



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**“ESPONJAS ENCOSTRANTES EN OLISTOLITOS
CIPIT SELECTOS DE LA FORMACIÓN KASIMLAR
(CARNIANO, TRIÁSICO SUPERIOR) DE
LA REGIÓN DE LOS MONTES TAURO EN
ANATOLIA, TURQUÍA: IMPLICACIONES
PALEOECOLÓGICAS Y
PALEOBIOGEOGRÁFICAS.”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**LICENCIADA EN CIENCIAS DE LA
TIERRA**

P R E S E N T A:

MARIANA RAMÍREZ PELCASTRE



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. JUAN FRANCISCO SÁNCHEZ BERISTAIN
(CD. MX. 2024)**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Ramírez
Pelcastre
Mariana
55 31 39 45 80
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Ciencias de la Tierra
312583150

2. Datos del tutor

Dr.
Juan Francisco
Sánchez
Beristain

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Elsa
Arellano
Torres

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Fernando
Núñez
Useche

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Miguel Angel
Torres
Martínez

6. Datos del sinodal 4

Dra.
Valerie
Pompa
Mera

7. Datos del trabajo escrito

Esponjas encostrantes en Olistolitos Cipit selectos de la Formación Kasımlar (Carniano, Triásico Superior) de la región de los Montes Tauro en Anatolia, Turquía: Implicaciones paleoecológicas y paleobiogeográficas.

82 p.
2024

ÍNDICE	
AGRADECIMIENTOS.....	5
RESUMEN	6
1. INTRODUCCIÓN.....	8
1.1. Generalidades sobre los arrecifes	8
1.2. El modelo de gremios de Fagerstrom.....	9
1.2.1. Microencontrantes	10
1.3. Los arrecifes a través del tiempo	11
1.4. Importancia de las esponjas	12
2. ZONA DE ESTUDIO Y ESTRATIGRAFÍA	16
2.1. Ubicación y contexto geológico	16
2.2. Episodio Pluvial del Carniano	21
2.3. Olistolitos <i>Cipit</i>	23
3. JUSTIFICACIÓN	25
4. OBJETIVOS.....	25
4.1. Objetivo General	25
4.2. Objetivos Particulares	26
5. HIPÓTESIS	26
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	27
6.1. Colecta de Muestras	27
6.2. Identificación en láminas delgadas	28
6.3. Análisis de Microfacies	29
7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	29
7.1. Descripción de Microfacies.....	29
7.1.1. Asociación “ <i>Mud–mound</i> ”	31
7.1.2. Asociación <i>Murania–Dendronella–Terebella</i>	40
7.1.3. Asociación <i>Murania–serpúlidos</i>	44
7.1.4. Asociación <i>Murania–microbialita</i>	51
7.1.5. Asociación <i>Terebella–Tubiphytes</i>	55
7.1.6. Asociación <i>Terebella–hidrozoos</i>	61
7.2. Discusión: Paleoecología de las asociaciones contenidas en los <i>Cipit boulders</i>	63
7.2.1. Dinámica depositacional	63
7.2.1. Asociación “ <i>Mud–mound</i> ”	64

7.2.2. Asociación <i>Murania–Dendronella–Terebella</i>	66
7.2.3. Asociación <i>Murania</i>–serpúlidos	68
7.2.4. Asociación <i>Murania</i>–microbialita	69
7.2.5. Asociación <i>Terebella–Tubiphytes</i>	69
7.2.6. Asociación <i>Terebella</i>–hidrozoos	70
7.3. Síntesis de componentes encontrados	70
8. CONCLUSIONES	72
9. REFERENCIAS	74

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, deseo expresar mi agradecimiento a mi asesor, el Dr. Juan Francisco Sánchez Beristain, por la dedicación y apoyo brindado a este trabajo, por su paciencia, por haber sido un excelente profesor y una de las mejores personas que he tenido el gusto de conocer. Así mismo, me gustaría agradecer al Dr. Alexander Lukeneder (Museo de Historia Natural de Viena, Austria), por haber prestado amablemente el material para su revisión, y al Dr. Joachim Reitner (Departamento de Geobiología de la Universidad de Göttingen, Alemania), por sus comentarios sobre los manuscritos que se encuentran en preparación a partir de esta tesis

Quiero agradecer también a la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación de la Facultad de Ciencias de la UNAM Campus Juriquilla y a todos los académicos en ella por facilitarme las herramientas para la realización de este trabajo, así como por sus atenciones y su cálido recibimiento.

A los miembros del sínodo: Dra. Elsa Arellano Torres (Facultad de Ciencias, UNAM), Dr. Fernando Núñez Useche (Instituto de Geología, UNAM), Dr. Miguel Angel Torres Martínez (Instituto de Geología, UNAM) y Dra. Valerie Pompa Mera (Instituto de Geología, UNAM) por sus comentarios y observaciones durante la realización de este trabajo.

A mi familia. Sin su apoyo, este trabajo nunca se habría escrito. Los quiero mucho.

Finalmente, a Harumi, por inspirarme a seguir adelante y a siempre luchar por más. Este trabajo también es tuyo.

RESUMEN

La Formación Kasımlar es una unidad sedimentaria que data del periodo Triásico Tardío (Carniano–Noriano, ~227 Ma) ubicada en el sector noroccidental de los Montes Tauro, al sur de Turquía. Estos montes forman parte del Cinturón Alpide u Orógeno Alpino-Himalayo, el cual se extiende por más de 15,000 km a lo largo del margen sur de Eurasia, resultado del cierre del océano Tetis hace 50 Ma y de la colisión de las placas Africana, Arábiga e India hacia el norte con la placa Euroasiática. En esta región, la mayoría de los carbonatos arrecifales del Carniano se conocen desde hace más de 50 años (Poisson, 1967) y se encuentran depositados como cantos rodados de rocas arrecifales (olistolitos *Cipit*). Estudios previos (Sánchez-Beristain & Reitner, 2021) han demostrado que estas estructuras permiten una buena preservación de fósiles dado su depósito tardío, la cual les permitió minimizar los procesos diagenéticos. Las esponjas hipercalcificadas y corales escleractínidos son los constructores de arrecifes más abundantes dentro de estos cantos rodados (Senowbari & Link, 2011). En este estudio, se realizó el análisis morfológico y morfométrico de especies fósiles en 48 láminas delgadas de 50 x 50 mm, con un espesor aproximado de 50 micras correspondientes a muestras de olistolitos *Cipit* provenientes de los estratos de la Formación Kasımlar, en Aşağıyaylabel (unidad B). El propósito de este estudio consistió en identificar las microfacies de estas muestras, las cuales se identificaron como *boundstones* de microbialita clasificadas en 6 tipos de acuerdo con las especies diagnósticas: “*Mud-mound*”, *Murania–Dendronella*, *Murania–serpúlidos*, *Murania–microbialita*, *Terebella–Tubiphytes* y *Terebella–hidrozoos*.

A pesar de encontrar una gran cantidad de microencontrantes y metazoos en las muestras, la diversidad de especies es limitada, dominada por esponjas del género *Murania* y microbialita. Se sugiere que en esta área del mar de Tetis durante la Edad Carniana, los constructores de arrecifes más diversos fueron las microbialitas, los sphinctozoos y los gusanos serpúlidos. Se plantea la dificultad de determinar las condiciones paleoambientales específicas, pero se mencionan algunos indicadores, que pueden ayudar a inferir el entorno marino. Finalmente, se sugiere que los olistolitos *Cipit* recolectados provienen de arrecifes que existieron en un paleoambiente semi-críptico de baja energía.

PALABRAS CLAVE: Microfacies, olistolitos *Cipit*, Formación Kasımlar, encostrantes, arrecifes, Triásico.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Generalidades sobre los arrecifes

Los arrecifes de coral son ecosistemas construidos por comunidades de organismos en aguas poco profundas de mares cálidos, en una estrecha zona adaptativa de bajo estrés (Stanley, 2001). Se encuentran restringidos a zonas tropicales y subtropicales, entre 20° a 30° N al sur del ecuador, emplazados principalmente al este de las masas continentales o al oeste de los océanos. Actualmente, representan el 15% de la superficie total de las cuencas oceánicas someras, cubriendo un área de 600,000 km² (Stanley, 2001). Se caracterizan por cuatro criterios principales, siendo éstos: (1) una elevación positiva sobre el relieve submarino, (2) desarrollo de una estructura rígida formada de organismos de rápido crecimiento, (3) variedad de estructuras esqueléticas carbonatadas y (4) una alta diversidad taxonómica (Wood, 2001; García-Barrera *et al.*, 2017)

Los arrecifes, tanto modernos como antiguos, han sido de gran importancia para la humanidad. Económicamente, la complejidad de los procesos físicos y biológicos de los arrecifes permite el crecimiento y prosperidad de una gran diversidad de vida marina, importante para el desarrollo de actividades pesqueras hasta el de innovaciones farmacéuticas (Guillemin *et al.*, 1987; Stanley, 2001).

Por otro lado, los depósitos de arrecifes antiguos caracterizados por rocas fracturadas y de alta porosidad son afines a las rocas carbonatadas y albergan

casi la mitad de los recursos petrolíferos del mundo, así como algunos depósitos metálicos de importancia económica (Stanley, 2001).

Algunas de las implicaciones ambientales más importantes de los arrecifes son su capacidad de entrapar el CO₂ en las rocas sobre el piso oceánico, y su papel como barreras físicas para huracanes y tormentas.

Los arrecifes poseen un registro fósil extraordinariamente conspicuo que puede aplicarse a la resolución de problemas con respecto de la evolución de la biota marina tropical, responder preguntas auxiliares sobre las condiciones paleoclimáticas y las distribuciones cambiantes de la tierra y el mar en más de 500 Ma de historia de la Tierra. (Chave *et al.*, 1972; Flügel, 1994).

1.2. El modelo de gremios de Fagerstrom

Dada la complejidad del estudio de los arrecifes, J.A. Fagerstrom (1987) propuso un modelo mediante una clasificación de cinco gremios de acuerdo con el papel geológico/ecológico que desempeñó cada organismo en la comunidad arrecifal (Fig. 1). Estos gremios son: (1) constructores: encargados de la formación del marco estructural; (2) amortiguadores: reguladores del movimiento del agua, que propician condiciones tranquilas para el asentamiento de los sedimentos; (3) encostrantes: fijadores del sedimento, que viven o no en él, así como en la superficie de otros organismos; (4) destructores: encargados de mantener el equilibrio entre el crecimiento y la erosión del macizo arrecifal y (5) moradores: organismos en constante desplazamiento y que favorecen el transporte de sedimentos y otros elementos.

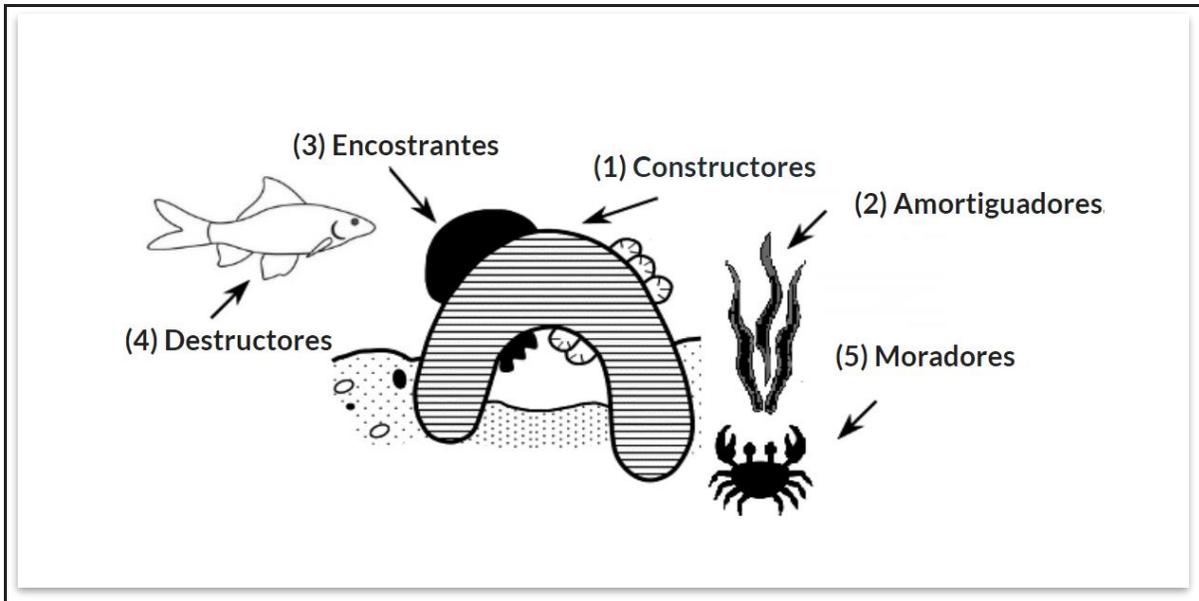


Figura 1. Esquema representativo del modelo de gremios de Fagerstrom (modificado de Riding, 2002).

1.2.1. Microencostrantes

Existe un grupo de organismos pertenecientes al gremio encostrante con características particulares, que se ha clasificado con el nombre genérico de “microencostrantes” (Schmid, 1996; Sánchez-Beristain & Reitner 2012, 2019a). Estos organismos usualmente no exceden de 5 mm en tamaño y comprenden una gran una amplia diversidad taxonómica que incluye bacterias (Schmid, 1996), algas (Shiraishi & Kano, 2004; Schlaginweit & Gawlick, 2008), hongos (Mello, 1977), briozoos (Reolid *et al.*, 2009) e incluso algunos otros organismos sin una identidad taxonómica definida (Cherchi & Schroeder, 1985; Reolid *et al.*, 2009; Sánchez-Beristain *et al.*, 2013).

Los organismos microencostrantes han demostrado ser cruciales tanto para la realización de inferencias paleoambientales como para la determinación de

asociaciones fósiles, dada su excelente preservación, abundancia y diversidad. (Sánchez-Beristain & Reitner, 2020).

1.3. Los arrecifes a través del tiempo

Las primeras manifestaciones de arrecifes se remontan al Arqueano (4000–2500 Ma), en forma de asociaciones de estromatolitos sobre montículos de micrita “*mud mounds*” (Atwood *et al.* 2006). Para el Neoproterozoico (1000–542 Ma) aparecen los primeros organismos responsables de procesos biomineralizantes (Grotzinger *et al.*, 2000) como resultado de la aparición de la Fauna de Ediacara, ocupando junto con los estromatolitos los roles de constructores y amortiguadores. No fue sino hasta el Cámbrico (Paleozoico Temprano, ~530 Ma) que los animales tomaron papeles en más predominantes dentro de los arrecifes, como es el caso de la aparición de los arqueociátidos (afines al Phylum *Porifera*, primeras “esponjas”), así como otros organismos representativos de la Fauna de *Burgess Shale* (James y Debrenne, 1981). Para el Devónico (419–358 Ma), los arrecifes estuvieron dominados por estromatoporoideos (esponjas calcáreas), desempeñando principalmente los papeles de constructores, amortiguadores e incluso encostrantes. A pesar de que los primeros registros fósiles de los corales de la subclase: Rugosa y Tabulata se dan en el Ordovícico, durante el Devónico ocurre un afloramiento importante (Rigby y Gangloff, 1987; May y Rodríguez, 2012).

Durante el Pérmico (298–252 Ma) las esponjas dominaron los arrecifes. Aparecen los primeros organismos denominados como Microproblematica (taxones cuya asignación resulta dudosa; Fagerstrom, 1991) en el registro fósil. Durante este

periodo, las esponjas coralinas (*Inozoa*, *Sphinctozoa*), así como los corales rugosos y tabulados ocuparon el rol de constructores, mientras que las Demospongiae fungieron como amortiguadores y los briozoos y *Tubiphytes obscurus* como principales encostrantes.

Finalmente, no fue sino hasta el Triásico (235 Ma) que inició una construcción cimentada por escleractínidos (corales duros), la cual proliferó rápidamente desde el Paleógeno hasta la actualidad, gracias al exitoso modelo simbiótico de las zooxantelas (asociación entre algas verdes y corales). Las esponjas del género *Murania*, así como el “microproblemático” *Tubiphytes obscurus*, tomaron el papel de los organismos encostrantes durante este periodo (Wendt, 1982; Sánchez-Beristain y Reitner, 2012).

1.4. Importancia de las esponjas

La estructura de los ambientes arrecifales se sustenta en una combinación de relaciones de interacción entre organismos móviles y sésiles. Las interacciones que involucran el espacio del sustrato a menudo pueden afectar la aptitud, la distribución y la abundancia de los organismos (Wahle, 1980).

Las esponjas (Porífera) constituyen uno de los *phyla* de metazoos más diversos, con más de 8500 especies conocidas (Van Soest *et al.*, 2012) y hasta 29,000 especies por describir aún (Appeltans *et al.* 2012). La taxonomía, clasificación e identificación tradicional de las esponjas se basan en características anatómicas, citológicas y reproductivas, especialmente en espículas y en la arquitectura del esqueleto (Hooper y Van Soest, 2002). Desafortunadamente, existe un número

relativamente pequeño de tales caracteres, y muchos presentan niveles elevados de plasticidad y homoplasia, lo que ha hecho que la taxonomía y clasificación de las esponjas (particularmente Calcárea y *Demospongiae*) a todos los niveles jerárquicos sea sumamente desafiante (Hooper y Van Soest 2002; Boury–Esnault 2006).

Las esponjas no solo se encuentran entre los componentes más diversos en los arrecifes, también promueven la diversidad a través de su fauna asociada (Díaz y Rützler, 2001). Estas comunidades se estructuran por (1) interacciones bióticas tales como competencia y depredación y por sus (2) factores abióticos tales como perturbaciones físicas y procesos de transporte larvario.

Así mismo, las esponjas son componentes estructurales y funcionales que representan contribuyentes importantes a la organización y dinámica de los arrecifes de coral (Suchanek *et al.*, 1983).

A través de la calcificación, cementación y bioerosión, las esponjas son capaces de consolidar granos de arena, conchas, grava y escombros, impactando de manera directa al desarrollo estructural a los arrecifes (Rützler, 1970; Wulff, 1984, 2001). Al mediar en procesos inorgánicos, las esponjas contribuyen a la producción primaria y regeneración de nutrientes debido a la actividad microbiana fotosintética y no fotosintética de los simbioses que albergan (Wulff, 2001). Las esponjas pueden modificar la calidad del agua de los arrecifes de coral (Reiswig, 1971), ya que una gran cantidad de esponjas filtran el agua, modificando un gran volumen de diariamente (Reiswig, 1971). Las esponjas también pueden exudar sustancias bioactivas que podrían influir, mejorar o afectar negativamente el

crecimiento de los corales. La diversidad metabólica es grande entre las esponjas; muchas esponjas obtienen su nutrición a través de la fagocitosis y por la digestión de sus simbiontes microbianos (Rützler, 1970; Diaz y Rützler, 2001). Además, las cianobacterias simbióticas de las esponjas se han relacionado en la producción de ciertos compuestos como metabolitos secundarios aislados (Unson *et al.*, 1994; Schmidt *et al.*, 2000). Estos compuestos tienen una variedad de funciones ecológicas, incluida la disuasión de depredadores y competidores (Pawlik *et al.*, 1995; Thacker *et al.*, 1998; Engel y Pawlik, 2000) y la resistencia a infecciones microbianas (Martínez-Romero y Lazcano-Araujo, 2022).

El marco estructural de los arrecifes de coral también es modificado por la presencia de esponjas perforadoras que pueden disminuir la bioacumulación del carbonato de calcio necesario para la construcción de arrecifes. Por otro lado, las esponjas no excavadoras son responsables del aumento de la tasa de acumulación de carbonato (Wulff y Buss, 1979).

Las esponjas han desempeñado un papel trascendental como bioconstructores a lo largo de distintas eras geológicas, contribuyendo de manera significativa a la formación y evolución de los ecosistemas marinos. A pesar de su aparente simplicidad, estos organismos han dejado una marca profunda en la historia de la Tierra.

Como señalan Van Soest *et al.* (2012a), las esponjas han sido agentes clave en la modulación de los ecosistemas marinos a lo largo del tiempo.

En el Precámbrico, su capacidad para filtrar agua y facilitar la acumulación de minerales y sedimentos fue crucial para la formación de estructuras geológicas. A través de sus actividades, las esponjas no solo influyeron en la composición química del agua circundante, sino también en la creación de sustratos que transformaron la morfología del lecho marino.

Durante el Paleozoico, las esponjas jugaron un papel central en la construcción de arrecifes primitivos (Boury-Esnault, 2006). Su capacidad para secretar esqueletos calcáreos y silíceos proporcionó una base sólida para la colonización de otros organismos marinos, promoviendo la diversidad biológica y la formación de hábitats interdependientes (Lee & Riding, 2018).

A medida que se avanza hacia el Mesozoico, las esponjas continuaron siendo protagonistas en la configuración de ecosistemas marinos. Los trabajos de Hooper y Van Soest (2002) resaltaron la importancia de las esponjas en la formación de estructuras sedimentarias únicas y en la creación de hábitats diversos. Su capacidad para colonizar sustratos duros y acumular sedimentos influyó en la topografía y la composición del fondo marino, dejando una impronta geológica invaluable.

Hoy en día, la relevancia de las esponjas como bioconstructores persiste en los ecosistemas marinos. Tal como apuntan Appeltans *et al.* (2012), su capacidad para filtrar agua y contribuir a la purificación del entorno marino sigue siendo esencial para mantener la salud de los ecosistemas y favorecer la biodiversidad.

Así, las esponjas han desempeñado un papel fundamental como bioconstructores a lo largo de diferentes eras geológicas, influyendo en la formación de estructuras geológicas y hábitats diversos. Sus contribuciones han dejado una huella duradera en la evolución de los ecosistemas marinos y en los registros geológicos.

A pesar de que las esponjas representan un importante grupo de bioindicadores y que su biomasa puede ser mayor a la de los corales, se evitan con frecuencia en la evaluación y el seguimiento de los arrecifes de coral dada su dificultad para cuantificarse o identificarse, debido a muchos problemas taxonómicos (Wulff y Buss, 1979). Poco trabajo se ha hecho para revelar los factores que afectan la distribución de las esponjas y, en consecuencia, la importancia de sus muchos papeles funcionales no es bien conocida (Wulff, 2001). Sin embargo, las esponjas han sido parte integral de algunos de los programas de monitoreo de arrecifes de coral alrededor del mundo, como lo es el Programa Nacional de Vigilancia de Arrecifes de Coral (NCRMP por sus siglas en inglés) del Laboratorio Oceanográfico y Meteorológico del Atlántico, Estados Unidos.

En este estudio se contempla la identificación de las esponjas encostrantes del Triásico Superior de la Formación Kasımlar, con sedimentos del Carniano inferior al superior, el papel que desempeñaron y sus implicaciones paleobiogeográficas.

2. ZONA DE ESTUDIO Y ESTRATIGRAFÍA

2.1. Ubicación y contexto geológico

Los montes Tauro son una cadena montañosa situada en Cilicia, al sur de Turquía. Ésta se encuentra en la meseta de Anatolia y está delimitada al oeste

por el lago Egridir y al este por el río Éufrates formando un arco de trayectoria curva que transcurre paralelo a la línea de costa del mar Mediterráneo. Forma parte del cinturón Alpide u orógeno Alpino–Himalayo, un cinturón orogénico integrado por una serie de cadenas montañosas que se extienden por más de 15,000 km a lo largo del margen sur de Eurasia (Fig. 2). El cinturón es el resultado de dos procesos: el cierre del océano Tetis hace 50 Ma y la colisión de las placas Africana, Arábica e India hacia el norte con la placa Euroasiática.

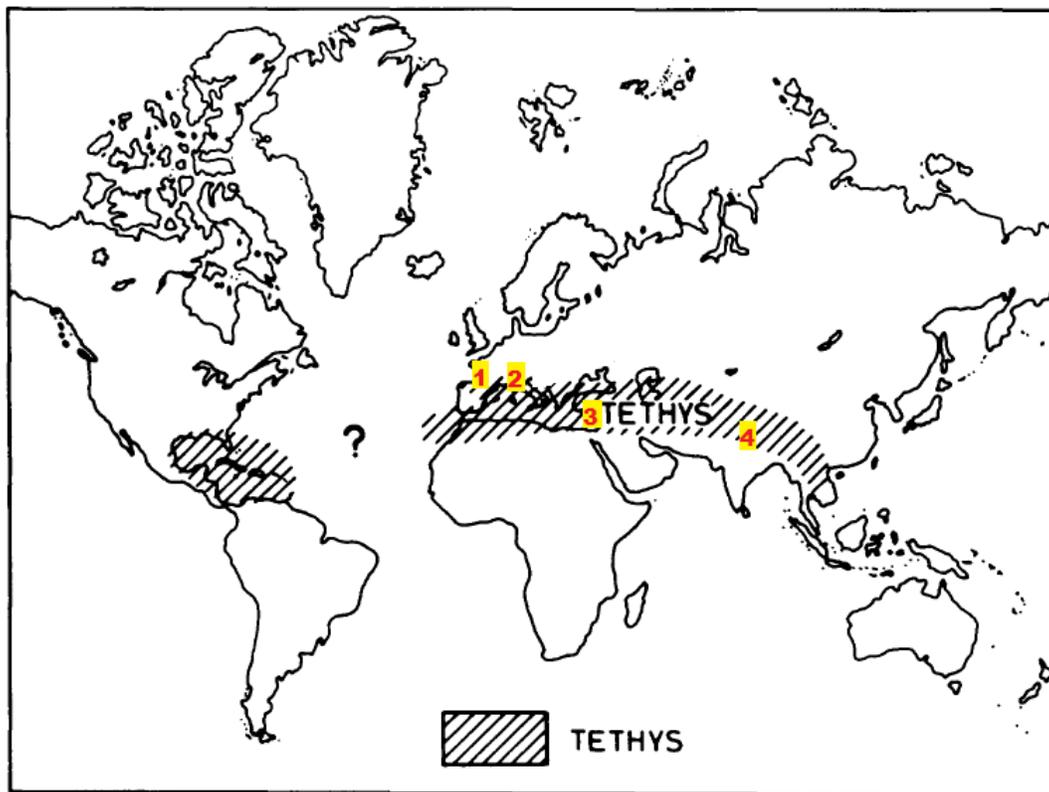


Figura 2. Distribución del antiguo mar de Tetis en la configuración geográfica actual, correspondiendo al Orógeno Alpino–Himalayo en la zona del sur de Eurasia. Los números representan algunas cadenas montañosas que lo comprenden; 1) Montes Pirineos, 2) Cordillera de los Alpes, 3) Montes Tauro y 4) Cordillera de los Himalayas (modificado de Storetvedt, 1990).

El afloramiento en Aşağıyaylabel se manifiesta como cañones de roca caliza (50° hacia el NE) dentro de los montes Tauro, unos 90 km al noreste de Antalya, entre los lagos Egridir y Beyshehir (Fig. 3). La sección aflora cerca del poblado de

Aşağıyaylabel (WGS84 coordenadas 37°33'05"N, 31°18'14"E), a aproximadamente 1050–1100 msnm. Tectónicamente, el área alrededor de la localidad forma parte de las Unidades de la Plataforma Taurus (Dumont y Kerey 1975; Dumont 1976; Lukeneder *et al.*, 2012). Dentro de éstas últimas unidades, el afloramiento se ubica en el Anamas *Dag* o material autóctono de Anamas (Dumont 1976; Gallet *et al.*, 2007; Lukeneder *et al.*, 2012).

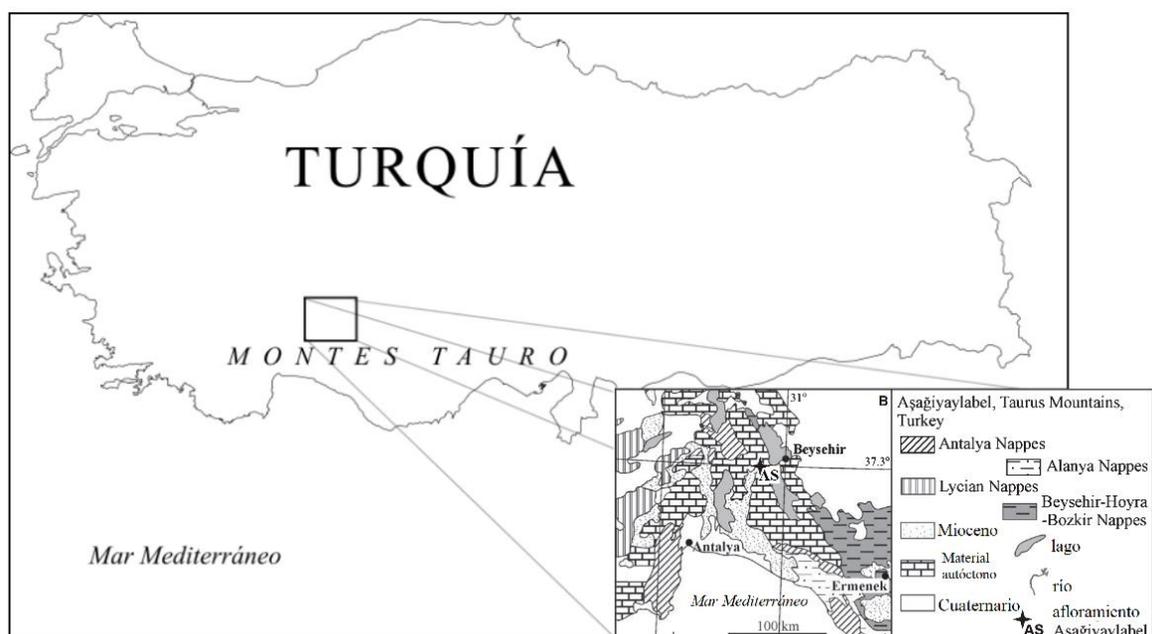


Figura 3. Ubicación del afloramiento. Modificado de Lukender *et al.* (2012).

Los depósitos de esta sección pertenecen a dos formaciones. La primera de ellas es la Formación Kartoz, que es estratigráficamente más antigua (Carniano inferior). Poseen carbonatos de plataforma de aguas poco profundas de color gris claro con corales y bivalvos de caparazón grueso (megalodóntidos). Sobreyaciendo a esta unidad, se encuentra la Formación Kasımlar, la cual data de edades más recientes (Carniano inferior al superior) y se compone de miembros de calizas, margas y lutitas (Lukeneder *et al.*, 2012).

El Miembro Inferior de la Formación Kasımlar, a su vez se subdivide en tres “unidades” denominadas A, B y C. La Unidad A se caracteriza por calizas oscuras bien estratificadas. Por otro lado, la Unidad B es rica en olistolitos de tipo *Cipit*, reconocidos en la literatura como remanentes para–autóctonos de plataformas cercanas, cuyo origen se relaciona con la Unidad A. Finalmente, la Unidad C se distingue por su litología compuesta por capas de calizas de color gris oscuro con una buena estratificación (Fig. 4) (Lukeneder *et al.*, 2012).

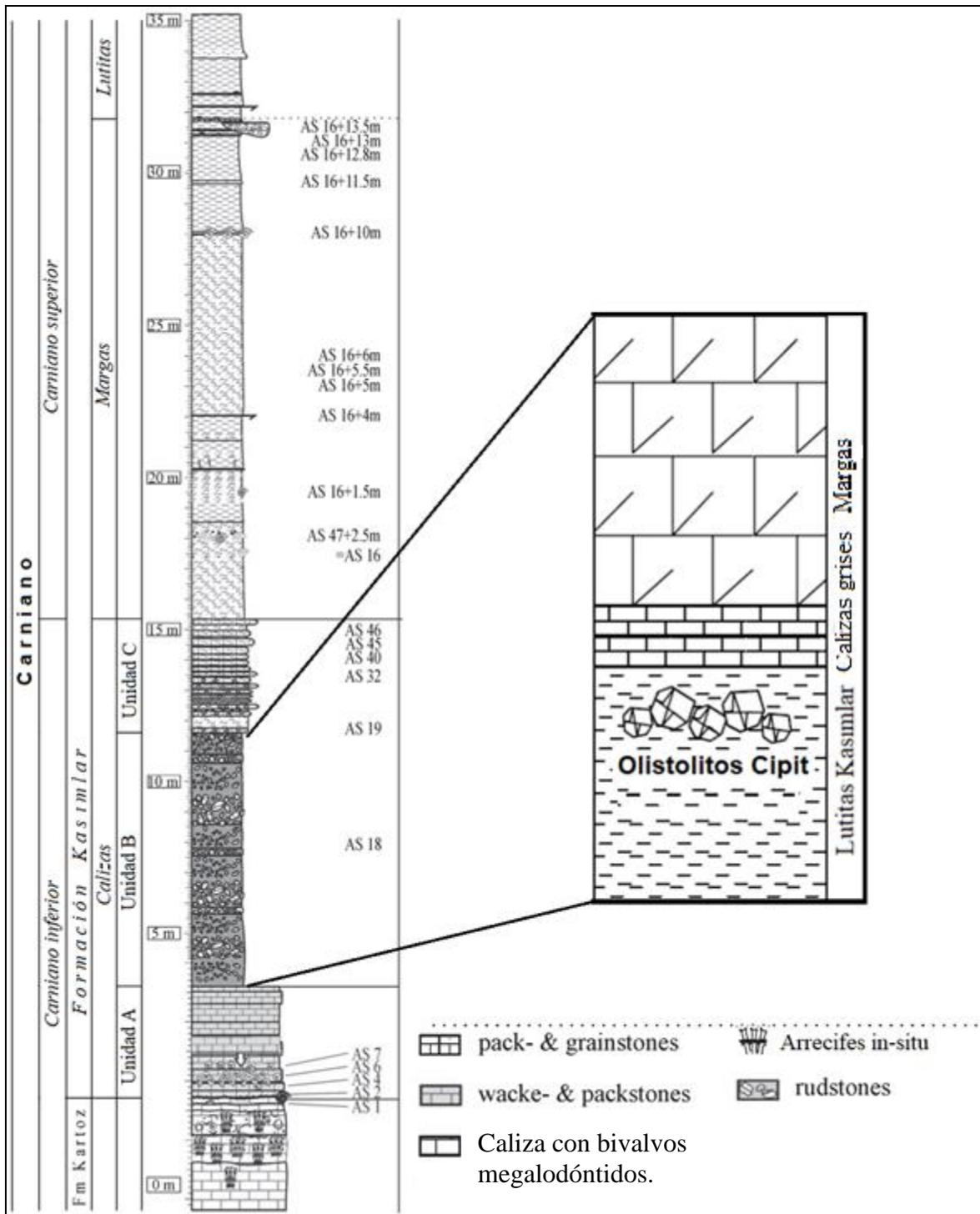


Figura 4. Columna estratigráfica con ampliación a la unidad correspondiente a las lutitas de la Formación Kasımlar. Los códigos AS18 (AS: Aşağıyaylabel) corresponden a la nomenclatura que asignaron a las muestras trabajadas en este estudio al momento de la colecta (Modificada de Lukeneder et al., 2012).

2.2. Episodio Pluvial del Carniano

Es importante mencionar que, durante el Carniano, se llevó a cabo un fenómeno denominado como “Episodio Pluvial del Carniano” (EPC), el cual, fue un evento climático que tuvo lugar durante el Carniano del Triásico Tardío, aproximadamente hace 234 Ma. Durante el EPC, se produjo un cambio significativo en las condiciones climáticas y ambientales en varias regiones del mundo. Éste se caracterizó por un aumento notable en las precipitaciones y la humedad, lo que resultó en la formación de cuerpos de agua temporales, ríos y la expansión de la vegetación en áreas previamente áridas y desérticas (Olsen *et al.*, 1999; Rigo *et al.*, 2010).

Como señalaron Hallam (1996) y Hornung (2008), el EPC estuvo marcado por un cambio importante de facies de una dominada por carbonatos a un régimen sedimentario dominada por arcillas.

Dentro de la sección de Aşağıyaylabel puede observarse un registro de este episodio a través de un cambio litológico que va de carbonato puro, hacia una sedimentación más siliciclástica (Lukeneder *et al.*, 2012). Debido al aumento en la precipitación, gran cantidad de material siliciclástico proveniente del cratón Báltico fue depositándose en la sección noroccidental del mar de Tetis (Tollmann 1976; Aigner y Bachmann 1992; Hornung y Brandner 2005), provocando un colapso a los ecosistemas arrecifales y plataformas carbonatadas (Hornung y Brandner 2005). Sin embargo, a diferencia del Tetis occidental, donde el cambio ocurrió en el Carniano Inferior, en los montes Tauro (sección Aşağıyaylabel), la

sedimentación siguió siendo dominada por carbonato y se volvió terrígena solo en la base del Carniano inferior; correspondiente al límite entre el miembro de caliza y el miembro de calizas margas de la Formación Kasımlar, lo que se tradujo a una importante disminución de la fauna marina y epicontinental, como se observó en muchos grupos de invertebrados marinos y elementos terrestres como los tetrápodos (Hallam, 1996; Hornung, 2008).

La fauna más afectada fue la que habitaba en aguas poco profundas, como constructores de arrecifes y plataformas del mar de Tetis. Este decremento en los arrecifes y carbonatos en todo el Tetis data del Juliano 1 (sub-edad perteneciente al Carniano inferior, 237 Ma) (Hornung y Brandner 2005; Hornung *et al.*, 2006, 2007a, b). Por otro lado, estudios stratigráficos han concluido que esta desaparición fue sincrónica en toda el área del mar de Tetis, dentro de la zona de alcance de conodontos *Metapolygnathus carnicus* y la una zona abundante en amonitas (Hornung, 2008).

El mecanismo desencadenante del EPC aún está en debate. Se acepta generalmente que el calentamiento global (causado por la disgregación de Pangea) aumentó la humidificación, y causó un cambio climático durante el Carniano superior (Hornung *et al.*, 2006, 2007a, b; Hornung, 2008). La fuerte humidificación por fases monzónicas intensificadas llevó a un mayor flujo de agua dulce y a un mayor arribo de nutrientes desde el continente al Tetis (Simms y Ruffell 1989; Hornung *et al.*, 2007a, b), destruyendo arrecifes y plataformas y reduciendo la biodiversidad nectónica. Dentro de la sección estudiada, una

característica destacada es el cambio abrupto de las facies, y un aumento en la productividad de carbonato durante el Carniano superior (Juliano 2, 227 Ma).

Finalmente, Lukeneder *et al.* (2012), determinaron que los cambios en la sedimentación en la Formación Kasımlar se encuentran mayormente relacionados con los efectos de acoplamiento latitudinal y sus cambios climáticos asociados, más que a un único evento climático como se ha sugerido para el EPC.

2.3. Olistolitos *Cipit*

Dado que la zona de crecimiento original de los arrecifes no está expuesta y, por lo tanto, resulta desconocida, la mayoría de los carbonatos arrecifales del Carniano expuestos en la región noroccidental de los montes Tauro se han reportado como cantos rodados caídos de miembros superiores.

Estos cantos rodados de arrecife (*Cipit boulders* u olistolitos *Cipit*, topónimo adoptado del río Tschapit, ubicado entre las fronteras de Italia y Austria) se produjeron como flujos de escombros o en ocasiones como rocas individuales. Una vez emplazados, volvieron a sedimentarse en la zona afótica (Balog, 1996). Al ser cubiertos rápidamente por sedimentos, comenzaron a protegerse de la recristalización diagenética (dolomitización). Por lo tanto, la conservación del registro fósil es generalmente buena.

Los olistolitos *Cipit* varían en tamaño de 0.5 a 3 m de diámetro. Sin embargo, el *Cipit* aislado más pequeño encontrado mide 0,1 m de diámetro, mientras que los más grandes han alcanzado tamaños de hasta 20 m (Fig. 5. A). Poseen

típicamente, una forma redonda a subangular, lo que les permite un fácil desplazamiento durante procesos erosivos. Su hallazgo en campo está caracterizado por estructuras similares a hundimientos en lutitas circundantes (Fig. 5. B). Esto, dado a la compactación irregular de la caliza arrecifal masiva y a que los sedimentos siliciclásticos son más blandos que la lutita adyacente, la cual parece formar capas alrededor del bloque (Senowbari-Daryan y Link, 2011).

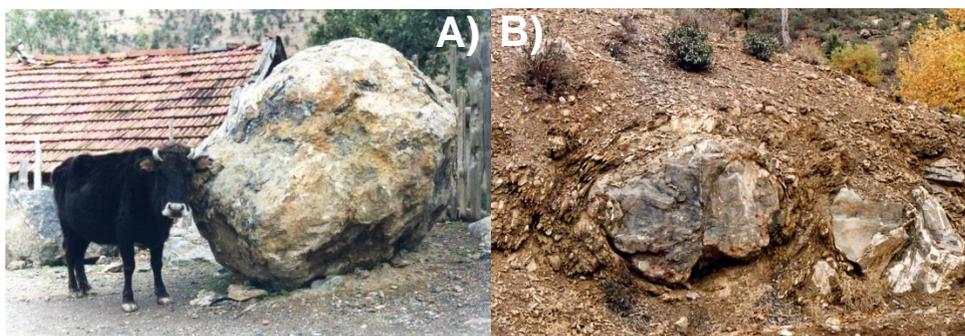


Figura 5. A) “Cipit boulder”. **B)** “Cipit boulder” in situ. Modificadas de Senowbari–Daryan y Link (2011).

Los olistolitos *Cipit* del Triásico Superior expuestos en varias localidades de los montes Tauro, se conocen desde hace más de 50 años (Poisson, 1967). Las esponjas hipercalcificadas (incluidos los “esfinctozoos”, “inozoos”, “estromatoporoideos” y “quetétidos”) son los constructores de arrecifes más abundantes dentro de estos cantos rodados, seguidos por corales escleractínidos y otros organismos.

3. JUSTIFICACIÓN

Estudios previos de olistolitos *Cipit* en localidades triásicas similares como en la Formación San Cassiano en Las Dolomitas, Italia (Sánchez-Beristain, 2010) han determinado que, en paleoecología, una tendencia durante la última década ha sido reconocer la importancia de los encostrantes (y el papel de las esponjas) en la reconstrucción paleoambiental. Esto ha demostrado ser útil para evaluar algunas ideas sobre las condiciones del entorno ambiental original, como la oxigenación, la dependencia de la luz, la energía del agua y la profundidad (Leinfelder *et al.*, 1993, 1994; Schmid, 1996; Shiraishi y Kano, 2004). Finalmente, el conocimiento de dichas condiciones puede ayudar en la determinación de las características paleoecológicas en los organismos constructores de arrecifes asociados. Además, su estudio nos permitirá conocer la importancia de los carbonatos microbianos en la historia de los arrecifes fanerozoicos.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo General

- Determinar las condiciones paleoambientales que prevalecieron en los arrecifes de la región de los Montes Tauro durante el final del Triásico (Carniano), a partir del análisis de microfacies de los olistolitos *Cipit* provenientes de la Unidad A de la Formación Kasımlar en la sección de Aşağıyaylabel.

4.2. Objetivos Particulares

- Determinar taxonómicamente las especies de esponjas encostrantes encontradas en las muestras seleccionadas.
- Definir si los arreglos fósiles presentes permiten establecer asociaciones paleoecológicas robustas.
- Interpretar la información paleobiogeográfica que podemos obtener de las microfacies y esponjas encostrantes presentes.

5. HIPÓTESIS

Los olistolitos *Cipit* a lo largo del Orógeno Alpino–Himalayo, principalmente en las formaciones San Cassiano (Las Dolomitas, Alpes Italianos; Sánchez–Beristain, 2010) y Plassen (Alpes Calcáreos; Schlagintweit, 2004) presentan un buen grado de preservación de las especies fósiles correspondientes a los arrecifes triásicos. Lo anterior es un indicio que permite la identificación taxonómica y los análisis de microfacies de manera óptima de las muestras provenientes de los olistolitos *Cipit* encontrados en la Formación Kasımlar en los montes Tauro, Turquía, en donde las esponjas encostrantes y los microproblemáticos asociados juegan un papel importante.

Dada la importancia de los organismos encostrantes en la reconstrucción paleoambiental, en particular de las esponjas, y su papel dentro de las comunidades arrecifales no sólo durante Triásico Tardío, sino también hasta el

presente, la información obtenida de la identificación taxonómica y del análisis de microfacies aportarán información para la reconstrucción paleoambiental.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Colecta de Muestras

Todos los especímenes descritos en este estudio fueron copiosamente recolectados en la Formación Kasımlar, en la sección de Aşağıyaylabel (montes Tauro, Turquía). El material fue reunido durante los años 1995–2012 por el Dr. Alexander Lukeneder, el Dr. Mathias Harzhauser y Franz Topka (Museo de Historia Natural de Viena, Austria), y en excursiones de campo anteriores (1980–1997) por el Dr. Leopold Krystyn, Andreas Gindl y el geólogo Philip Strauss (excursiones organizadas por la Universidad de Viena).

El seccionamiento de las muestras se realizó en el Museo de Historia Natural de Viena, mientras que el resto del material colectado sistemáticamente se almacena en el Departamento Geológico–Paleontológico del Museo de Historia Natural de Viena (NHMW, por sus siglas en alemán: Naturhistorisches Museum Wien). Mientras que, el material de tipo comparado se almacena en la colección del Servicio Geológico de Austria, Viena (GBA).

Para realizar la identificación de especies fósiles, se realizó el análisis morfológico y morfométrico en un total de 48 láminas delgadas de 50 x 50 mm, con un espesor aproximado de 50 micras.

Las muestras usadas para la realización de este trabajo se encuentran en calidad de préstamo en la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Juriquilla, Campus Juriquilla, Querétaro, Universidad Nacional Autónoma de México.

6.2. Identificación en láminas delgadas

Las observaciones se realizaron con un microscopio óptico Axio Zeiss Imager A2 (Fig. 6.A) y un microscopio estereoscópico Zeiss Stemi 2000C (Fig. 6.B), mientras que la toma de las fotografías necesarias para la presentación de resultados de este trabajo se llevó a cabo con una cámara AxioCam ERc 5s (Fig. 6.C) y usando el software AxioVision Rel. 4.8 45 (AxioVis40 V 4.8.2.0).

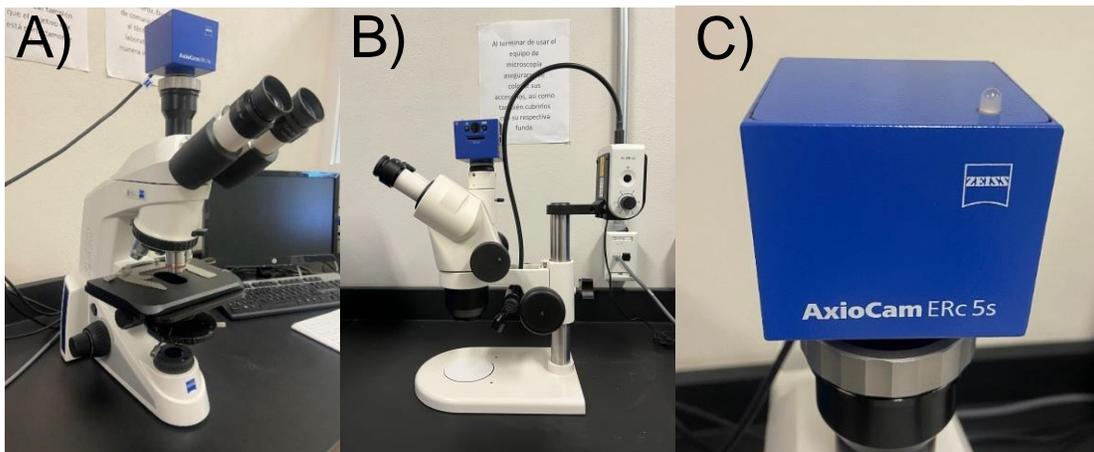


Figura 6. A) Microscopio óptico Axio Zeiss Imager A2. **B)** Microscopio estereoscópico Zeiss Stemi 2000C. **C)** AxioCam ERc 5s.

Toda esta instrumentación se alberga en la sala de microscopía del Laboratorio de Ecología Acuática y Algas de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, UNAM Campus Juriquilla.

6.3. Análisis de Microfacies

Una vez seleccionadas las láminas delgadas más representativas, se elaboró la descripción de las microbialitas, así como la identificación y cuantificación de la proporción de componentes. Se utilizaron dos métodos: (1) estimación del área visual (según Bacelle y Bosellini, 1965) y (2) conteo de área (Flügel, 2010). Con base en lo anterior, las muestras seleccionadas se describieron según su matriz, cementos, estructuras, proporción de componentes y las asociaciones de organismos encostrantes presentes.

Finalmente, para la obtención de la diagnosis de las especies, se utilizaron recursos bibliográficos (Flügel, 2010) así como artículos de referencia (Reitner, 1992; Schlagintweit, 2004; Sánchez Beristain y Reitner, 2012; 2016; 2018; 2019; 2020), mientras que la clasificación de facies se realizó de acuerdo con las especies diagnósticas encontradas.

7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A pesar del número inicial de muestras proporcionadas para este estudio (48), únicamente se describieron 13, debido al grado de preservación y condiciones de preparación de las muestras excluidas.

7.1. Descripción de Microfacies

Dada la dificultad de evaluar los criterios para considerar como asociaciones fósiles contenidas en cada una de las láminas delgadas de los *Cipit boulders* como vestigios de verdaderas asociaciones biológicas o comunidades (Craig, 1953;

Dodd y Stanton, 1990; Brenchley y Harper, 1998), así como a la naturaleza alóctona que los vuelve propensos a la recolonización y múltiple rotación antes de su depósito final, todos los fósiles encontrados en una sola lámina delgada deben ser considerados “asociaciones” (Sánchez-Beristain y Reitner, 2021).

A continuación (Tabla 1), es posible encontrar una relación más extensa entre las claves presentes en la sección estratigráfica de la zona de colecta (Fig.4), la numeración asignada al momento de la observación de dichas muestras al microscopio y las asociaciones encontradas.

Clave asignada al momento de la colecta	Clave asignada al momento de la observación	Asociación perteneciente
AS18	37	"Mud-mound"
AS18	42	
AS18	47	
AS18	44	<i>Murania–Dendronella</i>
AS18 (0.5-8m)	2	<i>Murania–serpúlidos</i>
AS18 (0.5-8m)	9	
AS18	34	
AS18	35	
AS18	31	<i>Murania–microbialita</i>
AS18	36	<i>Terebella–Tubiphytes</i>
AS18	4	
AS18	39	<i>Terebella–hidrozoos</i>
AS18	25	

Tabla 1. Relación entre las claves de las muestras y las asociaciones encontradas.

De manera general, todas las muestras seleccionadas presentaron una facies de boundstone de microbialita (> 50 %) con metazoos anexos y un gremio encostrante abundante (~ 45%).

Con base en las especies diagnósticas encontradas en cada “asociación”, se propone una clasificación en 6 tipos: “*Mud-mound*”, *Murania–Dendronella*, *Murania–serpúlidos*, *Murania–microbialita*, *Terebella–Tubiphytes* y *Terebella–hidrozoos*.

7.1.1. Asociación “*Mud-mound*”

Lámina 37

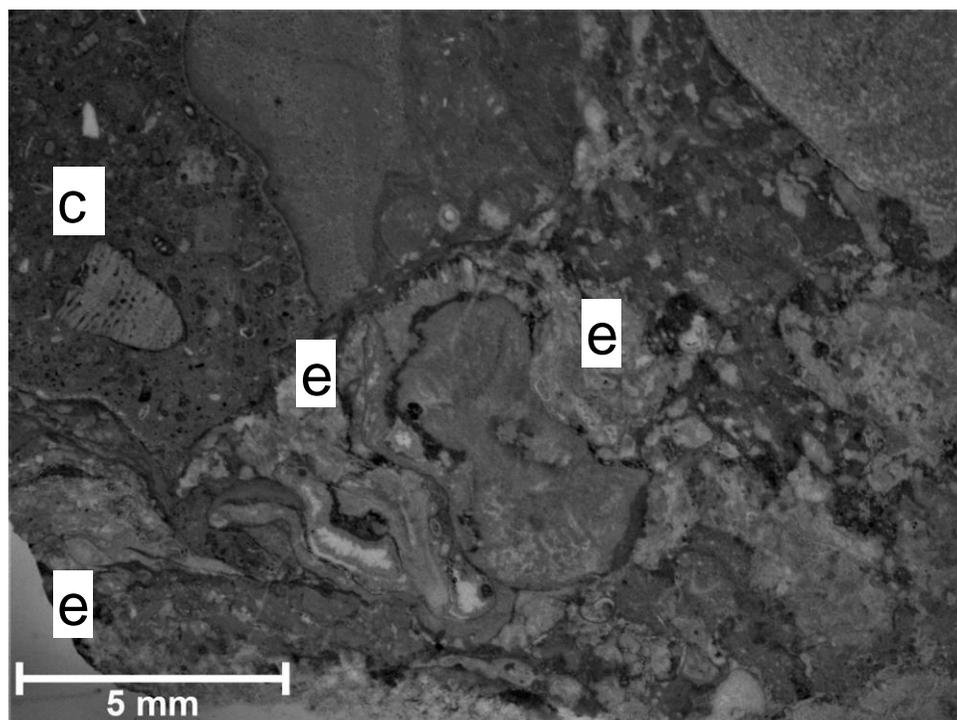


Figura 7. Observación de muestra 37. e: esponjas, c: caetétido. Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

La muestra que se observa en la Figura 7, Lámina 37, presenta una proporción de más del 50% de microbialita. La proporción de bioclastos aislados (fragmento de caetétido; c), representan cerca del 5%. Por otro lado, las costras indeterminadas de biomorpha (esponjas; e) representan cerca del 45%. En algunas secciones pueden encontrarse fases de crecimiento de microbialita.

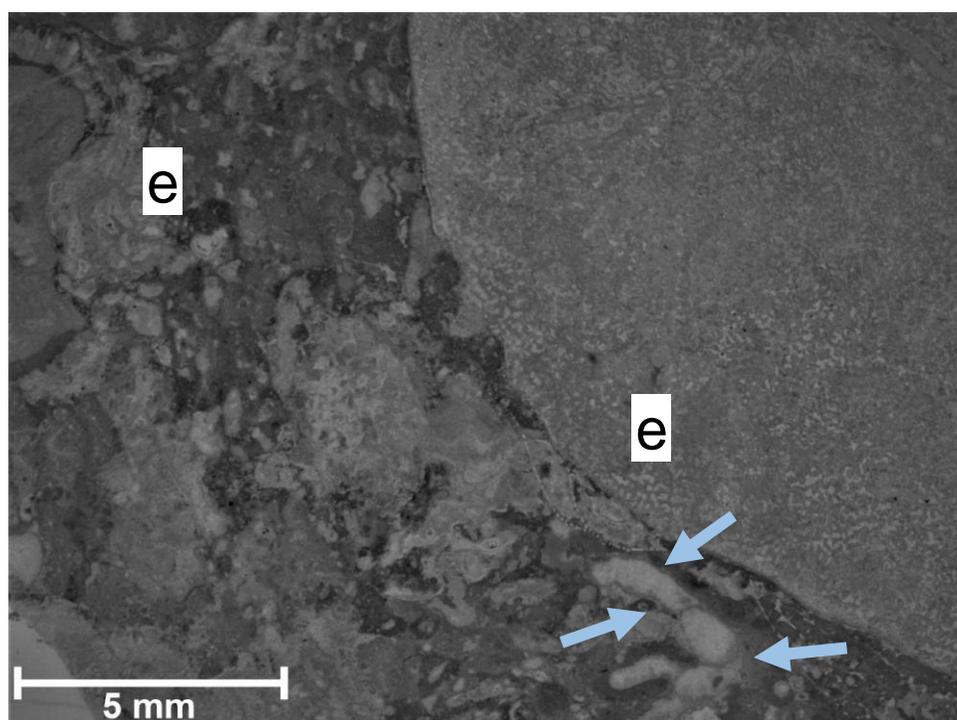


Figura 8. Esponjas indeterminadas (e), microbialita y *Terebella* (flechas azules) en corte oblicuo. Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

En esta sección de la lámina 37 (Fig. 8) se observa una proporción de microbialita de cerca del 40%, así como un porcentaje mínimo de cementos (<1%). Los principales Metazoa/ "Biomorpha" que se distinguen pertenecen a *Terebella*

(flechas azules) en cortes oblicuos/longitudinales, así como una esponja indeterminada (e) dado su bajo grado de conservación.

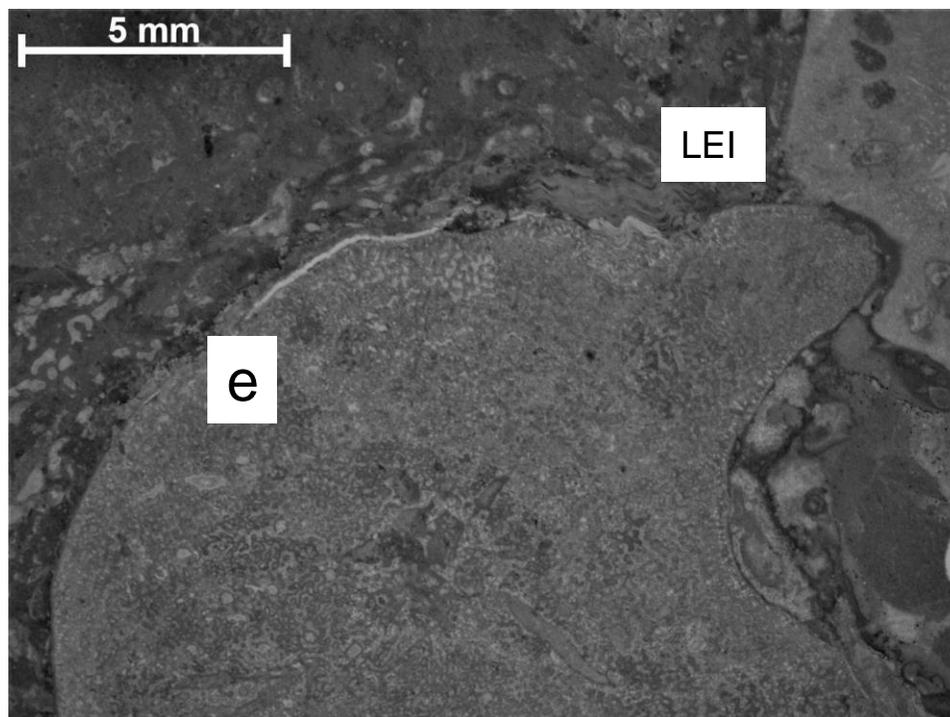


Figura 9. Esponja indeterminada (e) en matriz de microbialita leiolítica (LEI). Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

En esta porción de la lámina 37 (Fig. 9) se puede observar la presencia de microbialita leiolítica (LEI), la cual se caracteriza por la ausencia de capas y/o material peloidal sedimentado y se encuentra formada únicamente de una automicrita densa. La proporción de microbialita contra la de Metazoa/Biomorpha presente es de aproximadamente un 30% microbialita y 70% Biomorpha (esponja indeterminada previamente descrita; e).

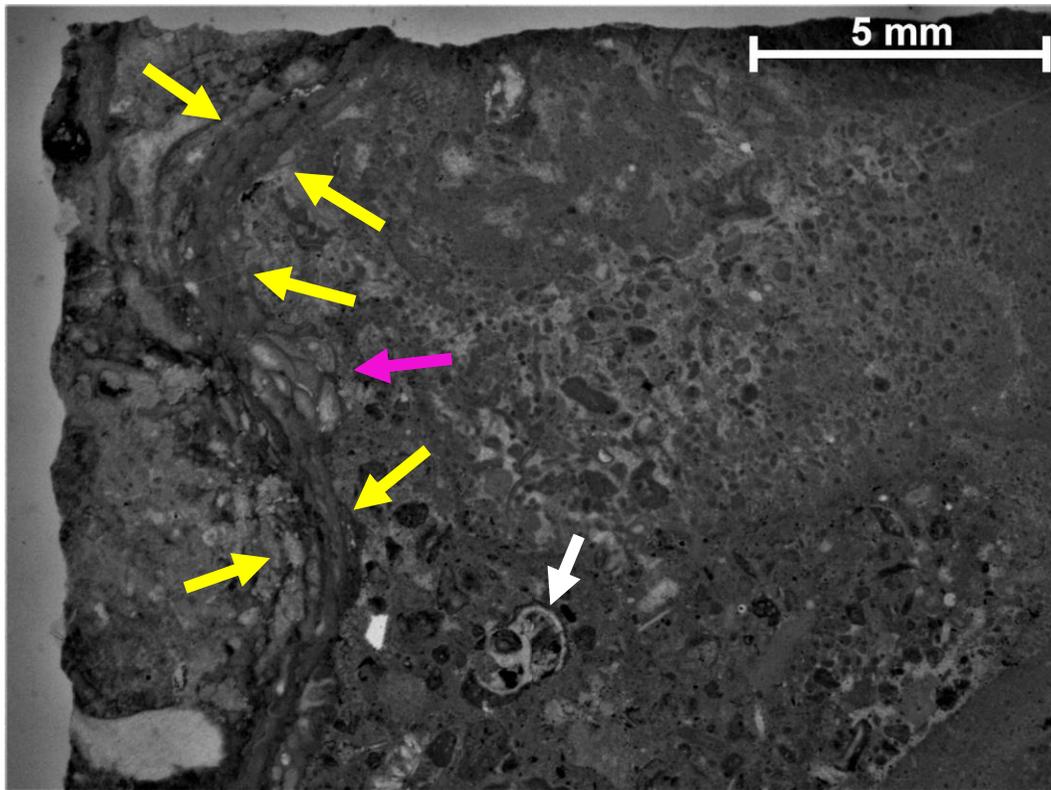


Figura 10. Asociación *Murania* (flechas amarillas)–*Uvanella* (flechas moradas) en matriz de microbialita. Algunos bioclastos remineralizados (flecha blanca). Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

Es posible observar en la sección lateral izquierda de la lámina 37 (Fig. 10) la presencia de una esponja *Sphinctozoa*, perteneciente al género *Murania* (flechas amarillas) en posible asociación con *Uvanella* (flecha rosa). Cavidades geopetales y bioclastos indeterminados mal seleccionados, de bordes subredondeados conforman la matriz. Se encuentran algunos cementos en muy baja proporción (<1%) e incluso algunas estructuras de organismos disueltas y/o remineralizadas (flecha blanca).

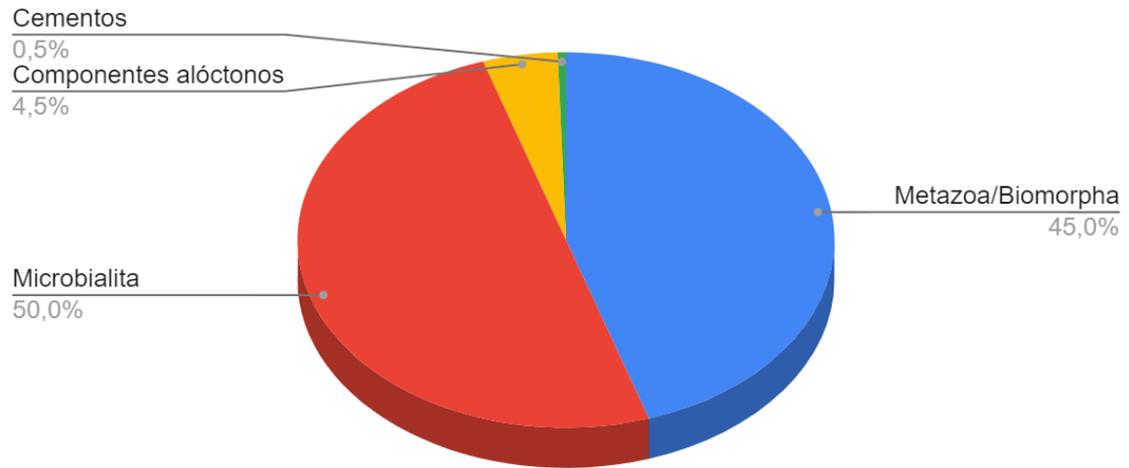


Figura 11. Proporción de componentes presentes en la lámina 37.

Lámina 42

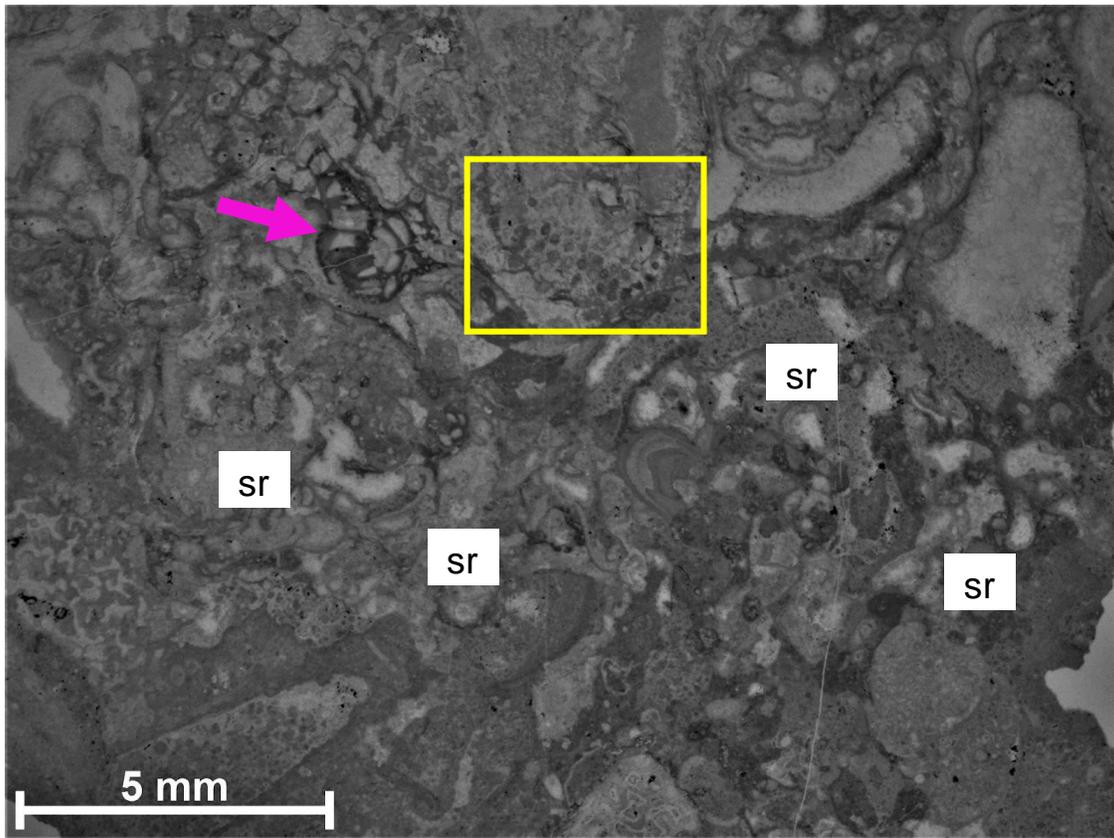


Figura 12. *Uvanella* (flecha rosa), gusanos serpúlidos (sr), microbialita y briozoo (recuadro amarillo). Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

En la lámina 42 (Fig. 12) al centro del campo puede visualizarse un organismo con características morfológicas propias de un briozoo en corte transversal (recuadro amarillo). Existe la presencia de una esponja Sphinctozoa del género *Uvanella* (flecha rosa), así como abundante microbialita con micrita intercalada. Finalmente, algunos gusanos serpúlidos (sr) se hacen presentes en la muestra.

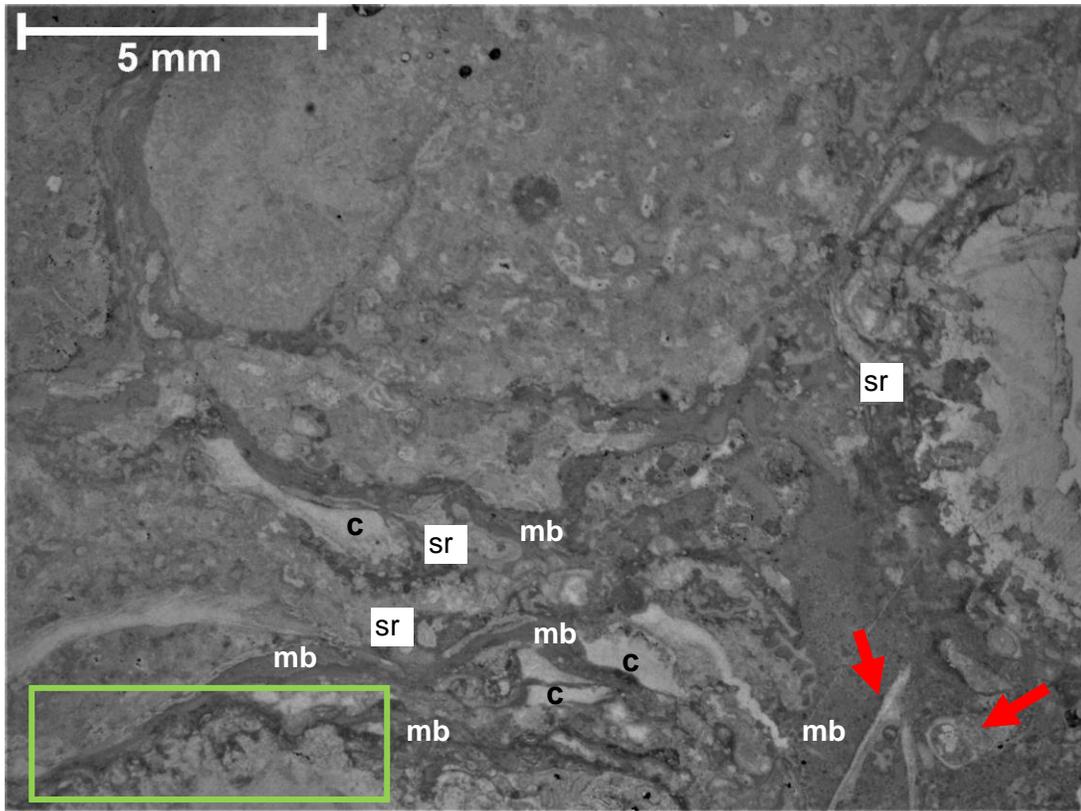


Figura 13. Alternancia de cementos, microbialita (mb) y gusanos serpúlidos (sr). Bioclastos remineralizados (flechas rojas) y *Dendronella articulata* (recuadro verde). Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

En la lámina 42 (Fig. 13) Se presentan algunos bioclastos remineralizados en el cuadrante inferior derecho (flechas rojas). Alternancia de cementos (c) y microbialita intersticial (mb) con escasos gusanos serpúlidos (sr). En el cuadrante inferior izquierdo se observa una estructura con patrones texturales similares a *Dendronella articulata* (recuadro verde); sin embargo, el bajo grado de conservación de la muestra impide confirmar su diagnóstico.

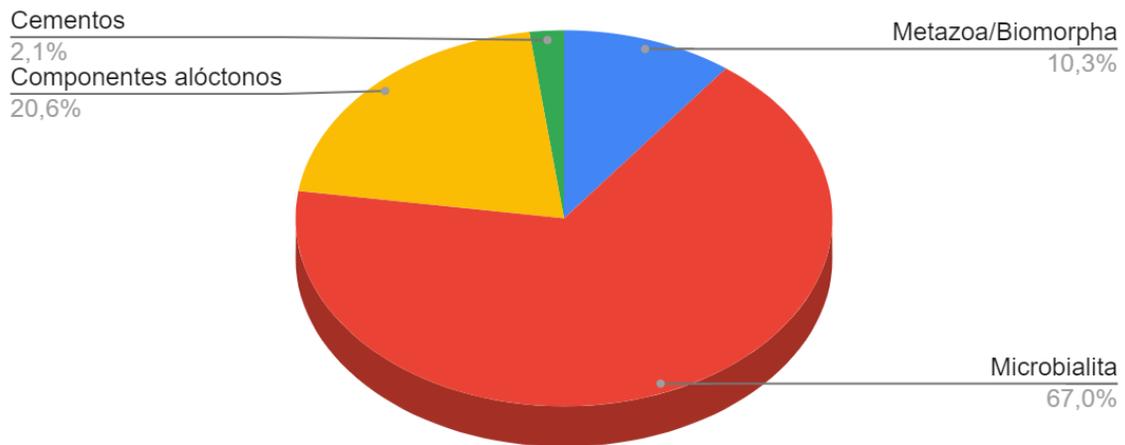


Figura 14. Proporción de componentes presentes en la lámina 42.

Lámina 47

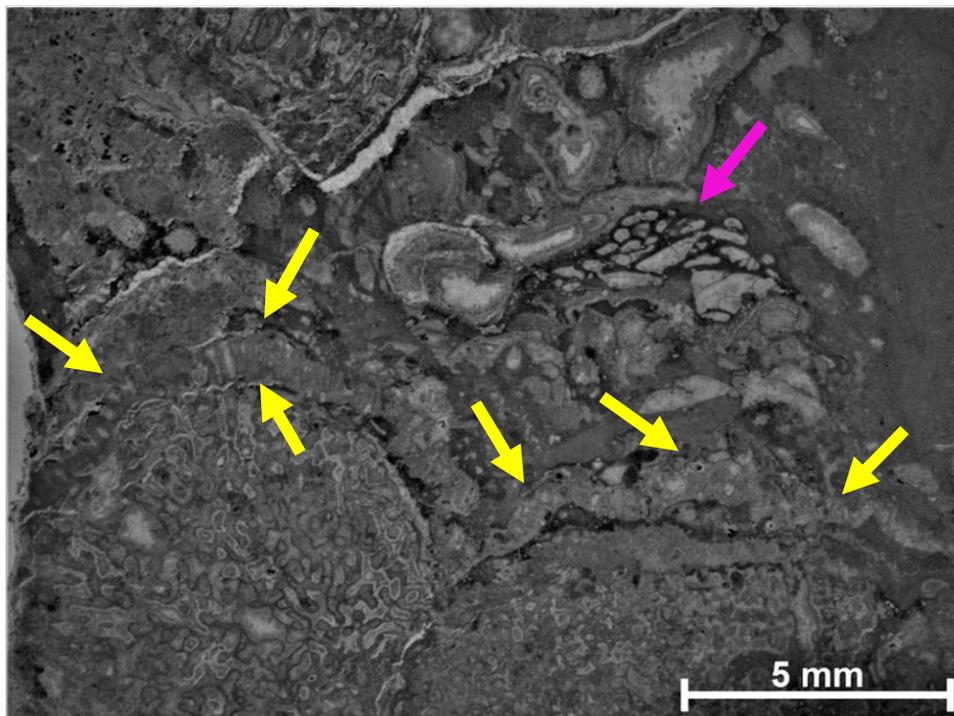


Figura 15. Asociación de esponjas coralinas–*Murania* (flechas amarillas), gusanos serpúlidos y *Uvanella* (flecha rosa). Matriz de microbialita y cementos intersticiales. Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

A lo largo de toda la sección inferior de la lámina 47 (Fig. 15), pueden observarse dos organismos con propiedades estructurales propios de esponjas coralinas (escleroesponjas) indeterminadas, dado a su bajo de preservación. Estas se encuentran encostradas por *Murania* (flecha amarilla). Circundante a ellas se encuentra una alternancia de algunos cortes de “Biomorpha” rellenos con cementos (<1%) y microbialita, la cual se encuentra a lo largo de toda la lámina en una proporción de ~45%. Se destaca la presencia de *Uvanella* (flecha rosa).

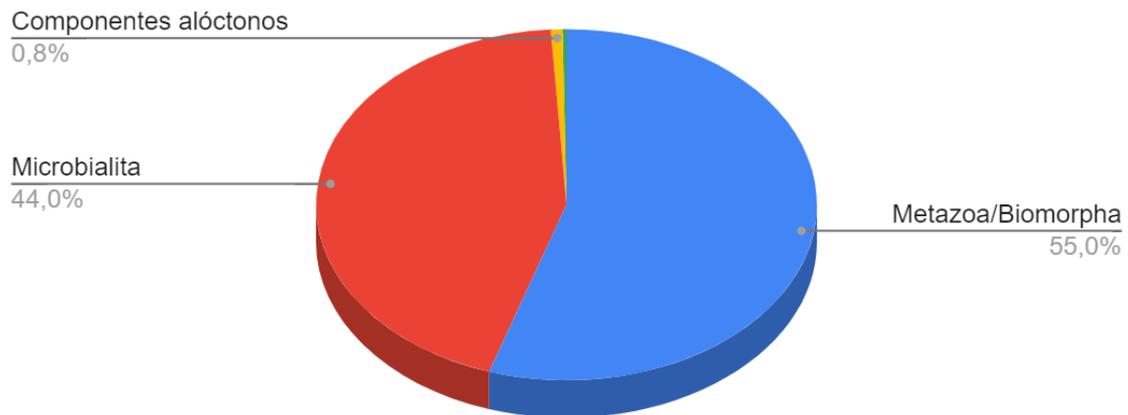


Figura 16. Proporción de componentes presentes en la lámina 47.

7.1.2. Asociación *Murania*–*Dendronella*–*Terebella*

Lámina 44

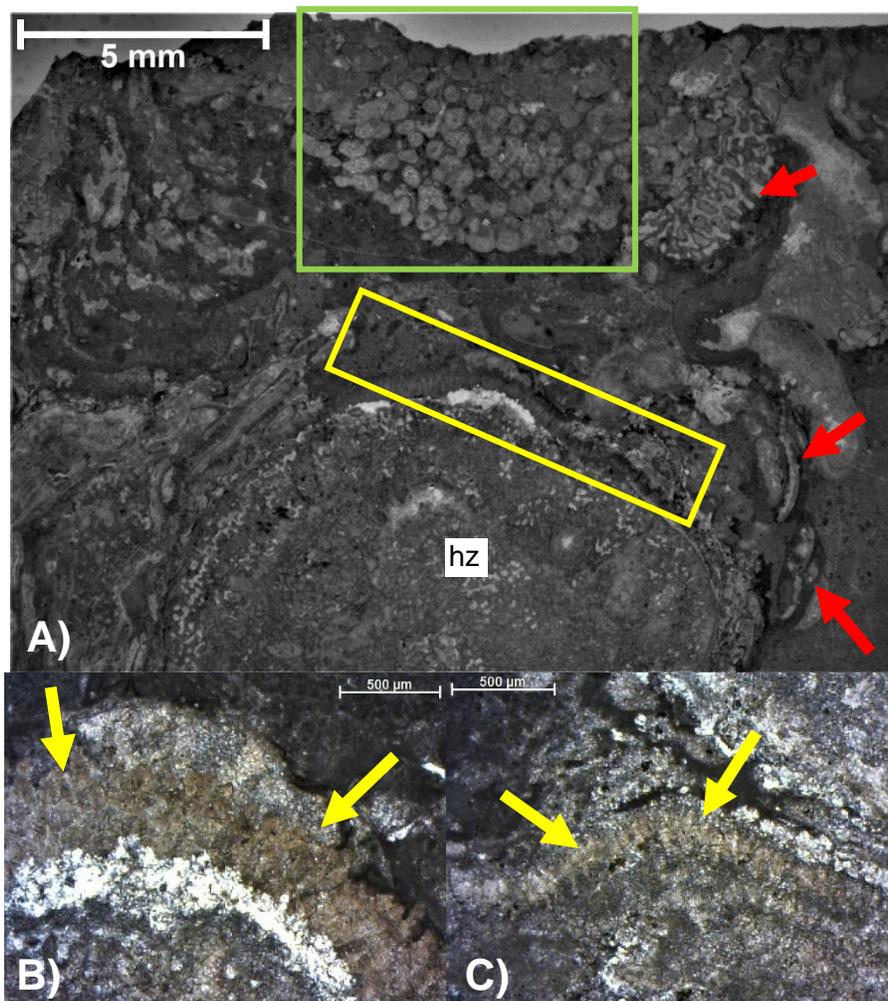


Figura 17. A) Comunidad conformada por hidrozoo (hz; encostrado por *Murania*; flechas amarillas), *Dendronella articulata* (recuadro verde) y metazoos anexos (flechas rojas). Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x. **B) y C)** Aumento de costras de *Murania*. Microscópio óptico, objetivo 10x.

En la sección inferior de la lámina 44 (Fig. 17) puede observarse un hidrozoo pobremente conservado (hz) siendo encostrado por *Murania* (recuadro y flechas amarillas), la cual a su vez forma una alternancia con costras de microbialita. Otros Metazoos presentes corresponden a gusanos serpúlidos, bioclastos de

caetétidos y bivalvos (flechas rojas). Se presentan escasos cementos. Presencia de *Dendronella articulata* (alga roja; recuadro verde) en la sección superior central.

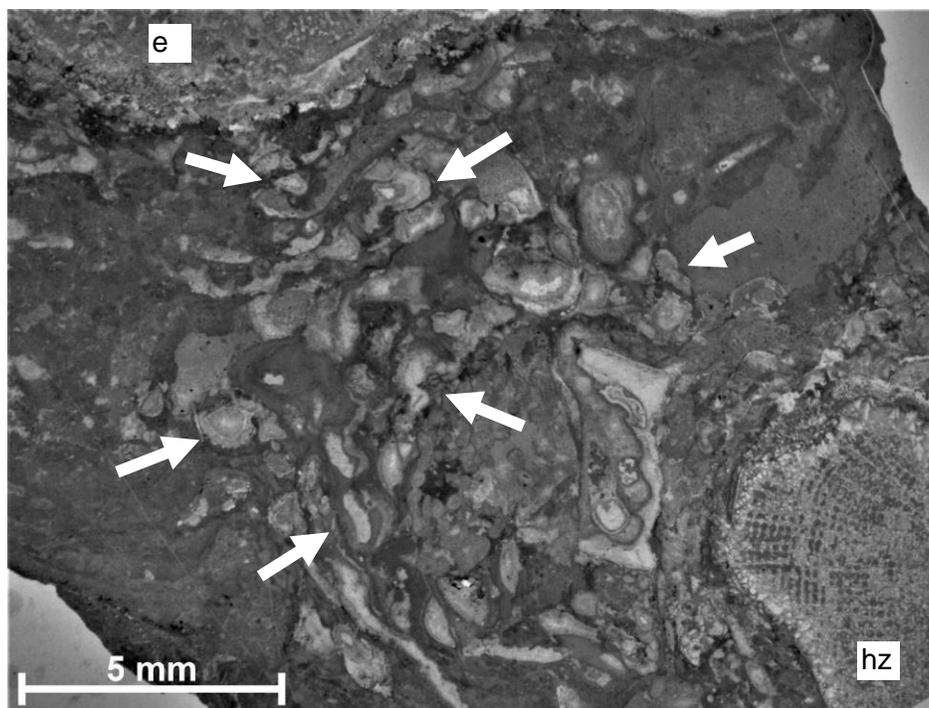


Figura 18. Aglomeración de gusanos serpúlidos (sr), bioclastos, hidrozoo (hz) y esponja coralina (e). Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

Por otro lado, en esta porción de la lámina 44 (Fig. 18) resalta una aglomeración de gusanos serpúlidos (flechas blancas) en una matriz soportada por microbialita en más de un 50%. Las características morfológicas de los escasos bioclastos presentes sugieren la presencia de una esponja coralina indeterminada (e) en la esquina superior izquierda del campo visual, mientras que es posible observar un hidrozoo (hz) en la esquina inferior derecha.

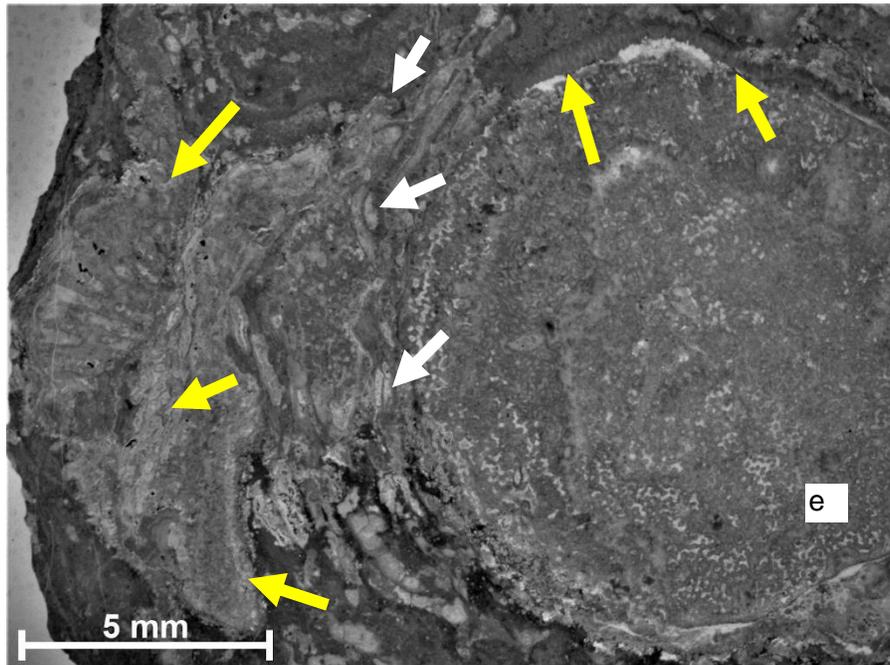


Figura 19. Empaquetamiento de *Murania* (flechas amarillas), serpúlidos (flechas blancas) y microbialita. Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

Esponja coralina (e) no determinada en esta porción de la lámina 44 (Fig. 19), fuertemente encostrada por una intercalación gusanos serpúlidos (flechas blancas), *Murania* (flechas amarillas) y microbialita.

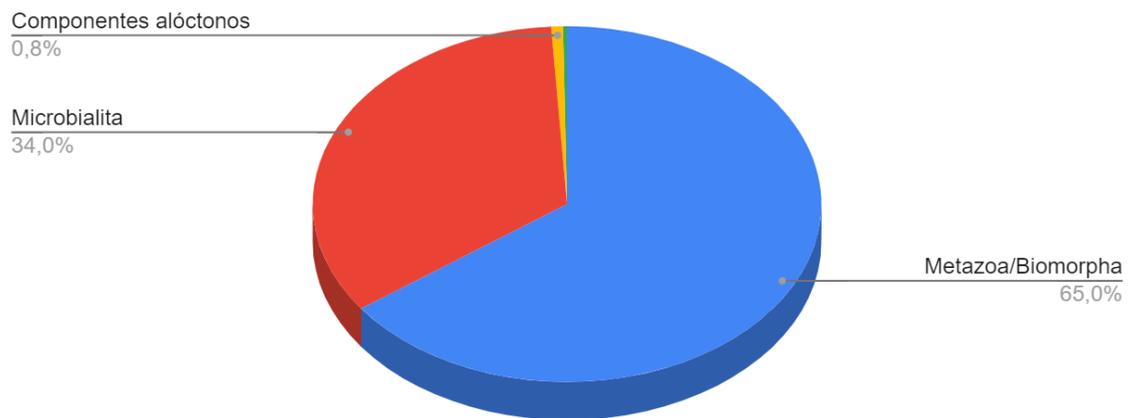


Figura 20. Proporción de componentes presentes en la lámina 44.

7.1.3. Asociación *Murania*–serpúlidos

Lámina 2

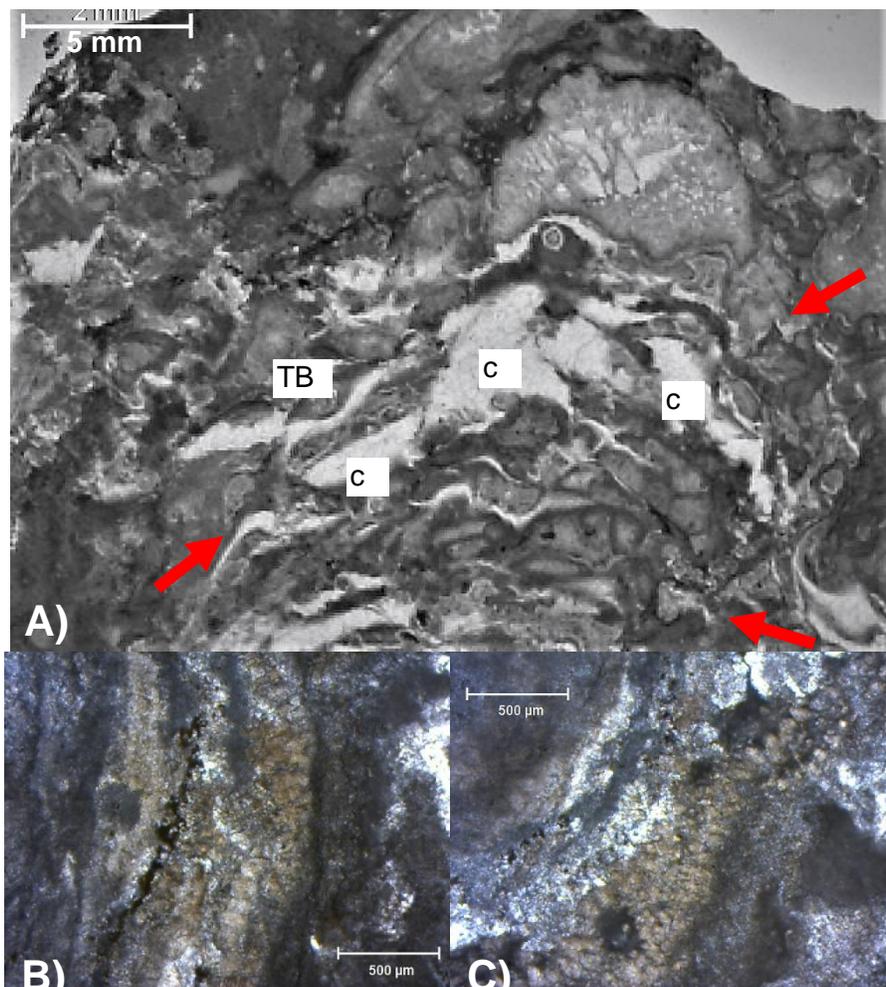


Figura 21. A) Empaquetamiento esponja (flechas rojas), microbialita y cementos intersticiales (c). *Terebella* (TB). Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x. **B) y C)** Costras de esponja. Microscopio óptico, 10x.

En esta sección de la lámina 2 (Fig. 21) se representa un corte transversal de lo que aparenta ser la estructura de una esponja no determinada, la cual presenta estructuras similares a “cámaras” rellenas de microbialita y algunos cementos (c). Por último, se observan gusanos serpúlidos (flechas rojas) en el mismo corte, así como *Terebella* (TB) al centro del campo.

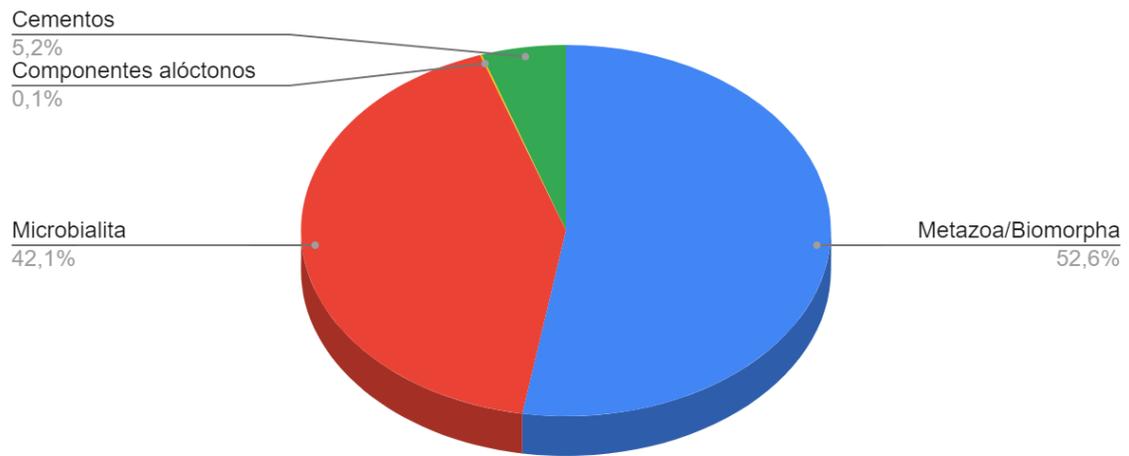


Figura 22. Proporción de componentes presentes en la lámina 2.

Lámina 9

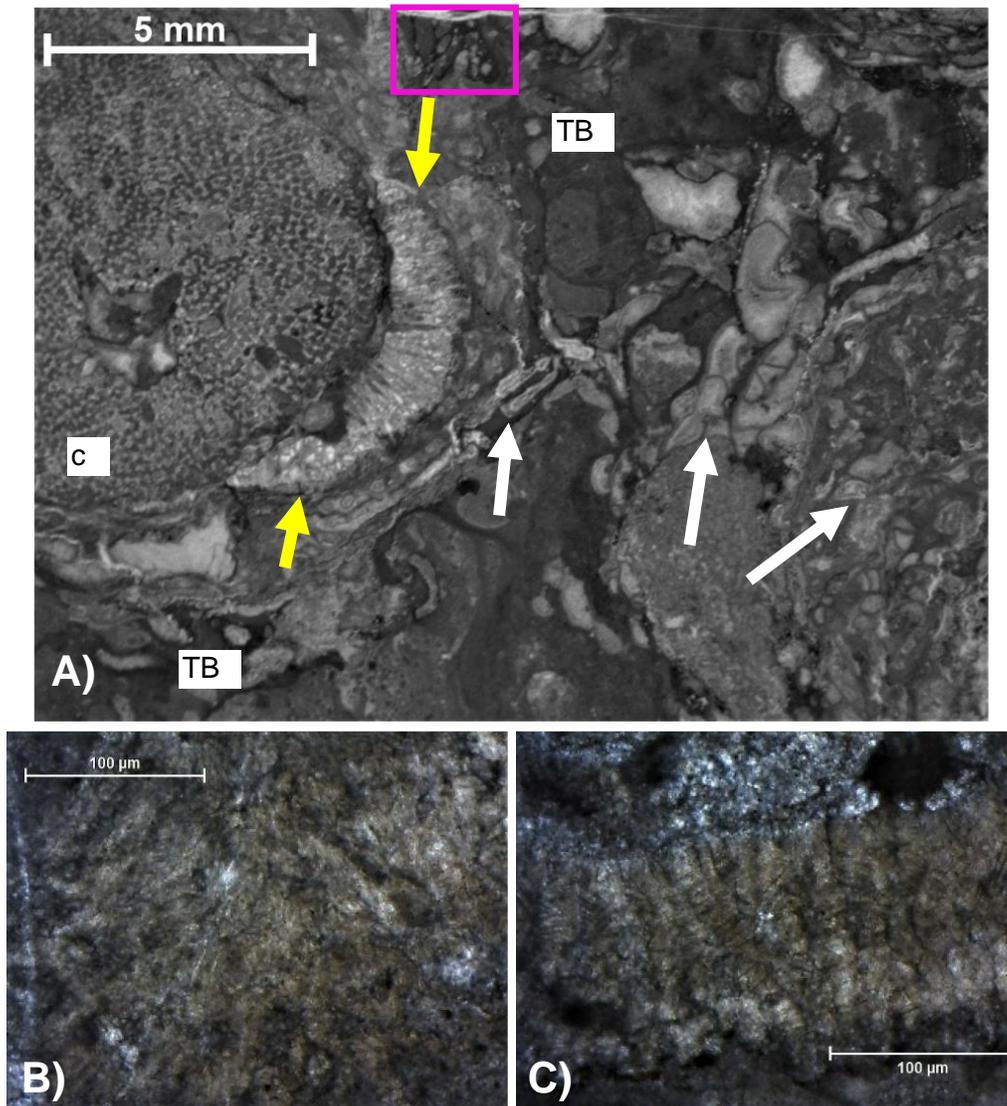


Figura 23. A) *Murania* (flechas amarillas) encostrando esponja calcárea. *Terebella* (TB), serpúlidos (flechas blancas) y *Uvanella* (recuadro rosa). Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x. **B)** y **C)** Costras de esponja con aparentes espículas. Microscopio óptico, 40x.

En la lámina 9 (Fig. 23) *Murania* (flecha amarilla) encostrando a esponja calcárea (e), posiblemente *Peronidella loretzi* dadas sus propiedades morfológicas. *Terebella* (TB) en corte longitudinal al centro de la sección, así como la presencia de gusanos serpúlidos. Ausencia de bioclastos aislados, sin embargo, a lo largo

de la sección lateral derecha de la lámina es posible distinguir un aglomerado compuesto de alomicrita/microbialita y abundantes serpúlidos. Se distingue *Uvanella* en la sección superior-central del campo (recuadro rosa).

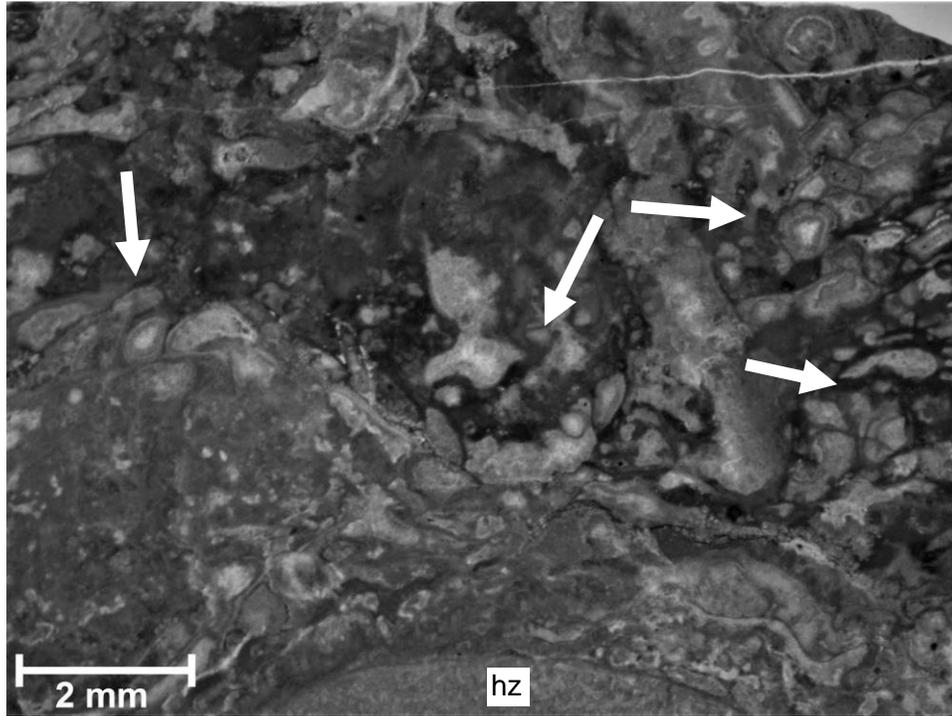


Figura 24. Asociación de hidrozoo (hz), serpúlidos (flechas blancas) y microbialita. Microscopio estereoscópico, objetivo 1x.

En esta porción de la lámina 9 (Fig. 24) Aglomerado de gusanos serpúlidos (flechas blancas) y costras de microbialita a lo largo de la sección inferior del campo visual. Esta asociación se encuentra encostrando a hidrozoo (hz).

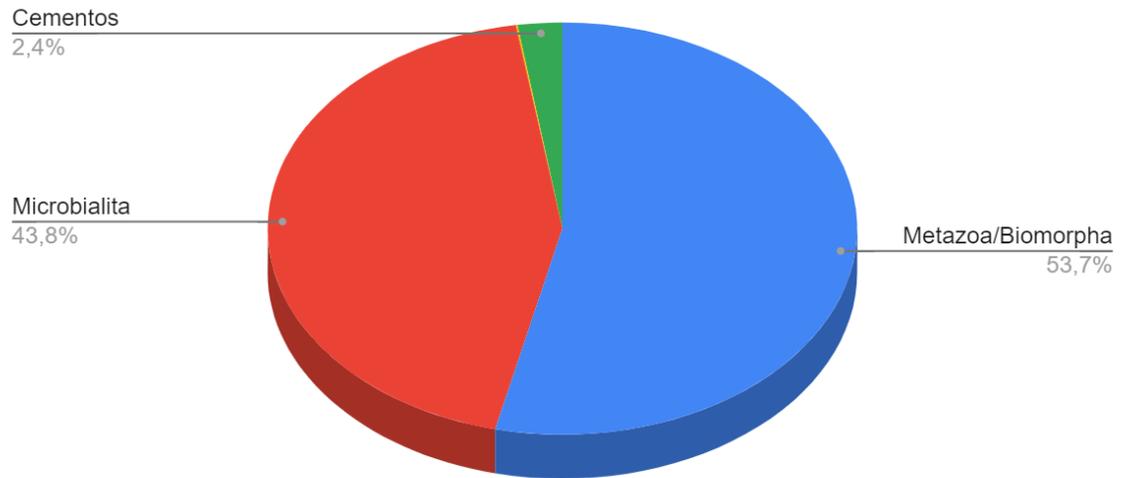


Figura 25. Proporción de componentes presentes en la lámina 9.

Lámina 34

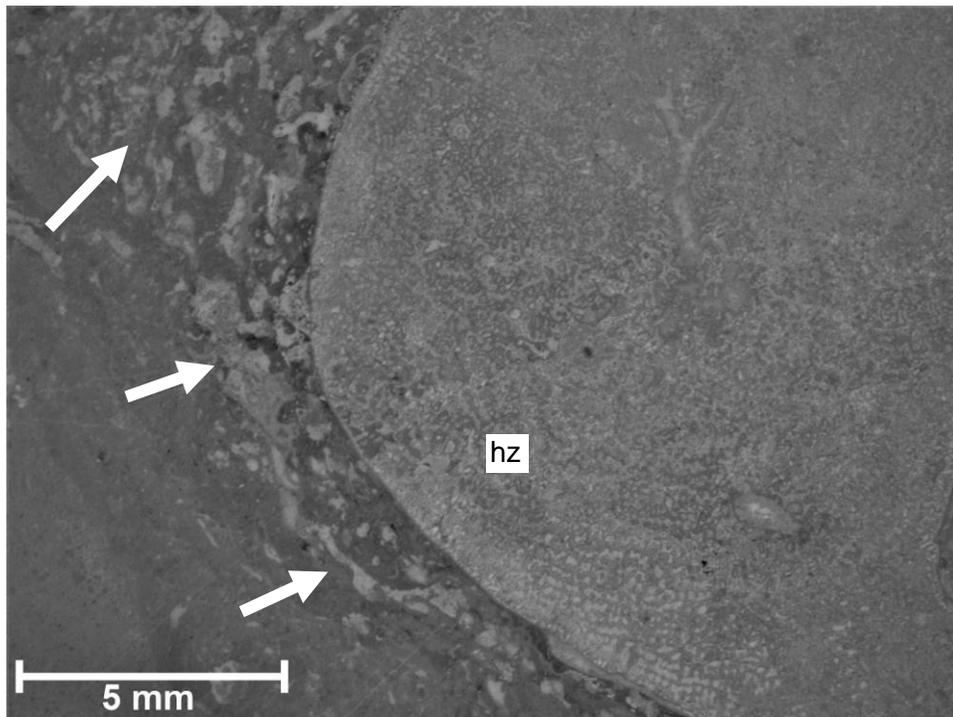


Figura 26. Hidrozoo (hz) y microbialita (flechas blancas). Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

En la lámina 34 (Fig. 26), se observa un corte transversal de un hidrozoo (hz) en una matriz de microbialita trombolítica (flechas blancas).

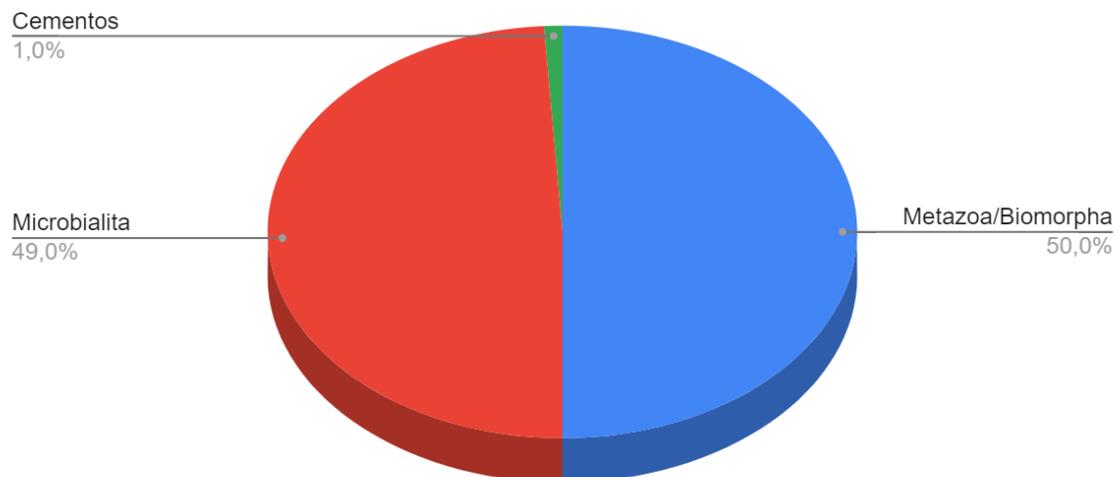


Figura 27. Proporción de componentes presentes en la lámina 34.

Lámina 35

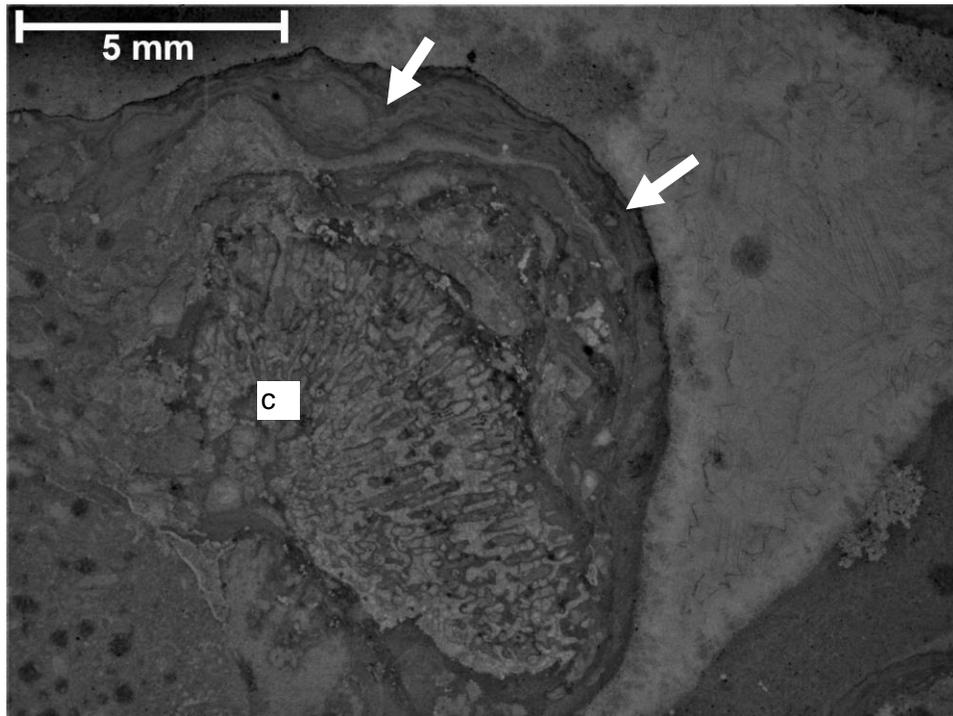


Figura 28. Empaquetamiento de caetétido (c), metazoa y microbialita (flechas blancas).
Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

Lámina 35 (Fig. 28). Fragmento de caetétido (c) incrustado en una alternancia de microbialita (flechas blancas) y algunos metazoa en una matriz cemento-soportada.

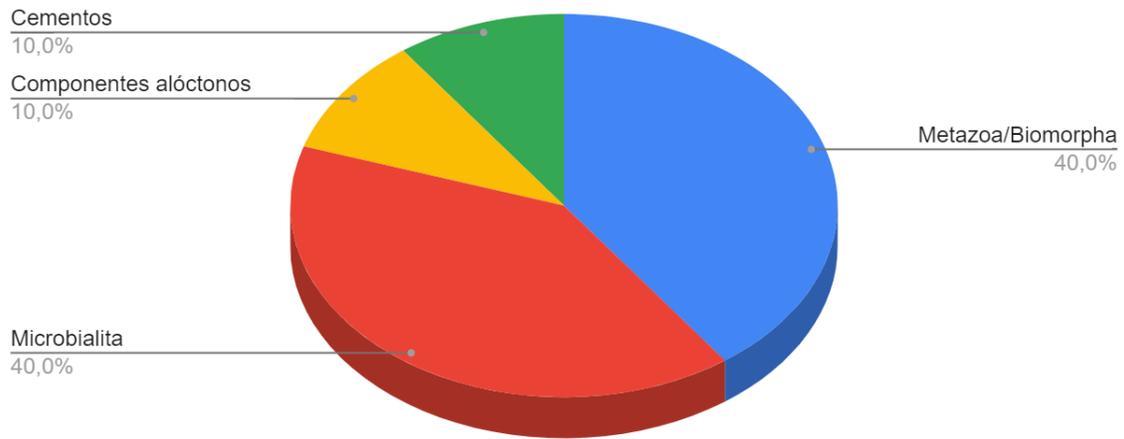


Figura 29. Proporción de componentes presentes en la lámina 35.

7.1.4. Asociación *Murania*–microbialita

Lámina 31

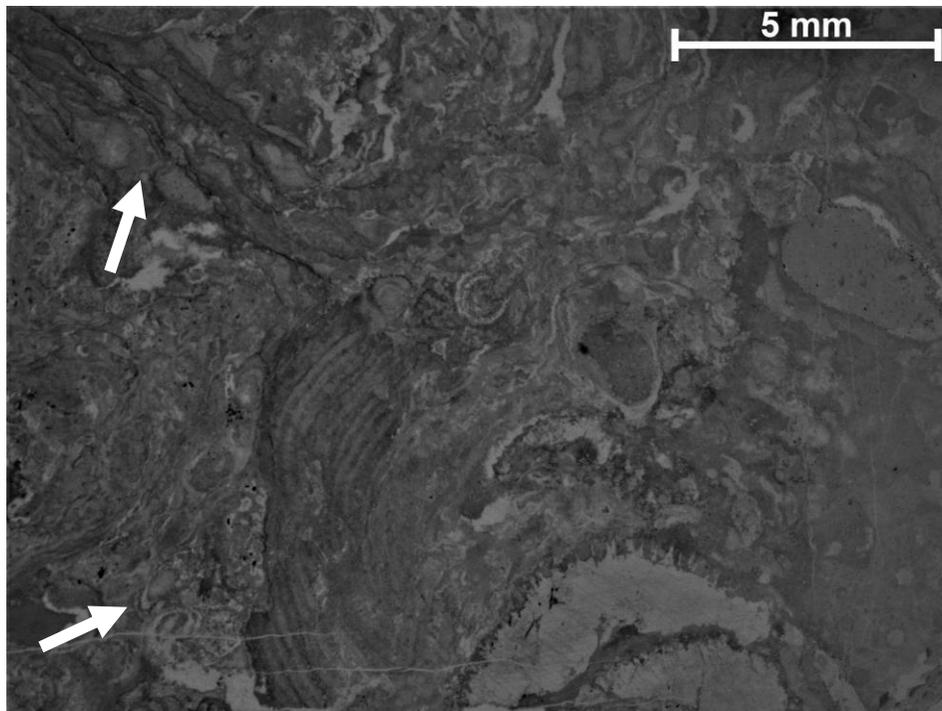


Figura 30. Esponja talámida, serpúlidos (flechas blancas), microbialita y alomicrita. Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

En el cuadrante inferior derecho de la lámina 31 (Fig. 30) puede identificarse una esponja talámida ("Sphinctozoa"), probablemente *Celyphia submarginata*. A su izquierda se observa una estructura con bandeamiento, probablemente un crecimiento de *Archaeolitophorella*. En general, toda el área se encuentra en una matriz de microbialita y de alomicrita, con presencia de algunos serpúlidos (flechas blancas).

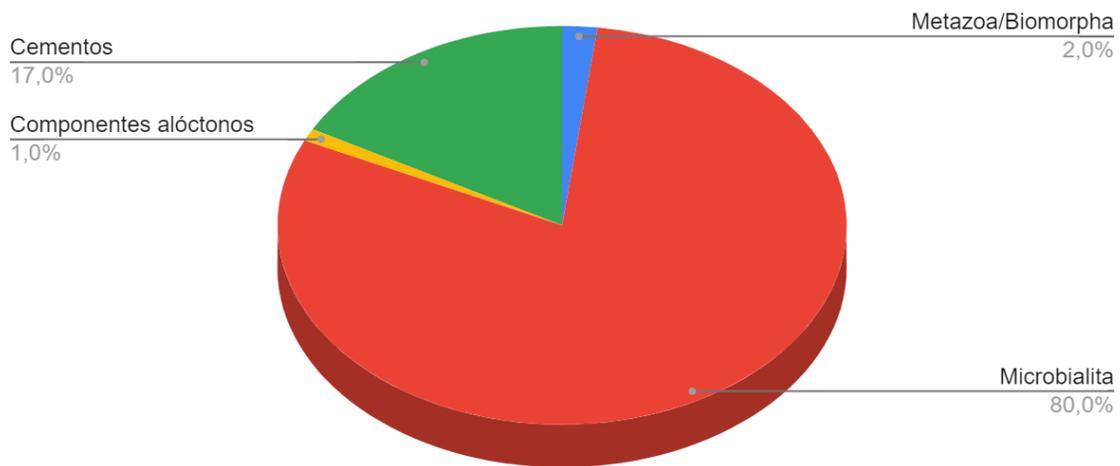


Figura 31. Proporción de componentes presentes en la lámina 31.

Lámina 36

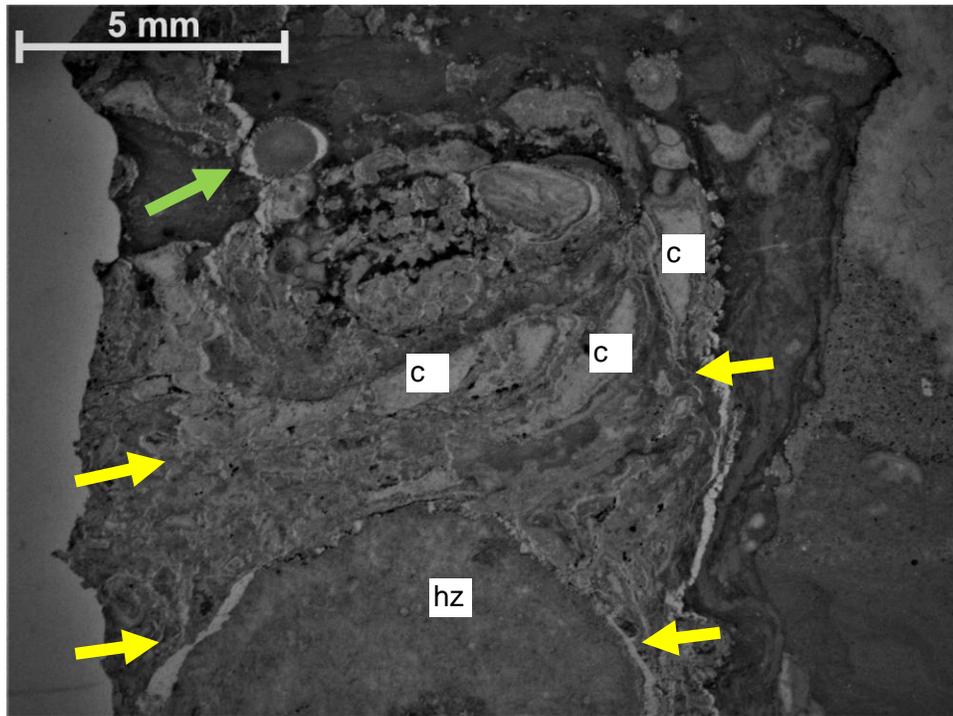


Figura 32. Empaquetamiento de *Murania* (flechas amarillas) y microbialita encostrando a hidrozoo (hz). Algunos cementos intersticiales (c). Alga Dasicladacea (flechas verdes). Microscopio estereoscópico, objetivo 1x.

En la lámina 36 (Fig. 32), existe una abundante presencia de *Murania* (flechas amarillas) en alternancia con capas de microbialita y algunos cementos (c) encostrando a hidrozoo (hz). Es posible también encontrar un fragmento en corte transversal de Dasicladacea (alga verde; flecha verde).

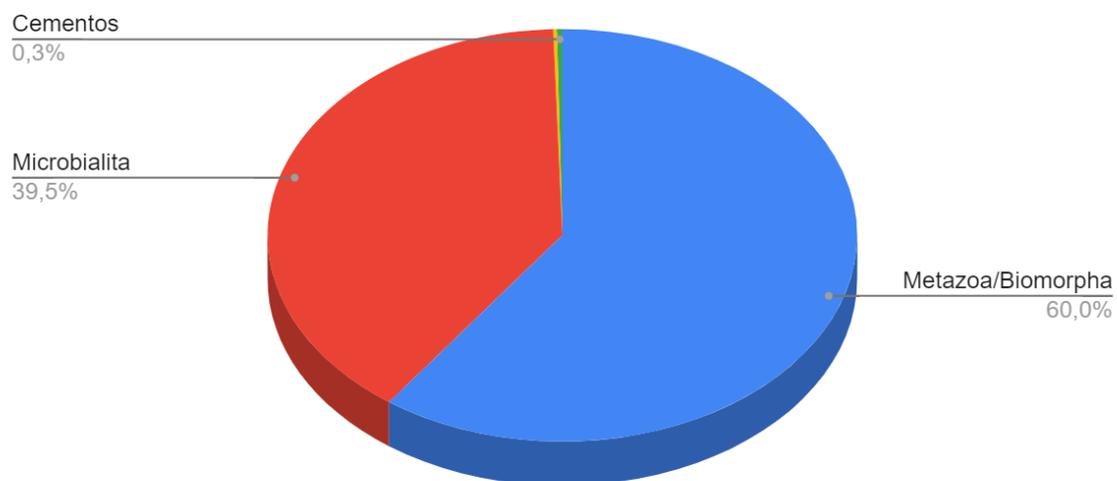


Figura 33. Proporción de componentes presentes en la lámina 36.

7.1.5. Asociación *Terebella*-*Tubiphytes*

Lámina 4

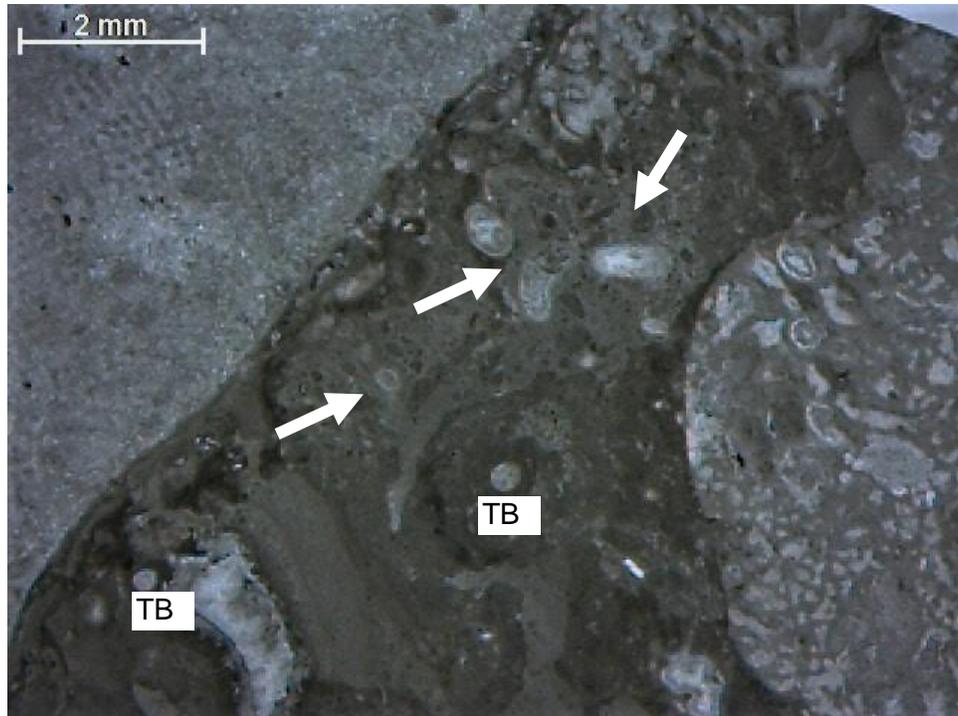


Figura 34. *Terebella* (TB), gusanos serpúlidos (flechas blancas), hidrozoo. Microscopio estereoscópico, objetivo 1x.

Presencia de hidrozoo en la esquina superior izquierda de la lámina 4 (Fig. 34). Al centro, se distinguen algunos biomorpha correspondientes a *Terebella* (TB) y gusanos serpúlidos (flechas blancas) en una matriz de microbialita. En la sección lateral derecha se encuentra un conglomerado de bioclastos, cementado por microbialita/alomicrita. Cementos intersticiales (micrita; <1%).

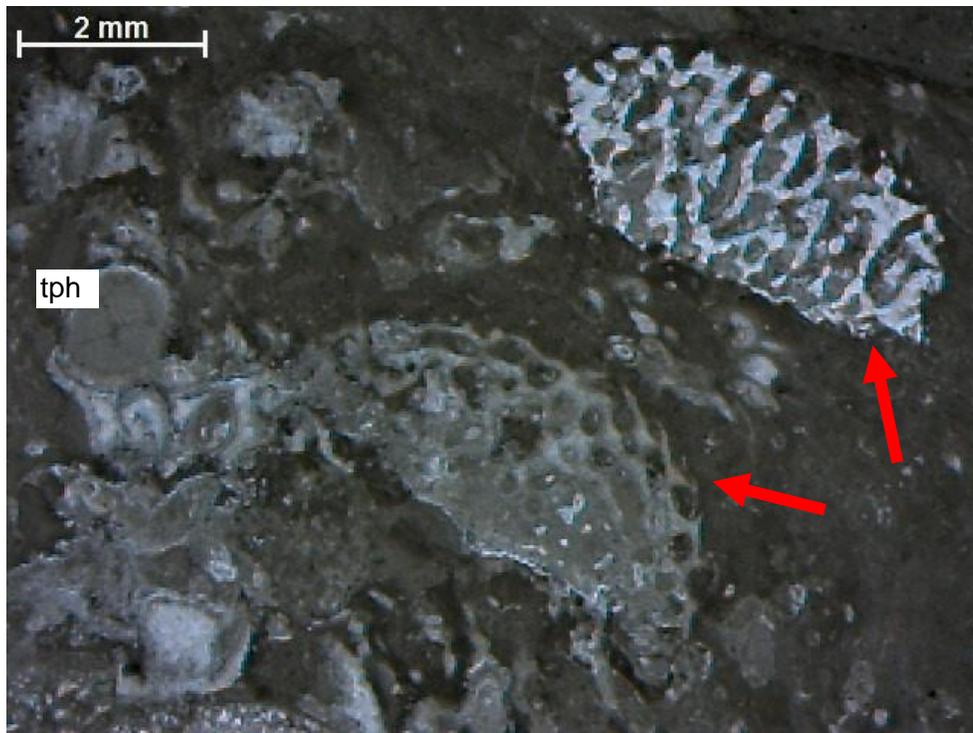


Figura 35. Presencia de *Tubiphytes obscurus* (tph). Bioclastos de caetétido (flechas rojas). Microscopio estereoscópico, objetivo 1x.

Por otro lado, en esta porción de la lámina 4 (Fig. 35) es posible observar una mayor incidencia de bioclastos con forma de subangulosa a redondeada (como lo son los fragmentos de caetétidos; flechas rojas) y organismos como *Tubiphytes obscurus* (tph).

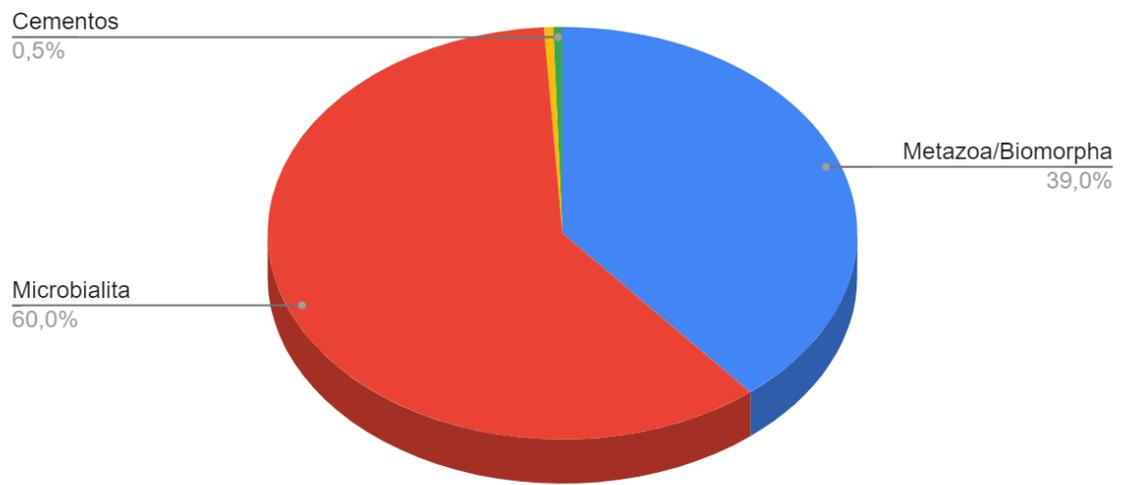


Figura 36. Proporción de componentes presentes en la lámina 4.

Lámina 39

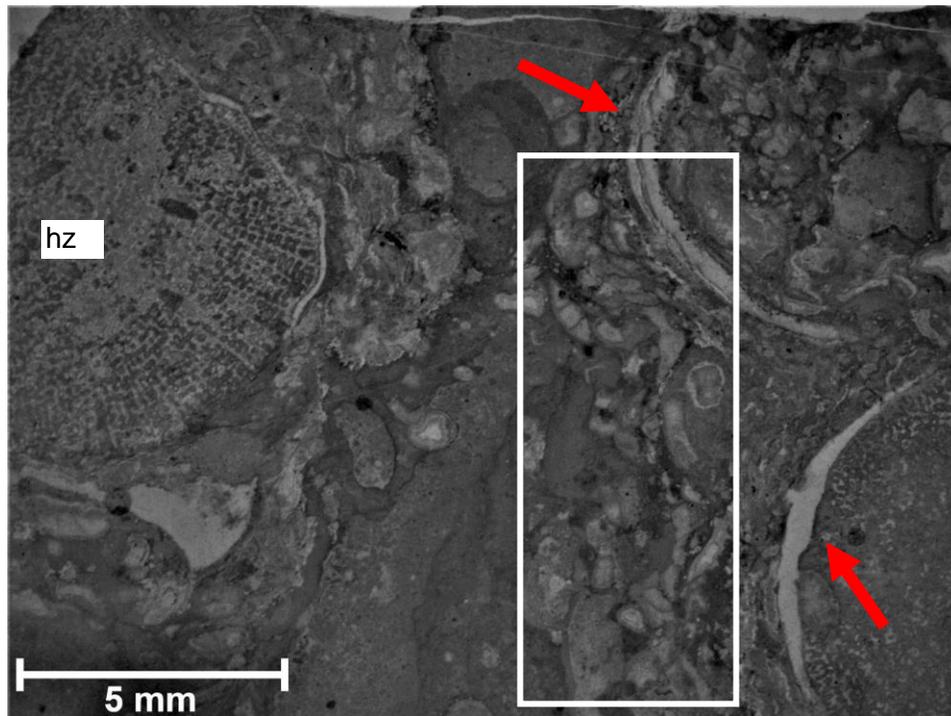


Figura 37. Hidrozoo (hz), serpúlidos (recuadro blanco) y microbialita. Fragmentos de bivalvos (flechas rojas). Microscopio estereoscópico, objetivo 1x.

A lo largo de la sección lateral derecha de la lámina 39 (Fig. 37) es posible observar dos fragmentos de bivalvo de aproximadamente 5 mm (flechas rojas) formando parte de un aglomerado compuesto por gusanos serpúlidos (recuadro blanco) y microbialita como principal encostrante al centro del campo visual. En la sección lateral izquierda, un hidrozoo pobremente conservado se encuentra encostrado por cementos intersticiales, serpúlidos y microbialita.

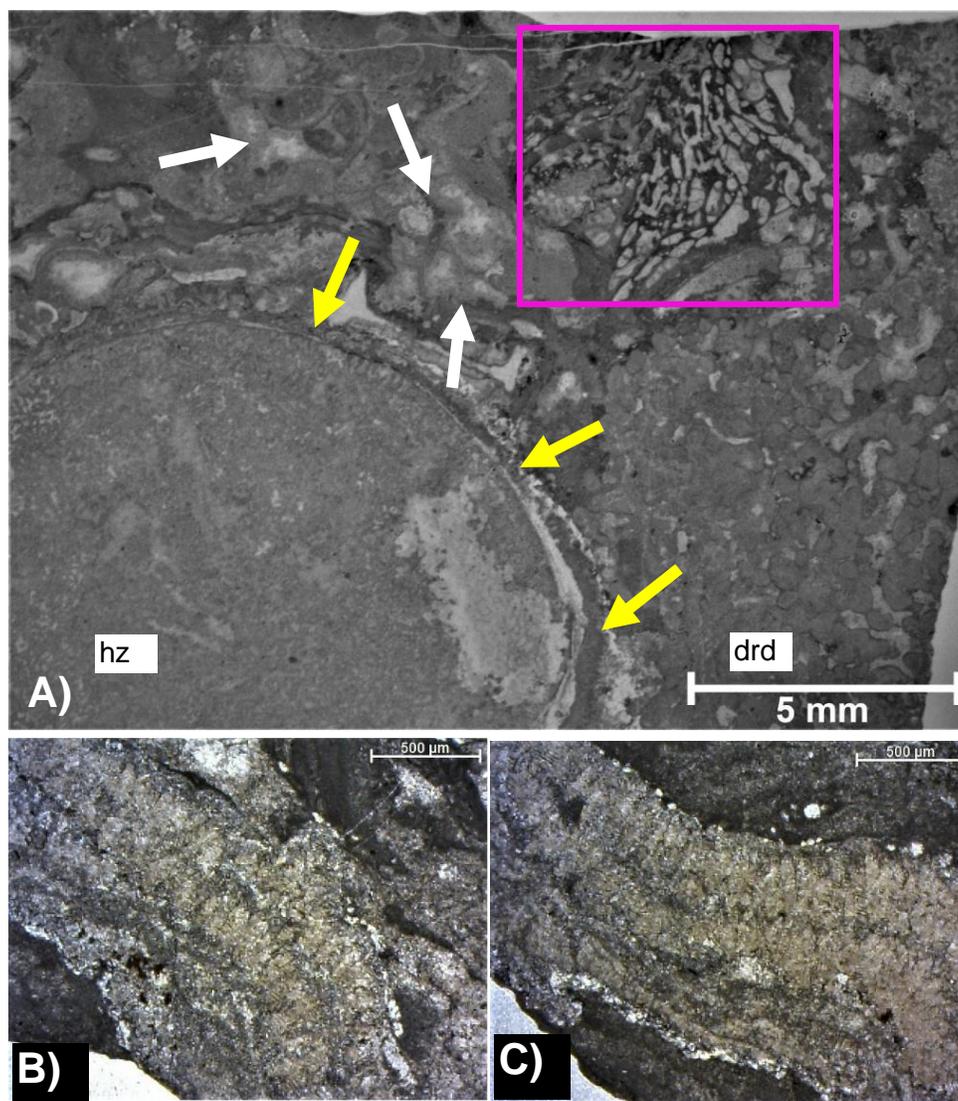


Figura 38. A) *Murania* (flechas amarillas) encostrando hidrozoo (hz). Serpúlidos (flechas blancas) y *Uvanella* (recuadro rosa). *Dendronella articulata* (drd). Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x. **B) y C)** Costras de esponja con aparentes espículas. Microscopio óptico, 10x

En esta porción de la lámina 39 (Fig. 38) se observa un hidrozoo mal preservado rodeado de un gremio encostrante conformado de *Murania* (alrededor de todo su perímetro; flechas amarillas), gusanos serpúlidos (flechas blancas) y microbialita bien empaquetados. Presencia del alga roja *Dendronella articulata* (drd) en la

sección inferior derecha de la lámina, así como de la esponja *Uvanella* (~5 cm; recuadro rosa). Prevalcen los cementos intersticiales (< 1%).

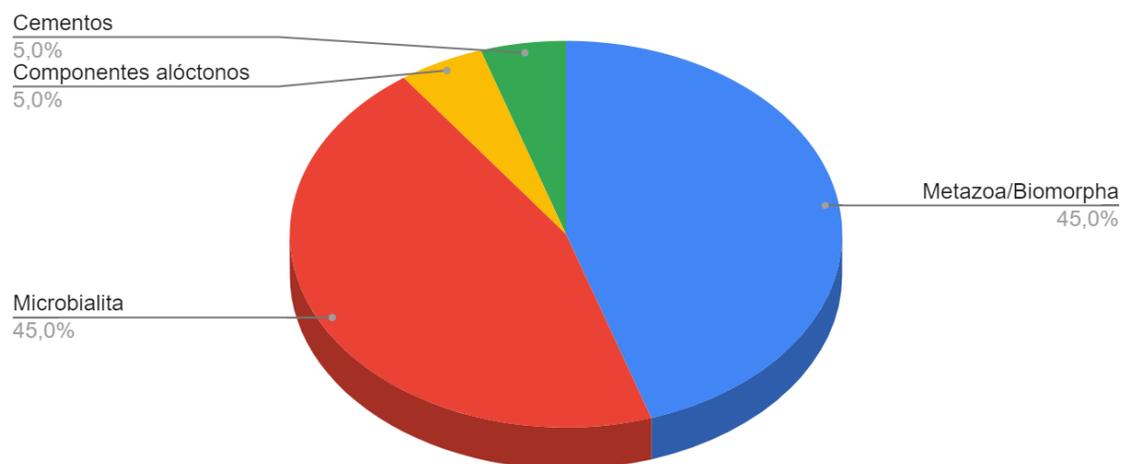


Figura 39. Proporción de componentes presentes en la lámina 39.

7.1.6. Asociación *Terebella*–hidrozoos

Lámina 25

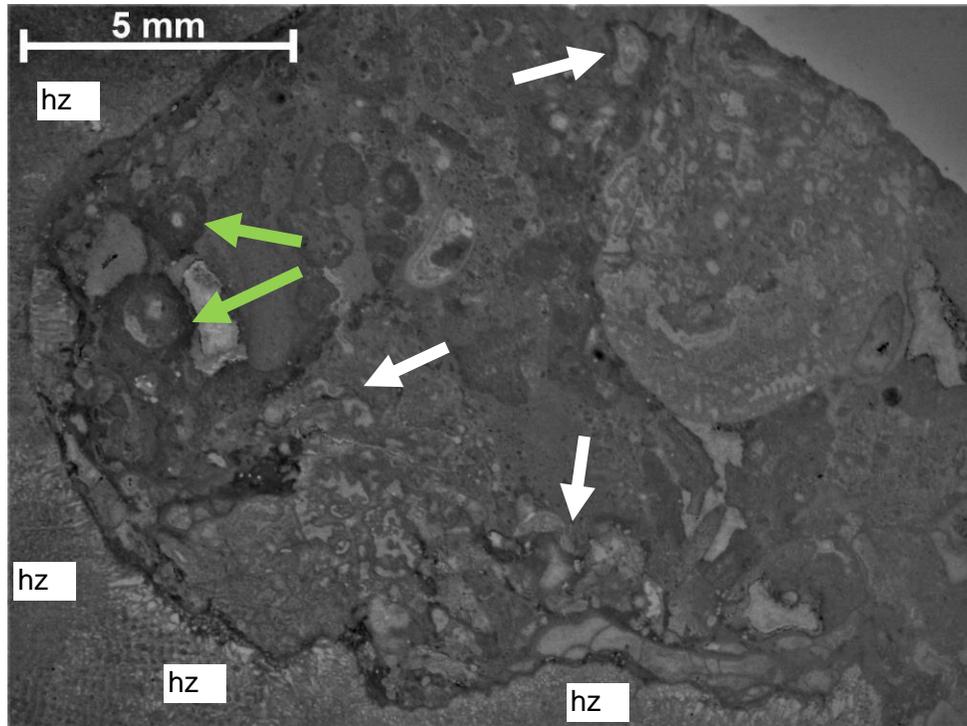


Figura 40. Hidrozoo (hz), *Terebella* (flechas verdes) y gusanos serpúlidos (flechas blancas). Clastos aislados. Microscopio estereoscópico, objetivo 0.65x.

En la lámina 25 (Fig. 40) es posible observar en la esquina inferior izquierda un hidrozoo, algunos bioclastos (15%) y metazoa correspondientes a *Terebella* (flechas verdes), gusanos serpúlidos (flechas blancas) y macizos conformados principalmente por aglomeraciones de microbialita con serpúlidos y bioclastos indeterminados.

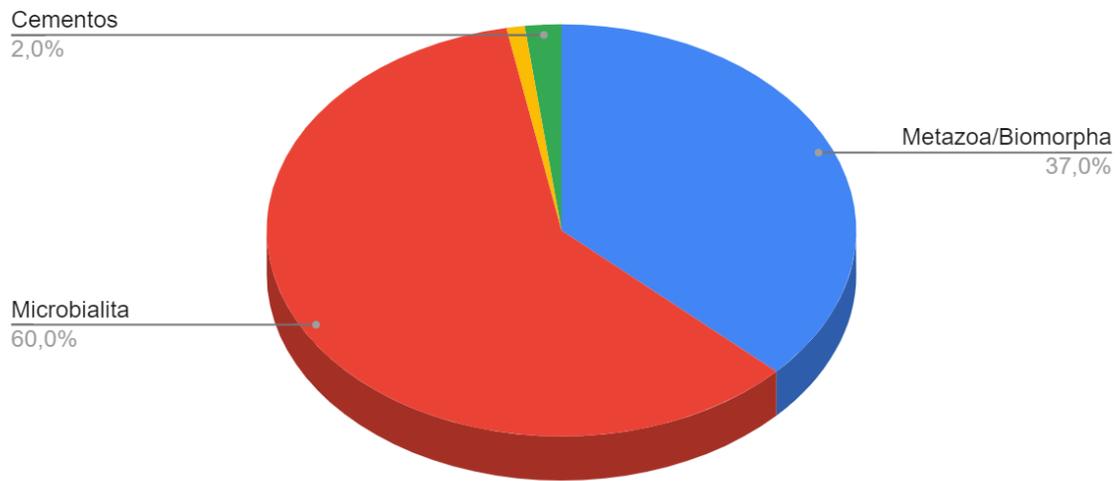


Figura 41. Proporción de componentes presentes en la lámina 25.

7.2. Discusión: Paleoecología de las asociaciones contenidas en los *Cipit boulders*

7.2.1. Dinámica depositacional

En el apartado 2.3 del presente trabajo se introduce de manera general el concepto de los *Cipit boulders*, el cual, surge a partir de dos problemáticas: (1) no poder identificar de manera clara el origen de “bloques calcáreos” autóctonos encontrados por primera vez en algunas regiones de los Alpes y (2) la explicación de organismos característicos de ambientes distintos en una misma formación. En 1974, Bosellini y Rossi propusieron que estos bloques probablemente no eran arrecifes *in situ*, si no que representaron el borde dentado de una amplia plataforma carbonatada de aguas poco profundas que había crecido bajo sobre condiciones submareales, intermareales y supramareales repetidas cíclicamente. Estas observaciones fueron corroboradas por Russo *et al.*, (1997), Keim y Schlager (2001) y Emmerich *et al.*, (2005), quienes reconocieron la abundancia de micrita producida *in situ* (automicrita) en conjunto con asociaciones de organismos constructores/moradores de arrecifes (Wendt 1982). Para comprender las condiciones paleoecológicas de los organismos encontrados y sus contrastadas diferencias ambientales, se propone un modelo depositacional (Fig. 42) basado en los estudios citados en este apartado.

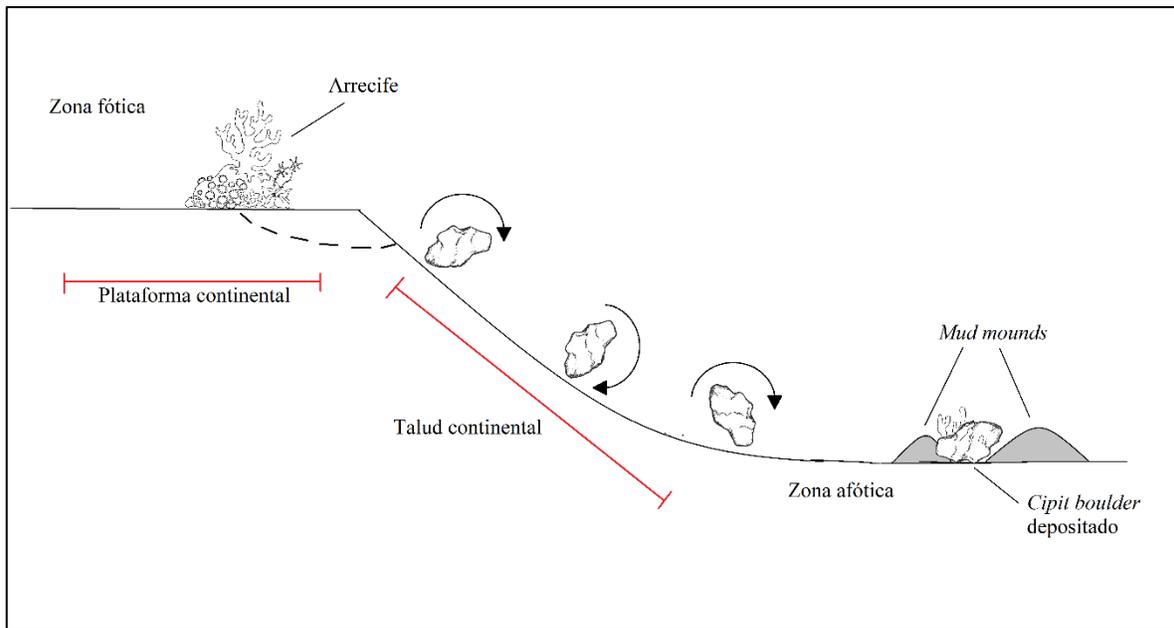


Figura 42. Modelo deposicional de los Cipit boulders.

7.2.1. Asociación “Mud–mound”

Dado que las microbialitas son estructuras sedimentarias formadas por la actividad microbiana, donde la proliferación de bacterias y cianobacterias se agrupan y secretan materiales como CaCO_3 y SiO_2 , su presencia en el registro fósil sugiere condiciones ambientales estables y eutrofizados en un antiguo entorno marino, adecuadas para el crecimiento microbiano (Awramik y Burne, 1987). Esta misma estabilidad ambiental, caracterizada por aguas poco profundas, de baja energía, con alta concentración de organismos fotosintéticos y una limitada actividad de organismos erosivos (destructores) (Burne y Moore, 1987) pudo ser un factor clave en la preservación de estas estructuras microbianas a lo largo del tiempo geológico.

A pesar de que la microbialita es la facies dominante, en prácticamente todas las muestras pertenecientes a esta asociación, es posible encontrar fragmentos de caetétidos y al menos un género de sphinctozoos (*Murania* o *Uvanella*) fungiendo su papel como microencostrantes de escleroesponjas (esponjas coralinas) en muy baja proporción.

De lo anterior, se puede interpretar la existencia de un ambiente inicial con alta disponibilidad de partículas suspendidas (alimento y detritos de pequeño tamaño particulados, y con una buena selección (micrita); Reitner y Neuweiler 1995), que benefician la proliferación de esponjas (Pomponi *et al.*, 1994), así como un sustrato duro al cual fijarse y crecer.

Finalmente, dado que estas microbialitas están colonizadas por escasos microencostrantes, se puede inferir que su formación inicial se dio en zonas crípticas de baja energía, posiblemente al interior de grietas de arrecifes o cuevas. A pesar de no haberse encontrado algas asociadas en esta facies, no necesariamente significa que provienen de zonas de mayor profundidad, dada la presencia de esponjas. Teniendo en cuenta los criterios anteriores, es muy probable que el último entorno depositacional (posterior al desprendimiento y rotación del *Cipit*) del grupo de muestras pertenecientes a esta asociación, estuviera relacionado con un ambiente rico en microbialita de aguas medianamente someras (asociación montículo de lodo “Mud–mound”).

7.2.2. Asociación *Murania–Dendronella–Terebella*

La presencia de bioclastos de caetétidos y bivalvos con pobre retrabajo sugieren un escaso transporte (ambientes de baja energía) e incluso depósito *in situ* de estos organismos, fungiendo como constructores del macizo arrecifal en algún momento de su etapa de vida.

Los gusanos serpúlidos (Polychaeta), se conforman por un tubo de habitación calcárea compuesto de aragonita o calcita con diferentes microestructuras (Bornhold y Milliman 1973; Gaill y Hunt 1988; Weedon 1994). Las condiciones ecológicas de los serpúlidos están controladas por salinidad, temperatura del agua, sustrato, así como por la profundidad (Milliman 1974; Ten Hove y Van Den Hurk, 1993). En la actualidad, las principales comunidades de serpúlidos se encuentran en zonas sublitorales o infralitorales, a 0.6–30 m de profundidad, y principalmente en condiciones de laguna costera protegida (Ten Hove y Van Den Hurk 1993). Al ser organismos filtradores con una dieta basada principalmente en fitoplancton, requieren de zonas con alta disponibilidad de luz (Bastida–Zavala *et al.*, 2002), sugiriendo un emplazamiento en zonas someras. Su carácter bentónico con tendencia a sustratos duros con conchas o rocas (Sagasti *et al.*, 2001).

Se presentan escasos cementos en casi todas las muestras de esta asociación. En conjunto, la combinación de poca cementación y una alta abundancia de microbialita en una muestra de roca carbonatada de un paleo–arrecife sugiere un ambiente pre-depósito dinámico con episodios de erosión y sedimentación (Mountjoy *et al.*, 2009), pero también períodos de estabilidad que permitieron el

crecimiento de microorganismos constructores. Esto puede ser indicativo de (1) un arrecife que experimentó cambios ambientales a lo largo del tiempo, (2) que la erosión y el re-depósito de sedimentos fueron frecuentes (Fig. 42) o por (3) condiciones submareales, intermareales y supramareales repetidas cíclicamente que se han observado en otros sitios con ocurrencia de *Cipit boulders* (Formación San Cassiano; Leonardi, 1979; Russo *et al.*, 1997; Keim y Schlager, 2001; Emmerich *et al.*, 2005).

El hallazgo de *Dendronella articulata* puede ser una evidencia de presencia de luz. Sin embargo, existen registros de algas rojas que pueden vivir a 350 m de profundidad (Riding, 1975). No es posible determinar si el fósil encontrado es un fragmento o forma parte de una asociación *in situ*. A pesar de que estudios anteriores han determinado que esta alga no juega un papel importante dentro del marco estructural arrecifal (Russo, 2005), investigadores como Fürsich (2000) y Sánchez-Beristain y Reitner (2016) refutan lo anterior, confirmando peloides entre sus ramas, lo cual sugiere que se proporciona dicha estabilidad al marco estructural del arrecife.

En cuanto a los organismos microencontrantes presentes en la asociación *Murania–Dendronella–Terebella*, existe la presencia de *Terebella*, quien sugiere que pudo habitar en entornos poco profundos (Schmid, 1996). Su presencia, en contraste con los escasos cementos presentes significaría que podrían haber ocurrido eventos ocasionales de alta energía. La mala preservación de los fósiles encontrados de *Murania*, es una limitante para determinar de qué especie se trata. Sin embargo, la abundancia de este género de microencontrantes, puede

respaldar aún más la presencia ocasional de condiciones de alta energía debido a sus adaptaciones en virtud de su crecimiento encostrante (Sánchez-Beristain y Reitner, 2012).

7.2.3. Asociación *Murania*–serpúlidos

El hecho de que los organismos más abundantes el grupo de muestras pertenecientes a la asociación *Murania*–serpúlidos sean los gusanos serpúlidos y esponjas del género *Murania* como microencostrante, habla de una asociación de tipo “Patch Reef” descrita anteriormente en muestras pertenecientes a la Formación San Cassiano (ver Sánchez-Beristain, 2010) la cual se describe como una muestra de estructura microbiana casi ausente, pero con esponjas y otros microencostrantes abundantes.

Por otro lado, las incrustaciones trombolíticas (Lámina 34) sugieren un paleoambiente relativamente estable, seguramente un substrato de grano fino, lo suficientemente rígido para soportar a las colonias de gusanos y probablemente, eutrófico (Brasier *et al.*, 2011). Los trombolitos se diferencian de los estromatolitos en que carecen las laminaciones internas, teniendo en cambio un moteado o una microtextura coagulada. Probablemente fueron construidos por cianobacterias cocoides (por ejemplo, Renalcis; Perri *et al.*, 2019) o por formas filamentosas con crecimiento tenue, en penachos, ramificado o enredado en lugar de crecimiento vertical. Los trombolitos se encuentran típicamente en zonas sublitorales, a menudo en facies calcáreas en asociación con invertebrados que fungen el papel de moradores en los arrecifes (Perri *et al.*, 2019).

7.2.4. Asociación *Murania*–microbialita

Similar a la asociación *Murania*–serpúlidos, el hecho de que los principales componentes en esta asociación sean microencostrantes (*Murania*) y microbialita emplazados sobre metazoarios, en ausencia de organismos refiere a condiciones de alta actividad microbiana y un ambiente de baja energía en cuyo caso permitió el depósito y aglutinamiento del macizo arrecifal.

7.2.5. Asociación *Terebella*–*Tubiphytes*

La presencia de hidrozoos, en asociación con *Terebella* y gusanos serpúlidos en una matriz de microbialita, sugiere un ambiente de baja energía, con abundantes constructores como lo son los gusanos serpúlidos y la microbialita como principal encostrante. La ocurrencia de *Terebella*–*Tubiphytes* no es un indicador preciso en la inferencia de la profundidad, sin embargo, sí representa condiciones semi-crípticas de baja energía.

Por otro lado, la redondez de los bioclastos encontrados, refieren a un ambiente de alta energía, probablemente no *in situ*, si no un retrabajo en zonas de “on shore”, transportado por algún derrumbe de la zona de talud y posteriormente cementado, en zonas de mayor profundidad, por microbialita. Dicha afirmación puede sustentarse dada la observación de una mayor incidencia de bioclastos, como lo son los fragmentos de caetétidos y bivalvos (lámina 4, Fig. 34 y 35; lámina 39, Fig. 37) e incluso una posible recolonización posterior a la caída de estos fragmentos (Fig. 42).

La asociación hidrozoo–serpúlidos–microbialita también resulta abundante dentro de esta facies, así como hidrozoo–*Murania*–serpúlidos–microbialita, lo que sugiere de nuevo, un paleoambiente somero, con abundante influencia de la luz solar durante la formación de la primera comunidad de organismos (pre-depósito). Sin embargo, la presencia del alga roja *Dendronella articulata*, no limita al paleoambiente a contar con condiciones exclusivamente someras, ya que existen estudios (Riding, 1975) que demuestran la adaptación de esta alga a profundidades de más de 150 m.

7.2.6. Asociación *Terebella*–hidrozoos

A primera vista resalta un clasto de conglomerado compuesto de microbialita, metazoa y escasos cementos. Se encuentra redondeado, por lo que es probable que su origen haya sido por el propio arrastre al momento de derrumbarse el *Cipit*. Sin embargo, dado que la cantidad de organismos constructores de arrecifes (gusanos serpúlidos) es significativa y la ocurrencia de algunos organismos aislados diagnósticos de zonas crípticas anóxicas como son *Terebella* y microbialita es predominante, es probable que los bloques que contienen esta asociación provengan de un montículo de carbonato moderadamente profundo bajo condiciones de baja energía, posiblemente desprendidos de zonas más profundas del talud continental.

7.3. Síntesis de componentes encontrados

En la Tabla 2 se recopilan los aspectos más relevantes sobre la paleoecología de los organismos y componentes encontrados en las muestras analizadas en este

estudio, así como su taxonomía y el papel que desempeñaron de acuerdo con la clasificación de gremios de Fagerstrom (1987).

Organismo	Taxón	Gremio	Inferencias paleoambientales
<i>Terebella lapilloides</i>	Orden Terebellomorpha. Fam. Terebellidae	Encostrante/ morador	Baja energía. Aguas anóxicas, profundas.
<i>Tubiphytes obscurus</i>	Incertae sedis (Microproblematica).	Encostrante/ morador	Amplia tolerancia a la luz y condiciones de baja a media energía.
<i>Dendronella articulata</i>	Fam. Peltigeraceae	Amortiguador/ encostrante	Zona fótica, baja energía.
<i>Murania / Ceraporella</i>	Demospongia	Encostrante	Aguas profundas (ambientes cripticos). Baja energía.
<i>Uvanella</i>	Calcarea	Encostrante	Aguas profundas (ambientes cripticos). Baja energía.
Hidrozoos	Demospongia?	Constructor	Aguas profundas (ambientes cripticos). Baja energía.
Microbialita	n/a	Constructor/ encostrante	Ambientes cripticos, baja energía.
Alomicrita	n/a	Constructor	Baja energía
Cementos	n/a	Encostrante/ Constructor	Alto grado de sedimentación.

Tabla 2. Síntesis de los componentes más representativos encontrados en las muestras seleccionadas, así como el rol ecológico que desempeña cada taxón de acuerdo con el modelo de gremios de Fagerstrom (1987).

8. CONCLUSIONES

A pesar de la abundancia de microencostrantes emplazados en metazoa en las muestras, no existe una gran diversidad de especies, limitándose únicamente a esponjas del género *Murania* y a la microbialita.

Organismos como hidrozoos o *Murania* se presentaron siempre junto a gusanos serpúlidos y microbialita, por lo que se sugiere que la microbialita (recordando que un elemento del arrecife puede representar a dos o más gremios, tal como Fagerstrom lo indica en su modelo), los sphinctozoos y los gusanos serpúlidos son los constructores arrecifales más diversos durante el Carniano en esta porción del mar de Tetis.

Es difícil evaluar las condiciones paleoambientales particulares, ya que ninguna de las facies presentes proporciona criterios diagnósticos lo suficientemente claros. Sin embargo, elementos como la escasa o nula presencia de organismos amortiguadores, la estructura de los componentes alóctonos, la prosperidad de organismos constructores, la presencia de algas y la abundancia de microbialita, ayudan a inferir el entorno marino.

Finalmente, se sugiere que los olistolitos Cipit colectados, pertenecieron una vez a arrecifes propios de un paleoambiente semi-críptico, de baja energía, con profundidad e influencia de la luz solar intermedias; representado probablemente por una caverna o cavidad subarrecifal donde estas condiciones coexisten, así

como provenientes de ambientes de mayor profundidad con bloques caídos recolonizados.

9. REFERENCIAS

Aigner, T., & Bachmann, G. H. (1992). Sequence-stratigraphic framework of the German Triassic. *Sedimentary Geology*, 80 (1-2), 115-135.

Appeltans, W., Ahyong, S. T., Anderson, G., Angel, M. V., Artois, T., Bailly, N. & Costello, M. J. (2012). The magnitude of global marine species diversity. *Current biology*, 22 (23), 2189-2202.

Bacelle, L., & Bosellini, A. (1965). Diagrams for visual estimation of percentage composition in sedimentary rocks [Diagrammi per la stima visiva della composizione percentuale nelle rocce sedimentarie]. Ann. Univ. Ferrara, NS, sez. IX., Sci. *Geol. Paleont*, 1, 59-62.

Balog, S. J. (1996). Boring thallophytes in some Permian and Triassic reefs: bathymetry and bioerosion. *Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation*, 1, 305-309.

Bastida-Zavala, J., & Hove, H. (2002). Revision of *Hydroides gunnerus*, 1768 (Polychaeta: Serpulidae) from the western Atlantic region. *Beaufortia*, 52 (9), 103-178.

Bornhold, B. D., & Milliman, J. D. (1973). Generic and environmental control of carbonate mineralogy in serpulid (polychaete) tubes. *The Journal of Geology*, 81 (3), 363-373.

Boury-Esnault, N. (2006). Systematics and evolution of Demospongiae. *Canadian Journal of Zoology*, 84 (2), 205-224.

Brenchley, P. J., Brenchley, P., & Harper, D. (1998). *Palaeoecology: Ecosystems, environments and evolution*. CRC Press.

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

Chave, K. E., Smith, S. V. & Roy, J. K. (1972). Carbonate production by coral reefs, *Marine Geology* 12:123-140.

Cherchi, A. & Schroeder, R. (1985). *Koskinobullina socialis* Cherchi and Schroeder, 1979: a colonial microfossil incertae sedis (algae?) from Jurassic-Cretaceous of the mediterranean region. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 23, 361-374.

Craig, G. Y. (1953). Fossil communities and assemblages. *American Journal of Science*, 251 (7), 547-548.

Debrenne, F., Gangloff, R. A., & James, N. P. (1981). Archaeocyathan buildups: Pioneer reefs of the Paleozoic. In Short papers for the second international symposium on the Cambrian System: *US Geological Survey Open-File Report* (pp. 81-743).

Diaz, M. C., & Rützler, K. (2001). Sponges: an essential component of Caribbean coral reefs. *Bulletin of marine science*, 69 (2), 535-546.

Dodd, J. R., & Stanton, R. J. (1990). *Paleoecology. Concepts and Applications*. 502 pp. John Wiley & Sons, New York, 502.

Dumont, JF y Kerey, E. (1975). Estudio geológico básico del sur del lago Eğirdir. *Boletín de la Sociedad Geológica Turca*, 18 (2), 169-174.

El Colegio Nacional de México. (2022, Abril 26). *Simbiosis, bacterias y evolución: una conversación con Esperanza Martínez Romero y Antonio Lazcano Araujo* [video]. <https://www.youtube.com/watch?v=FtvfMkDjw2Q>

Engel, S., & Pawlik, J. R. (2000). Allelopathic activities of sponge extracts. *Marine Ecology Progress Series*, 207, 273-281.

Fagerstrom, J. A. (1987). *The evolution of reef communities*. 600 pp. John Wiley & Sons, New York.

Fagerstrom, J. A. (1991). Reef-building guilds and a checklist for determining guild membership: a new approach for study of communities. *Coral Reefs*, 10, 47-52.

Fliigel, E., 1994, Pangean shelf carbonates: Controls and paleoclimatic significance of Permian and Triassic reefs, in: Pangea: Paleoclimate, Tectonics,

and Sedimentation during Accretion, Zenith, and Breakup of a Supercontinent. G. D. Klein, ed.1, *Geological Society of America Special Paper*, Boulder, CD, 247-266 pp.

Flügel, E. (2010). *Microfacies of carbonate rocks. Analysis, interpretation and application*. 2nd Edn, 997 pp. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.

Fürsich, F.T. (2000). Die Cassianer Schichten. In Meischner, D., & Pinna, G (eds.) *Europäische Fossilagerstätte*: 79-82. Springer. Berlin Heidelberg.

Gaill, F., & Hunt, S. (1988). *Tubes. The ultrastructure of Polychaeta*. 494 pp. Fischer, New York.

Gallet, Y., Krystyn, L., Marcoux, J., & Besse, J. (2007). New constraints on the end-Triassic (Upper Norian–Rhaetian) magnetostratigraphy. *Earth and Planetary Science Letters*, 255 (3-4), 458-470.

García-Barrera, P., Sánchez-Beristain, F. & Chávez-García, L. (2017). Arrecifes: condiciones para su desarrollo, su dinámica y su historia a través del tiempo. En Ceballos-Ferriz S. & Huerta-Vergara, A.R. (2017). *Paleobiología. Interpretando procesos de la vida pasada*. (1era Edición, Tomo I, pp. 191-233). Facultad de Ciencias, UNAM.

Göncüoğlu, M. C. (2010). *Introduction to the Geology of Turkey: Geodynamic evolution of the pre-Alpine and Alpine terranes*.

Goreau, T. F., & Hartman, W. D. (1963). *Boring sponges as controlling factors in the formation and maintenance of coral reefs*.

Grotzinger, J. P., Watters, W. A., & Knoll, A. H. (2000). Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia. *Paleobiology*, 26 (3), 334-359.

Guillemin, G., Patat, J.L., Fournie, J. & Chetail, M. (1987). The use of coral as a bone graft substitute. *J Biomed Mater Res*. May; 21(5):557-67. doi: 10.1002/jbm.820210503. PMID: 2884221.

Hallam, A. (1996). Major bio-events in the Triassic and Jurassic. In Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic: *Results of the International Interdisciplinary Cooperation in the IGCP-Project 216 "Global Biological Events in Earth History"* (pp. 265-283). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Hooper, J. N., & Van Soest, R. W. (2002). Systema Porifera. A guide to the classification of sponges. In *Systema Porifera: A guide to the classification of sponges* (pp. 1-7). Boston, MA: Springer Us.

Hornung, T. (2008). The Carnian crisis in the Tethys Realm: multistratigraphic studies and palaeoclimate constraints. (*Sin título*).

Hornung, T., & Brandner, R. (2005). Biochronostratigraphy of the Reingraben Turnover (Hallstatt Facies Belt): Local black shale events controlled by regional tectonics, climatic change and plate tectonics. *Facies*, 51, 460-479.

Hornung, T., BRANDNER, R., & KRYSSTYN, L. (2005). Carnian black shale events triggered by Cimmerian–Eurasian collision?. In *Geophysical Research Abstracts* (Vol. 7, p. 04057).

Hornung, T., Krystyn, L., & Brandner, R. (2007). A Tethys-wide mid-Carnian (Upper Triassic) carbonate productivity crisis: evidence for the Alpine Reingraben event from Spiti (Indian Himalaya)?. *Journal of Asian Earth Sciences*, 30 (2), 285-302.

Lee, J. H., & Riding, R. (2018). Marine oxygenation, lithistid sponges, and the early history of Paleozoic skeletal reefs. *Earth-Science Reviews*, 181, 98-121.

Leinfelder, R. R., Nose, M., Schmid, D. U., & Werner, W. (1993). Microbial crusts of the Late Jurassic: composition, palaeoecological significance and importance in reef construction. *Facies*, 29, 195-229.

Leinfelder, R. R., Krautter, M., Laternser, R., Nose, M., Schmid, D. U., Schweigert, G., & Leinfelder, R. R. (1994). The origin of Jurassic reefs: current research developments and results. *Facies*, 31, 1-56.

Lukeneder, S., Lukeneder, A., Harzhauser, M., İslamoğlu, Y., Krystyn, L., & Lein, R. (2012). A delayed carbonate factory breakdown during the Tethyan-wide

Carnian Pluvial Episode along the Cimmerian terranes (Taurus, Turkey). *Facies*, 58, 279-296.

May, A., & Rodríguez, S. (2012). Pragian (Lower Devonian) stromatoporoids and rugose corals from Zújar (Sierra Morena, southern Spain).

Mello, J. (1977) *Plexoramea cerebriformis* n.gen., n.sp. and some other microproblematics and microfossils from Triassic limestones of the West Carpathians. *Zapad Karp, ser Paleont* 2–3:189–202.

Milliman, J. D. (1974). Precipitation and cementation of deep-sea carbonate sediments. In *Deep-Sea Sediments: Physical and Mechanical Properties* (pp. 463-476). Boston, MA: Springer, US.

Mountjoy, J. J., Barnes, P. M., & Pettinga, J. R. (2009). Morphostructure and evolution of submarine canyons across an active margin: Cook Strait sector of the Hikurangi Margin, New Zealand. *Marine Geology*, 260 (1-4), 45-68.

Neuweiler, F., Kershaw, S., Boulvain, F., Matysik, M., Sendino, C., McMenamin, M., & Wood, R. (2022). Keratose sponges in ancient carbonates—a problem of interpretation. *bioRxiv*, 2022-03.

Olsen, P. E., & Kent, D. V. (1999). Long-period Milankovitch cycles from the Late Triassic and Early Jurassic of eastern North America and their implications for the calibration of the Early Mesozoic time–scale and the long–term behaviour of the planets. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 357(1757), 1761-1786.

Pawlik, J. R., Chanas, B., Toonen, R. J., & Fenical, W. (1995). Defenses of Caribbean sponges against predatory reef fish. I. Chemical deterrence. *Marine Ecology Progress Series*, 127, 183-194.

Perri, E., Borrelli, M., Bernasconi, M. P., Gindre-Chanu, L., Spadafora, A., & Critelli, S. (2019). Microbial-dominated carbonate depositional systems: a biosedimentary and stratigraphic reconstruction in the Late Triassic of Western Tethys (northern Calabria, Italy). *Facies*, 65(3), 31.

Pomponi, S. A.; Willoughby, R.; Kaighn, M. E.; Wright, A. E. (1997a). Development of techniques for in vitro production of bioactive natural products from marine sponges. In: Maramorosch, K.; Mitsuhashi, J., ed. Invertebrate cell culture: novel directions and biotechnology applications. *Enfield, NH: Science Publishers*; 231–237.

Poisson A (1967). Présence d'un Trias supérieur de faciès récifal dans le Taurus Lycien au nord-ouest d'Antalya (Turquie). *Comptes Rend Acad Sci Paris ser D* 264: 2443–2446 (en français).

Reiswig, H. M. (1971). In situ pumping activities of tropical Demospongiae. *Marine Biology*, 9, 38-50.

Reolid, M., Molina, J. M., Löser, H., Navarro, V., & Ruiz-Ortiz, P. A. (2009). Coral biostromes of the Middle Jurassic from the Subbetic (Betic Cordillera, southern Spain): facies, coral taxonomy, taphonomy, and palaeoecology. *Facies*, 55, 575-593.

Riding, R. (1975). Girvanella and other algae as depth indicators. *Lethaia*, 8 (2), 173-179.

Riding, R. (2002). Structure and composition of organic reefs and carbonate mud mounds: concepts and categories. *Earth-Science Reviews*, 58(1-2), 163-231.

Rigby, J. K., Gangloff, R. A., Boardman, R. S., Cheetham, A. H., & Rowell, A. J. (1987). Phylum archaeocyatha. Fossil Invertebrates. *Palo Alto, Blackwell*, 107-115.

Rigo, M., & Joachimski, M. M. (2010). Palaeoecology of Late Triassic conodonts: Constraints from oxygen isotopes in biogenic apatite. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55 (3), 471-478.

Russo, F. (2005). Biofacies evolution in the Triassic platforms of the Dolomites, Italy. *Annali dell'Università degli Studi di Ferrara, Museologia Scientifica e Naturalistica, volume speciale*, 2005, 33-45.

Rützler, K. (1970). Spatial competition among Porifera: solution by epizoism. *Oecologia*, 5 (2), 85-95.

Sánchez-Beristain, F., (2010) Paleoeological and geochemical studies on sponge/microencruster -bearing communities contained in selected Cipit Boulders from the St. Cassian Formation (Lower Carnian, Upper Triassic) of the Dolomites, Northeastern Italy. *Tesis para obtener el grado en Doctor en Ciencias de la Tierra*. Universidad de Göttingen, Alemania.

Sánchez-Beristain, F., & Reitner, J. (2012). Paleoeology of microencrusters and encrusting “coralline” sponges in Cipit boulders from the Cassian formation (upper Ladinian-lower Carnian, Dolomites, northern Italy). *Paläontologische Zeitschrift*, 86, 113-133.

Sánchez-Beristain, F., López-Esquivel Kranksith, L., García-Barrera, P., & Reitner, J. (2013). El primer registro de *Koskinobullina socialis* (Foraminífera) para el Triásico de Europa y sus implicaciones paleoecológicas. *Boletín Geológico y Minero*, 124, 437-450.

Sánchez-Beristain, F., & Reitner, J. (2016). Palaeoecology of new fossil associations from the cipit boulders, St. Cassian formation (Ladinian–Carnian, middle–upper Triassic; Dolomites, NE Italy). *PalZ*, 90(2), 243-269.

Sánchez-Beristain, F., & Reitner, J. (2018). Four new fossil associations identified in the Cipit boulders from the St. Cassian Formation (Ladinian–Carnian; Dolomites, NE Italy). *PalZ*, 92(3), 535-556.

Sánchez-Beristain, F., & Reitner, J. (2019). Microbialite-dominated fossil associations in Cipit Boulders from Alpe di Specie and Misurina (St. Cassian Formation, Middle to Upper Triassic, Dolomites, NE Italy). *TIP. Revista especializada en ciencias químico-biológicas*, 22.

Sánchez-Beristain, F., & Reitner, J. (2021). From fossil associations to ecological communities: a case study from the ‘Cipit boulders’ of the upper Ladinian–lower Carnian St Cassian Formation, Dolomites, NE Italy. *Lethaia*, 54 (2), 166-184.

Schlagintweit, F. (2004). *Murania reitneri* n. sp., a new sclerosponge from the Upper Jurassic of the Northern Calcareous Alps (Plassen Formation, Austria and Germany). *Austrian Journal of Earth Sciences*, 95 (96).

Schlagintweit, F., & Gawlick, H. J. (2008). The occurrence and role of microencruster frameworks in Late Jurassic to Early Cretaceous platform margin deposits of the Northern Calcareous Alps (Austria). *Facies*, 54, 207-231.

Schmid, D.U. (1996). Marine microbialites and microencrusts from the Upper Jurassic. *Profile*, 9, 101-251.

Schmidt, E. W., Obraztsova, A. Y., Davidson, S. K., Faulkner, D. J., & Haygood, M. G. (2000). Identification of the antifungal peptide-containing symbiont of the marine sponge *Theonella swinhoei* as a novel δ -proteobacterium, "Candidatus Entotheonella palauensis". *Marine Biology*, 136, 969-977.

Senowbari-Daryan, B., & Link, M. (2011). Hypercalcified segmented sponges ("sphinctozoans") from the Upper Triassic (Norian) reef boulders of Taurus Mountains (southern Turkey). *Facies*, 57, 663-693.

Shiraishi, F., & Kano, A. (2004). Composition and spatial distribution of microencrusts and microbial crusts in upper Jurassic–lowermost Cretaceous reef limestone (Torinosu Limestone, southwest Japan). *Facies*, 50, 217-227.

Simms, M. J., & Ruffell, A. H. (1989). Synchronicity of climatic change and extinctions in the Late Triassic. *Geology*, 17(3), 265-268.

Stanley Jr, G. D. (Ed.). (2001). The history and sedimentology of ancient reef systems (Vol. 17). *Springer Science & Business Media*.

Storetvedt, K. M. (1990). The Tethys Sea and the Alpine-Himalayan orogenic belt; mega-elements in a new global tectonic system. *Physics of the earth and planetary interiors*, 62(1-2), 141-184.

Suchanek, T. H. (1983). Control of seagrass communities and sediment distribution by *Callianassa* (Crustacea, Thalassinidea) bioturbation. *Journal of Marine Research*, 41 (2), 281-298.

Ten Hove, H. A., & Van den Hurk, P. (1993). A review of Recent and fossil serpulid 'reefs'; actinopalaontology and 'Upper Malm' serpulid limestones in NW Germany. *Geologie en Mijnbouw*, (1).

Thacker, R. W., Becerro, M. A., Lumbang, W. A., & Paul, V. J. (1998). Allelopathic interactions between sponges on a tropical reef. *Ecology*, 79 (5), 1740-1750.

Tollmann, A. (1976). Analyse des klassischen nordalpinen Mesozoikums: Stratigraphie, Fauna und Fazies der nördlichen Kalkalpen. (*Sin título*).

Unson, M. D., Holland, N. D., & Faulkner, D. J. (1994). A brominated secondary metabolite synthesized by the cyanobacterial symbiont of a marine sponge and accumulation of the crystalline metabolite in the sponge tissue. *Marine Biology*, 119, 1-11.

Van Soest, R. W., Boury-Esnault, N., Vacelet, J., Dohrmann, M., Erpenbeck, D., De Voogd, N. J., & Hooper, J. N. (2012). Global diversity of sponges (Porifera). *PLoS one*, 7(4), e35105.

Wahle, C. M. (1980). Detection, pursuit, and overgrowth of tropical gorgonians by milleporid hydrocorals: Perseus and Medusa revisited. *Science*, 209 (4457), 689-691.

Weedon, M. J. (1994). Tube microstructure of Recent and Jurassic serpulid polychaetes and the question of the Palaeozoic spirorbids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 39 (1), 1-15.

Wendt, J. (1982). The Cassian patch reefs (lower Carnian, southern Alps). *Facies* 6: 185 – 202.

Wood, R. (2001). Are reefs and mud mounds really so different?. *Sedimentary Geology*, 145 (3-4), 161-171.

Wulff, J. L. (1984). Sponge-mediated coral reef growth and rejuvenation. *Coral Reefs*, 3, 157-163.

Wulff, J. L. (2001). Assessing and monitoring coral reef sponges: why and how?. *Bulletin of Marine Science*, 69 (2), 831-846.

Wulff, J. L., & Buss, L. W. (1979). Do sponges help hold coral reefs together? *Nature*, 281 (5731), 474-475.