidas pero con fluctuaciones de temperatura producto de la mezcla de corrientes frías. Sin embargo, los isótopos de δ^{18}O suelen resetearse a medida que aumenta el grado de diagénesis por lo que estos resultados paleoclimáticos deben tomarse con precausión. Adicionalmente, existe evidencia de que las glaciaciones Huronianas llegaron a cubrir edades de hasta $\sim$2.2 Ga (Williams y Schmidt, 1997) por lo que las temperaturas planteadas por Marin-Carbonne *et al*. (2014) no serían consistentes. Con base en la evidencia actual, cualquier inferencia de temperatura deberá aguardar por nuevas investigaciones.

Por su parte, la constatación de microfósiles putativos de *Leiosphaeridia* y *O. truncatum*, así como la alta complejidad estructural exhibida por los microfósiles del complejo *Micrhystridium*, sugiere la presencia de organismos fotosintéticos posiblemente eucariotas hace $\sim$2.15 Ga, lo que marcaría un comienzo más temprano para la aparición de los primeros eucariotas general y la aparición de las primeras algas verdes en particular (Chlorophyta), que el que sugieren los relojes moleculares. Se considera que esta línea de evidencia deberá confirmarse o refutarse en el futuro, preferentemente con el aporte de nuevas metodologías, como la incorporación de microanálisis químicos (e.g.: espectroscopía

micro-FTIR, micro-Raman y cromatrografía de gases-espectrometría de masas (GC-MS), Schopf *et al*. (2005); Willman (2009); Igisu *et al*. (2009)).

En suma, se postula un paleoecosistema marino profundo, de aguas cálidas fluctuantes (lo suficiente para que se formen carbonatos), dominado por productores primarios, compuestos principalmente por organismos fotosintéticos oxigénicos, plantónicos, posiblemente cianobacterias de hábito solitario o colonial de pocos individuos, sumado a la presencia de acritarcas acantomorfos complejos y otros microfósiles problemáticos, presumiblemente no fotosintéticos, oxígeno-tolerantes, asociados a la zona fótica, y probablemente ligados a diversos ciclos biogeoquímicos.

7. Conclusiones

Basándonos en el análisis anterior, se puede confirmar la hipótesis planteada inicialmente (Sec. 2) y concluir que los microfósiles de pared orgánica de la Formación Paso Severino (Paleoproterozoico) del Uruguay constituyen una asociación micropaleontológica novedosa, compuesta principalmente por varios grupos de acritarcas, así como microfósiles consistentes con cianobacterias fotosintéticas. También se incluyen microfósiles problemáticos y ejemplares cuya complejidad morfológica es comparable con grupos de eucariotas.

En la mayoría de los casos, los procesos diagenético-metamórficos que han afectado a los palinomorfos no permiten una taxonomía más refinada. La vasta historia de la investigación en microfósiles nos alerta que es vital evaluar continua y críticamente los resultados obtenidos, a través de múltiples disciplinas e incorporando nuevas técnicas y tecnologías, evitando colocar una marca biológica a cualquier morfotipo que no parezca inequívocamente mineral.

Esta asociación es coherente con un ambiente de depósito marino profundo, eutrófico (por la presencia de pelitas negras y δ^{13}C +11.6 ‰ VPDB), polar o subpolar ($\gtrsim 40°$S), formado por organismos autótrofos y quizás algunos heterótrofos, de relativamente baja biodiversidad comparado con otros yacimientos similares (i.e.: Fm. Gunflint, Sec. 1.4.8; Francevillan, Sec. 1.4.5).

La presencia de palinomorfos de probable afinidad eucariota (o arquea) indicaría un grado avanzdo en la evolución celular, en particular en el desarrollo de la pared celular y maquinaria citoesquelética. Aún tomando una interpretación procariota, la presencia de palinomorfos de gran tamaño y con múltiples procesos celulares

implicaría una época de gran proliferación, experimentación y explosión evolutiva de diversidad morfológica.

Por otra parte, estos hallazgos son relevantes para presentes y futuras misiones astrobiológicas (ej.: ExoMars, Perseverance, Rosalind Franklin), ya que proporcionan información sobre la distinción de microfósiles y pseudofósiles, ayudando en la búsqueda de posible vida fósil.

Finalmente, se concluye que esta asociación de microfósiles constituye una de las asociaciones fósiles más antiguas de Sudamérica, conteniendo los fósiles de cuerpo más antiguos del Uruguay, sumándose a la corta lista de yacimientos fosilíferos del Paleoproterozoico en el mundo.

Se espera que esta asociación micropaleontológica no sea única, sino más bien la primera de muchos hallazgos futuros en rocas metamórficas del Paleoproterozoico que, por falta de esfuerzos y/o desinterés han sido relegados de las investigaciones paleontológicas. Si nuestros objetivos de búsqueda de vida precámbrica y extraterrestre no incluyen yacimientos que engloben estructuras orgánicas de interpretación desafiante, nuestra visión de la vida que fue (y que puede ser) estará limitada.

Referencias

Abelson, P. H., y Hoering, T. (1961). Carbon isotope fractionation in formation of amino acids by photosynthetic organisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *47*(5), 623–632.

Akiyama, M., y Imoto, N. (1975). Scanning electron microscopic examination of microfossils from the Gunflint chert (1.9 billion years old). *Earth Science (Chikyu Kagaku)*, *29*(6), 280–281.

Alleon, J., Bernard, S., Le Guillou, C., Marin-Carbonne, J., Pont, S., Beyssac, O., ... Robert, F. (2016). Molecular preservation of 1.88 Ga Gunflint organic microfossils as a function of temperature and mineralogy. *Nature Communications*, *7*(1), 11977.

Altermann, W., y Schopf, J. W. (1995). Microfossils from the Neoarchean Campbell Group, Griqualand West Sequence of the Transvaal Supergroup, and their paleoenvironmental and evolutionary implications. *Precambrian Research*, *75*(1-2), 65–90.

Amard, B., y Bertrand-Sarfati, J. (1997). Microfossils in 2000 Ma old cherty stromatolites of the Franceville Group, Gabon. *Precambrian Research*, *81*(3-4), 197–221.

Awramik, S. (1976). Gunflint stromatolites: microfossil distribution in relation to stromatolite morphology. En *Developments in sedimentology* (Vol. 20, pp. 311–320). Elsevier.

Awramik, S. M., y Barghoorn, E. S. (1977). The gunflint microbiota. *Precambrian Research*, *5*(2), 121–142.

Awramik, S. M., y Semikhatov, M. (1979). The relationship between morphology, microstructure, and microbiota in three vertically intergrading stromatolites from the Gunflint Iron Formation. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *16*(3), 484–495.

Barghoorn, E., y Tyler, S. (1965). Microorganisms of middle Precambrian age from the Animikie series, Ontario, Canada. *Current Aspects of Exobiology*, 93.

Barghoorn, E. S., Meinschein, W. G., y Schopf, J. W. (1965). Paleobiology of a Precambrian shale: geology, organic geochemistry, and paleontology are applied to the problem of detection of ancient life. *Science*, *148*(3669), 461–472.

Barghoorn, E. S., y Tyler, S. A. (1963). Fossil organisms from Precambrian sediments. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *108*(2), 451–452.

Barghoorn, E. S., y Tyler, S. A. (1965). Microorganisms from the Gunflint chert. *Science*, *147*(3658), 563–577.

Barlow, E. V., y Van Kranendonk, M. J. (2018). Snapshot of an early Paleoproterozoic ecosystem: Two diverse microfossil communities from the Turee Creek Group, Western Australia. *Geobiology*, *16*(5), 449–475.

Barton, A., Spear, J. R., y Pace, N. R. (2001). Microbial life in the underworld: biogenicity in secondary mineral formations. *Geomicrobiology Journal*, *18*(3), 359–368.

Bekker, A., Sial, A., Karhu, J., Ferreira, V., Noce, C., Kaufman, A., . . . Pimentel, M. (2003). Chemostratigraphy of carbonates from the Minas Supergroup, Qua-

drilátero Ferryífero (Iron Quadrangle), Brazil: A stratigraphic record of early proterozoic atmospheric, biogeochemical and climactic change. *American Journal of Science*, *303*(10), 865–904.

Belova, M. Y., y Akhmedov, A. (2006). Petsamomyces, a new genus of organic-walled microfossils from the coal-bearing deposits of the Early Proterozoic, Kola Peninsula. *Paleontological Journal*, *40*, 465–475.

Betts, H. C., Puttick, M. N., Clark, J. W., Williams, T. A., Donoghue, P. C., y Pisani, D. (2018). Integrated genomic and fossil evidence illuminates life's early evolution and eukaryote origin. *Nature ecology & evolution*, *2*(10), 1556–1562.

Beveridge, T., y Murray, R. (1976). Uptake and retention of metals by cell walls of Bacillus subtilis. *Journal of Bacteriology*, *127*(3), 1502–1518.

Blanco, G., y Gaucher, C. (2005). Estratigrafia, paleontologia y edad de la Formacion Las Ventanas (Neoproterozoico, Uruguay). *Latin American journal of sedimentology and basin analysis*, *12*(2), 109–124.

Board of Space Studies of the National Academies of Science, E., y Medicine. (2019). *An Astrobiology Strategy for the Search for Life in the Universe*. National Academies Press.

Board of Space Studies of the National Academies of Science, E., y Medicine. (2022). *Origins, Worlds, and Life: A Decadal Strategy for Planetary Science and Astrobiology 2023-2032*. National Academies Press.

Bossi, J. (1966). *Geología del Uruguay*. Montevideo, Uruguay: Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República.

Bossi, J., Campal, N., Harmann, L., y Schipilov, A. (2001). Predevoniano en el

Uruguay: Terrenos y SHRIMP II. *Actas XI Congreso Latinoamericano de Geología (CD-ROM)*.

Bossi, J., Ferrando, L., Montaña, J., Campal, N., Morales, H., Gancio, F., y Schipilov, A. (1998). *Carta Geológica del Uruguay. Escala 1:500.000*. Montevideo, Uruguay: Geoeditores.

Bossi, J., y Navarro, R. (1991). *Geología del Uruguay, Vol. 1*. Montevideo, Uruguay: Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República.

Bossi, J., y Piñeyro, D. (2014). Terreno Piedra Alta. *En: Bossi, J.; Gaucher, C. (Eds.) Geología del Uruguay. Tomo 1: Predevónico.*, 45–86.

Brasier, M. D., y Wacey, D. (2012). Fossils and astrobiology: new protocols for cell evolution in deep time. *International Journal of Astrobiology*, *11*(4), 217–228.

Burne, R. V., y Moore, L. S. (1987). Microbialites: organosedimentary deposits of benthic microbial communities. *Palaios*, 241–254.

Busiek, K. K., y Margolin, W. (2015). Bacterial actin and tubulin homologs in cell growth and division. *Current Biology*, *25*(6), R243–R254.

Butterfield, N. J., Knoll, A. H., y Swett, K. (1994). Paleobiology of the neoproterozoic Svanbergfjellet Formation, Spitsbergen. *Lethaia*, *27*(1), 1–84.

Cloud, P. E. (1965). Significance of the Gunflint (Precambrian) Microflora: Photosynthetic oxygen may have had important local effects before becoming a major atmospheric gas. *Science*, *148*(3666), 27–35.

Cloud, P. E., y Hagen, H. (1965). Electron microscopy of the Gunflint microflora: Preliminary results. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *54*(1), 1–8.

Cloud, P. E., y Licari, G. (1972). Ultrastructure and geologic relations of some two-aeon old nostocacean algae from northeastern Minnesota. *American Journal of Science*, *272*(2), 138–149.

Cloud, P. E., y Licari, G. R. (1968). Microbiotas of the banded iron formations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *61*(3), 779–786.

Cloud, P. E., y Morrison, K. (1980). New microbial fossils from 2 Gyr old rocks in northern Michigan. *Geomicrobiology Journal*, *2*(2), 161–178.

Deflandre, G. (1937). *Microfossiles des Silex crétacés. 2. Flagellés incertae sedis, Hystrichosphaeridés, Sarcodinés. Organismes divers*. Masson.

Deunff, J. (1954). Veryhachium, genre nouveau d'Hystrichosphères du Primaire. *Compte rendu sommaire des séances de la Société géologique de France*, *13*, 305–306.

Douzery, E. J., Snell, E. A., Bapteste, E., Delsuc, F., y Philippe, H. (2004). The timing of eukaryotic evolution: does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(43), 15386–15391.

Downie, C., Evitt, W. R., y Sarjeant, W. A. S. (1963). *Dinoflagellates, hystrichospheres, and the classification of the acritarchs*. School of Earth Sciences, Stanford University.

Downie, C., y Sarjeant, W. A. S. (1964). *Bibliography and index of fossil dinoflagellates and acritarchs* (Vol. 94). Geological Society of America.

Eisenack, A. (1958). Mikroplankton aus dem norddeutschen Apt nebst einigen Bemerkungen über fossile Dinoflagellaten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, *106*(3), 383–422.

Eisenack, A. (1969). Zur systematik einiger paläozoischer Hystrichosphären (Acritarcha) des baltischen Gebietes. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, *133*(3), 245–266.

El Albani, A., Bengtson, S., Canfield, D. E., Bekker, A., Macchiarelli, R., Mazurier, A., ... others (2010). Large colonial organisms with coordinated growth in oxygenated environments 2.1 Gyr ago. *Nature*, *466*(7302), 100–104.

El Albani, A., Bengtson, S., Canfield, D. E., Riboulleau, A., Rollion Bard, C., Macchiarelli, R., ... others (2014). The 2.1 Ga old Francevillian biota: biogenicity, taphonomy and biodiversity. *PLoS One*, *9*(6), e99438.

El Albani, A., Mangano, M. G., Buatois, L. A., Bengtson, S., Riboulleau, A., Bekker, A., ... others (2019). Organism motility in an oxygenated shallow-marine environment 2.1 billion years ago. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(9), 3431–3436.

Elias, S., y Alderton, D. (2020). *Encyclopedia of Geology*. Academic Press.

Eme, L., Sharpe, S. C., Brown, M. W., y Roger, A. J. (2014). On the age of eukaryotes: evaluating evidence from fossils and molecular clocks. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, *6*(8), a016139.

Evitt, W. R. (1963a). A discussion and proposals concerning fossil dinoflagellates, hystrichospheres, and acritarchs, I. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *49*(2), 158.

Evitt, W. R. (1963b). A discussion and proposals concerning fossil dinoflagellates, hystrichospheres, and acritarchs, II. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *49*(3), 298.

Fadel, A., Lepot, K., Busigny, V., Addad, A., y Troadec, D. (2017). Iron mineraliza-

tion and taphonomy of microfossils of the 2.45–2.21 Ga Turee Creek Group, Western Australia. *Precambrian Research*, *298*, 530–551.

Ferris, F., Fyfe, W., y Beveridge, T. (1988). Metallic ion binding by Bacillus subtilis: implications for the fossilization of microorganisms. *Geology*, *16*(2), 149–152.

Fischer, S., y Fralick, P. (2020). Biological mats in siliciclastic sediments of the Paleoproterozoic Gunflint Formation, northwestern Ontario, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *57*(8), 947–953.

Fralick, P., Davis, D. W., y Kissin, S. A. (2002). The age of the Gunflint Formation, Ontario, Canada: single zircon U Pb age determinations from reworked volcanic ash. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *39*(7), 1085–1091.

Francis, S., Barghoorn, E. S., y Margulis, L. (1978). On the experimental silicification of microorganisms. III. Implications of the preservation of the green prokaryotic alga Prochloron and other coccoids for interpretation of the microbial fossil record. *Precambrian Research*, *7*(4), 377–383.

Francis, S., Margulis, L., y Barghoorn, E. (1978). On the experimental silicification of microorganisms II. On the time of appearance of eukaryotic organisms in the fossil record. *Precambrian Research*, *6*(1), 65–100.

Francis, S., Margulis, L., y Barghoorn, E. (1978). On the experimental silicification of microorganisms II. On the time of appearance of eukaryotic organisms in the fossil record. *Precambrian Research*, *6*(1), 65–100.

García-Ruiz, J., Hyde, S., Carnerup, A., Christy, A., van Kranendonk, M., y Welham, N. (2003). Self-assembled silica-carbonate structures and detection of ancient microfossils. *Science*, *302*(5648), 1194–1197.

Gaucher, C. (2000). *Sedimentology, palaeontology and stratigraphy of the Arroyo del Soldado Group (Vendian to Cambrian, Uruguay)*. Freunde der Würzburger Geowiss.

Gaucher, C. (2014). Grupo Arroyo del Soldado. *Geología del Uruguay*, *1*, 313–339.

Gaucher, C., Blanco, G., Chiglino, L., Poiré, D., y Germs, G. (2008). Acritarchs of Las Ventanas Formation (Ediacaran, Uruguay): implications for the timing of coeval rifting and glacial events in western Gondwana. *Gondwana Research*, *13*(4), 488–501.

Gaucher, C., Frei, R., Sial, A., Castiglioni, E., y Ferreira, V. (2014). Grupo Cebollatí. *Geología del Uruguay, Predevónico. Universidad de la República, Montevideo*, 283–298.

Gaucher, C., Frimmel, H. E., y Germs, G. J. (2005). Organic-walled microfossils and biostratigraphy of the upper Port Nolloth Group (Namibia): implications for latest Neoproterozoic glaciations. *Geological Magazine*, *142*(5), 539–559.

Gaucher, C., Sial, A., Castiglioni, E., Ferreira, V., Campal, N., Schipilov, A., y Kawashita, K. (2006). South America's oldest fossils: isotopic evidences of a Neoarchean age for stromatolitic carbonates of the Nico Pérez Terrane, Uruguay. En *Proceedings of the v south american symposium on isotope geology, short papers* (pp. 245–249). Punta del Este.

Gaucher, C., Sprechman, P., y Schipilov, A. (1996). Upper and Middle Proterozoic fossiliferous sedimentary sequences of the Nico Pérez Terrane of Uruguay: lithostratigraphic units, paleontology, depositional environments and correla-

tions. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 339–367.

Gaucher, C., y Sprechmann, P. (1999). Upper Vendian skeletal fauna of the Arroyo del Soldado Group, Uruguay. *Beringeria*, *23*(1), 55–91.

Gaucher, C., y Sprechmann, P. (2009). Neoproterozoic acritarch evolution. *Developments in Precambrian Geology*, *16*, 319–326.

Gaucher, C., Sprechmann, P., y Montaña, J. (1998). New advances in the geology and paleontology of the Vendían to Cambrian Arroyo del Soldado Group of the Nico Pérez Terrane of Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte*, 106–118.

Golubić, S. (1973). Green Algae and Carbonate Deposits. *The biology of blue-green algae*, *9*, 434.

Golubić, S., y Barghoorn, E. (1977). Interpretation of microbial fossils with special reference to the Precambrian. En *Fossil algae: recent results and developments* (pp. 1–14).

Hartmann, L. A., Piñeyro, D., Bossi, J., Leite, J. A., y McNaughton, N. J. (2000). Zircon U-Pb SHRIMP dating of Palaeoproterozoic Isla Mala granitic magmatism in the Rio de la Plata craton, Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, *13*(1-2), 105–113.

Hays, L., Archenbach, L., Bailey, J., Barnes, R., Barros, J., Bertka, C., ... Chen, I. (2015). NASA Astrobiology strategy. *National Aeronautics and Space Administration, Washington*.

Hofmann, H. (1971). Polygonomorph acritarch from the Gunflint Formation (Precambrian), Ontario. *Journal of Paleontology*, 522–524.

Hofmann, H. (1974). Mid-Precambrian prokaryotes (?) from the Belcher Islands, Canada. *Nature*, *249*(5452), 87–88.

Hofmann, H. (1976). Precambrian microflora, Belcher Islands, Canada: significance and systematics. *Journal of Paleontology*, 1040–1073.

Hofmann, H., y Jackson, G. (1969). Precambrian (aphebian) microfossils from belcher islands, Hudson Bay. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *6*(5), 1137–1144.

Igisu, M., Ueno, Y., Shimojima, M., Nakashima, S., Awramik, S. M., Ohta, H., y Maruyama, S. (2009). Micro-FTIR spectroscopic signatures of bacterial lipids in Proterozoic microfossils. *Precambrian Research*, *173*(1-4), 19–26.

Imoto, N. (1973). Scanning electron microscopy of cherts. *Bulletin of the National Science Museum of Tokyo*, *16*, 397–399.

Javaux, E. J., y Knoll, A. H. (2017). Micropaleontology of the lower Mesoproterozoic Roper Group, Australia, and implications for early eukaryotic evolution. *Journal of Paleontology*, *91*(2), 199–229.

Javaux, E. J., Knoll, A. H., y Walter, M. (2003). Recognizing and interpreting the fossils of early eukaryotes. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, *33*, 75–94.

Javaux, E. J., Knoll, A. H., y Walter, M. R. (2001). Morphological and ecological complexity in early eukaryotic ecosystems. *Nature*, *412*(6842), 66–69.

Javaux, E. J., Knoll, A. H., y Walter, M. R. (2004). TEM evidence for eukaryotic diversity in mid-Proterozoic oceans. *Geobiology*, *2*(3), 121–132.

Jékely, G. (2008). *Eukaryotic membranes and cytoskeleton: Origins and evolution* (Vol. 607). Springer Science & Business Media.

Jux, U. (1968). Über den Feinbau der Wandung bei Tasmanites Newton. *Palaeontographica Abteilung B*, 112–124.

Kaźmierczak, J. (1976). Devonian and modern relatives of the Precambrian Eosphaera: possible significance for the early eukaryotes. *Lethaia*, *9*(1), 39–50.

Kaźmierczak, J. (1979). The eukaryotic nature of Eosphaera-like ferriferous structures from the Precambrian Gunflint Iron Formation, Canada: A comparative study. *Precambrian Research*, *9*(1-2), 1–22.

Klaveness, D. (1999). Metallogenium — A Microbial Enigma. En *Enigmatic microorganisms and life in extreme environments* (pp. 539–548). Springer.

Klein, C., Beukes, N., y Schopf, J. (1987). Filamentous microfossils in the early Proterozoic Transvaal Supergroup: their morphology, significance, and paleoenvironmental setting. *Precambrian Research*, *36*(1), 81–94.

Knoll, y Barghoorn, E. S. (1976). A Gunflint-type microbiota from the Duck Creek dolomite, Western Australia. *Origins of life*, *7*, 417–423.

Knoll, A. (1985). Exceptional preservation of photosynthetic organisms in silicified carbonates and silicified peats. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, *311*(1148), 111–122.

Knoll, A. (1996). Palynology: principles and applications–Archean and Proterozoic paleontology. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Tulsa, OK*, 51–80.

Knoll, A. (2003). La vida en un joven planeta. *Crítica, Barcelona*.

Knoll, A. (2011). The multiple origins of complex multicellularity. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *39*, 217–239.

Knoll, A., Strother, P., y Rossi, S. (1988). Distribution and diagenesis of microfossils from the lower Proterozoic Duck Creek Dolomite, Western Australia. *Precambrian research*, *38*(3), 257–279.

Knoll, A. H. (1983). Biological interactions and Precambrian eukaryotes. En *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities* (pp. 251–283). Springer.

Knoll, A. H., Barghoorn, E. S., y Awramik, S. M. (1978). New microorganisms from the Aphebian Gunflint iron formation, Ontario. *Journal of Paleontology*, 976–992.

Knoll, A. H., y Golubic, S. (1979). Anatomy and taphonomy of a Precambrian algal stromatolite. *Precambrian Research*, *10*(1-2), 115–151.

Koonin, E. V. (2015). Archaeal ancestors of eukaryotes: not so elusive any more. *BMC biology*, *13*(1), 1–7.

Lamb, D., Awramik, S., Chapman, D., y Zhu, S. (2009). Evidence for eukaryotic diversification in the 1800 million-year-old Changzhougou Formation, North China. *Precambrian Research*, *173*(1-4), 93–104.

Lamb, D., Awramik, S., y Zhu, S. (2007). Paleoproterozoic compression-like structures from the Changzhougou Formation, China: Eukaryotes or clasts? *Precambrian Research*, *154*(3-4), 236–247.

Lanier, W. P. (1989). Interstitial and peloid microfossils from the 2.0 Ga Gunflint Formation: implications for the paleoecology of the Gunflint stromatolites. *Precambrian Research*, *45*(4), 291–318.

Lekele Baghekema, S. G., Lepot, K., Riboulleau, A., Fadel, A., Trentesaux, A., y El Albani, A. (2017). Nanoscale analysis of preservation of ca. 2.1 Ga old

Francevillian microfossils, Gabon. *Precambrian Research*, *301*, 1–18.

Leo, R. F., y Barghoorn, E. S. (1976). Silicification of wood. *Botanical Museum Leaflets, Harvard University*, *25*(1), 1–47.

Lepot, K., Addad, A., Knoll, A. H., Wang, J., Troadec, D., Béché, A., y Javaux, E. J. (2017). Iron minerals within specific microfossil morphospecies of the 1.88 Ga Gunflint Formation. *Nature Communications*, *8*(1), 14890.

Licari, G., y Cloud, P. E. (1968). Reproductive structures and taxonomic affinities of some nannofossils from the Gunflint Iron Formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *59*(4), 1053–1060.

Love, L., y Zimmerman, D. (1961). Bedded pyrite and micro-organisms from the Mount Isa Shale. *Economic Geology*, *56*(5), 873–896.

Löwe, J., van den Ent, F., y Amos, L. A. (2004). Molecules of the bacterial cytoskeleton. *Annu. Rev. Biophys. Biomol. Struct.*, *33*, 177–198.

Madigan, M., Martinko, J., Dunlap, P., y Clark, D. (2020). *Brock: Biology of Microorganisms. 16th Edition.* USA: Pearson Benjamin Cummings.

Maheshwari, A., Sial, A. N., Gaucher, C., Bossi, J., Bekker, A., Ferreira, V. P., y Romano, A. W. (2010). Global nature of the Paleoproterozoic Lomagundi carbon isotope excursion: A review of occurrences in Brazil, India, and Uruguay. *Precambrian Research*, *182*(4), 274–299.

Maithy, P. (1973). Micro-organisms from the Bushimay System (late Precambrian) of Kanshi, Zaire. *Journal of Palaeosciences*, *22*(1-3), 133–149.

Maldanis, L., Hickman-Lewis, K., Verezhak, M., Gueriau, P., Guizar-Sicairos, M., Jaqueto, P., ... others (2020). Nanoscale 3D quantitative imaging of 1.88 Ga Gunflint microfossils reveals novel insights into taphonomic and biogenic

characters. *Scientific reports*, *10*(1), 8163.

Margulis, L., Grosovsky, B. D. D., Stolz, J. F., Gong-Collins, E. J., Lenk, S., Read, D., y López-Cortés, A. (1983). Distinctive microbial structures and the pre-Phanerozoic fossil record. *Developments in Precambrian Geology*, *7*, 335–369.

Marin-Carbonne, J., Robert, F., y Chaussidon, M. (2014). The silicon and oxygen isotope compositions of Precambrian cherts: A record of oceanic paleo-temperatures? *Precambrian Research*, *247*, 223–234.

Melezhik, V. A., Huhma, H., Condon, D. J., Fallick, A. E., y Whitehouse, M. J. (2007). Temporal constraints on the Paleoproterozoic Lomagundi-Jatuli carbon isotopic event. *Geology*, *35*(7), 655–658.

Mendelson, C., y Schopf, J. (1992). Proterozoic and selected Early Cambrian microfossils and microfossil-like objects. *The Proterozoic Biosphere*, 865–951.

Miao, L., Moczydłowska, M., Zhu, S., y Zhu, M. (2019). New record of organic-walled, morphologically distinct microfossils from the late Paleoproterozoic Changcheng Group in the Yanshan Range, North China. *Precambrian Research*, *321*, 172–198.

Miller, J. (1988). Microscopical techniques: I. Slices, slides, stains and peels. *Techniques in sedimentology*, *86*(107), 10.

Moczydłwska, M. (1991). *Acritarch biostratigraphy of the Lower Cambrian and the Precambrian-Cambrian boundary in southeastern Poland*. Universitetsforlaget.

Montaña, J., y Sprechmann, P. (1993). Calizas estromatolíticas y oolíticas y

definición de la Formación Arroyo de la Pedrera (? Vendiano, Uruguay). *Revista Brasileira de Geociencias*, *23*(3), 306–312.

Moreau, J. W., y Sharp, T. G. (2004). A Transmission Electron Microscopy Study of Silica and Kerogen Biosignatures in 1.9 Ga Gunflint Microfossils. *Astrobiology*, *4*(2), 196–210.

Muir, M. (1981). The microfossils from the Proterozoic Urquhart Shale, Mount Isa, Queensland, and their significance in relation to the depositional environment, diagenesis, and mineralisation. *Mineralium Deposita*, *16*, 51–57.

Muir, M. (1983). Proterozoic microfossils from the Mara Dolomite Member, Emmerugga Dolomite, McArthur Group, from the Northern Territory, Australia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *86*(1-2), 1–18.

Nagy, L. A. (1974). Transvaal stromatolite: first evidence for the diversification of cells about 2.2$\times$ 109 years ago. *Science*, *183*(4124), 514–516.

Nagy, L. A. (1978). New Filamentous and Cystous Microfossils, 2,300 my Old, from the Transvaal Sequence. *Journal of Paleontology*, 141–154.

Nesse, W. D. (2012). *Introduction to mineralogy* (n.º 549 NES).

Norris, G., y Sarjeant, W. A. (1965). *A Descriptive Index of Genera of Fossil Dinophyceae and Acritarcha*. RE Owen, Government Printer.

Oehler, D. Z. (1976). Transmission electron microscopy of organic microfossils from the late Precambrian Bitter Springs Formation of Australia: Techniques and survey of preserved ultrastructure. *Journal of Paleontology*, 90–106.

Oehler, J. (1977). Microflora of the HYC pyritic shale member of the Barney Creek Formation (McArthur Group), middle Proterozoic of northern Australia. *Alcheringa*, *1*(3), 315–349.

Oehler, J., y Logan, R. (1977). Microfossils, cherts, and associated mineralization in the Proterozoic McArthur (HYC) lead-zinc-silver deposit. *Economic Geology*, *72*(8), 1393–1409.

Oehler, J. H., y Schopf, J. W. (1971). Artificial microfossils: experimental studies of permineralization of blue-green algae in silica. *Science*, *174*(4015), 1229–1231.

Palacios, T., Jensen, S., Barr, S. M., White, C. E., y Myrow, P. M. (2018). Organic-walled microfossils from the Ediacaran–Cambrian boundary stratotype section, Chapel Island and Random formations, Burin Peninsula, Newfoundland, Canada: Global correlation and significance for the evolution of early complex ecosystems. *Geological Journal*, *53*(5), 1728–1742.

Peng, Y., Bao, H., y Yuan, X. (2009). New morphological observations for Paleoproterozoic acritarchs from the Chuanlinggou Formation, North China. *Precambrian Research*, *168*(3-4), 223–232.

Pentecost, A., Riding, R., y Leadbeater, B. (1986). Biomineralization in lower plants and animals. *The Systematic Association, Spec*, *30*, 400.

Pflug, H., y Reitz, E. (1987). Palynology in metamorphic rocks: indication of early land plants. *Naturwissenschaften*, *74*(8), 386–387.

Pflug, H., y Reitz, E. (1992). Palynostratigraphy in Phanerozoic and Precambrian metamorphic rocks. En *Early organic evolution* (pp. 509–518). Springer.

Poiré, D., González, P., Canalicchio, J., y Repetto, F. G. (2003). Litoestratigrafía y estromatolitos de la sucesión sedimentaria Precámbrica de la cantera Mina Verdún, Minas, Uruguay. *Estratigrafía del Precámbrico del Uruguay. Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología, Publicación Especial*, *1*, 108–123.

Poiré, D. G., González, P. D., Canalicchio, J. M., García Repetto, F., y Canessa, N. D. (2005). Estratigrafía del Grupo Mina Verdún, Proterozoico de Minas, Uruguay. *V Southamerican Symposium on Isotope Geology*, 284–286.

Porter, S. M. (2020). Insights into eukaryogenesis from the fossil record. *Interface Focus*, *10*(4), 20190105.

Rapalini, A. E., Bettucci, L. S., Badgen, E., y Vásquez, C. A. (2015). Paleomagnetic study on mid-Paleoproterozoic rocks from the Rio de la Plata craton: Implications for Atlantica. *Gondwana Research*, *27*(4), 1534–1549.

Rasmussen, B., y Muhling, J. R. (2020). Hematite replacement and oxidative overprinting recorded in the 1.88 Ga Gunflint iron formation, Ontario, Canada. *Geology*, *48*(7), 688–692.

Rouillard, J., García-Ruiz, J.-M., Gong, J., y Van Zuilen, M. A. (2018). A morphogram for silica-witherite biomorphs and its application to microfossil identification in the early earth rock record. *Geobiology*, *16*(3), 279–296.

Rudavskaya, V. (1973). Acritarchs from the Riphean-Cambrian boundary deposists in the south of East Siberia. En (p. 17-21). Nauka: Moscow.

Santos, J. O. S., Hartmann, L. A., Bossi, J., Campal, N., Schipilov, A., Piñeyro, D., y McNaughton, N. J. (2003). Duration of the Trans-Amazonian Cycle and its correlation within South America based on U-Pb SHRIMP geochronology of the La Plata Craton, Uruguay. *International Geology Review*, *45*(1), 27–48.

Sarjeant, W., y Stancliffe, R. (1994). The Micrhystridium and Veryhachium complexes (Acritarcha: Acanthomorphitae and Polygonomorphitae): a taxonomic reconsideration. *Micropaleontology*, 1–77.

Schidlowski, M., y Aharon, P. (1992). Carbon cycle and carbon isotope record:

geochemical impact of life over 3.8 Ga of Earth history. En M. Schidlowski, S. Golubic, M. Kimberley, D. McKirdy, y P. Trudinger (Eds.), *Early organic evolution: implications for mineral and energy resources* (pp. 147–175). Springer.

Schiffbauer, J., Wallace, A., Hunter Jr, J., Kowalewski, M., Bodnar, R., y Xiao, S. (2012). Thermally-induced structural and chemical alteration of organic-walled microfossils: an experimental approach to understanding fossil preservation in metasediments. *Geobiology*, *10*(5), 402–423.

Schirrmeister, B. E., Sanchez-Baracaldo, P., y Wacey, D. (2016). Cyanobacterial evolution during the Precambrian. *International Journal of Astrobiology*, *15*(3), 187–204.

Schopf, J. (1968). Microflora of the Bitter Springs formation, late Precambrian, central Australia. *Journal of Paleontology*, 651–688.

Schopf, J. (1992). Atlas of representative Proterozoic microfossils. *The Proterozoic Biosphere: A Multidisciplinary Study", Cambridge Univ. Press, Cambridge.[Links]*, 1055–1117.

Schopf, J. (1992). *The Proterozoic biosphere: A multidisciplinary study*. Cambridge University Press.

Schopf, J. (1999). Fossils and pseudofossils: lessons from the hunt for early life on Earth. En *Size limits of very small microorganisms: Proceedings of a workshop* (pp. 88–93).

Schopf, J., y Walter, M. (1983). Archean microfossils: new evidence of ancient microbes. *Earth's earliest biosphere, its origin and evolution*, 214–239.

Schopf, J. W. (1970a). Electron microscopy of organically preserved Precambrian

microorganisms. *Journal of Paleontology*, 1–6.

Schopf, J. W. (1970b). Precambrian micro-organisms and evolutionary events prior to the origin of vascular plants. *Biological Reviews*, *45*(3), 319–352.

Schopf, J. W. (1993). Microfossils of the Early Archean Apex chert: new evidence of the antiquity of life. *Science*, *260*(5108), 640–646.

Schopf, J. W. (1999). *Cradle of life: The discovery of Earth's earliest fossils*. Princeton University Press.

Schopf, J. W., Barghoorn, E. S., Maser, M. D., y Gordon, R. O. (1965). Electron microscopy of fossil bacteria two billion years old. *Science*, *149*(3690), 1365–1367.

Schopf, J. W., y Blacic, J. M. (1971). New microorganisms from the Bitter Springs Formation (late Precambrian) of the north-central Amadeus Basin, Australia. *Journal of Paleontology*, 925–960.

Schopf, J. W., Kudryavtsev, A. B., Agresti, D. G., Czaja, A. D., y Wdowiak, T. J. (2005). Raman imagery: a new approach to assess the geochemical maturity and biogenicity of permineralized Precambrian fossils. *Astrobiology*, *5*(3), 333–371.

Schopf, J. W., Kudryavtsev, A. B., Walter, M. R., Van Kranendonk, M. J., Williford, K. H., Kozdon, R., ... Flannery, D. T. (2015). Sulfur-cycling fossil bacteria from the 1.8-Ga Duck Creek Formation provide promising evidence of evolution's null hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(7), 2087–2092.

Shi, M., Feng, G., Zhao, C., Giraldo Martin, M., y Javaux, E. (2018). Microfossil assemblages from the Paleoproterozoic (Changcheng Group) and Meso-

proterozoic (Huailai Group) of North China. En *Life on earth and beyond: emergence, survivability, and impact on the environment.*

Shi, M., Feng, Q.-L., Khan, M. Z., Awramik, S., y Zhu, S.-X. (2017). Silicified microbiota from the Paleoproterozoic Dahongyu Formation, Tianjin, China. *Journal of Paleontology*, *91*(3), 369–392.

Siegel, B. (1999). Growth of organisms in ammonia: Kakabekia, a microbial enigma. *Enigmatic Microorganisms and Life in Extreme Environments*, 89–96.

Siegel, B., y Siegel, S. (1971). Cryobiology of the relict form Kakabekia barghoorniana. Siegel. *Cryobiology*, *8*(4), 388.

Siegel, S., y Guimarro, C. (1966). On the culture of a microorganism similar to the Precambrian microfossil Kakabekia umbellata Barghoorn in NH3-rich atmospheres. *Proc. Nat. Acad. Sci*, *55*, 349–353.

Siegel, S., Roberts, K., Nathan, H., y Daly, O. (1967). Living relative of the microfossil Kakabekia. *Science*, *156*(3779), 1231–1234.

Siegel, S., y Siegel, B. (1968). A living organism morphologically comparable to the Precambrian genus Kakabekia. *American Journal of Botany*, *55*(6Part1), 684–687.

Sumner, D. Y. (2001). Microbial influences on local carbon isotopic ratios and their preservation in carbonate. *Astrobiology*, *1*(1), 57–70.

Talyzina, N. M., y Moczydowska, M. (2000). Morphological and ultrastructural studies of some acritarchs from the Lower Cambrian Lükati Formation, Estonia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *112*(1-3), 1–21.

Tappan, H. (1976). Possible eucaryotic algae (Bangiophycidae) among early Pro-

terozoic microfossils. *Geological Society of America Bulletin*, *87*(4), 633–639.

Timofeev, B. (1979). Microfossils of the Pechenga Group. *Paleontology of the Precambrian and Early Cambrian [in Russian]*, 119-120.

Timofeev, B. (1982). *Microfossils of the Early Precambrian [in Russian]*. Nauka, Leningrad.

Timofeev, B., y German, T. (1976). *Microphytofossils of the Precambrian, Cambrian and Ordovician*. Nauka, Leningrad.

Trewin, N. (1988). *Use of the scanning electron microscope in sedimentology.* Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Turner, R. E. (1984). Acritarchs from the type area of the Ordovician Caradoc Series, Shropshire, England. *Palaeontographica Abteilung B*, 87–157.

Tyler, S. A., y Barghoorn, E. S. (1963). Ambient pyrite grains in Precambrian cherts. *American Journal of Science*, *261*(5), 424–432.

Van Kranendonk, M., Schopf, J., Grice, K., Walter, M., Pages, A., Kudryavtsev, A., y Lepland, A. (2012). A 2.3 Ga sulfuretum at the GOE: Microfossils and organic geochemistry evidence from the Turee Creek Group, Western Australia. En *Astrobiology science conference abstract.*

Vidal, G. (1976). Late precambrian acritarchs from the Eleonore Bay group and Tillite group in East Greenland. *Rapport Grønlands Geologiske Undersøgelse*, *78*, 1–19.

Vincent, W. (2007). Cold tolerance in cyanobacteria and life in the cryosphere. En J. Seckbach (Ed.), *Algae and cyanobacteria in extreme environments* (pp. 287–301). Springer.

Wacey, D., McLoughlin, N., Kilburn, M. R., Saunders, M., Cliff, J. B., Kong, C., ... Brasier, M. D. (2013). Nanoscale analysis of pyritized microfossils reveals differential heterotrophic consumption in the 1.9-Ga Gunflint chert. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(20), 8020–8024.

Walsh, M. M., y Lowe, D. R. (1985). Filamentous microfossils from the 3,500-Myr-old Onverwacht Group, Barberton Mountain Land, South Africa. *Nature*, *314*(6011), 530–532.

Walter, M. R., Goode, A., y Hall, W. (1976). Microfossils from a newly discovered Precambrian stromatolitic iron formation in Western Australia. *Nature*, *261*(5557), 221–223.

Westall, F. (1995). The experimental silicification of microorganisms. *Palaeontology*, *38*, 495–528.

Westall, F. (1999). Fossil bacteria. *Enigmatic Microorganisms and Life in Extreme Environments*, 73–88.

Williams, G. E., y Schmidt, P. W. (1997). Paleomagnetism of the Paleoproterozoic Gowganda and Lorrain formations, Ontario: low paleolatitude for Huronian glaciation. *Earth and Planetary Science Letters*, *153*(3-4), 157–169.

Willman, S. (2009). Morphology and wall ultrastructure of leiosphaeric and acanthomorphic acritarchs from the Ediacaran of Australia. *Geobiology*, *7*(1), 8–20.

Willman, S., y Cohen, P. A. (2011). Ultrastructural approaches to the microfossil record: assessing biological affinities by use of Transmission Electron Microscopy. *Quantifying the Evolution of Early Life: Numerical Approaches to the Evaluation of Fossils and Ancient Ecosystems*, 301–320.

Woese, C. R., Kandler, O., y Wheelis, M. L. (1990). Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eukarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *87*(12), 4576–4579.

Yin, L., Meng, F., Kong, F., y Niu, C. (2020). Microfossils from the Paleoproterozoic Hutuo Group, Shanxi, North China: early evidence for eukaryotic metabolism. *Precambrian Research*, *342*, 105650.

Zang, W.-L. (2007). Deposition and deformation of late Archaean sediments and preservation of microfossils in the Harris Greenstone Domain, Gawler Craton, South Australia. *Precambrian Research*, *156*(1-2), 107–124.

Zaremba-Niedzwiedzka, K., Caceres, E. F., Saw, J. H., Bäckström, D., Juzokaite, L., Vancaester, E., ... others (2017). Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity. *Nature*, *541*(7637), 353–358.

Zhu, S., Sun, S., Huang, X., He, Y., Zhu, G., Sun, L., y Zhang, K. (2000). Discovery of carbonaceous compressions and their multicellular tissues from the Changzhougou Formation (1800 Ma) in the Yanshan Range, North China. *Chinese Science Bulletin*, *45*, 841–847.