

Doi.

Artículo de investigación

Importancia de los minerales y la biomineralización en la evolución de los metazoarios

Importance of minerals and biomineralization in the evolution of metazoans

Importância dos minerais e da biomineralização na evolução dos metazoários

Ma Catalina Gómez-Espinosa^{1*} ID. 0000-0003-2074-6523

María Colín-García² ID. 0000-0002-9193-1761

¹Escuela Superior de Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma de Guerrero. Ex-Hacienda de San Juan Bautista S/N, 40323, Taxco el Viejo, Guerrero, México

²Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito exterior Ciudad Universitaria, Alcaldía Coyoacán, 40210, Ciudad de México, México.

*Autor de correspondencia 17702@uagro.mx

Enviado: 18/02/2024

Revisado: 13/03/2024

Aprobado: 17/05/2024

Publicado: 21/06/2024

Resumen

Los organismos que precipitan minerales se llaman biomineralizadores. La biomineralización es el proceso bioquímico a través del cual se forma el esqueleto de los animales, que es la estructura que da protección o soporte a los metazoarios. Los principales biominerales son el carbonato de calcio, la hidroxiapatita y la sílice. En el registro fósil, la biomineralización aparece en el período Ediacarano (hace 550 Ma) y para el Ordovícico (485 Ma) ya estaba bien establecido. La evolución muestra que fue un proceso convergente o paralelo que permitió la radiación de todos los Phyla. La biomineralización es clave para entender el pasado y presente de la biota. En esta contribución se hace una breve revisión de la biomineralización en los animales y su registro fósil.

Palabras clave: Bioquímica, Esqueleto, Minerales, Metazoa, Evolución.

Abstract

Organisms that precipitate minerals are called biomineralizers. Biomineralization is the biochemical process by which the skeleton of animals is formed, which is the structure that gives protection or support to metazoans. The main biominerals are calcium carbonate, hydroxylapatite, and silica. In the fossil record, biomineralization appears in the Ediacaran period (550 Ma) and for the Ordovician (485 Ma) it was already well established. Evolution shows that it was a convergent or parallel process that helped the radiation of all Phyla. Biomineralization is a key for the understanding of the past and present of the biota. In this

contribution it is performed a brief review about biomineralization in the animals and their fossil record.

Keywords: Biochemistry, Skeleton, Minerals, Metazoa, Evolution.

Resumo

Organismos que precipitam minerais são chamados de biomineralizadores. A biomineralização é o processo bioquímico pelo qual o esqueleto dos animais é formado, fornecendo proteção e suporte aos metazoários. Os principais biominerais são o carbonato de cálcio, a hidroxiapatita e a sílica. No registro fóssil, a biomineralização aparece no período Ediacarano (550 milhões de anos atrás) e já estava bem estabelecida no Ordoviciano (485 milhões de anos atrás). A evolução mostra que foi um processo convergente ou paralelo que permitiu a radiação de todos os filos. A biomineralização é fundamental para a compreensão do passado e do presente da biota. Esta contribuição apresenta uma breve revisão da biomineralização em animais e seu registro fóssil.

Palavras-chave: Bioquímica, Esqueleto, Minerais, Metazoários, Evolução.

Introducción

Nuestro planeta es un sistema muy complejo en el que destaca la presencia de la vida. La litosfera (capa superficial sólida de la tierra), la hidrosfera (capa de agua que rodea a la tierra), y la atmósfera (capa gaseosa que envuelve a la tierra) interactúan, dando como resultado que la vida se adapte a diversos ambientes favoreciendo que las especies se diversifiquen. Los factores físico-químicos en los ambientes son muy distintos e incluyen variables como la temperatura, presión, salinidad, alcalinidad, abundancia o escasez de recursos, entre otros. El conjunto de todas las especies que pueblan el planeta y sus interacciones constituye la biosfera; de hecho, la biosfera es un componente principal de la Tierra, que influye y es influenciado por todas las esferas mencionadas (Martin y Johnson, 2012). Pero, para poder diversificarse y persistir en el tiempo, los seres vivos han tenido que desarrollar estrategias muy particulares, una de ellas es el proceso conocido como biomineralización, es decir la formación biótica de los minerales (Pérez-Huerta *et al.*, 2018).

Particularmente, los estudios sobre el origen del proceso de biomineralización en los diferentes grupos de metazoarios, se realizan tratando de encontrar un consenso entre la filogenia, el registro fósil, el tiempo geológico y las características moleculares. En este trabajo, nos enfocaremos en el proceso de biomineralización dentro del registro fósil.

¿Qué son los minerales y cómo influyen en la vida?

Los minerales se pueden definir como compuestos químicos cristalinos sólidos formados por procesos geológicos. Estos cristales son fundamentales en la Tierra, pues la corteza está compuesta por mezclas de minerales que constituyen a las rocas, y ésta a su vez forman la litosfera (Almodóvar, 2013). La composición mineralógica de las rocas es muy importante pues determina de manera directa o indirecta el establecimiento y desarrollo de las comunidades biológicas. De hecho, desde la época grecorromana los minerales llamaron la atención y Teofrasto en su obra “*De Lapidibus*” describió por primera vez varios tipos de menas y minerales y trató de clasificarlos.

Algunos seres vivos a través de diversos procesos evolutivos, han logrado utilizar a las rocas, intemperizando a los minerales, y aprovechando los elementos que son liberados para producir energía a partir de sustratos inorgánicos, estos organismos son llamados litótrofos (del griego *lithos* roca y *trophe* nutrición), (Fuhrmann, 2021). Los organismos litótrofos (Figura 1) son principalmente bacterias, arqueas y hongos, que constituyen la base de muchos sistemas naturales; sin estos organismos pioneros, el resto de la biota no sería capaz de establecerse, por lo que, aunque invisibles a simple vista, de ellos dependen el resto de los seres vivos (Franklin *et al.*, 2000).



Figura 1. Organismos litótrofos: líquenes sobre una roca en Ayawilca, Departamento de Pasco, Perú. Fotografía Antoni Camprubí Cano.

¿Qué es la biomineralización?

Los minerales que son formados por procesos terrestres relacionados con la litósfera y el ciclo de las rocas son llamados abióticos. Sin embargo, en diferentes grupos biológicos, se ha desarrollado la capacidad de precipitar y formar minerales de origen biótico, este proceso es conocido como biomineralización (Weiner y Dove, 2003). Si bien no todos los organismos pueden formar biominerales, este mecanismo está ampliamente extendido entre los seres vivos. Los esqueletos biomineralizados se encuentran en los animales pluricelulares, formalmente llamados metazoarios, en una impresionante variedad de tipos de organización, formas, planes y con diferentes funciones en su cuerpo (Murdock y Donoghue, 2011). Existen más de 60 especies distintas de biominerales conocidos en 55 Phyla de organismos (González Muñoz *et al.*, 1996); los más relevantes y abundantes son los biominerales de calcio, que se encuentran en varios grupos biológicos y representan aproximadamente un

50% de todos los biominerales conocidos (Soto-Bubert, 2003), mientras que los fosfatos representan cerca del 25% (Weiner y Dove, 2003).

Estructuralmente los biominerales son 80% cristalinos y 20% amorfos (Soto-Bubert, 2003), a nivel de composición están formados por una parte inorgánica y otra orgánica (Gilbert *et al.*, 2022); el contenido orgánico varía dependiendo de la forma, del tipo y funcionalidad de cada estructura biomineralizada (Pérez-Huerta *et al.*, 2018). Además, los biominerales tienen propiedades particulares (como la forma, el tamaño, la cristalinidad, la traza isotópica y elemental) que los hace muy diferentes a las de su contraparte inorgánica (Weiner y Dove, 2003).

Tipos de biomineralización

Los procesos de biomineralización se dividen en dos grandes grupos que difieren en el grado de control que tienen los organismos sobre el proceso (Weiner y Dove, 2003).

Mineralización biológicamente inducida (MBI)

En este tipo, la precipitación de los minerales es secundaria y se produce como resultado de la interacción entre la actividad biológica y el ambiente (Figura 2A).

Mineralización biológicamente controlada (MBC)

En este tipo, el organismo utiliza su maquinaria celular para dirigir el sitio, el crecimiento y la morfología final del mineral que será depositado (Figura 2B), (Benzerara, 2011). La biomineralización biológicamente controlada en general ocurre en ambientes aislados, en muchos casos dentro de vesículas. Particularmente, la formación de esqueletos en los animales se da a través del proceso de biomineralización biológicamente controlada.

La biomineralización y el esqueleto de los organismos

Uno de los fenómenos que más ha llamado la atención de los químicos, paleontólogos y biólogos evolutivos, es el proceso de precipitación de biominerales por parte de los

seres vivos para formar su esqueleto (Knoll, 2003). En gran parte, este proceso lento y paulatino, que se desarrolló a lo largo de unos 40 millones de años (Ma), (Pérez-Huerta *et al.*, 2018), permitió la evolución de los animales y tuvo su máxima expresión durante la llamada radiación cámbrica (hace unos 541 Ma).

Los animales con esqueleto son muy diversos no sólo en forma sino también en sus diferentes funciones ecológicas. Los esqueletos de los animales están formados por varios minerales, algunos están compuestos por carbonato de calcio, como es el caso de los corales, braquiópodos y moluscos; otros están formados por sílice, como las espículas de esponjas; y otros más tienen como componente principal a los minerales fosfatados, en este caso los esqueletos de los vertebrados (Murdock, 2020), por ejemplo, los dientes de los tiburones.

La formación de partes duras provee a los seres vivos de ventajas adaptativas, mientras que los esqueletos externos protegen a los organismos del medio y de los depredadores, los esqueletos internos brindan soporte a los tejidos y, por tanto, permiten un aumento en el tamaño de los cuerpos (Knoll, 2003; Murdock y Donoghue, 2011).

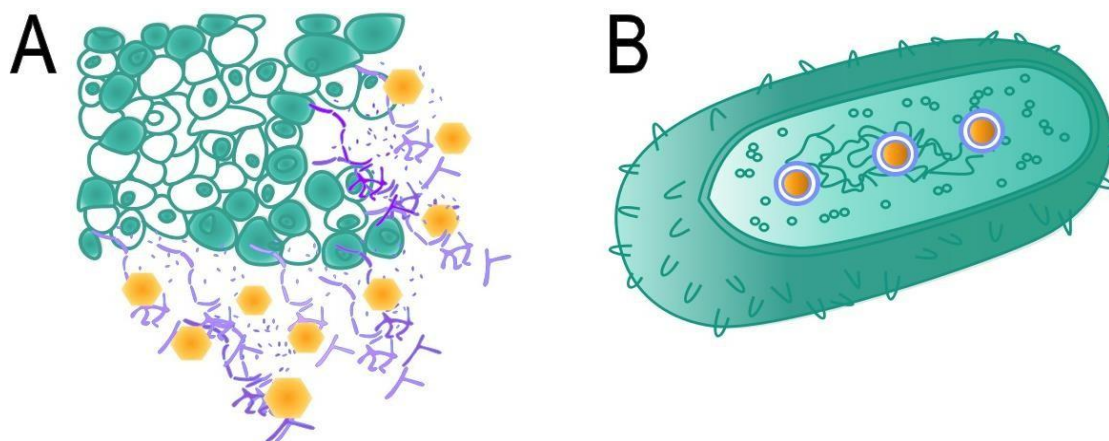


Figura 2. Tipos de biomineralización biológica: A) Mineralización Biológicamente Inducida. La biomineralización ocurre por la interacción de los organismos y el ambiente; en este tipo de mineralización los organismos (en turquesa) liberan al medio precursores químicos (en morado) que al interactuar con el medio precipitan minerales (hexágonos), B) Mineralización Biológicamente Controlada. Los minerales (esferas naranjas) se forman en ambientes controlados, generalmente al interior de vesículas, los organismos controlan el tamaño, tipo de mineral y el sitio de depósito (basado en Cosmidis y Benzerara, 2022).

En el registro fósil, los restos duros son los que presentan mayor probabilidad de preservarse, y gracias a ellos es que ha podido estudiarse la vida y su evolución (Paul, 2019). En este sentido, no sólo los esqueletos son importantes, sino que los minerales biogénicos y su preservación, también permite reconstruir las condiciones que prevalecieron en los ambientes antiguos. A menudo, los biominerales contienen firmas geoquímicas, que son moléculas que reflejan las condiciones en que vivía el organismo. Por ejemplo, en los biominerales pueden preservarse moléculas de agua, y a partir de ellas se puede determinar la salinidad, temperatura, alcalinidad y productividad de un ambiente particular en el pasado geológico (Katz *et al.* 2010). Los biominerales, además, permiten entender la evolución de los distintos tipos de metabolismo y la fisiología de diferentes grupos (Murdock y Donoghue, 2011).

Biominerales más comunes

La diferencia entre los minerales que forman los esqueletos de los animales permite saber que los tipos de biomineralización se desarrollaron de manera independiente durante su evolución, es decir, que no surgieron una sola vez a partir de un solo ancestro, sino que los metazoarios, que en un principio poseían únicamente tejidos blandos evolucionaron a través de diferentes procesos para formar partes duras (Murdock y Donoghue, 2011; Murdock, 2020; Gilbert *et al.* 2022).

La precipitación de biominerales, en particular en la MBC requiere de la participación activa de las células de los organismos. Además, se han reconocido sistemas moleculares que son necesarios para que ocurra la biomineralización, dentro de los que se encuentran proteínas y polisacáridos (Shastri, 2015).

Los carbonatos de calcio, silicatos y fosfatos son los biominerales más comunes dentro de los metazoarios, otros biominerales que se presentan son haluros, sulfatos, sulfuros, óxidos de hierro y de manganeso, citratos y oxalatos entre otros (González Muñoz *et al.*, 1996).

La composición química de los biominerales más frecuentes en el reino animal se describe brevemente a continuación.

Carbonato biogénico

La calcita y aragonita (CaCO_3) son los dos polimorfos en que se presenta el carbonato de calcio en los organismos (Shastri, 2015). La carbonatogénesis o formación del carbonato orgánico o biogénico, es la precipitación del carbonato de calcio por medio de actividades fisiológicas, asociado a ambientes alcalinos donde predomina el carbono inorgánico diluido y hay un pH alto (Lee, 2003).

La aragonita es una forma termodinámicamente inestable a altas temperaturas, por lo que, a lo largo del tiempo decaerá en calcita. Los precursores de estos carbonatos son los carbonatos de calcio amorfos y constituyen el principal mineral formador de endo y exoesqueletos en el reino animal. Una gran variedad de organismos presenta estos biominerales, por ejemplo, los corales, braquiópodos, moluscos y equinodermos (Shastri, 2015).

Sílice biogénica

La biosílice o sílice biogénica (SiO_2), es el segundo compuesto mineral más común en la naturaleza, puesto que forma parte de los animales, vegetales (como los equisetos), algas (diatomeas) y otros microorganismos (radiolarios y silicoflagelados). En los metazoarios la sílice es parte de las espículas de las esponjas. Tanto los factores como las moléculas biológicas involucradas en su fabricación aún no son comprendidas (Shastri, 2015).

Hidroxiapatita

Es un fosfato de calcio natural formado por moléculas de calcio, fósforo e hidrógeno ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3$), (García-Garduño y Reyes-Gasca, 2006), siendo importante la presencia de colágeno que sirve como molde para permitir que se desarrolle un nuevo cristal de hidroxiapatita y se forme el esqueleto (Shastri, 2015). Es la fase mineral de la que está formado el esqueleto de los vertebrados en un 60 a 70% (García-Garduño y Reyes-Gasca, 2006), y si la hidroxiapatita es deficiente de calcio forma la dentina y el esmalte de los dientes (Cuny *et al.*, 2017).

La biomineralización y el registro fósil

Los paleontólogos se enfocan en la revisión de las partes duras conservadas, pero en algunos fósiles, también puede ser estudiada la fase orgánica, lo que permite hacer estudios de paleontología molecular, investigando los patrones moleculares a través de la aplicación de técnicas como la espectroscopía RAMAN donde se usa la interacción de la luz con la materia para caracterizar la composición de un material, se puede estudiar el tipo de biominerales en los fósiles.

Precámbrico

Las primeras partes duras biomineralizadas documentadas corresponden a placas fosfatadas de probables protistas (organismos unicelulares sin núcleo) formadas bajo un control biológico activo que datan de hace aproximadamente 810 Ma (Wood, 2018).

Existen reportes notables de organismos con posibles tejidos mineralizados que datan de la Era Precámbrica (Ediacarano tardío, hace 550 Ma). Estos organismos tienen un tamaño variable que va desde 1 mm hasta 1 m (Wood *et al.*, 2017). Algunos autores los consideran como organismos problemáticos (Gilbert *et al.*, 2022), mientras que otros estiman que corresponden a animales relacionados con las esponjas, corales o poliquetos (Murdock, 2020).

En estos organismos el esqueleto consistía en un tubo de carbonato de calcio en forma de aragonita; los géneros más reconocidos son *Sinotubulites* y *Cloudina* (Figura 3A) que fueron descubiertos en el año de 1972 (Murdock y Donoghue, 2011). En la actualidad, se han identificado varios géneros del mismo período (Ediacarano), que se han denominado de manera general como cloudinidos, y de los que se tiene la certeza que ya poseían un esqueleto mineralizado (Murdock, 2020).

Los exoesqueletos de los organismos ediacarianos se caracterizaban por poseer paredes muy delgadas (entre 40 a 90 μm), con una estructura simple y sin una orientación cristalográfica. Aunque algunos esqueletos presentan calcita organizada en fibras (fibrosa) o gránulos (microgranular), se cree que esto fue un efecto

secundario debido al proceso de fosilización, pues la organización de los cristales no es jerárquica, es decir no tiene un orden como el que siguen los minerales de naturaleza orgánica (Wood *et al.*, 2017).

Durante el Ediacarano tardío aparecieron las formas llamadas “pequeñas faunas con concha” (*small shelly faunas*). Estos fósiles son de unos cuantos milímetros, originalmente estaban formados por aragonita y algunos presentan una forma triradial-tubular. Aunque no se conoce su afinidad taxonómica, posiblemente están relacionados con los corales (Murdock, 2020).

Los cambios en el desarrollo evolutivo del tipo de esqueleto que desarrollaron los organismos durante la Era Precámbrica (Ediacarano), sugieren que la biomineralización fue un proceso no selectivo, es decir que solo respondió a la química del agua oceánica y a los cambios ambientales; basándose en el hecho de que el registro de esqueletos mineralizados durante este periodo está restringido a ambientes costeros en plataformas carbonatadas, con aguas saturadas en carbonato de calcio (Gilbert *et al.*, 2022).

Transición Precámbrico-Paleozoico

Se considera que, en la transición del Precámbrico al Paleozoico, la depredación fue el proceso de presión que impulsó la formación de un esqueleto mineralizado como respuesta defensiva (Murdock, 2020). Esto último se infiere por el aumento de depredadores al que le sigue el surgimiento de diferentes tipos de minerales que forman los esqueletos los cuales incluyen carbonato de calcio, sílice, fosfato y partículas aglutinantes.

Durante esta transición también se ha reportado un cambio en la química marina, de océanos aragoníticos a océanos calcíticos, y se ha reconocido que la biomineralización esquelética siguió el mismo patrón que la química oceánica (Gilbert *et al.*, 2022). Esto es importante porque los cambios químicos ambientales no se ven reflejados posteriormente en los procesos de biomineralización y es a partir del Paleozoico que la biomineralización empezó a estar controlada por procesos evolutivos, genéticos y moleculares (Murdock y Donoghue, 2011).

Paleozoico (Cámbrico)

Durante el Cámbrico, primer periodo de la era Paleozoica, hace 541 a 485 Ma, inició la diversidad de minerales en la biomineralización y aparecieron nuevos organismos con esqueleto aragoníticos, como los coleoloida, y surgieron también los primeros organismos con esqueleto fosfatado, como los hyolithemintida y byroniida. Todos estos grupos eran formas tubulares, con un posible parentesco con los corales (Murdock, 2020). También durante el Cámbrico, aparecen los organismos llamados coralimorfos, que son semejantes a corales, pero corresponden a diferentes grupos biológicos. Se sugiere que en algunos de los coralimorfos el esqueleto pudo estar formado por carbonato de calcio en forma de calcita, mientras que en otros estuvo formado por carbonato de calcio en forma de aragonita (Murdock, 2020). En este periodo también aparecen los conuláridos (Figura 3B) que tenían un esqueleto fosfatado.

Los esqueletos mineralizados de algunos metazoarios. Aunque no hay una hipótesis única al respecto, sí se estima que la biomineralización en los metazoarios ancestrales tienen un único origen, y que posteriormente la evolución del esqueleto mineralizado de las esponjas y los corales se desarrolló de manera independiente al

de los briozoarios, anélidos, braquiópodos y moluscos. Aunque es una pregunta constante, aún no se ha llegado a un acuerdo sobre cuál fue el organismo con esqueleto mineralizado que pudiera considerarse el ancestro común de todos estos grupos. Sin embargo, se han propuesto como posibles ancestros, a *Namacalathus* (Precámbrico, Ediacarano) y *Protohertzina* (Paleozoico, Cámbrico), (Figura 3C), (Murdock y Donoghue, 2011).

Porifera. Actualmente las esponjas son los animales de organización más simple, el origen de su esqueleto es difícil de establecer en el registro fósil, y aunque durante el Cámbrico ya existían tres clases de esponjas aún no se ha comprendido cómo adquirieron sus espículas silíceas. En el registro fósil del Cámbrico medio (hace 505 Ma) de Burgess Shale en Canadá hay esponjas que poseían espículas de dos tipos de minerales: sílice y calcio (Botting y Butterfield, 2005).

Los procesos evolutivos permitieron que las esponjas actuales posean exclusivamente espículas de un solo mineral, por un lado, se encuentran las esponjas con espículas silíceas (demoesponjas y hexactinélidas) y por el otro, las esponjas con espículas de carbonato de calcio (esponjas calcáreas o calciesponjas), (Murdock, 2020).

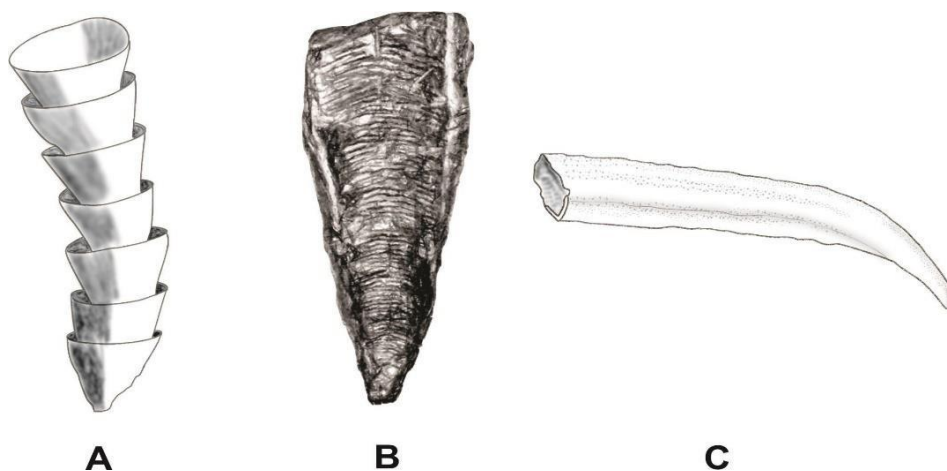


Figura 3. Primeros organismos biomineralizadores A) *Cloudina*, B) Conulárido y C) *Protohertzina*.

Brachiopoda. El origen de la biomineralización en los braquiópodos se remonta al Cámbrico, el esqueleto mineralizado de este grupo tiene orígenes independientes y posiblemente surgió a partir de ancestros fosfatados que, posteriormente formaron un esqueleto de calcita baja en magnesio (Figura 4A).

Mollusca. Los moluscos son posiblemente los metazoos bilaterales con el registro fósil más antiguo (Martí Mus *et al.*, 2008). Aunque las relaciones evolutivas entre sus diferentes clases no son claras, se tienen fósiles de al menos cinco de sus clases a finales del Cámbrico (Fortuniano), hace 535 Ma. Estos fósiles presentan un esqueleto biomineralizado de aragonita, calcita (alta o baja en magnesio), e incluso una forma desconocida en la actualidad, que es una mezcla de carbonatos.

Los primeros moluscos no tienen una afinidad biológica definida con los grupos actuales, los grupos ancestrales presentaban un arreglo fibroso-lamelar de los carbonatos, que evolucionó a una textura foliar y prismática. Y de una manera independiente desarrollaron una capa nacarada a finales del periodo Ordovícico (hace 445 Ma aproximadamente) (Figura 4B-C). Es durante este tiempo cuando se sugiere que el proceso de biomineralización ocurrió de manera divergente, originándose a partir de una estructura aragonítica de estructura fibrosa. Los primeros moluscos están relacionados con las actuales clases

Monoplacofora, Gastropoda, Bivalvia y Scaphopoda (Wanninger y Wollesen, 2018).

Artrópodos. La biomineralización del exoesqueleto en los artrópodos, particularmente los crustáceos, cuenta con un amplio registro fósil, y se caracteriza por el crecimiento de calcita baja en magnesio y apatita (Maas *et al.*, 2006). Sin embargo, el esqueleto fosfatado en este grupo apareció rápida y abruptamente en los trilobites durante el Cámbrico medio (Dalingwater *et al.*, 1991). Al igual que en otros organismos se sugiere que hubo un desarrollo autónomo del proceso de biomineralización en varios grupos de artrópodos que favoreció el desarrollo de los esqueletos calcáreos y fosfatados, respectivamente (Murdock, 2020).

Deuterostomados. Los deuterostomados son el grupo biológico en el que se forma primero el ano y después la boca, a estos pertenecen los equinodermos y los cordados, dentro de estos últimos se encuentran los vertebrados (Marlétaz, 2019). Mientras que los equinodermos poseen un endoesqueleto calcáreo, los vertebrados poseen un esqueleto fosfatado. Se asume que en ambos grupos se desarrolló la biomineralización de manera independiente (Murdock, 2020).

Los equinodermos ancestrales aparecieron a principios del Cámbrico (hace unos 525 millones de años), mientras que los grupos modernos aparecieron hasta el Ordovícico temprano (hace unos 505 millones de años), (Zamora y Raman,

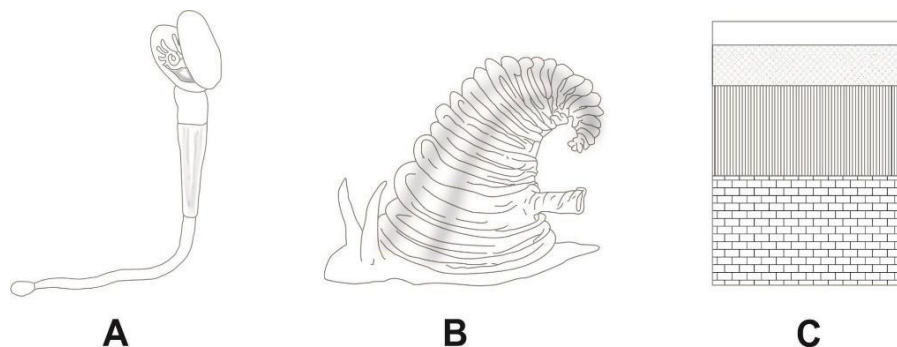


Figura 4. A) Reconstrucción de *Yuganotheca* género extinto que muestra rasgos similares a la de los braquiópodos, B) Reconstrucción de *Yochelcionella* un género extinto del grupo basal de los moluscos, C) Estructura simplificada de la biomineralización de las conchas de los moluscos: 1) Capa de calcita prismática 2) capa fibrosa-lamelar 3) Capa de nácar.

2014). La calcita porosa (estereoma) es un rasgo característico del esqueleto de los equinodermos. Sin embargo, en estadios larvarios este esqueleto está poco desarrollado, lo cual originó la sugerencia de una posible evolución independiente del endoesqueleto. En la actualidad la hipótesis más aceptada sugiere que hay una reducción en el endoesqueleto larvario de los asteroideos (estrellas de mar), en lugar de una evolución independiente con los equinoideos (erizos, galletas y panquecitos de mar), (Murdock, 2020).

En tanto que, para los vertebrados, se propone que el colágeno sirvió como base para el proceso de mineralización, y posteriormente hubo una diversificación plesiomórfica (es decir una condición ancestral de la que surgen nuevos caracteres) de los tejidos esqueléticos. Los conodontos son la primera evidencia fósil de los vertebrados, aparecen en el Cámbrico Superior (Paleozoico) y persisten hasta el Triásico (Mesozoico). Los conodontos fueron organismos de cuerpo blando con un aparato de alimentación distintivo formado por elementos fosfatados,

semejantes a dientes, están divididos taxonómicamente en para y euconodontos, basados en la organización del número de capas de tejido que presentan. Los paraconodontos tienen una sola capa mineralizada, similar a la dentina; mientras que, los euconodontos presentan dos capas de crecimiento sincrónico, una de ellas similar al esmalte (Sweet y Donoghue, 2001).

Otros grupos. Hay otros grupos con esqueleto biomineralizado de los que se tiene poca información de su registro fósil y una taxonomía actual complicada. Estos factores dificultan el entendimiento de su genómica y el origen de su biomineralización, tal es el caso de los anélidos y onicóforos, por mencionar los principales. Basándose en la evidencia filogenética se sugiere entonces, que el proceso de biomineralización apareció en el registro fósil mucho después de que los diferentes Phyla radiaran. Ello implica que, por un lado, no hay una ancestría común para este proceso y, por el otro, que cada grupo por separado desarrolló estrategias diferentes de

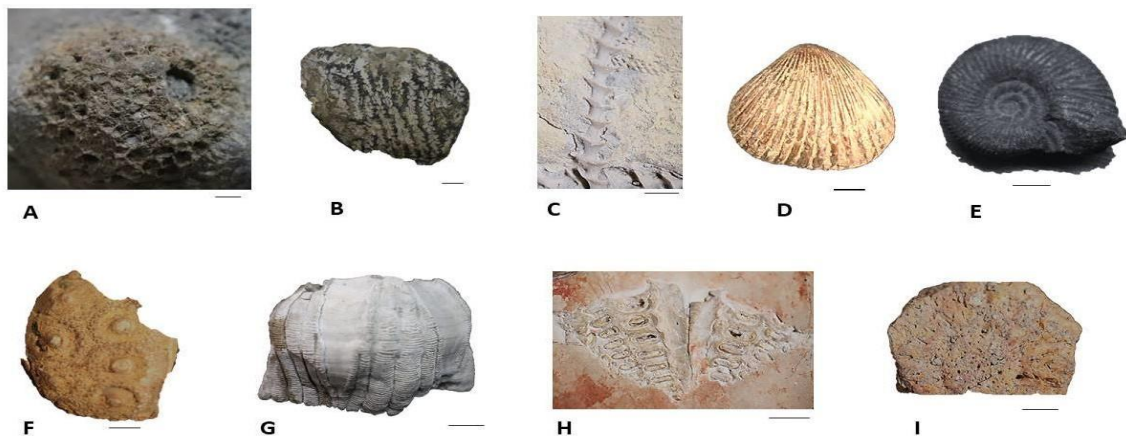


Figura 5. A) Esponja pérmica de la Formación Patlanoaya en el Estado de Puebla B) Coral cretácico de la Formación San Juan Raya en el Estado de Puebla C) Briozoario pérmico de la Formación Patlanoaya en el Estado de Puebla D) Braquiópodo pérmico de la Formación Olinalá en el Estado de Guerrero E) Molusco cefalópodo pérmico de la Formación Olinalá en el Estado de Guerrero F) Artrópodo cirripedio pliocénico de la Formación Punta Maldonado en el Estado de Guerrero G) Equinodermo regular cretácico de la Formación San Juan Raya en el Estado de Puebla H) Dientes de peces cretácicos de la Formación Tlayúa en el Estado de Puebla I) Placa de gliptodonte pleistocénico de El Platanal en el Estado de Guerrero. Los ejemplares ilustrados se encuentran resguardados en la Colección de Paleontología de la Escuela Superior de Ciencias de la Tierra de la Universidad Autónoma de Guerrero. Escala 5 mm.

mineralización que son evidencia de una evolución paralela o convergente (Wood *et al.*, 2017; Gilbert *et al.*, 2022).

En la Figura 5 se muestran en orden filogenético los principales grupos de metazoarios que llevan a cabo el proceso de biomineralización: porífera o esponjas con espículas silíceas (Figura 5A); cnidarios (medusas y corales), (Figura 5B), briozoarios (Figura 5C), braquiópodos (Figura 5D) y moluscos (Figura 5D) con exoesqueletos calcáreos; artrópodos (Figura 5F), y deuterostomados del tipo de los equinodermos (Figura 5G) y vertebrados (Figura 5H-I) con esqueletos fosfatados.

Conclusiones

Los minerales son muy importantes para la biosfera, pues constituyen el medio en el que se asienta la vida, y algunos organismos han desarrollado la capacidad para intemperizar los minerales y obtener energía de ellos. Además, porque a través de diversos procesos evolutivos, paralelos y convergentes en los diferentes grupos de metazoarios, se ha desarrollado el mecanismo de biomineralización.

El registro fósil es fundamental para entender la biomineralización en los animales, y de acuerdo con este registro puede inferirse que la biomineralización surgió durante la Era Precámbrica en el período Ediacarano, siendo dependiente de la química del agua, para posteriormente especializarse durante la Era Paleozoica en el período Cámbrico y evolucionar como una adaptación contra la depredación.

Los primeros organismos biomineralizadores durante el Ediacarano incorporaron carbonato de calcio a su estructura, y continuaron su diversificación a través del Cámbrico, incorporando minerales como la sílice y los fosfatos, siguiendo su desarrollo hasta el Ordovícico temprano.

Siendo la biomineralización un importante mecanismo evolutivo que permitió la diversificación de los metazoarios, su entendimiento es clave para comprender el posible futuro de la evolución de la biota, quedando aún muchas dudas por resolver dentro de este proceso para entender cómo la química de

los minerales fue adaptada a la fisiología de los organismos.

Agradecimientos

Se agradece a la M. en C. Claudia G. Ortiz-Jerónimo por las imágenes 3 y 4 que ilustran este artículo. Se agradece al Dr. Yam Zul Ernesto Ocampo Díaz y a un revisor anónimo por las valiosas observaciones realizadas para mejorar el manuscrito original.

Referencias

- Almodóvar G.R. (2013). Los materiales de la Tierra. Enseñanza de las Ciencias de la Tierra, 21, 146-154.
- Benzerara, K. (2011). Biomineralization. In Gargaud, M., Irvine, W. M., Amils, R., James, H., Cleaves, J., II, Pinti, D.L., Quintanilla, J.C., Rouan, D., Spohn, T., Tirard, S., et al., (Eds.). Encyclopedia of Astrobiology. Springer: Berlin/Heidelberg, Germany. https://doi.org/10.1007/978-3-642-11274-4_185
- Botting, J.P., Butterfield, N.J. (2005). Reconstructing early sponge relationships by using the Burgess Shale fossil *Eiffelia globosa*, Walcott. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102, 1554-1559.
- Cosmidis, J., Benzerara, K. (2022). Why do microbes make minerals? Comptes Rendus. Géoscience, 354, 1-39.
- Cuny, G. Guinot, G., Enáult, S. (2017). Mineralized tissues. In Cuny, G. Guinot, G., Enáult, S., (Eds.). Evolution of Dental Tissues and Paleobiology in Selachians, Elsevier: Amsterdam, 1-18.
- Dalingwater, J.E., Hutchinson, S., Siveter, D.J. (1991). Cuticular ultrastructure of the trilobite *Ellipsocephalus polytomus* from the Middle Cambrian of Öland, Sweden. Palaeontology, 34, 205-217.
- Franklin, J.F., Lindenmayer, D., McMahon, J.A., McKee, A., Magnuson, J., Perry, D.A., Waide, R., Foster, D. (2000). Threads of continuity: Ecosystem disturbances, biological legacies and ecosystem recovery. Conservation Biology in Practice, 1, 8-16.

- Fuhrmann, J.J. (2021). Microbial metabolism. In Gentry, T.J., Fuhrmann, J.J., Zuberer, D.A., (Eds). Principles and Applications of Soil Microbiology; Elsevier: Amsterdam, 57-87.
- García-Garduño, M.V., Reyes-Gasca, J. (2006). La hidroxiapatita, su importancia en los tejidos mineralizados y su aplicación biomédica. TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, 9, 90-95.
- Gilbert, P.U.P.A., Bergmann, K.D., Boekelheide, N., Tambutti, S., Mass, T., Marin, F., Adkins, J.F., Erez, J., Gilbert, B., Knutson, V., Cantine, M., Ortega-Hernández, J., Knoll, A.H. (2022). Biomineralization: Integrating mechanism and evolutionary history. Science Advanced, 8. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abl9653>
- González-Muñoz, M.T., Ben, O.N., Arias, J.M. (1996). Biomineralización: revisión de uno de sus aspectos más destacados. Ars Pharmaceutica, 37, 483-518.
- Katz, M.E., Cramer, B.S., Franzese, A., Hönisch, B., Miller, K.G., Rosenthal, Y., Wright, J.D. (2010). Traditional and emerging geochemical proxies in foraminifera. The Journal of Foraminiferal Research, 40, 165-192.
- Knoll, A. H. (2003). Biomineralization and evolutionary history. Reviews in mineralogy and geochemistry, 54, 329-356.
- Lee, Y.N. (2003). Calcite production by *Bacillus amyloliquefaciens* CMB01. Journal of Microbiology, 41, 345-348.
- Maas, A., Braun, A., Dong, X.-P., Donoghue, P.C.J., Müller, K.J., Olempska, E., Repetski, J.E., Siveter, D. J., Stein, M., Waloszek, D. (2006). The Örsten - More than a Cambrian Konservat-Lagerstätte yielding exceptional preservation. Palaeoworld, 15, 266-282.
- Marlétaz, F. (2019). Zoology: Worming into the Origin of Bilaterians. Current Biology, 29, R577-R579.
- Martí Mus, M., Palacios, T., Jensen, S. (2008). Size of the earliest mollusks: Did small helcionellids grow to become large adults? Geology, 36, 175-178
- Martin, Y.E., Johnson, E.A. (2012). Biogeosciences survey: Studying interactions of the biosphere with the lithosphere, hydrosphere and atmosphere. Progress in Physical Geography: Earth and Environment, 36. <https://doi.org/10.1177/0309133312457107>
- Murdock, D.J.E. (2020). The ‘biomineralization toolkit’ and the origin of animal skeletons. Biological Reviews, 95, 1372-1392.
- Murdock, D.J.E., Donoghue, P.C.J. (2011). Evolutionary origins of animal skeletal biomineralization. Cells Tissues Organs, 194, 98-102.
- Paul, C.R.C. (2009) The fidelity of the fossil record: the improbability of preservation. Paleontology, 52, 485-489.
- Pérez-Huerta, A., Coronado, I., Hegna, T.A. (2018) Understanding biomineralization in the fossil record. Earth-Science Reviews, 179, 95-122.
- Shastri, P.S. (2015). Biomineralization: A confluence of materials science, biophysics, proteomics, and evolutionary biology. Materials Research Society Bulletin, 40, 413-477.
- Soto-Bubert, A. (2003). Introducción a los Biominerales y Biomateriales. Universidad de Chile: Santiago, Chile. [Introducción A Los Biominerales y Biomateriales | PDF | Minerales | Cristal \(scribd.com\)](https://www.scribd.com/document/413477/Introduccion-A-Los-Biominerales-y-Biomateriales-PDF-Minerales-Cristal)
- Sweet, W.C., Donoghue, P.C.J. (2001). Conodonts: Past, Present and Future. Journal of Paleontology, 75, 1174-1184.
- Wanninger, A., Wollesen, T. (2018). The evolution of molluscs. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 94, 102-115.
- Weiner, S., Dove, P.M. (2003). An overview of biomineralization processes and the problem of the vital effect. Reviews in mineralogy and geochemistry, 54, 1-29.
- Wood, R., Ivantsov, A.Y., Zhuravlev, A.Y. (2017). First macrobiota biomineralization was environmentally triggered. Proceedings of the Royal Society B, 284, 20170059.
- Wood, R. (2018). Exploring the drivers of early biomineralization. Emerging Topics in Life Sciences, 2, 201-212.
- Zamora, S., Rahman, I.A., (2015). Deciphering the early evolution of echinoderms with Cambrian fossils. Frontiers in Palaeontology, 58, 391-391.