

Capítulo 15

Cocolitofóridos y otros nanofósiles calcáreos

Eustoquio Molina

15.1. Introducción

El nanoplancton está constituido por un grupo muy heterogéneo de formas, cuyo tamaño es generalmente menor de 30 μm , pero puede llegar a 63 μm , que se considera el límite entre nano y microfósiles. Existen tres grandes grupos de nanofósiles: calcáreos, silíceos y orgánicos. El nanoplancton calcáreo es el más importante, ya que forma la mayor parte de los sedimentos marinos desde el Triásico, y ha sido muy utilizado para el análisis bioestratigráfico y para la correlación a escala mundial. La mayor parte de los nanofósiles calcáreos pertenecen a los cocolitofóridos clasificados dentro de Haptophyta. Sin embargo, hay también un grupo relevante denominado nanolitos, cuyas afinidades biológicas son inciertas debido a la falta de formas análogas vivientes. Además, existen algunos que son dinoflagelados de composición calcárea.

Los cocolitofóridos fueron descubiertos por Ehrenberg en 1836 y a mediados del siglo XIX Huxley los denominó cocolitos, pero ambos los consideraron de origen inorgánico. Poco después Wallich los encontró agrupados formando pequeñas esferas que denominó cocoesferas, afirmó que eran de origen orgánico y especuló sobre si se trataba de larvas de foraminíferos planctónicos. Sin embargo, Sorby en 1861 dudaba de que fueran foraminíferos y creía que se trataba de otro tipo de organismos. Las muestras dragadas en la expedición del HMS *Challenger* en 1872-1875 suministraron abundantes nanofósiles, se encontraron cocoesferas en las aguas superficiales y se describieron diferentes morfotipos. Pero la biología de los cocolitofóridos fue enigmática hasta principios del siglo XX, en que Lohmann acuñó el término nanoplancton y otros investigadores realizaron los primeros estudios exhaustivos, describiendo muchas especies actuales y algunas fósiles. A mediados del siglo XX, Deflandre realizó una importante labor de recopilación, así como las primeras fotografías con el microscopio electrónico de transmisión, sobre réplicas de carbón de la superficie de los cocolitos. En 1954 Bramlette y Riedel pusieron de manifiesto su gran utilidad bioestratigráfica y a partir de 1968 fueron muy utilizados en el programa de perforación de los océanos (DSDP-ODP). En España, Colom fue el gran pionero desde 1926 y sus estudios sobre los *Nannoconus* fueron muy relevantes (Colom, 1982); además, San Miguel

en 1976 fue la primera española que realizó una tesis doctoral sobre este grupo y después se han realizado algunas otras, entre las que destaca la de Flores (1985).

15.2. Biología

Los cocolitofóridos fueron clasificados por los micropaleontólogos como protistas flagelados de afinidades vegetales, pertenecientes a las chrysophiceas, formando un grupo dentro de los chrysomonadinos, cuyas células tienen un revestimiento calcáreo formado de pequeños corpúsculos, de contorno regular, llamados cocolitos. Estos se agrupan en cocoesferas (fig. 15.1), que suelen tener un tamaño entre 15 y 100 μm , mientras que los cocolitos suelen oscilar entre 2 y 25 μm . Se conocen comúnmente como algas calcáreas, nanofósiles o nanoplancton calcáreo. El término algas es poco apropiado, nanofósiles sería el más adecuado para denominar a los fósiles, y nanoplancton se aplica más a los actuales y fósiles bien conocidos, porque es probable que no todos los fósiles sean planctónicos.

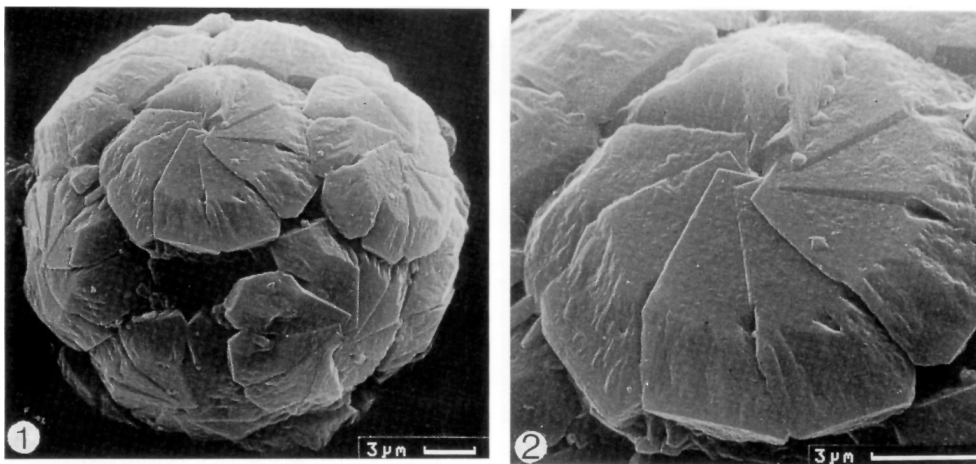


FIGURA 15.1. Cocoesfera de *Biantholithus sparsus* y detalle de uno de sus cocolitos. Fotos de Mai *et al.* (1997) en *Micropaleontology*.

En los recientes sistemas de clasificación, los biólogos los incluyen en Haptophyta por poseer un haptonema, que es un flagelo dispuesto en espiral y cuya función es poco conocida. Este flagelo es más corto que otros dos entre los que se encuentra. Estos dos flagelos (undulipodios) son iguales y acromáticos, salen de un polo de la célula, bien entre las placas de los cocolitos, o bien del centro de una zona sin cocolitos llamada impropriamente bucal y a veces rodeada

de un anillo hialino. Estos dos flagelos los utilizan para moverse. Son organismos unicelulares, con cloroplastos amarillentos o pardos que contienen clorofila para realizar la fotosíntesis. También hay mitocondrias que producen la energía, vacuolas que almacenan los productos de desecho antes de la expulsión, el aparato de Golgi que secreta las escamas y los cocolitos, y un núcleo eucariota prominente (fig 15.2).

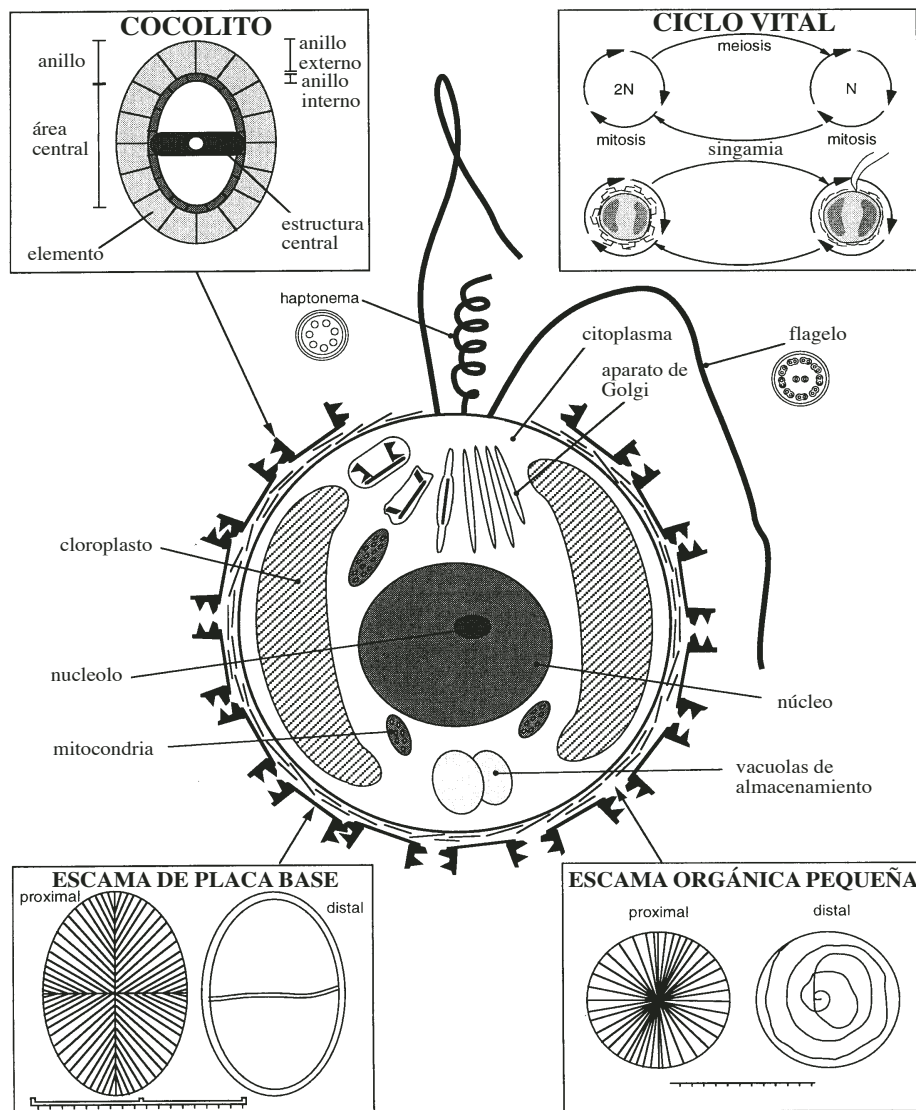


FIGURA 15.2. Diagrama de un cocolitofórido. Modificado de Bown (1998).

La célula lleva exteriormente una envoltura constituida por una membrana cubierta de una capa gelatinosa muy espesa. Los cocolitos están situados en su superficie o sumergidos en dicha capa. En ciertas especies, esta envoltura con la edad se incrusta de materia calcárea, poniéndose rígida, y es sobre este cascarón calcáreo donde se fijan sólidamente los cocolitos formando una cooesfera. En algunos casos, bastante raros, los cocolitos no se forman y la célula está solamente encerrada en un delgado cascarón calcáreo.

La reproducción es por división asexual. Ciertas especies, tales como *Coccolithus pelagicus*, se dividen en dos células dentro de la cooesfera, que salen por un orificio y la cooesfera vacía cae al fondo. Estas células se vuelven a dividir dando lugar a cuatro, las cuales crecen de tamaño y desarrollan una cubierta de heterococolitos en unas dos semanas. Otras especies, tales como *Emiliana huxleyi*, se dividen y se reparten los cocolitos, pero alternativamente se puede liberar un tipo de espora y dividirse para producir otras células que generan sus propios cocolitos. La velocidad de reproducción varía de unas especies a otras, pudiendo llegar hasta cinco divisiones por día. Estas altas tasas de reproducción pueden dar lugar a una gran proliferación de cocolitofóridos, que localmente puede alcanzar concentraciones de millones de células por litro.

Se ha observado polimorfismo debido a las distintas fases de crecimiento en el ciclo vital, pudiendo diferenciarse dos fases: una móvil y otra estática. En la fase móvil, tienen dos flagelos que les sirven para nadar, un haptonema de función poco conocida y segregan escamas que recubren la célula. Sobre las escamas se suelen precipitar extracelularmente pequeños cristales idénticos y rombohédricos llamados holococolitos. En la fase estática los dos flagelos desaparecen y se forman los heterococolitos, constituidos por una serie de cristales de diferente morfología y formados intracelularmente. En la fase móvil nadan a razón de 5 a 8 mm/minuto, pero se consideran planctónicos, ya que la velocidad de las corrientes oceánicas es mayor y además tienen una fase estática.

La nutrición incluye la ingestión de bacterias y otras partículas orgánicas, pero la principal fuente de alimentación es la fotosíntesis, produciendo carbohidratos a partir del dióxido de carbono, la luz y el agua. Información más detallada sobre la biología de los cocolitofóridos se encuentra en la monografía de Winter y Siesser (1994).

15.3. Morfología de los cocolitos

Los cocolitos actuales están formados por calcita con pequeñas cantidades de aragonito y vaterita. Los cocolitos fósiles están formados por cristalitas de calcita, de manera que si originalmente algunos han estado formados de aragonito, este se habría disuelto o se habría transformado en calcita. El tamaño medio de los

cocolitos es de aproximadamente $8 \mu\text{m}$, siendo los holococolitos bastante más pequeños que los heterococolitos. La forma de los cristales de calcita, su disposición y distribución en el cocolito son el resultado de la tendencia de la calcita a cristalizar en romboedros y la posibilidad de la célula de controlar esta tendencia. La mayor parte sólo producen heterococolitos, que están formados por cristales rombohédricos y algunos por prismas hexagonales. Los holococolitos pueden estar formados por prismas hexagonales o cristales rombohédricos muy similares en forma y tamaño alrededor de $0,1 \mu\text{m}$. Su estructura es menos robusta que los heterococolitos y se desintegran más rápidamente.

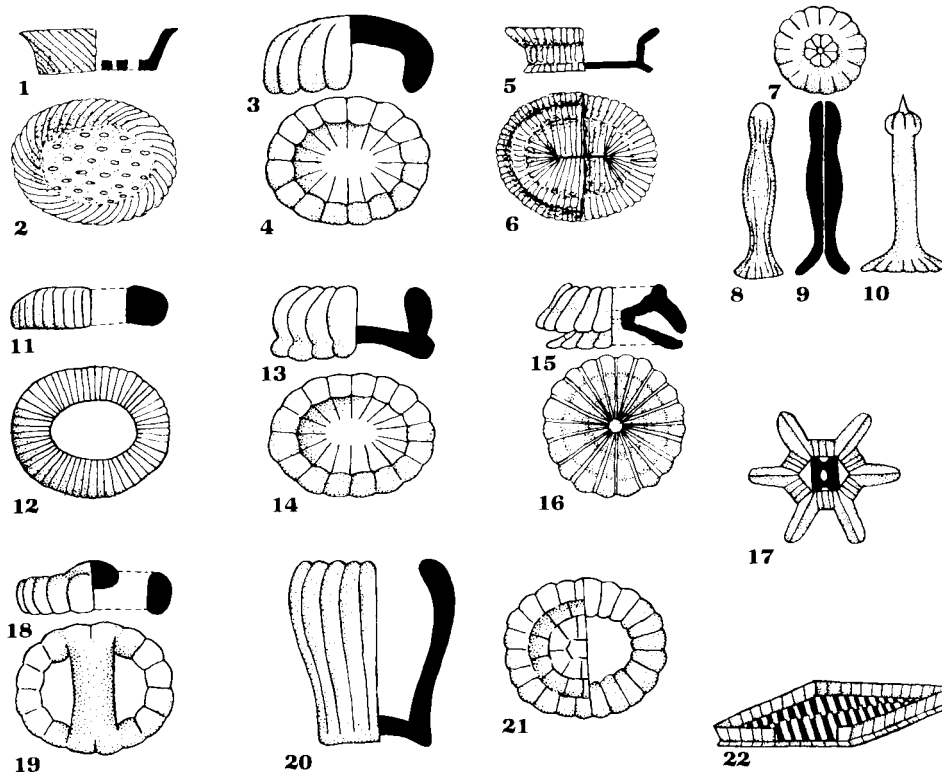


FIGURA 15.3. Principales tipos morfológicos de cocolitos (heliolitos): 1-2 cribrilito, 3-4 caliptrolito, 5-6 caneolito, 7-10 rabdolito, 11-12 cricolito, 13-14 discolito, 15-16 placolito, 17 estefanolito, 18-19 zygolito, 20-21 lopadolito, 22 escafolito. Según Tappan (1980).

Tappan (1980) ha descrito diferentes tipos morfológicos de cocolitos y Young *et al.* (1997) han revisado la terminología descriptiva aplicable a los cocolitos, ilustrando con figuras explicativas unos 400 términos. Independientemente de la fase de crecimiento los tipos más frecuentes son: asterolito, caliptrolito, caneolito, ceratolito, ciclolito, cribrilito, cricolito, discolito, escafolito, esfenolito,

estefanolito, estelolito, fasciculito, goniolito, heliolito, lopadolito, nanocono, pentalito, placolito, porolito, prismatolito, rabdolito, triquetrorabdolito y zigolito (fig. 15.3 y 4).

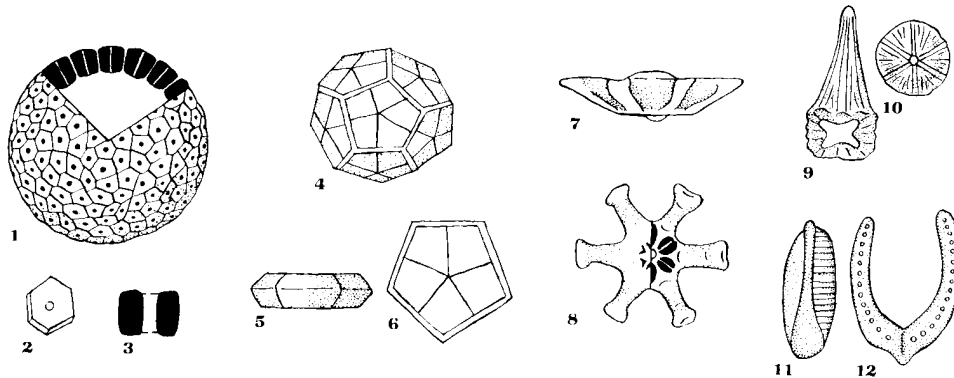


FIGURA 15.4. Principales tipos morfológicos de cocolitos (ortolitos): 1-3 prismatolitos, 4-6 pentalitos, 7-8 asterolito, 9-10 esfenolito, 11-12 ceratolito. Según Tappan (1980).

Los cristales que forman los cocolitos presentan diferente disposición de los ejes ópticos, dando lugar a diferentes figuras de interferencia, que con luz polarizada bajo nicoles cruzados muestran una cruz negra (fig. 15.5). Sin embargo, los asterolitos y algunos ortolitos no presentan birrefringencia y no muestran figura de interferencia. La ausencia o la presencia de diferentes figuras de interferencia son consecuencia de la diferente morfología y orientación de los cristales, pudiendo variar incluso dentro de un mismo cocolito. Esta propiedad ayuda al reconocimiento y determinación de los distintos tipos de cocolitos, siendo una técnica muy utilizada para los estudios rutinarios de los frotis. Sin embargo, para los estudios morfológicos detallados se suele utilizar el microscopio electrónico de barrido, el cual permite ilustrar hasta los detalles más minúsculos.

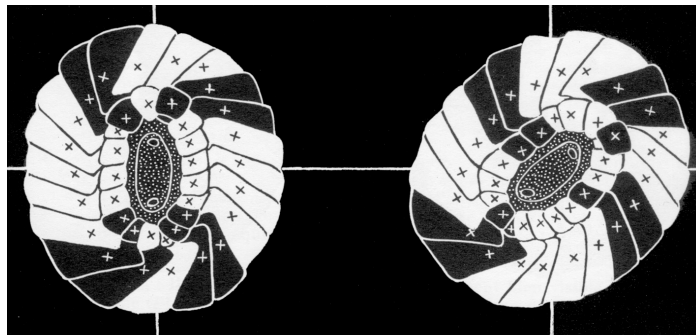


FIGURA 15.5. Esquema de extinción en luz polarizada de los elementos de calcita de un cocolito. Según Noël (1965).

15.4. Clasificación

Los distintos cocolitos han sido clasificados en diferentes géneros y especies, pero una misma cocoesfera puede presentar cocolitos diferentes, tanto en la misma como en distinta fase de crecimiento. Las diferentes morfologías se pueden deber a dimorfismo, cuando hay más de un tipo de cocolito dentro de una cocoesfera (fig. 15.6) o existe doble capa de cocolitos diferentes, y a pleomorfismo, cuando presentan holococolitos en la fase móvil y heterococolitos en la fase estática. Por tanto, un elemento aislado no es suficiente para caracterizar una especie y una clasificación basada en elementos aislados sería de tipo parataxónico. De hecho, la mayoría de las especies fósiles definidas, lo han sido sobre elementos aislados y muchas de ellas serían sinónimas. Un buen ejemplo lo constituyen las distintas especies del género *Braarudosphaera*, que al encontrar ejemplares completos en el Albiense (Lambert, 1986) se ha comprobado que pertenecen a la misma especie. Esto mismo se aprecia muy claramente en *Scyphosphaera apsteinii* que tiene dos tipos diferentes de cocolitos: lopadolitos y cribrilitos (fig 15.6).

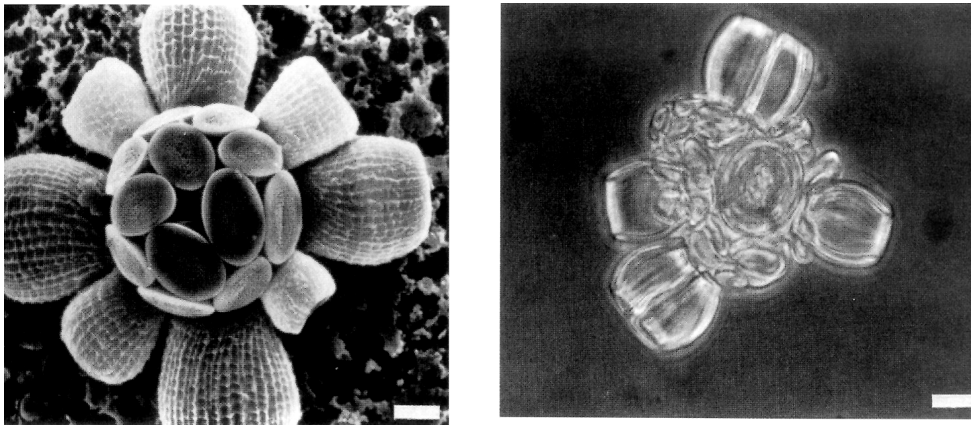


FIGURA 15.6. Cocoesfera de *Scyphosphaera apsteinii*, especie actual que tiene lopadolitos y cribrilitos. Fotos de microscopio electrónico y óptico. Según Siesser (1998) en *Micropaleontology*.

Deflandre (1952) dentro de la Clase Coccolithophoridae diferenció dos grandes órdenes basándose en la propiedad óptica que presentan los cocolitos en luz polarizada: Orden Heliolithales (fig 15.3), que agrupa a los que muestran una cruz negra con brazos rectos o incurvados, y Orden Ortholithales (fig. 15.4), que no dan figura de interferencia. Actualmente, se diferencian más de 40 familias cuya morfología, distribución vertical y relación filogenética ha sido ilustrada por Bown *et al.* (1991), diferenciando tres grandes grupos de familias de nanofósiles calcáreos: cocolitofóridos, nanolitos y dinoflagelados (fig. 15.7).

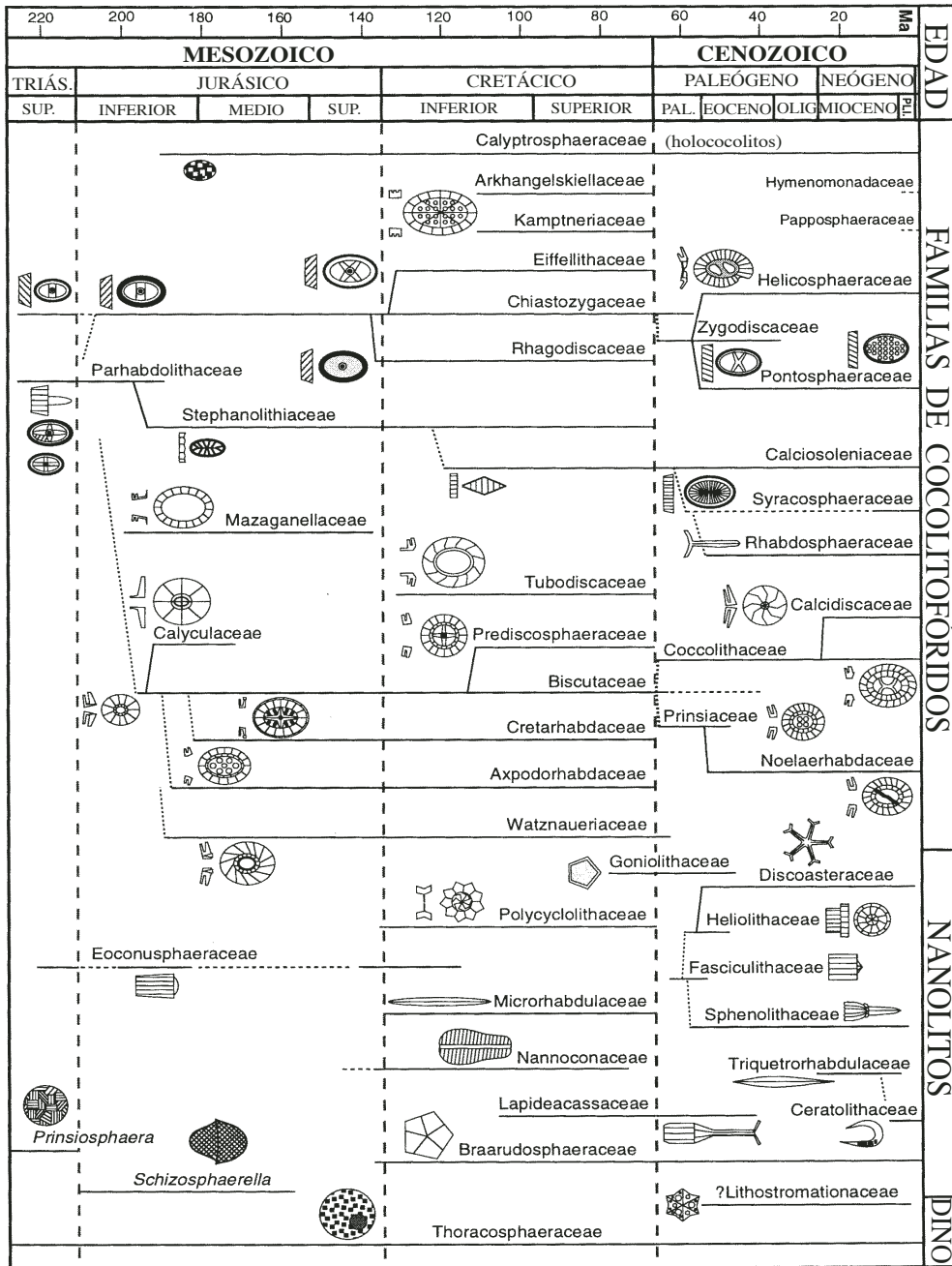


FIGURA 15. 7. Filogenia, distribución y morfología de las familias de nanofósiles calcáreos. Modificado de Bown et al. (1991) en *Historical Biology*.

15.5. Evolución

La razón de la rápida evolución de los nanofósiles parece ser el tipo de reproducción asexual, pues una especie mutante puede reproducirse en gran número antes de un intercambio de material genético con las especies no mutantes con que aparece. Y así se explicaría la brusca aparición de ciertas especies que no parecen haber evolucionado gradualmente de sus antecesores.

Los verdaderos nanofósiles aparecieron en el Triásico Superior. Las citas del Paleozoico no han sido confirmadas. En el Triásico tenían poca diversidad y estaban restringidos a latitudes bajas. En el evento del límite Triásico/Jurásico se extinguieron masivamente. En el Jurásico se produjo una rápida radiación adaptativa y colonizaron todos los medios marinos. La abundancia y diversidad durante el Jurásico y Cretácico Inferior era baja, pero en el Santoniense aumentaron enormemente, llegando a unas 250 especies en el Maastrichtiense, predominando las de estrategia k. La extinción en masa del límite Cretácico/Paleógeno les afectó muy severamente y de una forma muy catastrófica, extinguiéndose aproximadamente el 90%, ya que sólo sobrevivieron una decena de especies oportunistas y de estrategia r. Sin embargo, en el Paleoceno Superior se recuperó la diversidad, llegando a unas 300 especies en el Eoceno Inferior y Medio. Desde entonces la diversidad ha ido descendiendo paulatinamente, con un significativo declive en el Oligoceno, un aumento en el Mioceno y un descenso general en el Pleistoceno, llegando tan sólo hasta unas 50 especies. En la actualidad se conocen unas 150 especies vivientes, estando bastante diversificados. En general, proliferan cuando aumenta la temperatura global, tanto estacionalmente como a lo largo de la historia de la Tierra.

Se carece aún de datos suficientes para poder establecer con detalle todas las líneas evolutivas, ya que todavía se desconocen muchos cocolitofóridos completos, pero Perch-Nielsen (1985) y Bown *et al.* (1991), han elaborado esquemas filogenéticos para el Mesozoico y Cenozoico. Anteriormente ya se conocían algunas líneas filogenéticas y las tendencias que en ellas se producen.

En 1942 Deflandre puso de manifiesto que el género *Scyphosphaera* muestra una tendencia desde lopadolitos en forma de tonelete hasta llegar a tener una forma alargada en forma de trompeta.

En 1973 Haq estudió la evolución del género *Helicosphaera* a través del Cenozoico, encontrando una tendencia a la disminución de tamaño y a la simplificación Haq (1978, 1998).

Los discoastéridos a través del Cenozoico muestran una clara tendencia a la disminución del número de radios que se van separando y adelgazando (Martini, 1971). Esto ha sido cuantificado por Janin (1990), poniendo de manifiesto una tendencia desde especies con 35 radios en el Paleoceno, que van desapareciendo hasta quedar sólo formas con 3 a 7 brazos en el Plioceno (fig.15.8).

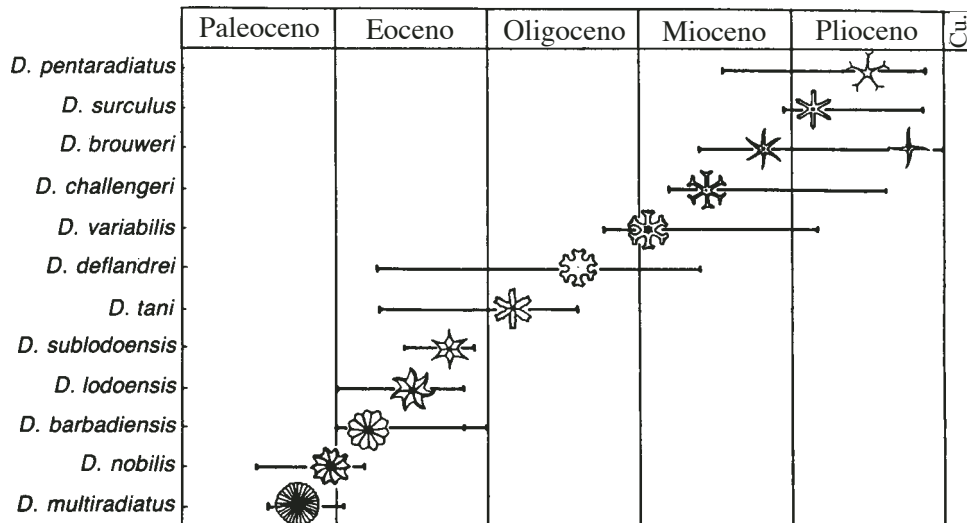


FIGURA 15.8. Evolución de *Discoaster* desde que apareció en el Paleoceno hasta el Plioceno. Modificado de Martini (1971).

En general, parece ser que la evolución de los cocolitofóridos tiende hacia una cierta simplificación. Es posible que se trate de una adaptación funcional al medio ambiente. Así al disminuir el peso y la masa de la cooesfera, y al transformar la forma más sólida en forma enrejada se facilitaría la flotación y la difusión gaseosa en las funciones respiratoria y fotosintética.

15.6. Ecología y Paleoecología

Los cocolitofóridos proliferan óptimamente en aguas bien iluminadas, saladas y de mares cálidos. Para realizar la fotosíntesis necesitan vivir en la zona fótica, aunque la luz puede llegar hasta los 200 m de profundidad, las máximas concentraciones se producen alrededor de los 50 m en las regiones cálidas y alrededor de los 15 m en las regiones templadas. Proliferan en aguas estratificadas y oligotróficas de ambientes oceánicos. La mayoría de las especies están adaptadas a salinidad normal entre 25 y 38‰, son muy cosmopolitas y poco endémicas. Algunas especies, como *Braarudosphaera bigelowi*, pueden vivir en medios hiposalinos, y otras, como *Emiliania huxleyi*, pueden vivir en ambientes con salinidad muy diferente entre 15 y 45‰. Sólo se ha descrito una especie de agua dulce. Respecto al factor temperatura, los cocolitofóridos son muy abundantes en aguas cálidas de latitudes bajas y medias y no se encuentran en las aguas polares en latitudes mayores de 70°. La mayor abundancia y diversificación de especies de

estrategia k se encuentran en las aguas tropicales de bajas latitudes, mientras que muy pocas especies, que son de estrategia r, se encuentran en altas latitudes. Los cambios de temperatura producen migraciones de las asociaciones hacia los polos o el ecuador, según aumente o disminuya la temperatura global, para mantener su temperatura óptima de vida (fig. 15.9).

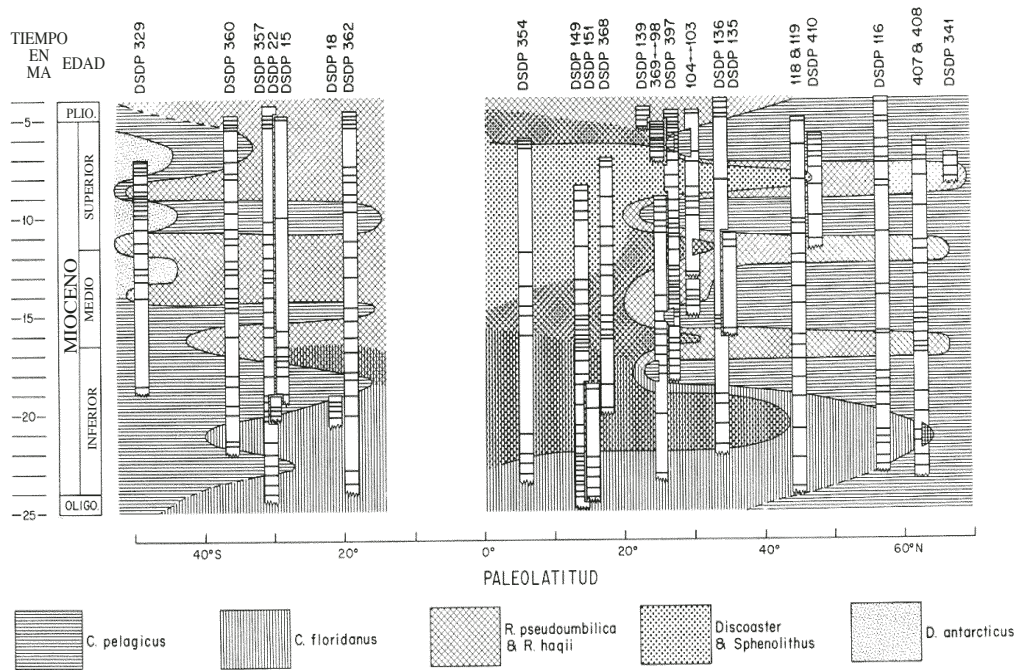


FIGURA 15.9. Migraciones de las asociaciones durante el Mioceno. Modificado de Haq (1980) en *Micropaleontology*.

Emiliania huxleyi es la especie viviente más abundante, ya que es la más eurihalina y euriterma que se conoce, pues además de tolerar grandes diferencias de salinidad, soporta temperaturas muy diferentes entre 1 y 31°C (fig. 15.10). Esto conlleva una variabilidad ecofenotípica; así las formas frías tienen un menor número de elementos y un escudo proximal robusto, mientras que las formas cálidas tienen más elementos y una estructura más delicada. *E. huxleyi* se encuentra en todas las latitudes, representando más del 50% en medias latitudes y casi el 100% en altas latitudes, puede alcanzar los 10 millones de ejemplares por litro y parece ser la especie calcítica más abundante de la Tierra. En los sedimentos más recientes se están empleando nuevas técnicas para medir la temperatura, ya que los cocolitofóridos producen alkenonas (largas cadenas de moléculas de carbono), cuyas proporciones dependen de la temperatura del océano.

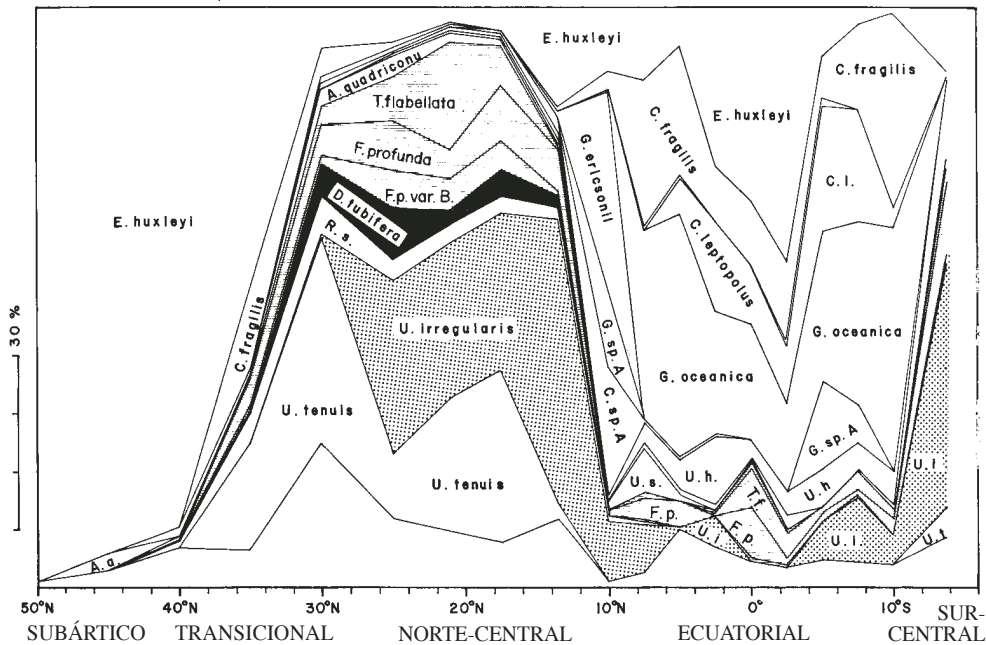


FIGURA 15.10. Asociaciones de cocolitofóridos actuales por zonas latitudinales en el Océano Pacífico. Modificado de Honjo (1977) en *Oceanic Micropaleontology*.

Algunas especies de los géneros *Lanternithus*, *Pontosphaera*, *Scyphosphaera*, *Transversopontis*, *Zygrhablithus* y *Helicosphaera*, son más abundantes en ambientes costeros que en el océano abierto. Sobre todo, las especies de la Familia Braarudosphaeraceae son indicadores de medios costeros, pues tienen una fase bentónica que limita su distribución batimétrica y por esta razón están ausentes en los medios abiertos más profundos de menor luminosidad. Sin embargo, generalmente la abundancia de cocolitos en los sedimentos decrece hacia la costa.

La mayor parte de los cocolitofóridos viven en el plancton marino junto con diatomeas, radiolarios, foraminíferos, etc. La desarticulación de la cooesfera se produce generalmente en la caída hacia el fondo antes de llegar a la zona de oxígeno mínimo y a la termoclina. Los dos grupos de fitoplancton más abundantes en los océanos son los cocolitofóridos y las diatomeas, los cuales constituyen la base de la cadena trófica. Así pues, sirven de alimento a animales más complejos que constituyen el zooplancton, tales como los copépodos. Un resto fecal puede contener miles de cocolitos y al ser de mayor tamaño cae al fondo más rápidamente. En varias semanas se puede depositar y cuando se descompone se liberan los cocolitos, pero si son rápidamente enterrados en un ambiente anóxico, se pueden conservar incluso por debajo del nivel de compensación de la calcita, tal y como fue puesto de manifiesto por Honjo (1976).

15.7. Bioestratigrafía

Los nanofósiles calcáreos en los sedimentos del Jurásico son aún poco abundantes y suelen estar mal conservados, presentando recristalización, por lo que su utilidad ha sido limitada. En el Cretácico se ha utilizado *Nannoconus*, cuyas especies son más frecuentes en los estratos calizos del Berriasiense-Aptiense, pero sobre todo se han utilizado otros coccolitofóridos que son abundantes en los intervalos margosos, especialmente del Santoniense-Maastrichtiense. En el Cenozoico aparecen los discoastéridos y esfenolítidos, que son muy abundantes junto a otros coccolitofóridos.

El nanoplancton calcáreo ha demostrado ser muy útil para la subdivisión bioestratigráfica y en especial del Cenozoico. En 1954 Bramlette y Riedel propusieron la primera biozonación para sedimentos del Cenozoico. Asimismo, Martini (1971) estableció una zonación con 25 zonas (NP1 a NP25) para el Paleógeno, 18 zonas (NN1 a NN18) para el Neógeno, y 3 zonas (NN19 a NN21) para el Cuaternario. Esta zonación numérica es similar a las establecidas algunos años antes por Blow y Berggren para foraminíferos planctónicos. Otras biozonaciones muy utilizadas son la de Bukry (1973) para el Cenozoico y la de Thierstein (1976) para el Mesozoico.

Su gran utilidad bioestratigráfica se ha puesto de manifiesto en los programas de perforación de los océanos DSDP y ODP desde el año 1968. La resolución bioestratigráfica alcanzada para el Cenozoico se estima entre un millón y 60 000 años. Recientemente, una útil síntesis bioestratigráfica, realizada por varios autores, ha sido editada por Bown *et al.* (1998).

La rapidez en la preparación de las muestras por la técnica del frotis es una ventaja, pero la poca resolución de los microscopios ópticos es una limitación.

Ahora bien, el carácter pelágico y cosmopolita de estos organismos permite establecer biozonaciones muy detalladas en latitudes medias y bajas y realizar correlaciones a gran distancia. Esto ha sido posible gracias a que tienen una serie de ventajas: llegan a ser muy abundantes, han evolucionado muy rápidamente, tienen una amplia distribución por todos los océanos y se encuentran desde el Triásico. Desde el Cretácico Superior son muy abundantes y como constructores de rocas juegan un papel muy relevante, alcanzándose en algunas margas y calizas enormes concentraciones (fig. 15.11).

Sin embargo, tienen una serie de limitaciones en su aplicación bioestratigráfica que son debidas principalmente al control ecológico, la alteración diagenética y la resedimentación (Molina, 1985).

El control ecológico es relativamente pequeño, pues están distribuidos por todos los océanos, siendo el factor temperatura el que más les puede afectar. Por ejemplo, los discoastéridos desaparecieron antes en altas latitudes debido a las glaciaciones.

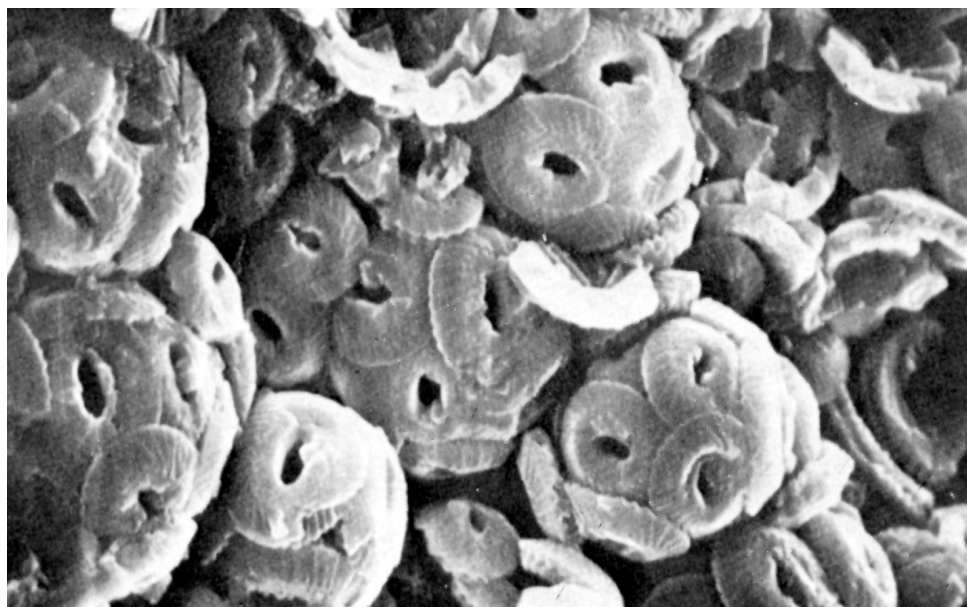


FIGURA 15.11. Superficie de una caliza del Jurásico Superior de Inglaterra con abundantes cocoesferas y cocolitos de *Ellipsagelosphaera communis*. Modificado de Tappan (1980).

La alteración diagenética puede causar mayores problemas, ya que se pueden producir disolución y recrecimientos que imposibiliten o hagan muy difícil la determinación de las especies. La disolución también se puede dar durante los procesos bioestratinómicos, especialmente por debajo de la lisoclina y del nivel de compensación de la calcita (fig. 15.12).

Los holococolitos son más pequeños y poco resistentes a la disolución por lo que es difícil que fosilicen. Ciertas especies como *Coccolithus pelagicus* son más resistentes y algunos pueden encontrarse por debajo de los 5000 m, bien por estar protegidos dentro de restos fecales o membranas orgánicas, o simplemente por ser más resistentes. En general, parecen ser más resistentes que los foraminíferos planctónicos, lo cual podría ser también debido a un mayor contenido en magnesio de su calcita.

Ahora bien, los recrecimientos calcínicos pueden causar mayores problemas de tipo taxonómico, pues son difíciles de detectar debido al tamaño tan pequeño de los cocolitos. Los crecimientos secundarios de calcita pueden enmascarar la morfología y dar lugar a una incorrecta determinación de las especies. Así ha ocurrido con algunas especies descritas de *Discoaster* y *Reticulofenestra*, que son en realidad distintos grados de recalificación de especies ya definidas anteriormente. Un ejemplo de este tipo de procesos se muestra en el capítulo de tafonomía para la especie *Emiliania huxleyi*.

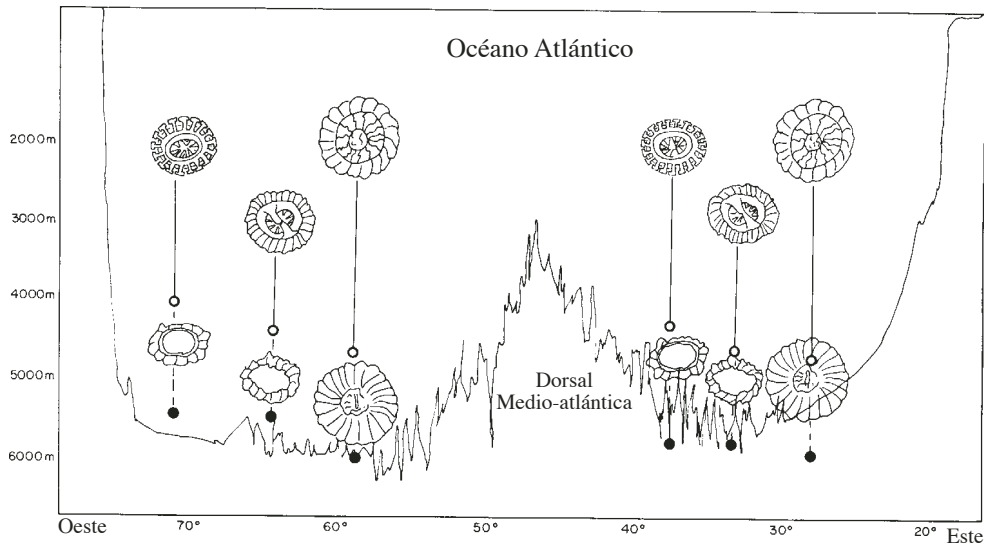


FIGURA 15.12. Disolución asimétrica de *Emiliana huxleyi*, *Gephyrocapsa oceanica* y *Cyclococcolithina leptopora*. El círculo marca el inicio de la disolución y el punto la desaparición. Modificado de Schneidermann (1977) en *Oceanic Micropaleontology*.

La resedimentación de los cocolitos suele causar los mayores problemas de tipo bioestratigráfico. La pequeña talla de los cocolitos los hace fácilmente transportables, pudiendo así las corrientes erosionar terrenos con cocolitos fósiles, ponerlos en suspensión y reelaborarlos en depósitos más modernos. Los cocolitos pueden tardar años en llegar a depositarse en los fondos oceánicos. Ciertos sedimentos de medios de alta energía, que han sido bien datados con otros fósiles de mayor tamaño, contienen gran cantidad de nanofósiles reelaborados. Asimismo, las biozonas contiguas suelen tener bastantes nanofósiles resedimentados alocrónicamente, que en estos casos son muy difíciles de reconocer, ya que suelen tener una conservación muy parecida y no se observan las típicas recrystalizaciones. El problema de la reelaboración hace que las biozonas más fiables sean las establecidas con una primera aparición, pero en el caso de los sondeos son más útiles las últimas apariciones, ya que en estos existe el problema de la contaminación hacia los testigos más bajos.

Bibliografía

- BOWN, P. R. ed. 1998. *Calcareous Nannofossil Biostratigraphy*. Chapman y Hall, 1-314.
 BUKRY, D. 1973. Low latitude coccolith biostratigraphic zonation. *Initial Reports DSDP*, 15, 685-703.

- COLOM, G. 1982. Nota sobre la posición sistemática de los *Nannoconus*. *Revista Española de Micropaleontología*, 14, 323-334.
- DEFLANDRE, G. 1952. Classe Coccolithophoridae. En: *Traité de Paléontologie* (E. Piveteau, ed.). Mason, París, 1, 107-115.
- JANIN, M. C. 1990. Variabilité et évolution chez les *Discoaster* et genres voisins (nanofossiles calcaires du Cénozoïque). *Revue de Micropaléontologie*, 33, 175-192.
- FLORES, J. A. 1985. *Nanoplancton calcáreo en el Neógeno del borde Noroccidental de la cuenca del Guadalquivir (SO de España)*. Tesis doctoral, Universidad de Salamanca, 1-711
- HAQ, B. U. 1978. Calcareous Nannoplankton. En: *Introduction to Marine Micropaleontology*. (B. U. Haq y A. Boersma, eds.) (reed. 1998). Elsevier, Nueva York, 1-376.
- HONJO, S. 1976. Coccoliths: production, transportation and sedimentation. *Marine Micropaleontology*, 1, 65-79.
- LAMBERT, B. 1986. La notion d'espèce chez le genre *Braarudosphaera* Deflandre, 1947, Mythe et réalité. *Revue de Micropaléontologie*, 28(4), 255-264.
- MARTINI, E. 1971. Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation, En: *Proceedings of the 2nd Planktonic Conference, Roma 1970* (A. Farinaci, ed.). Technoscienza, 739-785.
- MOLINA, E. 1985. Foraminíferos versus nanoplancton: evaluación comparativa de su utilidad bioestratigráfica. *Memorias de las I Jornadas de Paleontología, Zaragoza*, 181-192.
- NOËL, D. 1965. *Sur les coccolithes du Jurassique européen et d'Afrique du Nord. Essai de classification des coccolithes fossiles*. CNRS, París, 1-209.
- PERCH-NIELSEN, K. 1985. Mesozoic and Cenozoic calcareous nanofossils. En: *Plankton Stratigraphy* (H.M. Bolli et al., eds.). Cambridge University Press, 329-554.
- SAN MIGUEL, M. 1976. *Estudio del nanoplancton calcáreo del estrecho Nort-Bético*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 1-334.
- SIESSER, W. G. 1993. Calcareous nannoplankton. En: *Fossil Prokaryotes and Protists* (J. H. Lipps, ed.). Blackwell, Boston, 169-201.
- TAPPAN, H. 1980. *The Paleobiology of Plant Protists*. W. H. Freeman, San Francisco, 1-1028.
- THIERSTEIN, H. R. 1976. Mesozoic calcareous nannoplankton biostratigraphy of marine sediments. *Marine Micropaleontology*, 1, 325-362.
- WINTER, A. y SIESSER, W. G. 1994. *Coccolithophores*. Cambridge University Press, 1-242.
- YOUNG, J. R. y otros 9 autores. 1997. Guidelines for coccolith and calcareous nanofossil terminology. *Paleontology*, 40(4), 875-912.