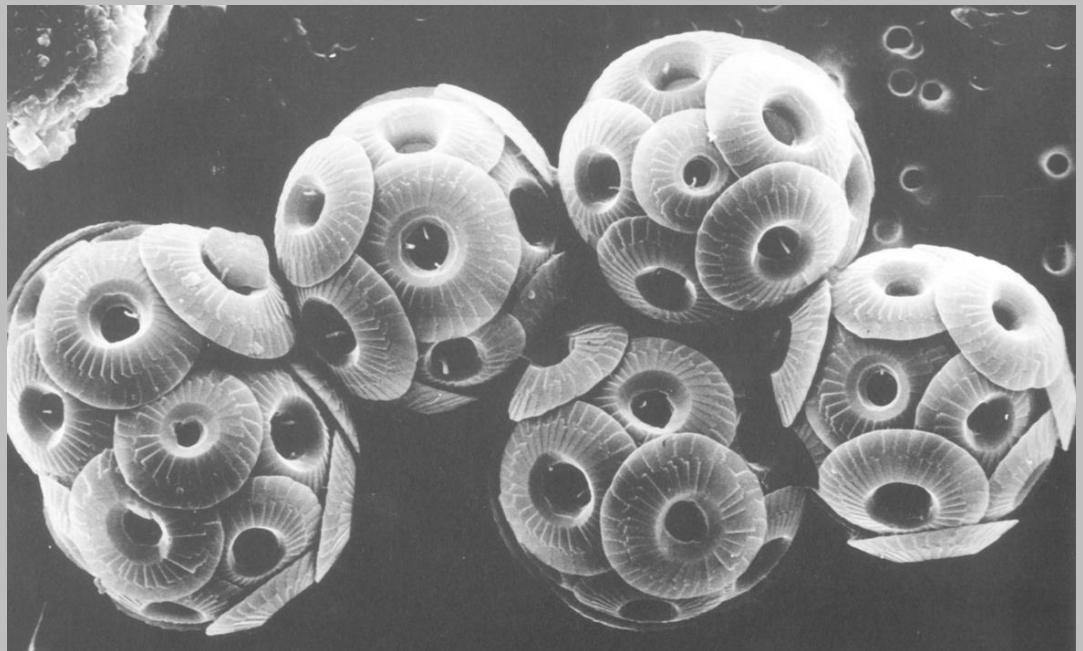


Nannoplancton calcareo

Introduzione

Qualora si osservi un sedimento marino calcareo ad un ingrandimento di $\times 500$ o $\times 1000$, si può rimanere sorpresi dall'abbondanza e grande diversità di minuscoli corpi di calcite, conosciuti informalmente come **coccoliti**, o più formalmente come **nannoplancton calcareo**.

Esso comprende i più piccoli fra tutti gli organismi planctonici. La gran parte dei coccoliti, ad esempio è così minuta da poter entrare nei pori di organismi planctonici più grandi.



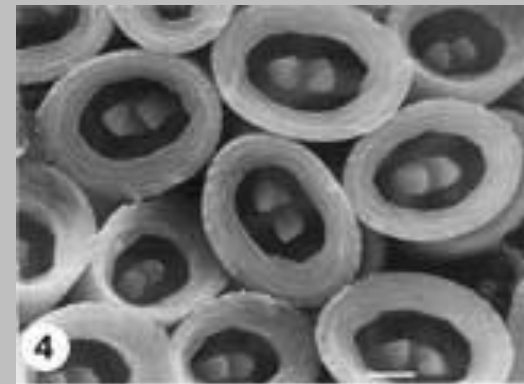
L'interesse dei ricercatori per il nannoplancton calcareo si è sviluppato circa quaranta anni fa; da allora il suo studio è cresciuto in modo esponenziale, poiché si è rivelato uno dei migliori strumenti per la **biostratigrafia**, l'**ecologia** e l'**oceanografia** del Mesozoico e del Cenozoico.

L'habitat planctonico, la distribuzione cosmopolita, la rapida evoluzione nel Mesozoico e nel Cenozoico, la grande diversità ed estrema abbondanza in campioni anche molto piccoli fa sì che il nannoplancton calcareo rappresenti un prezioso indicatore.

Inoltre si dispone di una documentazione eccezionalmente abbondante e continua a partire dal Triassico superiore (circa 230 M.a.).

Attualmente il nannoplancton calcareo costituisce uno dei gruppi più abbondanti del fitoplancton e gioca un ruolo principale nella produzione primaria marina e nel ciclo oceanico del carbonio.

Componente principale del nannoplancton è rappresentata dai **coccoliti**, elementi appartenenti a minute alghe marine Chrysophyte bruno-dorate unicellulari, dette **coccolitoforidi**.

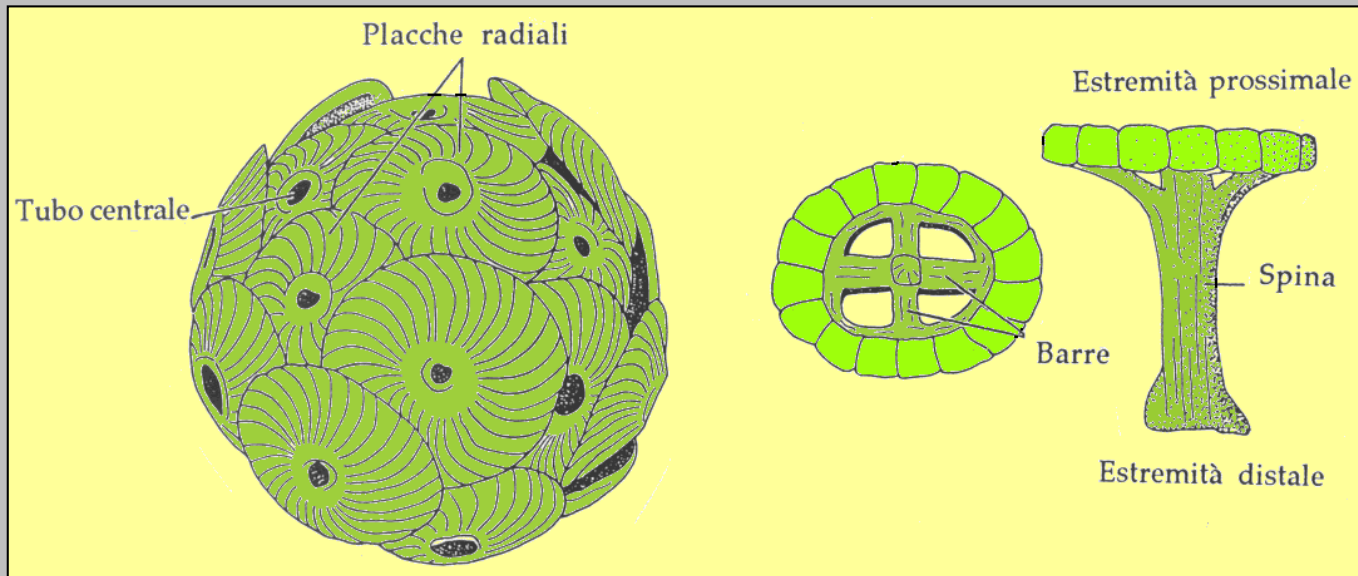


Coccolitoforidi - Che cosa sono

I coccolitoforidi sono **organismi unicellulari fotosintetici** flagellati che producono scudi scheletrici, detti **coccoliti** durante una o più fasi del loro ciclo vitale.

Lo scheletro completo esterno di un coccolitoforide risulta costituito di coccoliti (generalmente da 10 a 30) incastrati tra loro ad avvolgere completamente o parzialmente la cellula.

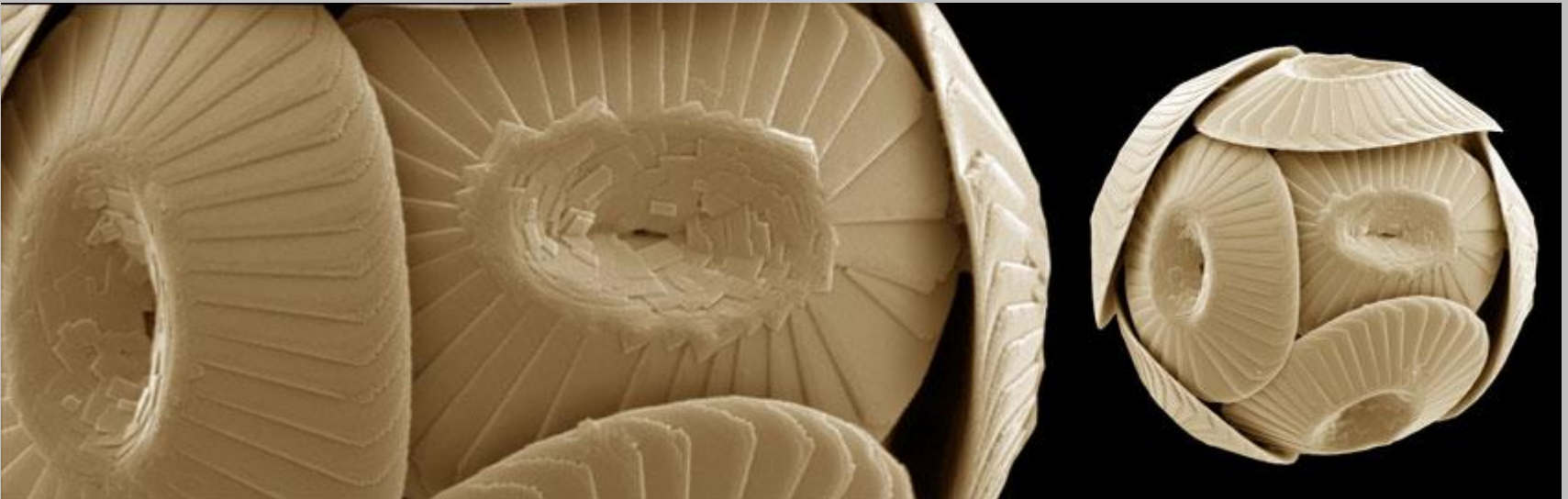
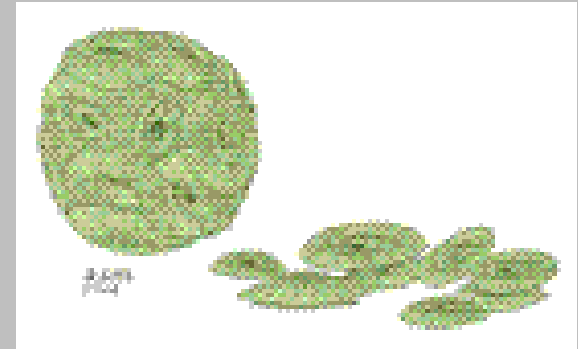
Lo scheletro assume morfologie subsferiche o ellissoidali, leggermente assottigliate alle estremità e con simmetria radiale, ed è chiamato **coccosfera**.



Coccolitoforidi - Che cosa sono

I coccolitoforidi sono di solito liberamente natanti durante almeno uno stadio della loro vita, e possono diventare bentonici o attaccarsi almeno durante uno stadio non mobile.

La disintegrazione post-mortem della coccosfera quasi sempre disarticola e disperde i vari scudi prima o anche dopo che esse raggiungano il fondo dell'oceano.

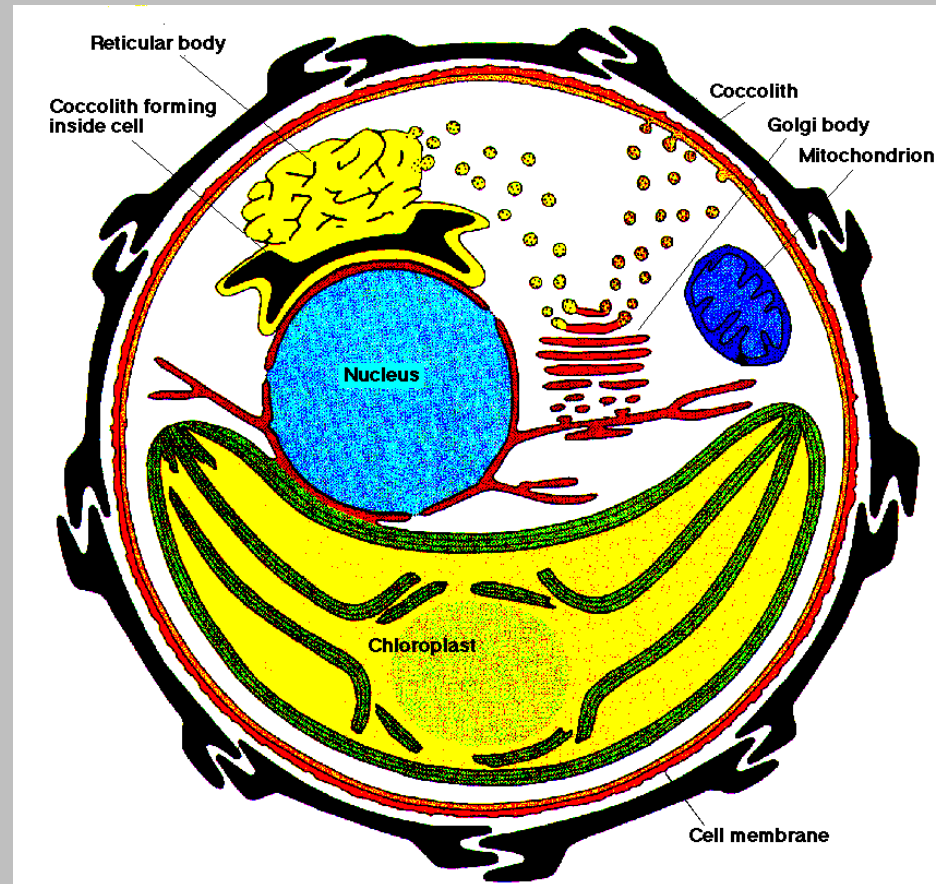


Biologia

La cellula degli organismi viventi può essere nuda o avvolta da una copertura esterna di coccoliti. All'interno è presente il citoplasma ed un unico grosso **nucleo**.

La cellula possiede poi due **cloroplasti** (aree pigmentate bruno-dorate che contengono la clorofilla ed attuano la fotosintesi), i **mitocondri** (ove avviene la respirazione) e l'**apparato di Golgi**.

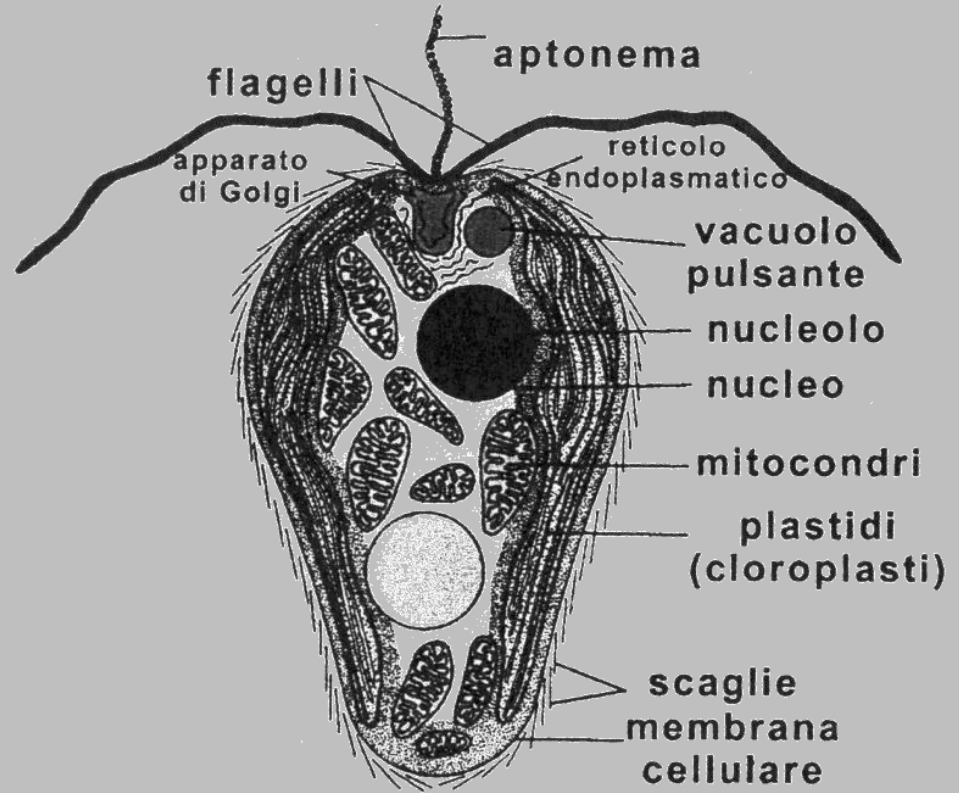
La **parete cellulare** consiste di una doppia membrana, a sua volta ricoperta da una pellicola organica esterna.



Due **flagelli** simili a fruste di uguale lunghezza e di composizione chimica incerta sono presenti ad un'estremità attorno ad un orifizio ("bocca"), con una struttura filiforme avvolta tra di essi, detta **aptonema**, che svolta può essere 10 o 20 volte la lunghezza dell'individuo e presenta un'estremità adesiva.

Di solito l'aptonema rimane avvolta durante la locomozione, ma può estendersi parzialmente o totalmente per attaccare la cellula al substrato, almeno per le specie che vivono in prossimità della costa.

I rapidi movimenti dei flagelli conferiscono all'individuo un moto rotatorio e propulsivo. Durante lo stadio non mobile di gran parte delle cellule i flagelli sono perduti mentre permane l'aptonema.



Formazione dei coccoliti

Anche se non è ancora del tutto chiaro, si ritiene che l'apparato di Golgi sia il principale organo coinvolto nel processo di formazione dello scudo.

Recenti studi hanno infatti dimostrato che scaglie di materia organica si formano all'interno della cellula.

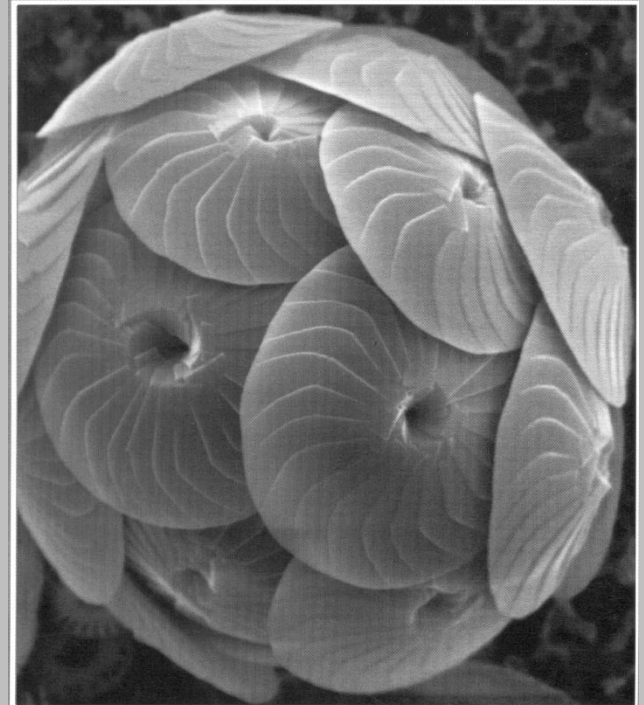
Le scaglie agiscono come sagome per la formazione dei coccoliti e vengono espulse in vacuoli aperti entro il citoplasma ove avviene, stimolata dalla luce, la loro mineralizzazione per dar luogo a coccoliti maturi.

Questi ultimi sono poi espulsi attraverso il citoplasma verso la membrana ove sostituiscono le placche più vecchie dall'interno, formando un involucro sferico a multilivelli di placche calcaree, la **coccosfera**.

Si conoscono però altre modalità di formazione dei coccoliti.

In *Emiliania huxley* i coccoliti sembrano originarsi per calcificazione della materia organica presente vicino al nucleo.

In *Coccolithus pelagicus*, le scaglie sono direttamente espulse all'esterno della cellula ove in un momento successivo avviene la formazione del coccolite, esternamente alla membrana cellulare ma al di sotto della pellicola organica che avvolge la cellula.



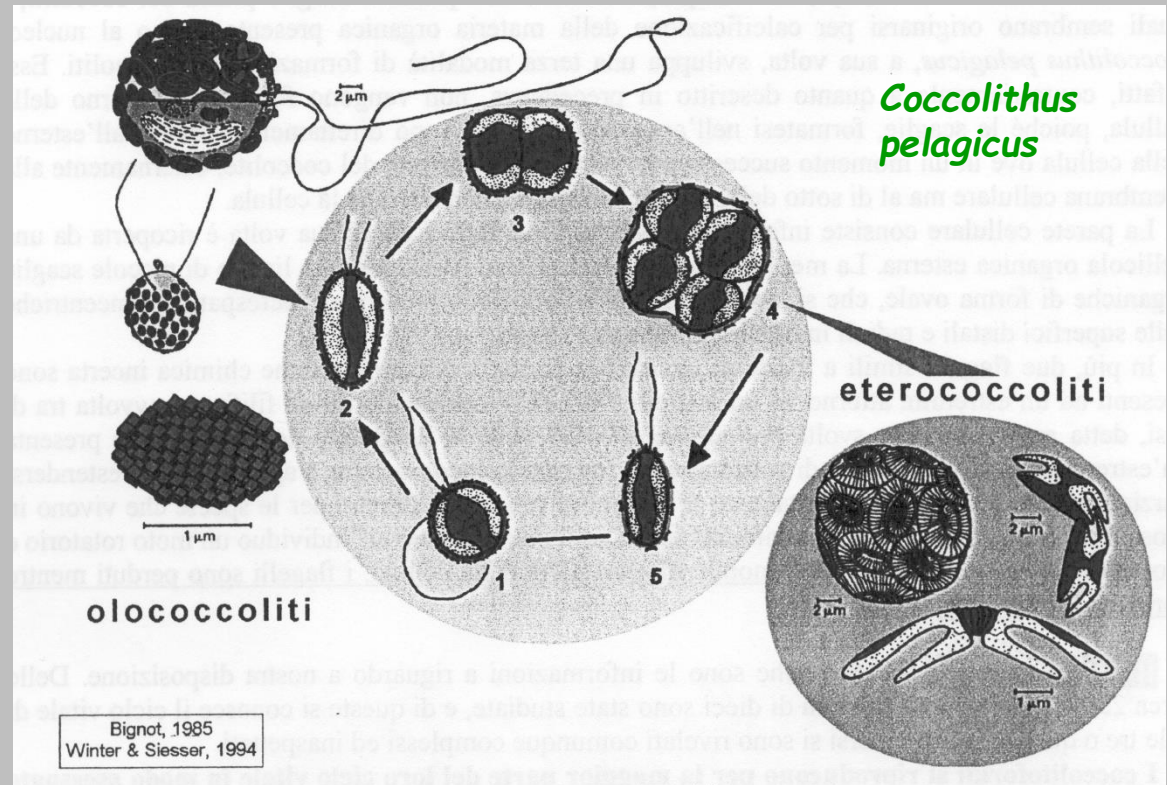
Riproduzione e ciclo vitale

I coccolitoforidi si riproducono per la maggior parte del loro ciclo vitale in modo asessuato con due metodi principali:

- (1) fissione longitudinale della cellula con rigenerazione di due cellule identiche;
- (2) fissione multipla della cellula entro la coccosfera e successivo rilascio di numerose cellule figlie che possono essere mobili e possono rigenerare coccoliti.

Alcuni coccolitoforidi passano attraverso due fasi nel loro ciclo vitale: una fase mobile in cui possiedono l'apparato flagellare e l'aptonema, alternata ad una fase fissa.

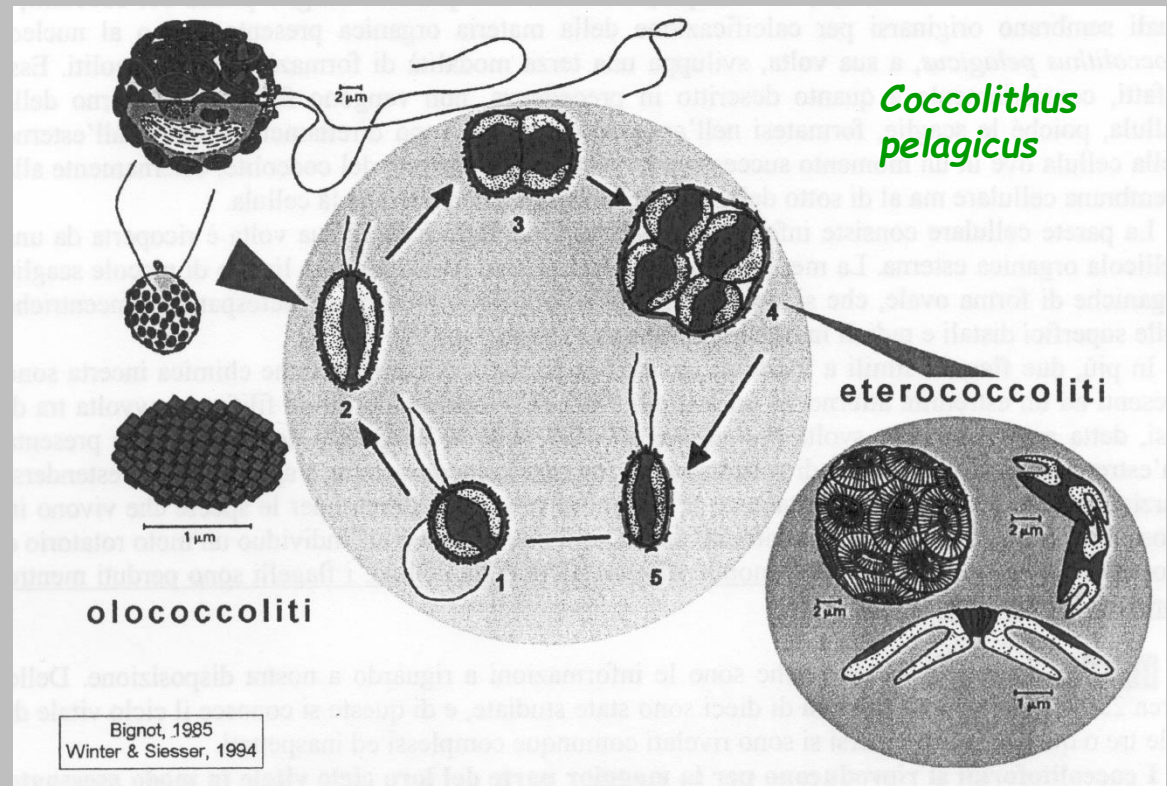
La cellula nella fase non mobile secerne coccoliti, mentre in quella mobile è priva di essi o ne presenta un tipo molto diverso.



Lo stadio mobile flagellato presenta uno scheletro flessibile costituito di **olococcoliti** non saldati tra loro, uguali tra loro in forma e dimensione e formati da minuti cristalli di calcite uniformi e disposti regolarmente.

Quando mantenuta in colture, la specie si riproduce a sessualmente per fissione binaria longitudinale, di solito producendo due cellule figlie che sono mantenute inizialmente all'interno della coccospfera.

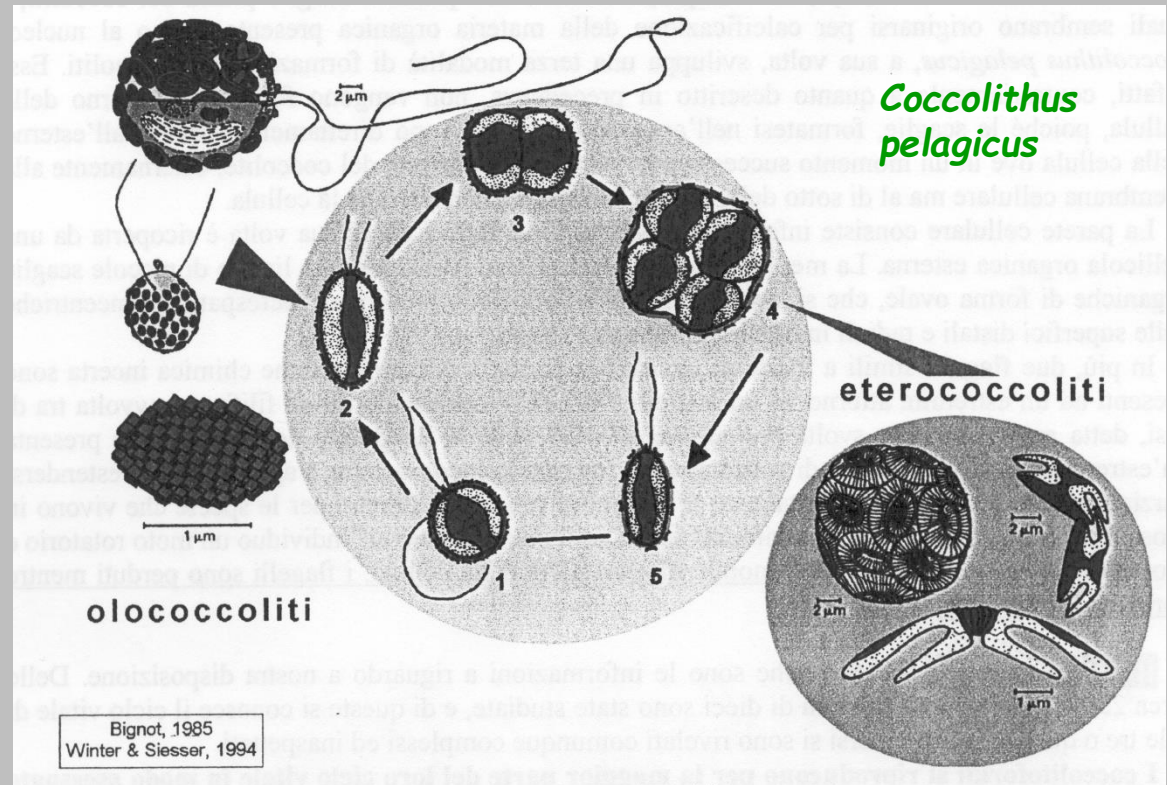
Le cellule figlie fuoriescono successivamente da essa, che si deposita sul fondo del recipiente di coltura. Prive di flagelli e bentoniche, esse si posano a loro volta sul fondo, ove si accrescono, utilizzando probabilmente l'aptonema come struttura di adesione.

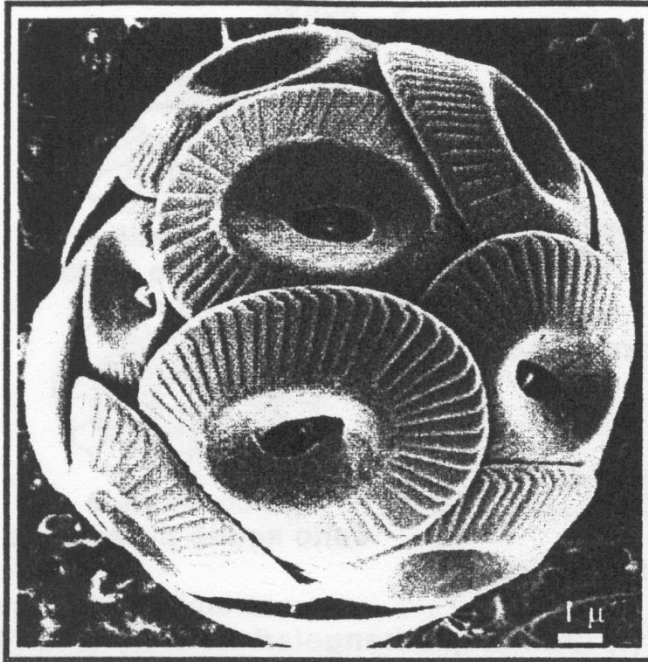


Dopo un breve periodo di crescita, le cellule figlie danno luogo ad una doppia fissione che produce quattro cellule bentoniche non flagellate rivestite di coccoliti diversi da quelli creati nella fase mobile (tanto da essere in passato classificati all'interno di generi diversi).

I coccoliti prodotti durante questo stadio bentonico, detti **eterococcoliti**, sono formati da elementi spesso incastrati tra loro di varia dimensione e forma, costituiti di cristalli di calcite più grandi di quelli degli olococcoliti.

La liberazione di cellule flagellate mobili dalla cellula bentonica con impalcatura di eterococcoliti completa questo particolare tipo di ciclo vitale a due stadi.



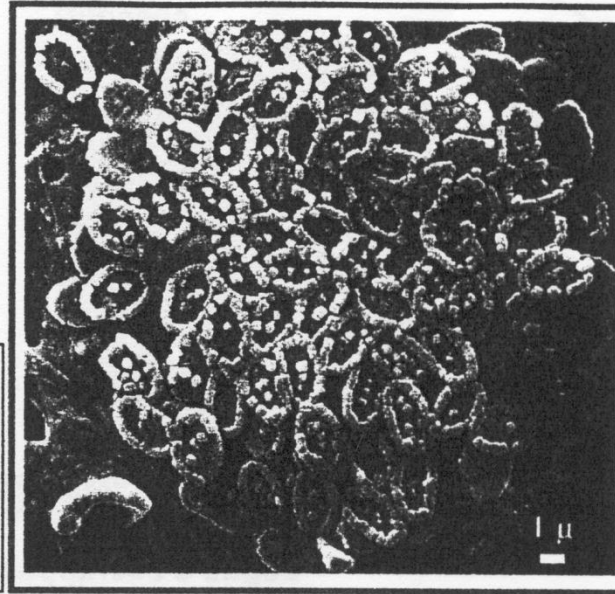


fase fissa

ETEROCOCCOLITI

cristalli disuniformi e disomogenei
 cristalli di dimensioni superiori
 cristalli per lo più romboedrici
 scudi privi di spigoli e facce
 coccolite=singolo cristallo
 più frequenti nella documentazione

Winter & Siesser, 1994

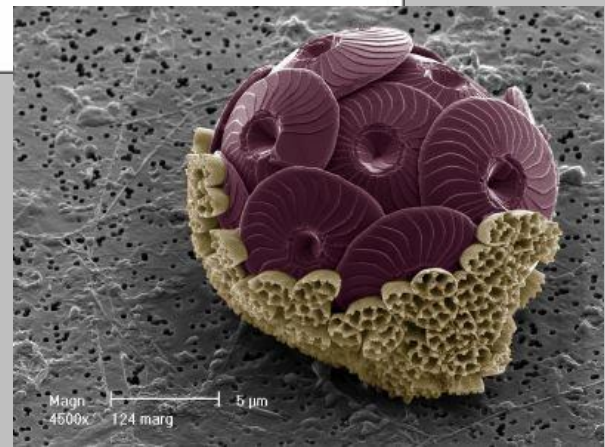
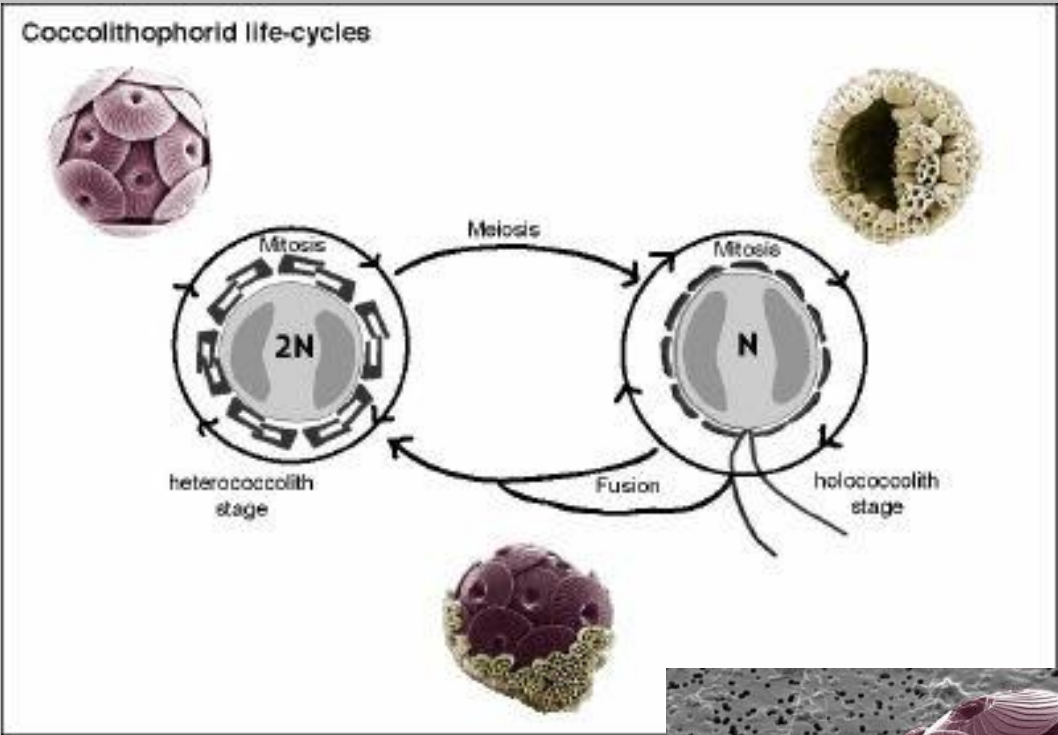


Coccolithus pelagicus

fase mobile

OLOCOCCOLITI

cristalli omogenei
 cristalli < 0,1 micron
 cristalli romboedrici ed esagonali
 aspetto "spigoloso"



La riproduzione avviene molto rapidamente.

In alcune specie, ogni cellula si riproduce da 1 a 4 volte al giorno, permettendone quindi una rapida moltiplicazione. Durante queste rapide fioriture, si possono originare oltre 100 mila cellule per litro d'acqua ed in alcune località si sono riscontrate densità di oltre 30 milioni di cellule per litro.

Nella fase di riproduzione attiva, essi sono abilissimi nuotatori capaci di muoversi da 5 ad 8 mm al minuto, o circa da 10 a 20 m al giorno, che è un valore eccezionale per esseri così microscopici.

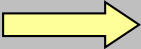
Il motivo di questa capacità di movimento è spiegabile con l'importanza di mantenere una posizione favorevole entro la colonna d'acqua in relazione alla luce e/o a zone ricche di nutrienti.

I coccolitoforidi viventi producono olococcoliti solamente durante la fase mobile del loro ciclo vitale.

Haq (1978) suggerì che i coccolitoforidi possono produrre olococcoliti nello stadio mobile poiché la maggior parte dell'energia cellulare viene utilizzata nel movimento flagellare, e la cellula non presenta energia sufficiente per riorganizzare il proprio chimismo e dar luogo alla grande modificazione richiesta nei cristalli di calcite per dare luogo agli eterococcoliti

Posizione sistematica

Uno dei principali problemi degli scienziati che si sono occupati dei coccolitoforidi è stato quello di stabilire a quale regno essi appartenessero.

Una caratteristica generale di questi organismi è la presenza nella maggior parte di essi di cloroplasti e, come altre piante, la possibilità di sintetizzare carboidrati da anidride carbonica ed acqua grazie all'apporto energetico fornito dalla luce solare.  **vegetali**

Però esistono anche individui privi di cloroplasti, capaci di locomozione, liberamente natanti durante la fase mobile che sono stati osservati cibarsi di batteri ed altro piccolo cibo solido.  **animali**

La maggior parte degli studiosi, viste le affinità sia con il regno animale che con le piante, li considera come **appartenenti al Regno Protista**.

I coccolitoforidi appartengono alla Classe Coccolithophyceae, stabilita per contenere tutti i membri della Divisione Chrysiophyta, o alghe bruno-dorate, che secernono coccoliti.

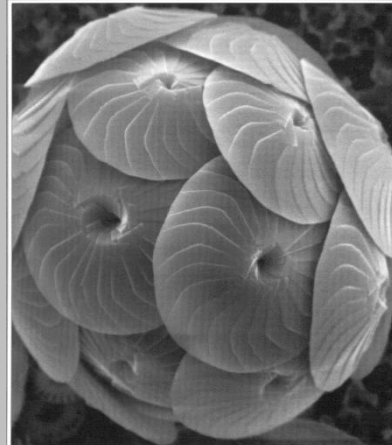
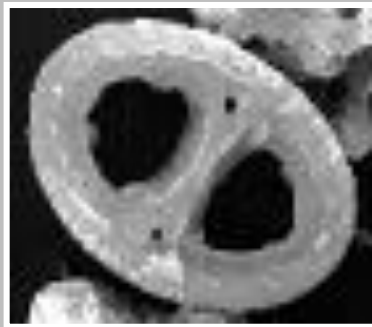
Coccoliti

Composizione dei coccoliti

I coccolitoforidi osservati in colture presentano elementi costituiti principalmente di **calcite**, associata a piccole quantità di aragonite e di vaterite.

L'analisi dei coccoliti fossili ha rilevato la presenza di calcite bassomagnesiaca, ma non di aragonite.

Una volta isolati, gli olococcoliti si disintegrano velocemente mentre sono gli eterococcoliti che costituiscono la gran parte della documentazione fossile.

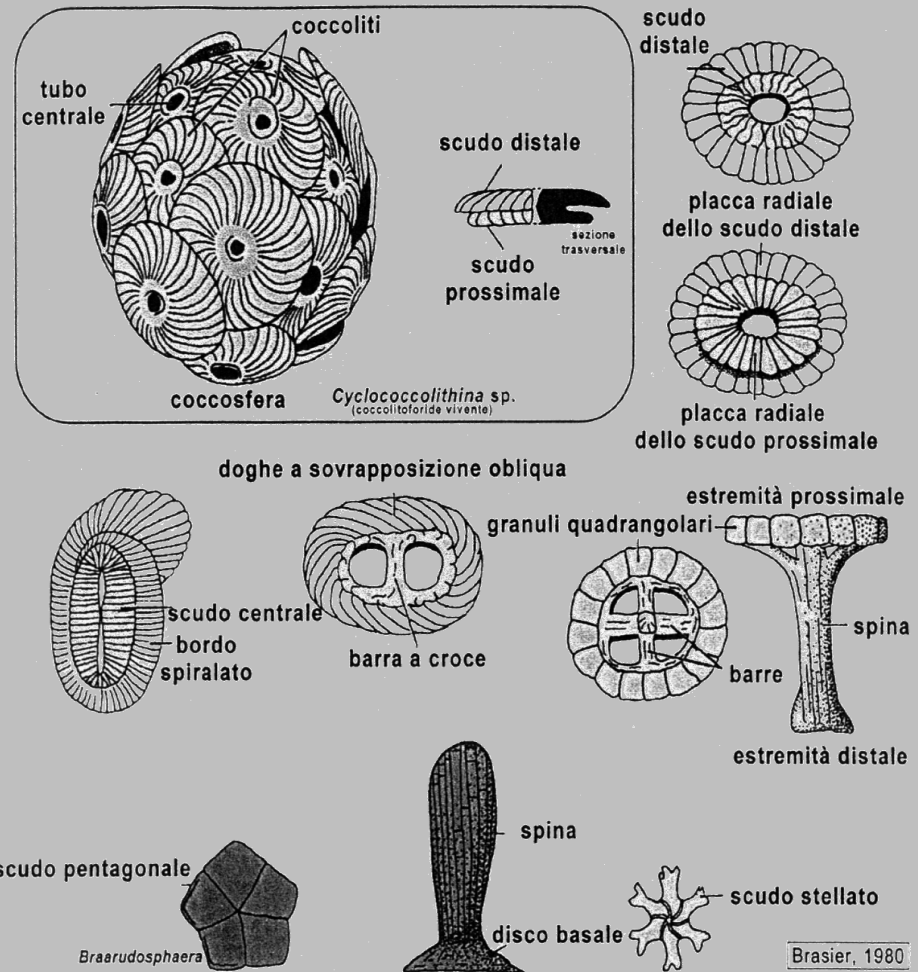


Morfologia

Gli eterococcoliti hanno morfologia e costruzioni molto diverse.

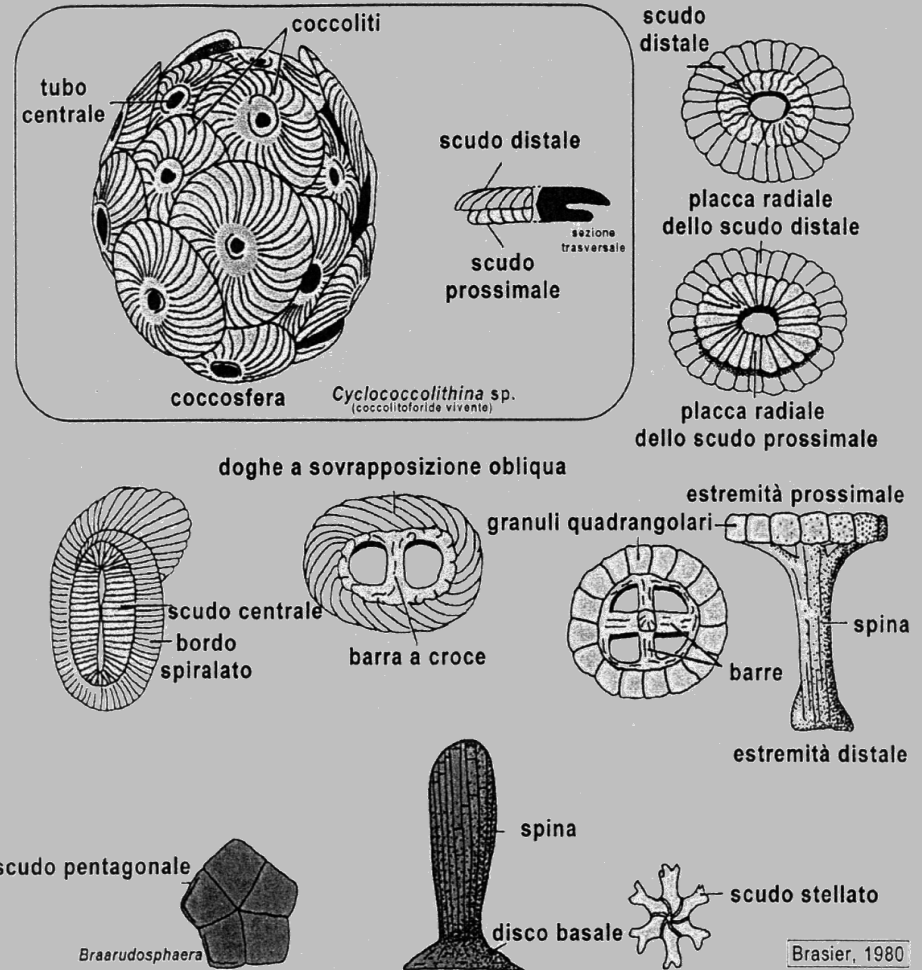
Uno schema base vede la presenza di dischi a profilo circolare od ellittico (**scudi**) costituiti di placche disposte radialmente e che delimitano un'area centrale che può essere vuota, presentare delle barre, essere riempita da un lattice o prolungarsi in una lunga spina.

La porzione più esterna (**distale**) dello scudo si presenta di solito più convessa con sculture ben definite ed eventualmente essere dotato di una spina. La parte più interna (**prossimale**) è piatta o concava e può avere una diversa architettura.



Morfologia

I singoli coccoliti presentano cristalli con assi ottici orientati in modi diversi (lo scudo distale può, ad esempio, presentare un'orientazione diversa da quello prossimale). Ne conseguono svariate modalità di estinzione all'osservazione ai nicol incrociati che possono assumere significato diagnostico a livello specifico.

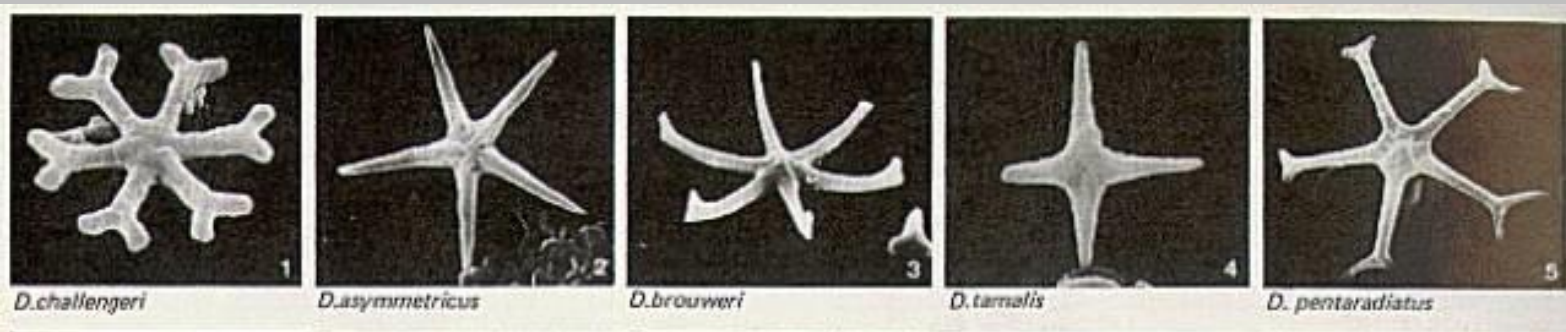


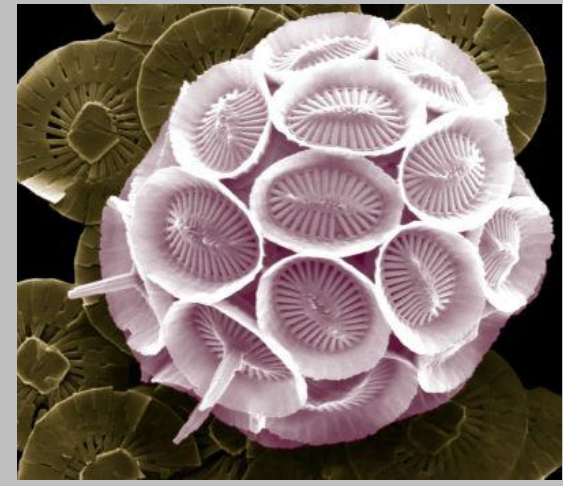
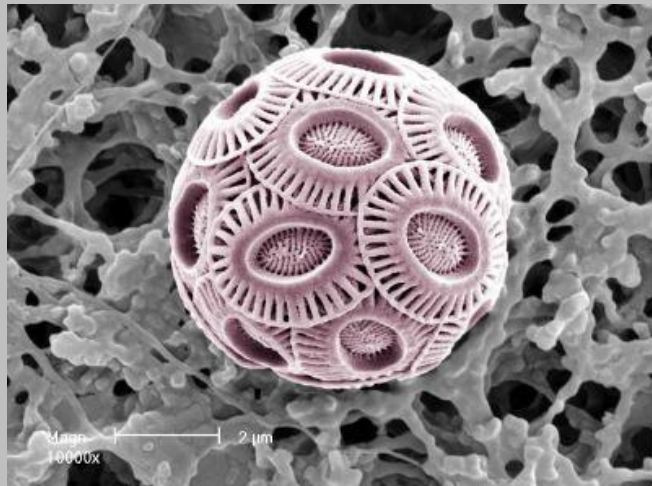
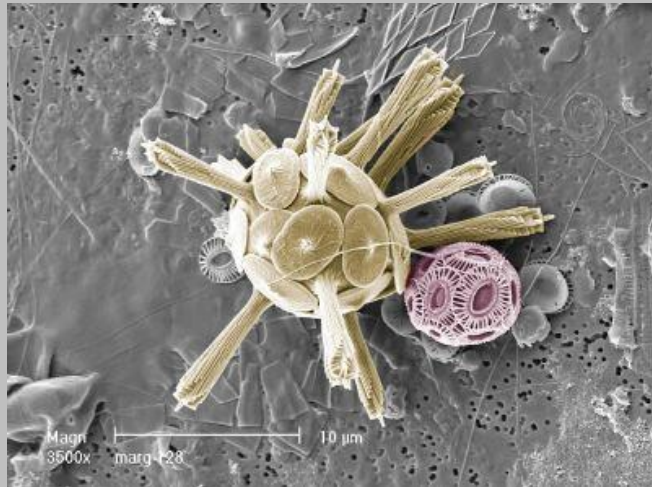
Morfologia

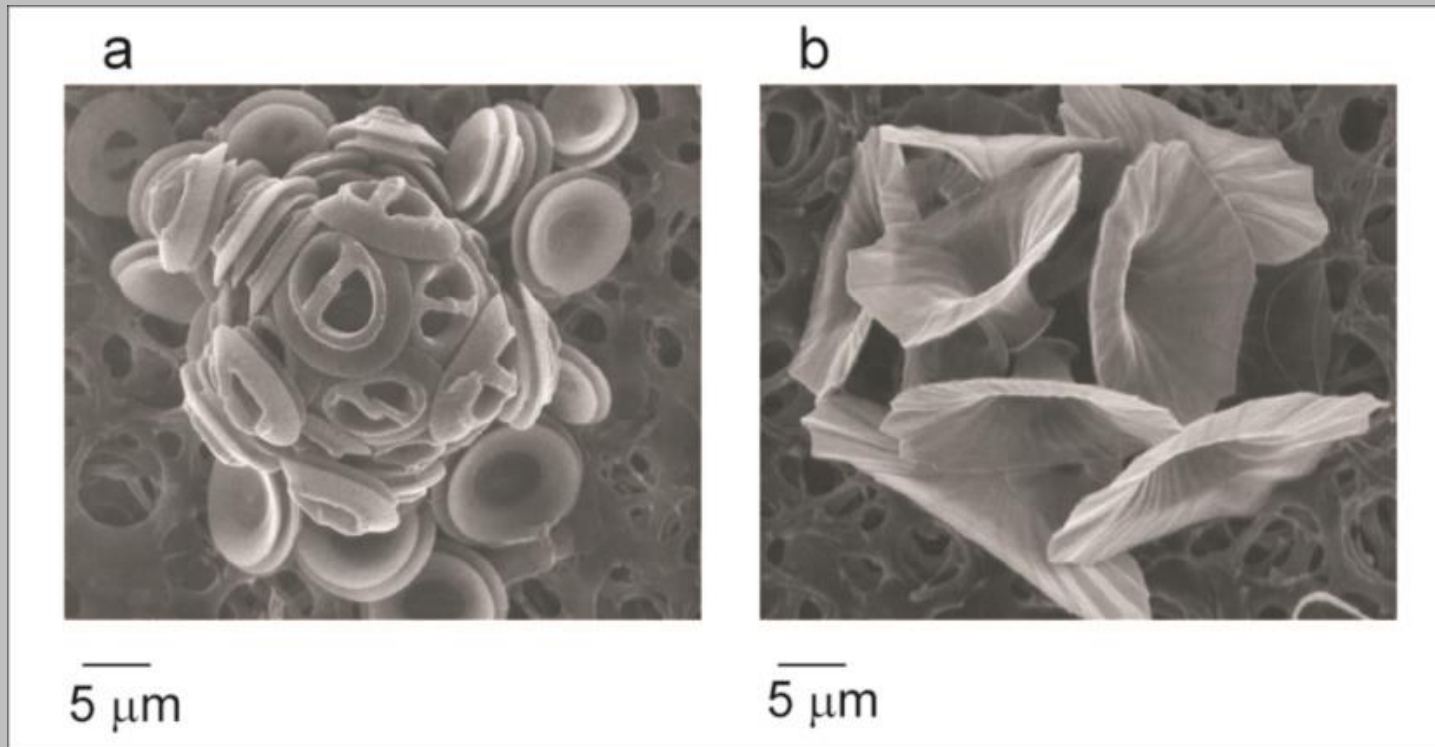
I coccoliti presentano una grande varietà di forme e modelli, su cui si basa la loro classificazione.

Si distinguono in base ai dettagliati patterns entro le placche, alla varietà di disposizioni possibili dei cristalli di calcite ed alla variabilità dei pori, barre ed altre caratteristiche.

Assieme alle forme **circolari** ed **ovali** (più comuni), ci sono forme **pentagonali**, **romboedriche**, a **stella** ed a **ferro di cavallo**. Altre ancora sono simili a **corone**, **funghi**, **cestini** od una gran varietà di forme ad **imbuto**.







Gephyrocapsa oceanica

Umbellosphaera irregularis

Fossilizzazione dei coccoliti

Densità e diversità dei coccolitoforidi nei sedimenti sono fortemente influenzate da **agenti tafonomici**.

Le specie con gusci sottili sono più facilmente sottoposte alla dissoluzione di altre a guscio più spesso, e quindi ne deriva una preservazione selettiva della flora.

Inoltre le acque costiere poco profonde danno luogo a dissoluzione più facilmente di quelle profonde.

Le piattaforme continentali meno profonde di 40 m non preservano infatti coccoliti mentre a profondità superiori a 100 m il sedimento può essere costituito fino al 10% di coccoliti.

Al di sotto della CCD (generalmente da 4000 a 5000 m), i coccoliti sono completamente disciolti e solamente microfossili silicei sono preservati.

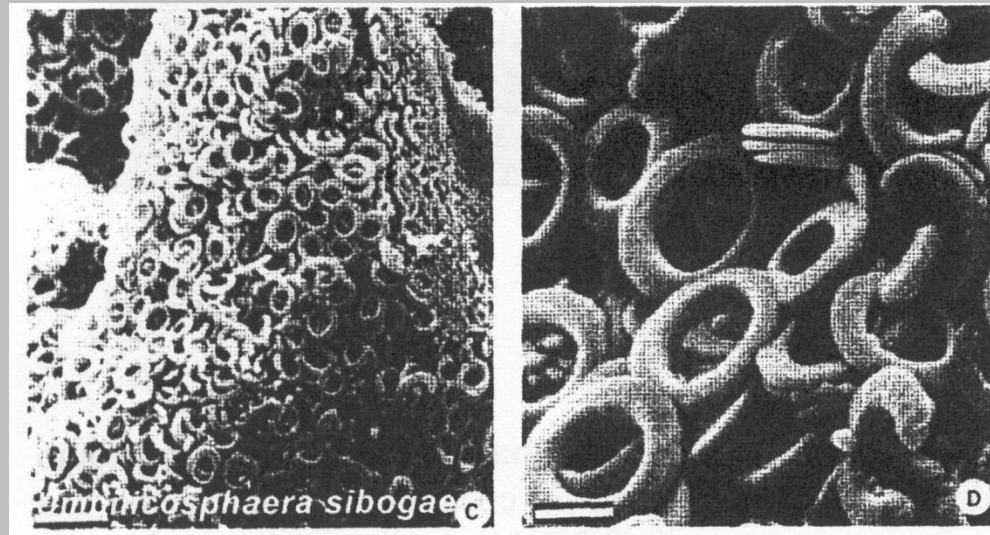
La velocità di sedimentazione è un fattore importante: i coccoliti sono facilmente esposti ad un intenso trasporto post-mortem, dal momento che essi precipitano nella colonna d'acqua ad una velocità di soli 1 o 2 μ al secondo.

A questo ritmo sarebbero necessari da 50 a 150 anni per raggiungere il fondale a 4000 m di profondità, durante i quali le correnti oceaniche li avrebbero però potuti trasportare ad enormi distanze.

Fossilizzazione dei coccoliti

La gran parte dei coccoliti non precipita come singoli individui, ma come inclusi nelle pallottole fecali dello zooplancton.

Ciascuna pallottola può contenere al suo interno fino a 100000 coccoliti, e precipitare sul fondale di 5000 m di profondità da 22 a 100 giorni, proteggendo inoltre i coccoliti dalla dissoluzione.



Questa maggiore velocità evita che il trasporto post-mortem possa costituire un serio problema nel determinare le antiche province biogeografiche preservate sul fondo marino.

Abbondanza dei coccoliti

Le dimensioni ridotte e la straordinaria abbondanza dei coccolitoforidi nei livelli superiori della zona fotica, fa sì che essi contribuiscano in modo astronomico alla costituzione dei sedimenti marini. Sono state misurate concentrazioni di un trilione (10^{12}) di nannofossili per centimetro cubo di fango oceanico.

Molte rocce di ambiente meno profondo contengono da poche centinaia di milioni a forse un miliardo di nannofossili per centimetro cubo di sedimento mentre pochi sono quelli che sembrano esserne privi.

Quindi sono necessari solo pochi milligrammi di materiale per il trattamento in laboratorio.

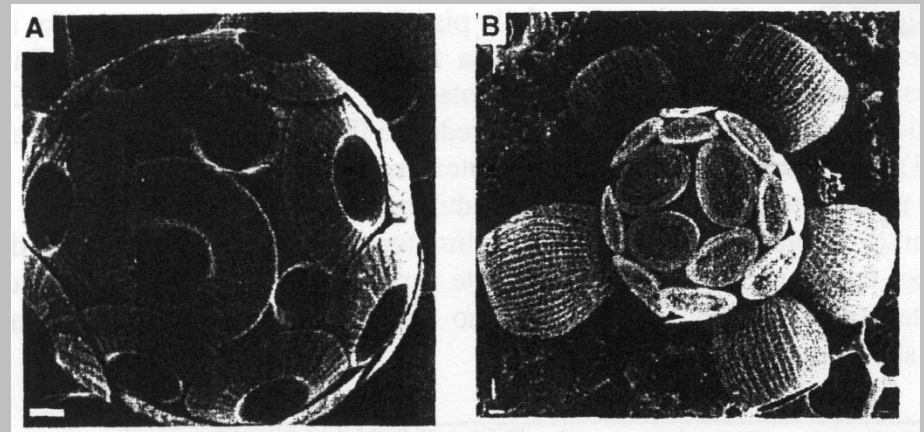
Il nannoplancton calcareo fossile è presente più comunemente in rocce a grana fine quali "mudstone" scuri, scisti calcarei, marne, calcari farinosi ed altri sedimenti che di solito si accumulano nell' ambiente di deposizione neritico ed oceanico aperto

Classificazione

Il nanoplancton calcareo comprende al suo interno forme morfologiche molto diverse tra loro. Molte di esse sono chiaramente legate ai coccolitoforidi viventi; altre hanno morfologie ed origine molto diverse. Tutti i microfossili calcarei presenti nella stessa frazione sedimentaria (in media da 2 a 25 μ) sono stati tradizionalmente studiati assieme dai nannopaleontologi, indipendentemente dall'affinità biologica, il che ha creato un notevole problema nella loro classificazione.

Per quanto riguarda poi i coccolitoforidi, una delle principali difficoltà della tassonomia dei coccoliti è che essi rappresentano solamente parti dissociate degli scheletri. Ciò costituisce un serio dilemma in quanto alcuni coccolitoforidi producono più di un tipo di coccoliti, mentre alcuni coccoliti sono conosciuti in più di una specie di coccolitoforidi.

Alcuni coccolitoforidi hanno livelli differenti di coccoliti, ciascuno dei quali con forma diversa.



Funzione dei coccoliti

Sebbene lo scopo delle placche potrebbe sembrare ovvio, in realtà c'è una notevole incertezza riguardo alla precisa funzione svolta.

Alcune possibili spiegazioni ipotizzano che essi siano:

- 1) uno schermo per proteggersi dall'intensa luce solare;
- 2) uno stratagemma di disintossicazione dal carbonato di calcio mediante fissazione della calcite;
- 3) un altro prodotto metabolico;
- 4) uno scudo di sostegno e/o protezione;
- 5) un organo di raccolta e concentrazione della luce;
- 6) un meccanismo di zavorra o di stabilizzazione.

<h3>1. PROTEZIONE</h3>  <p>1a. Una robusta coccosfera può ridurre la predazione.</p>  <p>1b. Le spine possono aumentare il diametro della cellula prevenendo la predazione ad opera dello zooplankton più piccolo.</p>  <p>1c. Una copertura continua può proteggere la membrana cellulare da eventuali danni fisici e da infestazioni batteriche.</p>  <p>1d. Una coccosfera ispessita delicatamente può avere effetto "tampon" e rappresentare un livello chimicamente attivo in grado di svolgere alcune delle funzioni della membrana cellulare.</p>	<h3>3. GALLEGGIAMENTO</h3>  <p>3a. Coccosfere pesanti possono causare un rapido sprofondamento e permettere una più veloce risalita dei nutrienti.</p>  <p>3b. La variazione del numero di coccosfere permette la regolazione del galleggiamento della cellula e quindi del suo sprofondamento.</p>  <p>3c. Coccosfere non sferiche come pure le spine possono ridurre il grado di sprofondamento e possibilmente permettere la sua regolazione.</p>
<h3>2. VANTAGGI BIOCHIMICI</h3> $6\text{Ca}^{++} + 6\text{HCO}_3^-$  $6\text{CaCO}_3 + 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$ $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$ <p>2a. La calcificazione può permettere l'utilizzo indiretto di HCO_3^- per la fotosintesi.</p>	<h3>4. REGOLAZIONE DELLA LUCE</h3>  <p>4a. I coccoliti possono riflettere i raggi ultravioletti lontano dalla cellula, permettendo la vita più in alto nella colonna d'acqua.</p>  <p>4b. I coccoliti possono permettere la rifrazione della luce entro la cellula, favorendo la vita più in basso nella colonna d'acqua.</p>

Funzione dei coccoliti

Con dimensioni così minute, le placche hanno solo una limitata efficienza nel difendersi da predatori molto più grandi, per cui essi non sono probabilmente paragonabili alle placche scudo animali più grandi.

Con tutta probabilità, i coccoliti svolgono diversi compiti, comprese alcune delle funzioni metaboliche e stabilizzanti elencate sopra.

<h3>1. PROTEZIONE</h3>  <p>1a. Una robusta coccosfera può ridurre la predazione.</p>  <p>1b. Le spine possono aumentare il diametro della cellula prevenendo la predazione ad opera dello zooplankton più piccolo.</p>  <p>1c. Una copertura continua può proteggere la membrana cellulare da eventuali danni fisici e da infestazioni batteriche.</p>  <p>1d. Una coccosfera ispessita delicatamente può avere effetto "tampona" e rappresentare un livello chimicamente attivo in grado di svolgere alcune delle funzioni della membrana cellulare.</p>	<h3>3. GALLEGGIAMENTO</h3>  <p>3a. Coccosfere pesanti possono causare un rapido sprofondamento e permettere una più veloce risalita dei nutrienti.</p>  <p>3b. La variazione del numero di coccosfere permette la regolazione del galleggiamento della cellula e quindi del suo sprofondamento.</p>  <p>3c. Coccosfere non sferiche come pure le spine possono ridurre il grado di sprofondamento e possibilmente permettere la sua regolazione.</p>
<h3>2. VANTAGGI BIOCHIMICI</h3> $6\text{Ca}^{++} + 6\text{HCO}_3^-$  <p>2a. La calcificazione può permettere l'utilizzo indiretto di HCO_3^- per la fotosintesi.</p>	<h3>4. REGOLAZIONE DELLA LUCE</h3>  <p>4a. I coccoliti possono riflettere i raggi ultravioletti lontano dalla cellula, permettendo la vita più in alto nella colonna d'acqua.</p>  <p>4b. I coccoliti possono permettere la rifrazione della luce entro la cellula, favorendo la vita più in basso nella colonna d'acqua.</p>

Ecologia

Coccolitoforidi viventi sono stati segnalati in tutte le acque oceaniche, e sebbene siano preferibilmente marini, sono conosciute anche forme d'acqua dolce e salmastra.

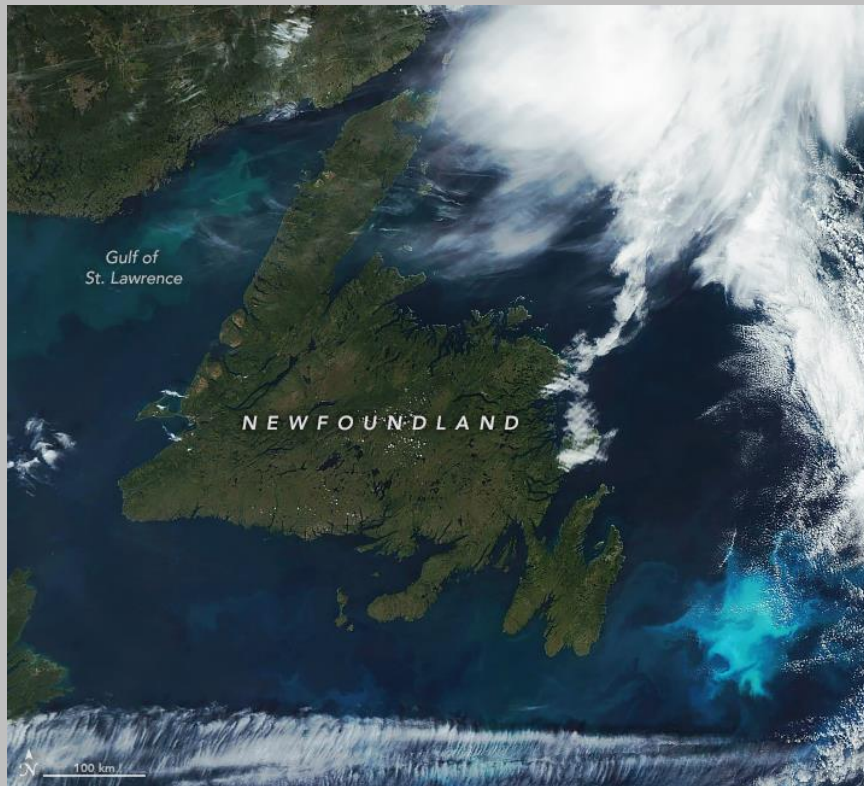
Sebbene i coccolitoforidi siano microalghe e quindi ottengano il loro nutrimento mediante fotosintesi, essi sono in grado di ingerire batteri e alghe ancora più piccole.

I fattori principali che appaiono regolare la distribuzione geografica delle forme attuali sono l'**intensità luminosa**, la **temperatura** delle acque ed il sistema di **circolazione** delle acque superficiali

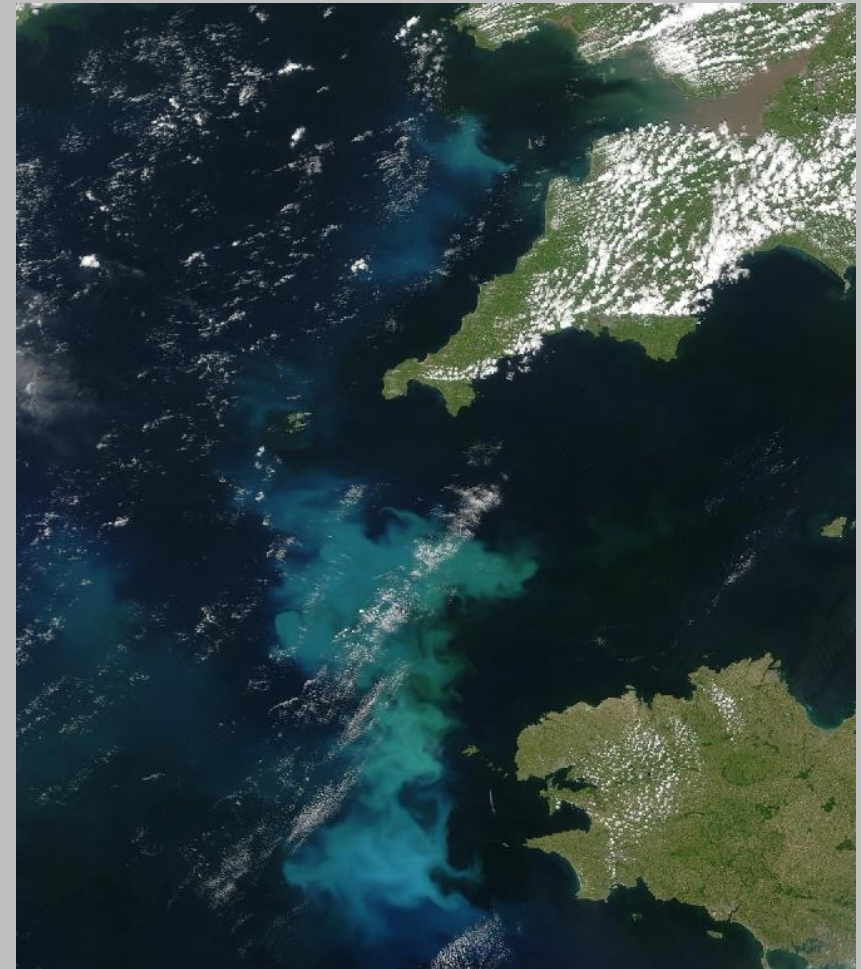


Ecologia

A volte avvengono "fioriture" eccezionali, osservabili anche dal satellite.



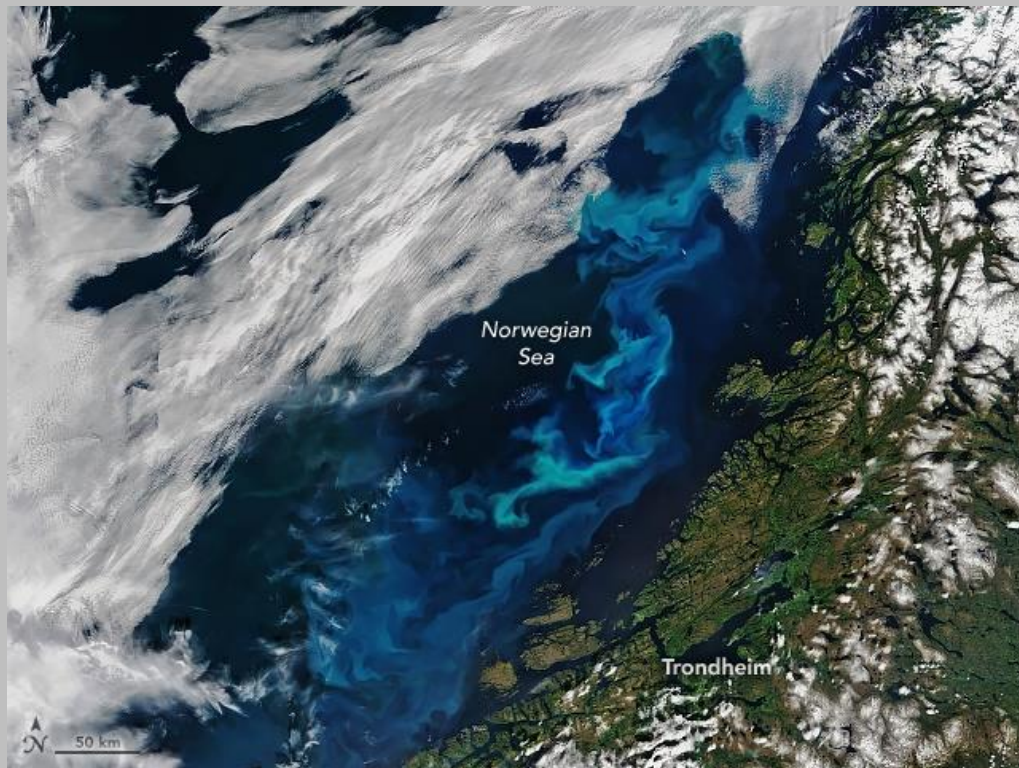
22 settembre 2019



12 giugno 2003

Ecologia

A volte avvengono "fioriture" eccezionali, osservabili anche dal satellite.



8 giugno 2019

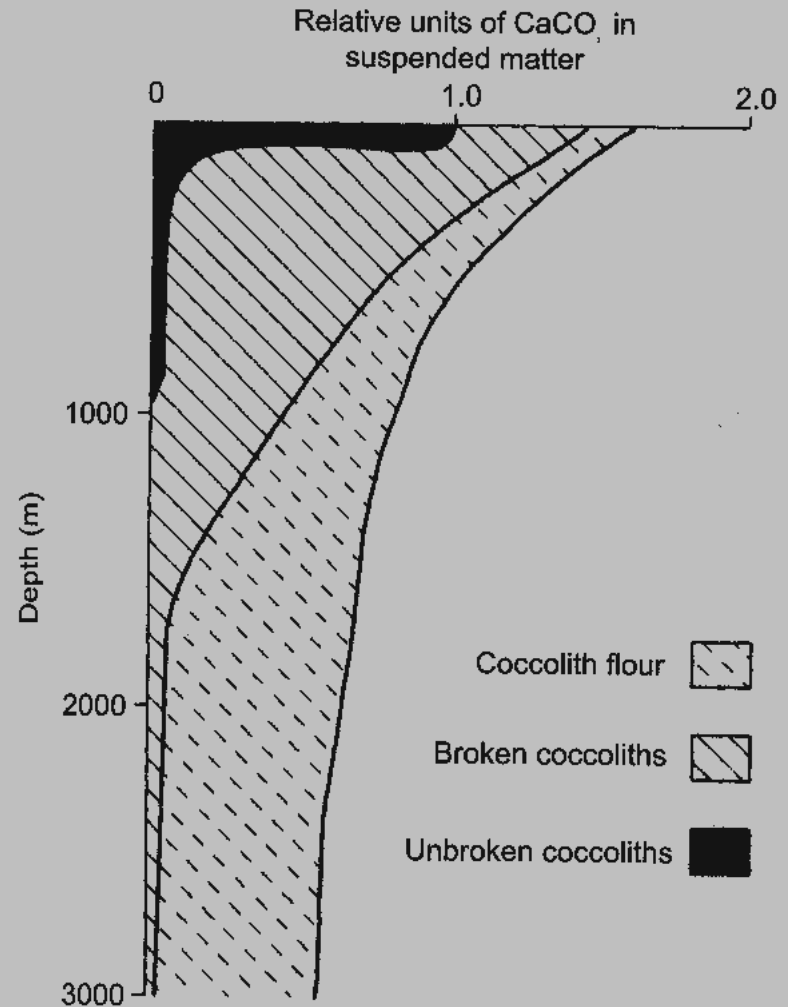


30 maggio 2010

Luminosità

Data la loro dipendenza dalla fotosintesi, i coccolitoforidi sono ristretti alla zona fotica (di solito prediligono i primi 100 m di profondità ove penetra la radiazione luminosa), con concentrazioni massime nei tropici a circa 50 m di profondità e nelle regioni temperate tra i 10 ed i 20 m.

Questo perché molte specie non sono in grado di tollerare l'intensa radiazione solare delle acque poco profonde, per cui devono mantenere la loro posizione nella colonna d'acqua ad una profondità in cui l'intensità luminosa sia ottimale.

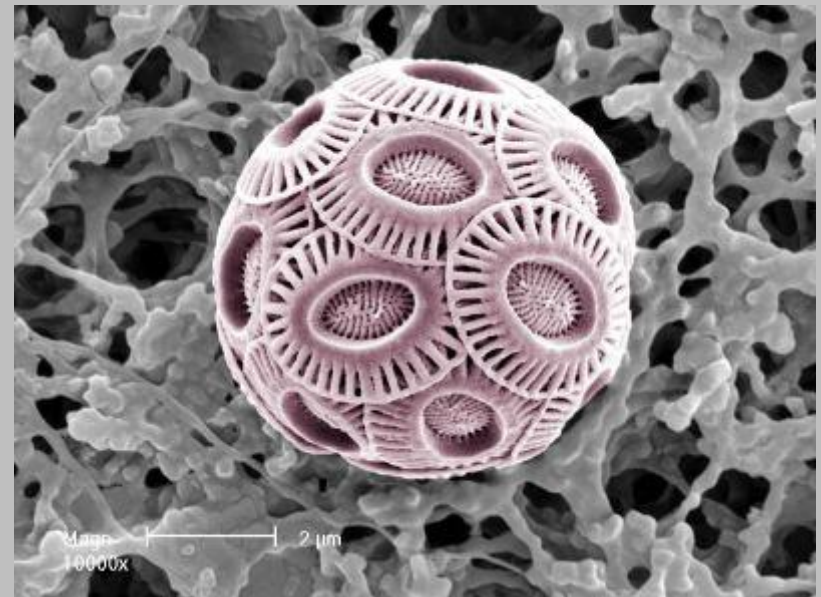


Salinità

La salinità gioca un ruolo importante per i coccolitoforidi che vivono in ambienti a ristretta circolazione, quali quelli costali marginali poco profondi (estuari, baie e lagune).

La maggior parte dei coccolitoforidi non tollera salinità molto diverse dal valore medio marino di 35 per mille, sebbene alcune specie, quali *Emiliana huxleyi*, sopportino range di salinità più ampi e siano presenti in acque salmastre ed ipersaline quali quelle del Mar Rosso.

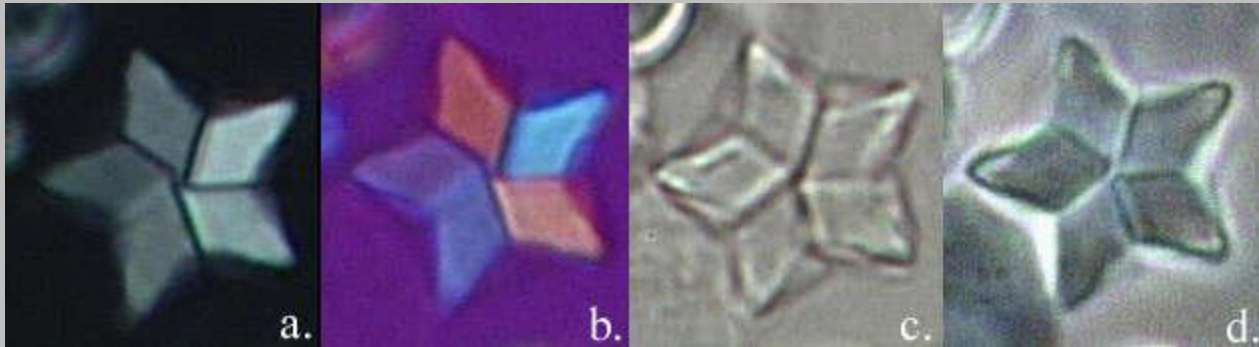
Studi eseguiti sulla specie cosmopolita *Emiliana huxleyi* hanno evidenziato come la crescita e calcificazione avvenga in un range termico tra 7 e 27°C, ma con ritmo di crescita da due a tre volte maggiore tra 18 e 24°C. Il range di salinità tollerato è del 20-40 per mille.



Salinità

Esistono eccezioni: *Braarudosphaera bigelowii*, cresce nelle acque iposaline del Mar Nero ed in quelle poco profonde e leggermente salmastre ma non nelle ipersaline del Mar Rosso.

Nella documentazione fossile, l'apparizione di potenti calcari farinosi del genere opportunisto *Braarudosphaera* (con i suoi caratteristici coccoliti pentagonali) è considerata indicatrice di condizioni anomale nel record marino.



Diversità e abbondanza

La diversità è massima ai tropici (con da 40 a 50 specie, delle quali da 10 a 20 fossilizzano) e minima alle alte latitudini (2 o 3 specie, tra cui la specie cosmopolita tollerante al freddo *Emiliana huxleyi*, tra le più comuni diffuse attualmente).

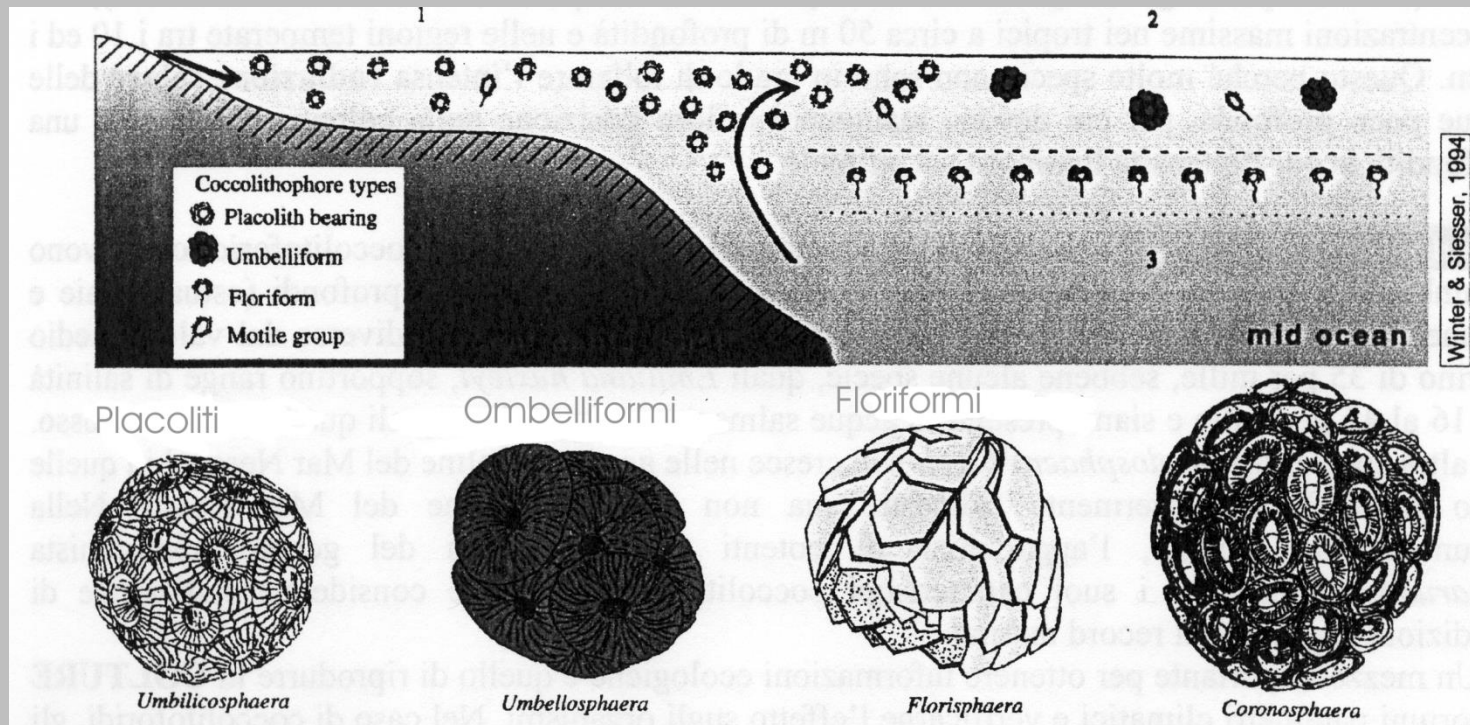
Anche il numero di individui varia con la latitudine, con le maggiori densità manifestate nelle acque polari e nelle regioni di upwelling, ed in generale un trend crescente del valore della densità allontanandosi dall'equatore.

In generale si riscontra una maggiore abbondanza in acque temperato-fredde (10-18°C).

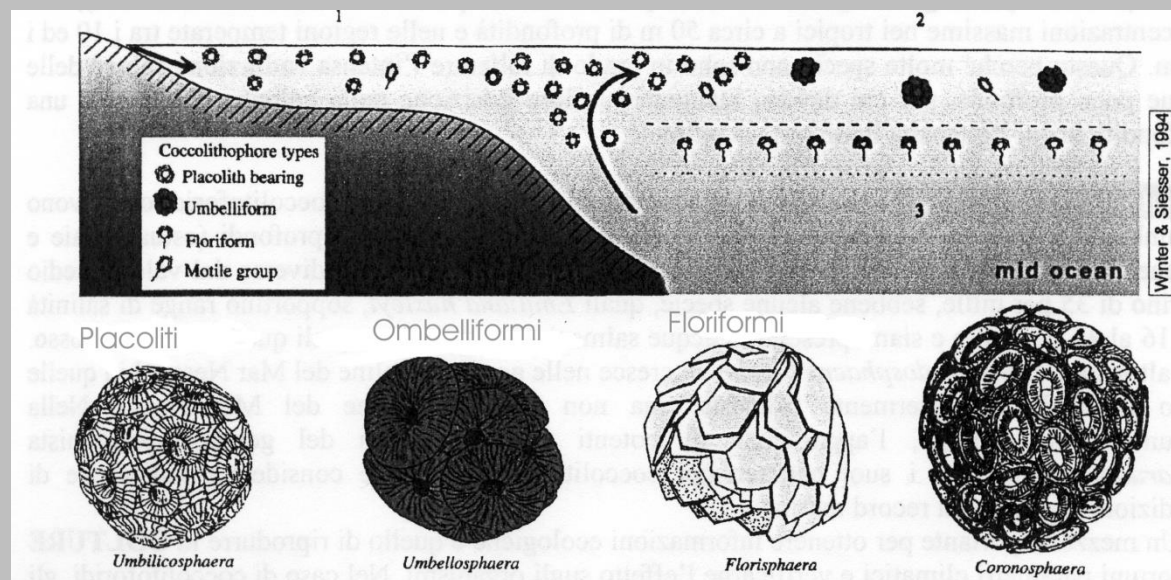
Distribuzione ecologica

È stata verificata una distribuzione ecologica preferenziale di certi tipi di coccolitoforidi attuali (raccolti mediante filtrazione dell'acqua marina) in una traversa dalla piattaforma continentale alla zona medio-oceanica delle basse latitudini.

Tre gruppi morfologici principali sembrano prediligere ambienti ben specifici, sembra ragionevole assumere che essi rappresentino i diversi adattamenti ecologici riflessi nella loro morfologia funzionale.

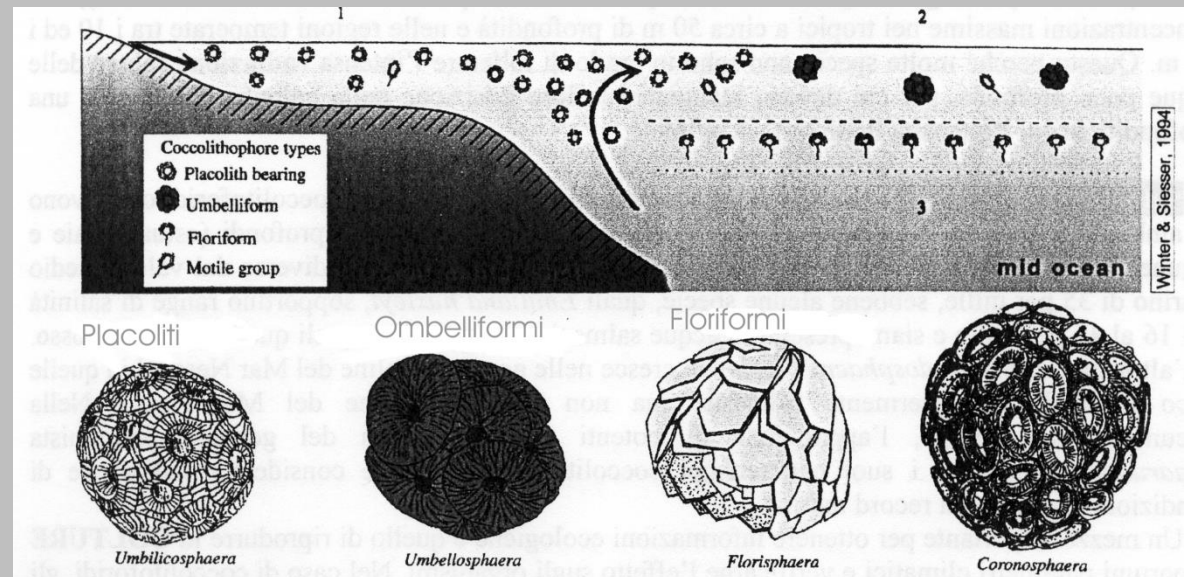


1. Associazioni dominate da **placoliti** (con percentuali che raggiungono il 90%) contraddistinguono gli ambienti di costa, quelli di upwelling e sono le più frequentemente interessate dalle fioriture stagionali, soprattutto nelle acque stratificate delle alte latitudini, ove si associano a diatomee. Questi tre ambienti, pur con caratteristiche fisico-chimiche ben distinte, sono però ecologicamente simili poiché tutti eutrofici. In essi l'intensità luminosa e la presenza di nutrienti sono tali da permettere rapide crescite della popolazione.
2. Negli ambienti medio-oceanici oligotrofici alle latitudini subtropicali ed a profondità fino a 100 m sono presenti associazioni dominate da **umbelliformi**, coccolitoforidi che presentano coccoliti con larghi processi svasati distalmente a produrre una coccosfera a doppio strato. Mancano aperture flagellari per cui le cellule sono probabilmente non mobili. Placoliti, pur presenti, non costituiscono mai oltre il 10-30% della popolazione.
3. Le associazioni della zona fotica profonda (150-200 m) alle latitudini medio-basse (0-40°N) sono dominate da **floriformi**, con coccoliti di forme bizzarre che costituiscono sfere in cui una densa massa asimmetrica di coccoliti circonda una cellula molto più piccola. Sono presenti aperture flagellari per cui queste forme sono probabilmente mobili.



Distribuzione ecologica

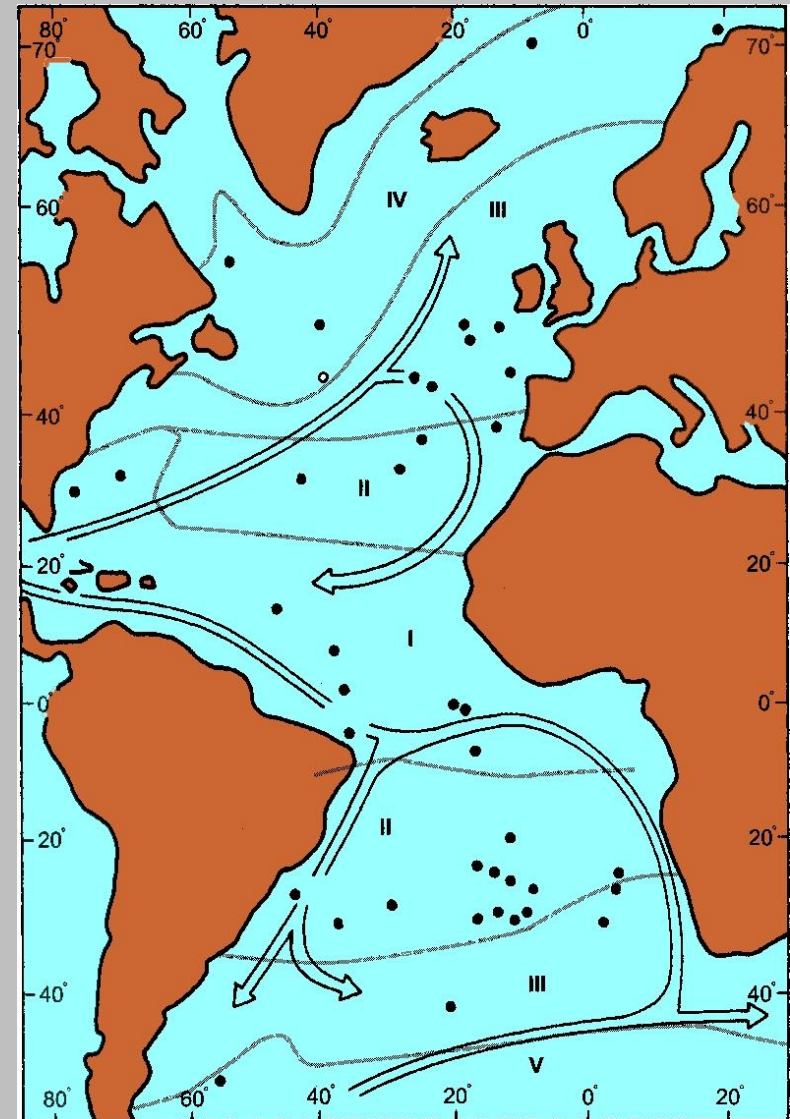
Oltre ai tre gruppi principali individuati, esistono numerose altre specie meno comuni che costituiscono probabilmente oltre l'80% delle specie ma meno del 20% degli individui. I coccoliti di questo gruppo hanno forma molto variabile ma in generale complessa e con architetture delicate. Specie di questo quarto raggruppamento misto raramente dominano le associazioni ma sono più comuni in ambienti intermedi.



Biogeografia

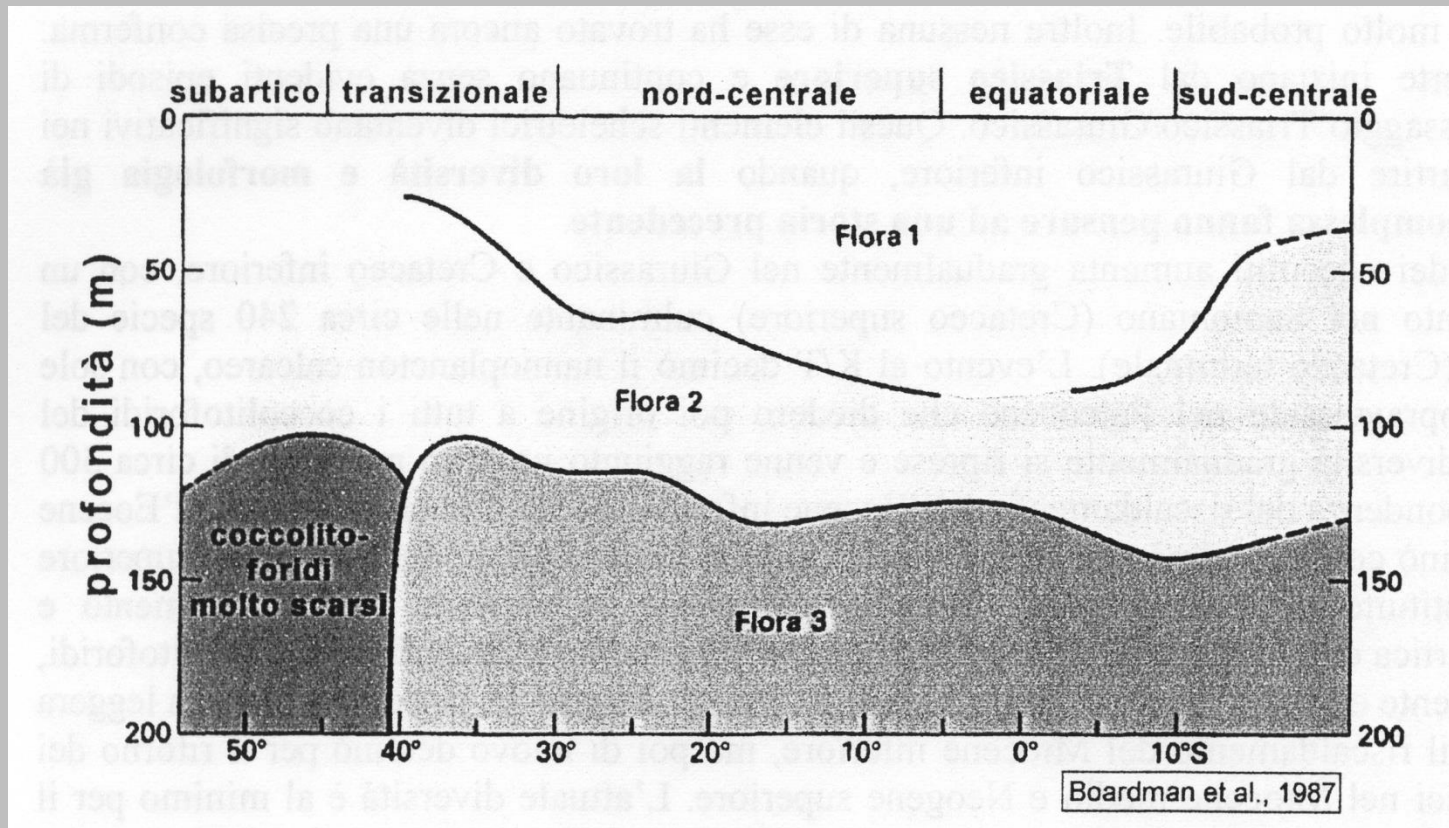
Le associazioni di nannoplancton calcareo hanno portato a definire cinque distinte province nelle acque di superficie, o zone, controllate dai gradienti latitudinali di temperatura, alle latitudini tropicali ($>28^{\circ}\text{C}$), subtropicali ($14-28^{\circ}\text{C}$), temperate ($6-14^{\circ}\text{C}$), subartiche e subantartiche ($2-6^{\circ}\text{C}$), ciascuna delle quali contraddistinta da una precisa associazione di specie.

I limiti attuali delle province floristiche superficiali si pensa siano legati alla temperatura come pure ai principali patterns delle maggiori correnti oceaniche, mentre le diverse province dei livelli medio e basso della zona fotica possono più facilmente essere influenzate da fluttuazioni della salinità e riduzione della temperatura e della luminosità.



Biogeografia

E' importante notare che le specie utili a definire le province superficiali non sono necessariamente mantenute nella colonna d'acqua sottostante. Nel Pacifico settentrionale, ad esempio, in corrispondenza della zona subtropicale, sono state definite tre distinte zone a coccolitoforidi disposte verticalmente nei primo 200 m della colonna d'acqua.



Biogeografia

I confini latitudinali delle province geografiche definite dalla distribuzione degli attuali coccolitoforidi presenti nella colonna d'acqua sono generalmente discordanti dai limiti definiti dalle stesse associazioni di coccolitoforidi ritrovati sui sedimenti di fondo.

Dal momento che l'accumulo di sedimenti sul fondo è dell'ordine di soli pochi centimetri per migliaio di anni, le province biogeografiche definite dai sedimenti di fondo riflettono probabilmente l'azione delle correnti di fondo e di quelle di torbida, così come la bioturbazione ad opera di organismi bentonici. Un altro fattore che interviene è la dissoluzione selettiva, che tende a favorire la concentrazione delle specie più resistenti.

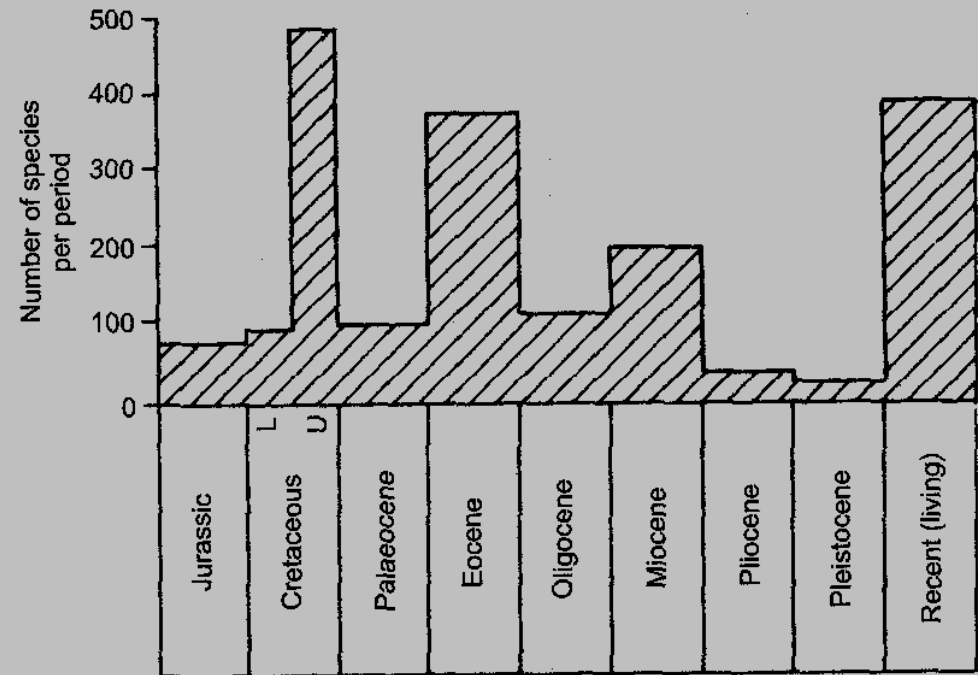
Storia evolutiva

Sebbene nannofossili siano stati segnalati in rocce del Paleozoico, molte di queste forme "paleozoiche" hanno talmente tante affinità con quelle giurassiche da rendere l'ipotesi della contaminazione molto probabile.

Segnalazioni certe iniziano dal Triassico superiore (+-230 Ma) e diventano significative nei sedimenti a partire dal Giurassico inferiore (+- 210 Ma), quando la loro diversità e morfologia già relativamente complessa fanno pensare ad una storia precedente.

La diversità dei coccoliti aumenta poi gradualmente, con un rapido incremento nel Cretaceo superiore (+- 95 Ma) culminante nelle circa 240 specie del Cretaceo terminale.

L'evento al K/T decimò il nannoplancton calcareo, con sole 15-18 specie sopravvissute nel Paleocene, che diedero poi origine a tutti i coccolitoforidi del Cenozoico fino all'attuale.



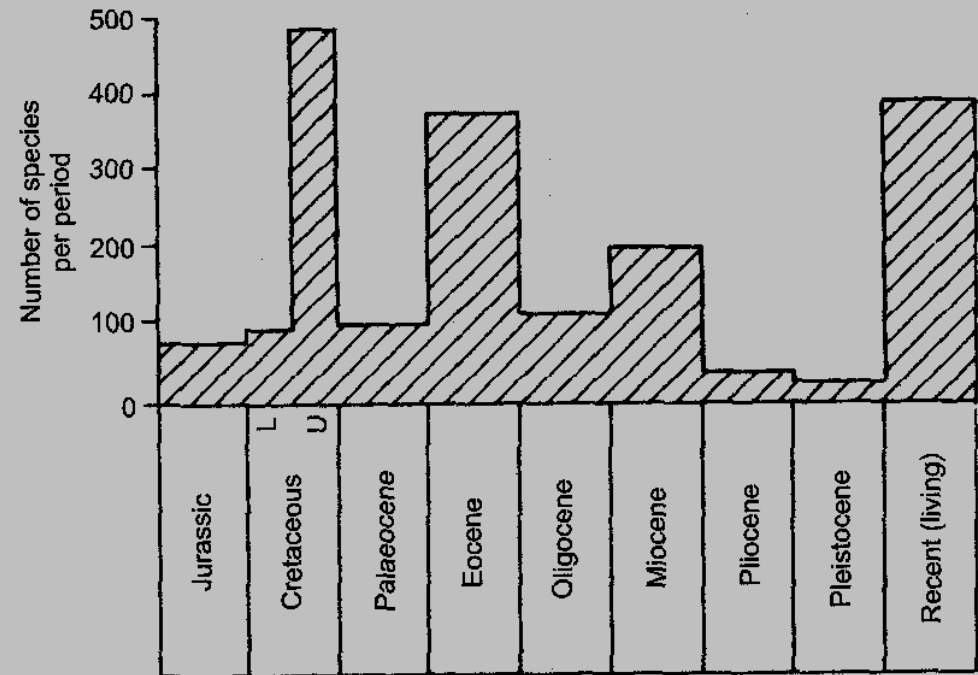
Storia evolutiva

La diversità gradualmente si riprese e venne raggiunto un altro massimo di circa 300 specie in corrispondenza del riscaldamento dell'Eocene inferiore.

Un'altra estinzione in risposta al raffreddamento e glaciazione antartica dell'Oligocene inferiore ridusse profondamente la diversità dei coccolitoforidi, lasciando solamente circa 45 specie adattate a climi freddi per il resto del periodo.

Ci fu una leggera ripresa durante il riscaldamento del Miocene inferiore, ma poi di nuovo declino per il ritorno dei ghiacciai antartici nel Miocene medio e Neogene superiore.

Attualmente il gruppo è in piena ripresa con alto indice di diversità a tutti i ranghi



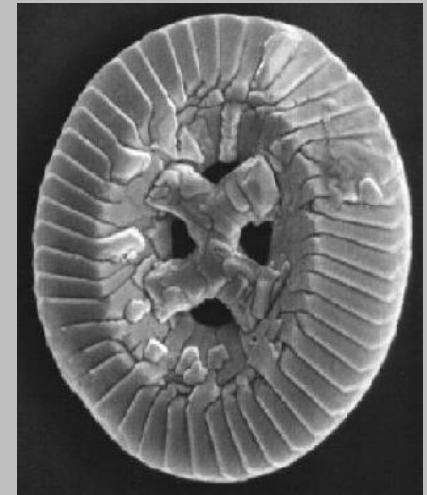
Applicazioni

Riassumendo quanto abbiamo detto, il nannoplancton calcareo comprende al suo interno elementi che si sono rivelati eccellenti indicatori climatici e paleoclimatici.

Alcune specie sono ristrette ad un preciso e ristretto range di temperature, e possono essere utilizzate per il passato come paleotermometri.

In altri casi, intere associazioni sono caratterizzate da preferenze di temperatura, e utilizzate in analisi paleoclimatiche.

A volte i rapporti tra taxa diagnostici (quali quello tra la forma calda *Discoaster* e quella freddo-tollerante *Chiasmolithus*) possono essere utilizzati come indicatori di temperatura.



Applicazioni

Sono possibili analisi degli **isotopi** del carbonio e dell'ossigeno sulla calcite per definire parametri quali la temperatura o cambiamenti nella circolazione oceanica.

Non è semplice, però, in quanto i sottilissimi gusci dei coccoliti sono molto sottili e quindi difficili da utilizzare a causa delle quantità esigue di calcite, ed anche perché sono facilmente alterabili diageneticamente.

I coccoliti sono molto utili in **biostratigrafia** nel Cenozoico.

