

DISS. ETH NO. 19191

Ecological and evolutionary significance of coccolith size changes

A dissertation submitted to the

ETH ZURICH

for the degree of

Doctor of Sciences

presented by

Sandra Herrmann

Dipl. Geol., TU Bergakademie Freiberg

Born December 5, 1981

citizen of
Germany

Accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Hans R. Thierstein
Prof. Dr. Jorijntje Henderiks
Prof. Dr. Ralf Schiebel

2010

Abstract

Coccolithophores are marine unicellular algae, representing one of the major phytoplankton groups living in the oceans today. They are of special interest, because their scales (coccoliths) have been one of the most important constituents of carbonate sediments deposited on the world's ocean floor. All living coccolithophores belong to the phylum Haptophyta and the class Prymnesiophyceae (Jordan and Chamberlain, 1997). Their morphology is characterized by an extracellular cover (coccosphere), which is composed of numerous calcite platelets – the coccoliths. The recognition of different species was so far based on their morphology, i.e. the type and the arrangement of the minute calcite crystals forming the coccoliths. Based on this concept, there are about 200 different species of coccolithophores known today (Jordan and Kleijne, 1994, Young et al., 2003). However, new evidence from molecular genetic analyses of coccolithophores from clonal cultures imply that a much higher species richness among living coccolithophores exists than previously suspected (Sáez et al., 2003, De Vargas et al., 2004, Ripley et al., 2008). Previous work has shown that coccolith size of several species or morphotypes can be related to temperature (e.g. Bollmann, 1997, Knappertsbusch et al., 1997), salinity (e.g. Bollmann and Herrle, 2007, Bollmann et al., 2009) or nutrient availability (e.g. Henderiks and Renaud, 2004; Quinn et al., 2005). Thus the attempt of this thesis to investigate the variability of entire coccolith assemblage sizes combined with taxonomic observations at the genus level presents a first step to a better understanding of general patterns in coccolith assemblages. A similar study was carried out for planktic foraminifera, which resulted in considerable new knowledge on this group's size variability over the Cenozoic period.

To study entire coccolith assemblage size (CAS), more than 1 million frames were acquired with an automated scanning electron microscope (Philips XL 30) and processed with a semi-automated image analysis program (ImageJ). I measured approximately 170 000 coccoliths for four different data sets. Statistical tests have shown that the 90th percentile (CAS-90), the value separating the largest 10% from the smaller 90% of an assemblage, is the most meaningful parameter to illustrate size variability of coccolith assemblages. In all analyzed data sets the 90th percentile is highly correlated to the mean (CAS-MEAN), which underlines the CAS-90 relevance for the entire assemblage.

Based on the described method, four selected time-intervals were investigated. In a first step of this work the influence of today's ecological parameters on size was analyzed in a globally representative set of Holocene assemblages. Evolutionary patterns of older coccolith assemblage sizes and their correlations with paleo-ecological changes have also been analyzed in periods of well-known climate changes and within the entire Cenozoic (Chapters 3-5).

Changes in Holocene coccolith assemblage size are related to temperature variations and to a certain degree nutrient availability (Chapter 2). A decrease in coccolith assemblage size with increasing sea surface temperatures was found, which is dominantly an effect of varying relative abundances of the few abundant genera producing large coccoliths. The negative correlation of coccolith assemblage size and sea surface temperature is the opposite of that, observed in test sizes of planktic foraminifera assemblages, which produce larger tests in warm waters (Schmidt et al., 2004). The causes for these

patterns remain speculative, particularly in view of the different physiological processes, e.g. internal (coccolithophores) versus external (planktic foraminifera) test developments.

Pleistocene coccolith size variations reflect these Holocene results to a certain extent (Chapter 3). Investigations of coccolith assemblages from two upwelling regions, the South Atlantic and Indian Ocean, show that coccolith size variability is caused by relative abundance changes in large genera, whereas size changes within taxa barely influence assemblage size variations. These patterns exactly replicate the Holocene observations. On the other hand, size variations in Pleistocene upwelling assemblages are neither correlated to paleo-temperature or paleo-productivity proxies, which is an unexpected result and could be caused by the relatively small paleo-temperature variabilities suggested by other paleoproxies in these areas.

During the Pliocene, incipient glaciation in the northern polar areas and the closure of the Panama strait, coccolith assemblage size generally increases and shows rapidly alternating fluctuations, particularly in a Caribbean Sea record (Chapter 4). An abundance increase of taxa with large coccoliths lead to these changes, that are, however, largely uncorrelated to available paleoproxies. The coccolith size variations examined in the Caribbean Sea record are possibly related to its proximity to the Panama strait and related habitat changes during and after the closure. The considerable amplitudes of these size fluctuations subsequently declined until 2 Ma. This may be the result of a gradual adjustment of coccolithophores to the new habitat conditions. In agreement with Holocene patterns Pliocene coccolith assemblage sizes at high latitudes were larger than at low latitudes and resulted from abundances changes of large-coccolith producing taxa. Coccolith size variations within genera apparently had little or no effect on the entire assemblage size signal. In general coccolith assemblage sizes were larger in the Pliocene than anytime since. The evolution and rise to dominance of several new species in the small-coccolith producing genera *Gephyrocapsa* and *Emiliana* since the Pliocene are the most likely explanation.

The analysis of Cenozoic coccolith assemblage size variations in eight deep-sea sediment records from the three major ocean basins covering subantarctic, temperate, subtropical and tropical regions reveals that the coccolith sizes of whole assemblages show globally recognizable changes and size distribution histograms have varied between uni- and bimodal. Relatively strong size variability during the Paleocene was followed by a period of exceptionally large coccoliths during the Eocene. Thereafter, considerable temporal variability of coccolith sizes is observed at most sites, albeit with no recognizable major globally synchronous fluctuations. Since the middle to late Miocene coccolith assemblage sizes have decreased to Holocene "dwarfism" in all five records investigated. An exception in this general size reduction is the Pliocene interval, which is characterized by large fluctuations. In general, stronger size variability and largest sizes are observed at high latitudes. The size variability is the result of relative abundance changes and the speciation and extinction of large-sized species and/or genera, such as *Calcidiscus*, *Coccolithus*, *Chiasmolithus*, *Cruciplacolithus* and *Reticulofenestra*. Available proxies for paleotemperatures, paleoproductivity, paleostratification and total nannofossil diversity, speciation, extinction, and turnover rate show no coherent trends with entire

coccolith assemblage sizes, contrary to a moderately good correlation with the species richness of coccolith-bearing taxa.

A comparison of coccolith and planktic foraminifera assemblage size variations through the Cenozoic shows that the regional size trends for both microfossil groups differ depending on latitude. The inverse size trends among these groups relative to latitude (and thus surface water temperatures) were recognized at two low latitude sites and already observed in the Holocene (Chapter 2). While the planktic foraminifera test sizes show an increase in the tropics and subtropics during the late Neogene, the coccolith sizes show a global size decrease, which was only interrupted by short-term size fluctuations in the Pliocene record of the North Atlantic. That late Neogene coccolith size decrease is the result of the extinction and abundance decrease of taxa producing large coccoliths since the middle Miocene and the global rise to dominance of small-coccolith producing taxa since.

Zusammenfassung

Coccolithophoriden sind marine, einzellige Algen und stellen eine der Hauptphytoplanktongruppen in den heutigen Ozeanen dar. Sie gehören zum Stamm der Haptophyta und der Klasse der Prymnesiophyceae (Jordan and Chamberlain, 1997). Coccolithophoriden sind autotrophe und photosynthese-treibende Organismen und damit an die photische Zone gebunden wo sie weltweit in großer Anzahl vorkommen. Die Taxonomie von Coccolithophoriden ist durch ihr externes Skelett, der Coccosphäre, definiert, die aus zahlreichen kalzitischen Plättchen, den Coccolithen, zusammengesetzt ist. Traditionelle Artdefinitionen basieren auf morphologischen Unterschieden in Coccosphären und Coccolithen sowie deren Anordnung auf der Zelle. Basierend auf diesen Konzepten sind heute etwa 200 Arten von Coccolithophoriden bekannt (Jordan and Kleijne, 1994, Young et al., 2003). Molekulargenetische Analysen haben jedoch gezeigt, dass verschiedene Coccolithophoriden, die bisher durch ihre Struktur und Form einer Art zugeordnet wurden in Wirklichkeit monophyletische Geschwistergruppen mit oft nur feinen morphologischen Unterschieden sind (Sáez et al., 2003; De Vargas et al., 2004, Ripley et al., 2008). Frühere Arbeiten haben gezeigt, dass Coccolithengröße von verschiedenen Arten und Morphotypen in Beziehung zu Umweltbedingungen wie Temperatur (Bollmann, 1997; Knappertsbusch et al., 1997), Salinität (Bollman und Herrle, 2007; Bollmann et al., 2009) oder Nährstoffangebot (Henderiks und Renaud, 2004; Quinn et al., 2005) stehen. Infolgedessen fokussiert die vorliegende Arbeit das Blickfeld von der Größenentwicklung einzelner Arten auf die Größenveränderung der gesamten Coccolithen-Vergesellschaftung in Kombination mit taxonomischen Veränderungen auf dem Gattungsniveau. Dadurch bietet sich erstmals die Möglichkeit Einblicke in übergeordnete (makro-ökologische) Muster von Coccolithen-Biozönose zu gewähren. Eine ähnliche Studie planktischer Foraminiferen führte bereits zu bemerkenswerten Erkenntnissen über die Größenentwicklung dieser Gruppe im Känozoikum.

Zu diesem Zweck wurden mit Hilfe eines automatisierten Rasterelektronenmikroskops (Philips XL 30) und eines semi-automatischen Bildanalyseprogramms (AnalysisFive, ImageJ) mehr 1 Million Bilder bearbeitet und etwa 170 000 Coccolithen in vier verschiedenen Datensätzen vermessen. Es zeigt sich, dass Größenvariationen von Coccolithen-Vergesellschaftungen am repräsentativsten durch das 90er Perzentil dargestellt werden kann, dem Wert, der die größten 10% aller Individuen in einer Biozönose von den kleinen 90% trennt. In allen Datensätzen dieser Arbeit ist dieser Wert hoch mit dem jeweiligen Mittelwert korreliert.

Mittels dieser Methodik wurden vier Zeitintervalle bearbeitet. Als erstes wurden ökologische Einflüsse auf die Größenverteilung von Coccolithen in holozänen Oberflächensedimentproben untersucht (Kapitel 2). Die gefundenen Muster wurden anschließend in Zeitintervallen vergangener klimatischer Veränderungen und im gesamten Känozoikum verifiziert (Kapitel 3-5).

Kapitel 2 zeigt, dass Größenvariationen in holozänen Coccolithen-Vergesellschaftungen durch Temperatur und in geringem Maße durch das Nährstoffangebot gesteuert sind. Eine Größenabnahme innerhalb der Coccolithen-Vergesellschaftungen korreliert mit einem Anstieg der Temperatur des Oberflächenwassers und wird durch Schwankungen in der Häufigkeit einiger Gattungen mit großen

Coccolithen hervorgerufen. Die negative Größen-Temperatur-Korrelation stellt das Gegenteil zum positiven Größentrend der planktischen Foraminiferen dar, die bei warmen Temperaturen große Gehäuse bilden (Schmidt et al., 2004). Der Grund dieser gegensätzlichen Trends wird in den unterschiedlichen physiologischen Prozessen der beiden Gruppen, wie der zellinternen Coccolithenentstehung im Gegensatz zum externen, kumulativ wachsendem Foraminiferengehäuses, vermutet.

Größenvariationen von pleistozänen Coccolithen-Vergesellschaftungen reflektieren diese holozänen Muster nur in geringem Maß (Kapitel 3). Es wurden Bohrkernproben von Auftriebsgebieten im Südatlantik und Indischen Ozean untersucht. Die Coccolithengrößen sind ebenfalls durch Häufigkeitsveränderungen in Gattungen mit großen Coccolithen charakterisiert und zeigen ebenso einen nur sehr geringen Einfluss von Größenvariationen innerhalb dominanter Gattungen. Diese Ergebnisse entsprechen den Beobachtungen aus dem Holozän. Andererseits sind die dokumentierten Größenvariationen von Coccolith-Biozönosen im Pleistozän weder mit verfügbaren Paläo-Temperatur noch mit Paläo-Produktivitätsproxies korreliert.

In Kapitel 4 wird die Größenverteilung von Coccolithen-Vergesellschaftungen während des pliozänen Klimawandels und der Schließung des Panamakanals in Bohrkernen der Karibik und des Nordatlantiks dokumentiert. Ein genereller Größenanstieg geht mit starken Größenschwankungen einher, was besonders in der Karibik nachgewiesen werden konnte. Diese allgemeine Größenzunahme von Coccolithengemeinschaften ist durch eine Häufigkeitszunahme von Gattungen mit großen Coccolithen hervorgerufen und weist keine Korrelation mit den zur Verfügung stehenden Umweltproxies auf. Die in der karibischen Bohrung gefundenen hohen Größenvariationen sind wahrscheinlich auf die Nähe zum Panamakanal, dessen Schließung sowie den einhergehenden Habitatänderungen zurückzuführen. Die Größenschwankungen nehmen zwischen 2.7 und 2 Millionen Jahren ab, was als Adaption an neu entstandene Habitatbedingungen interpretiert werden kann. In Übereinstimmung mit den holozänen Mustern, weisen auch die Coccolithen-Biozönosen des Pliozäns in hohen Breitengraden allgemein größere Coccolithen auf (im Gegensatz zu tropischen oder subtropischen Vergesellschaftungen). Generell sind Größenvariationen in der Vergesellschaftung ebenfalls durch Häufigkeitsveränderungen von Gattungen mit großen Coccolithen gesteuert und Gattungs-interne Größenschwankungen haben einen vernachlässigbaren Einfluss auf das Größensignal. Im Vergleich zu holozänen und pleistozänen Beobachtungen sind Coccolithen aus pliozänen Biozönosen allgemein größer was auf die Entstehung neuer Arten in den Gattungen mit kleinen Coccolithen, namentlich *Gephyrocapsa* und *Emiliana*, zurückzuführen ist.

Die Analyse von älteren, känozoischen Proben in acht Bohrungen von subantarktischen, gemäßigten, subtropischen und tropischen Breitengraden aller großen Meere zeigt weiterhin, dass Größenhistogramme von Coccolithen-Biozönosen über die letzten 65 Millionen Jahre zwischen Uni- und Bimodalität variierten (Kapitel 5). Geringe Größenschwankungen der relativ kleinen Coccolithenvergesellschaftungen im Paläozän wurden im Eozän von zunehmend großen Arten abgelöst. Darauf folgte eine Periode mit sehr variablen, großen und kleinen, Biozönosen, die jedoch

kein global einheitliches stratigrafisches Muster aufweisen. Seit dem mittleren bis späten Miozän wurden Coccolithen-Vergesellschaftungen bis heute generell kleiner. Eine Ausnahme dieses globalen Trends stellen starke Größenschwankungen im Pliozän dar. Die beobachteten Fluktuationen in den letzten 65 Millionen Jahren sind auf relative Häufigkeitsschwankungen und die Entstehung und das Aussterben von Arten und/oder ganzen Gattungen, die große Coccolithen produzieren, wie zum Beispiel *Calcidiscus*, *Coccolithus*, *Chiasmolithus*, *Cruciplacolithus* and *Reticulofenestra*, zurückzuführen. Es konnte kein Zusammenhang zwischen den beobachteten Größenvariationen und verfügbaren Proxies für Paläotemperatur, Paläoproduktivität, Paläostratifizierung oder mit Schwankungen der Diversitäts-, Spezialisierungs-, Aussterbe- oder Turnover-Raten von Nannofossilien nachgewiesen werden. Im Gegensatz dazu sind Größenveränderungen in diesen Langzeituntersuchungen relativ gut mit der jeweiligen Diversität Placolithen-tragender Arten korreliert. Ein Vergleich der Größenentwicklung von Coccolithen mit denen planktischer Foraminiferen über das gesamte Känozoikum zeigt, dass beide Gruppen in hohen Breiten ähnliche, in tropischen und subtropischen Gebieten jedoch gegensätzliche Größenveränderungen aufweisen. Dieser inverse Trend wurde bereits im Holozän dokumentiert (Kapitel 2). Während planktische Foraminiferengehäuse in den tieferen Breiten während des Neogens größer werden, zeigen Coccolithen eine generelle Größenreduktion, die nur durch die kurzzeitigen, starken Schwankungen im Pliozän im nördlichen Atlantik unterbrochen wurden. Diese generelle Verkleinerung von Coccolithen-Vergesellschaftungen seit dem mittleren/späten Miozän wird durch das Aussterben und durch relative Häufigkeitsschwankungen von Taxa mit großen Coccolithen sowie der erhöhten Dominanz von Arten und Gattungen mit kleinen Coccolithen hervorgerufen.

Resumé

Les Coccolithophoridées sont des algues unicellulaires marines qui constituent le plus grand groupe de phytoplancton vivant dans les océans de nos jours. Ils sont particulièrement étudiés du au fait qu'ils sont l'un des composants majeurs des sédiments carbonatés de par leurs plaques de calcite (coccolithes) déposés dans les océans. Les coccolithophoridées vivant appartiennent au groupe des Haptophytes et à la classe des Prymnesiophyceae (Jordan and Chamberlain, 1997). Leur morphologie est caractérisée par une couche extracellulaire appelée coccosphère, qui est composée de plusieurs plaques de calcite, les coccolithes. L'identification des différentes espèces a longtemps été basée sur des critères morphologiques comme le type et la disposition de petits cristaux de calcite formant le coccolithe. Ainsi, environ 200 espèces différentes de coccolithophoridées sont aujourd'hui répertoriées (Jordan and Kleijne, 1994, Young et al., 2003). Cependant, de nouvelles données basées sur des analyses génétiques moléculaires provenant de cultures de clone établissent une plus grande diversité des espèces parmi les coccolithophoridées vivants contrairement à celles établies à partir de la morphologie (Sáez et al., 2003, De Vargas et al., 2004, Ripley et al., 2008). Des travaux antérieurs ont montré que la taille des coccolithes de plusieurs espèces ou morphotypes influencerait avec la température (e.g. Bollmann, 1997, Knappertsbusch et al., 1997), salinité (e.g. Bollmann and Herrle, 2007, Bollmann et al., 2009) ou la disponibilité en nutriments (e.g. Henderiks and Renaud, 2004; Quinn et al., 2005). De ce fait, le but de cette thèse consiste à investiguer la variabilité des tailles de l'assemblage entier de coccolithes couplée à des observations taxonomiques sur les genres. Cette étude est une première étape qui vise à une meilleure compréhension du mode général de l'assemblage des coccolithes. Une étude similaire a déjà été réalisée sur les foraminifères planctoniques, ce qui a conduit à une connaissance approfondie de ce groupe en terme de variabilité de taille sur la période du Cénozoïque.

Afin d'étudier la taille de l'assemblage entier des coccolithes (CAS), plus d'un million d'images a été acquis à l'aide d'un microscope électronique à balayage automatisé (Philips XL 30) et traité en utilisant un programme d'analyse d'image semi automatisé (ImageJ). J'ai analysé environ 170 000 coccolithes provenant de quatre séries de données différentes. Les données statistiques ont montré que le 90^{ème} percentile (CAS-90), c'est à dire la valeur séparant les 10% plus larges des 90% plus petits d'un assemblage, est le paramètre le plus caractéristique pour illustrer la variabilité de la taille des assemblages de coccolithes. Dans toutes les séries analysées, le 90^{ème} percentile montre une forte corrélation avec la moyenne (CAS-MEAN), ce qui souligne la pertinence du CAS-90 pour l'assemblage entier.

Quatre intervalles de temps ont été sélectionnés et analysés selon la méthode décrite ci-dessus. La première partie de cette étude traite de l'influence des paramètres écologiques actuels basée sur une série d'assemblages couvrant l'Holocène dans sa globalité. Les modes évolutifs des tailles d'assemblages de coccolithes plus anciens et leurs corrélations avec les changements paléoécologiques ont également été analysés sur des périodes bien connues au niveau des variations climatiques et sur tout le Cénozoïque (Chapitres 3-5).

Les changements de taille observés dans l'assemblage des coccolithes holocènes sont liés à des variations de température et d'une certaine manière à la disponibilité en nutriments (Chapitre 2). Une diminution de la taille associée à une augmentation des températures de surface a été observée, ce qui résulte principalement des abondances relatives de variations des quelques genres abondants, produisant de larges coccolithes. La corrélation négative entre la taille et la température des eaux de surface est opposée comme celle observée dans les tests de foraminifères planctoniques, qui produisent de plus larges tests en eaux chaudes (Schmidt et al., 2004). Les causes de ces tendances restent incertaines, plus particulièrement lorsqu'on s'attarde sur les différents processus physiologiques c'est à dire sur le développement du test interne (coccolithophoridées) vs. externe (foraminifères planctoniques).

Les variations de taille des coccolithes du Pléistocène reflètent d'une certaine manière celles observées à l'Holocène (Chapitre 3). L'étude de l'assemblage des coccolithes sur deux régions d'upwellings qui sont l'Atlantique Sud et l'Océan Indien, montre que la variabilité de la taille est due des changements relatifs d'abondance de genres larges, tandis que les changements de taille au sein même des taxons influencent à peine les variations de taille de l'assemblage. Ces tendances se retrouvent également à l'Holocène. D'un autre côté, les variations de taille observées dans les assemblages des upwellings du Pléistocène ne sont ni corrélés aux proxies de paléotempératures, ni à ceux de paléoproduktivité. Ceci est d'autant plus un résultat surprenant et pourrait être causé par de relatives petites variations de paléotempérature comme le suggèrent d'autres paléoproxies de ces zones.

Au cours du Pliocène, associée à la glaciation naissante dans les zones polaires nordiques et la fermeture du détroit de Panama, la taille de l'assemblage des coccolithes augmente d'une manière générale et montre rapidement des fluctuations, ce qui est particulièrement visible dans l'enregistrement de la mer des Caraïbes (Chapitre 4). L'augmentation de l'abondance des taxons à coccolithes larges conduit à ces changements qui ne sont cependant pas corrélés avec les paléoproxies disponibles. Les variations de taille des coccolithes observées dans la mer des Caraïbes peuvent être liées à sa proximité avec le détroit de Panama et aux changements de niches écologiques pendant et après la fermeture. Les amplitudes considérables de ces fluctuations de taille ont diminué jusqu'à 2 Ma. Cela pourrait être la conséquence d'une adaptation progressive des coccolithophoridées à leurs nouvelles conditions d'habitat. Selon les tendances holocènes, les tailles de l'assemblage des coccolithes au Pliocène à haute latitude seraient plus larges qu'à basse latitude et résulteraient des changements en abondance des taxons à coccolithes larges. Les variations de taille des coccolithes au sein d'un même genre n'auraient peu ou pas d'effet sur le signal de l'assemblage total. D'une manière générale, les tailles de l'assemblage des coccolithes étaient plus larges au Pliocène que dès lors. L'explication la plus logique serait l'évolution et l'apparition jusqu'à la prédominance de plusieurs nouvelles espèces dans les petites coccolithes produisant les genres *Gephyrocapsa* et *Emiliana* depuis le Pliocène.

L'étude des variations de taille de l'assemblage des coccolithes au Cénozoïque dans huit enregistrements sédimentaires en mer profonde forment les trois bassins océaniques majeurs comprenant les régions subantartiques, tempérées, subtropicales et tropicales. Cette étude montre que la taille des coccolithes de l'assemblage total reflète globalement des changements reconnaissables et que les histogrammes de taille varie entre une distribution uni- et bimodale. La variabilité de taille relativement importante au cours du Paléocène a été suivie d'une période à coccolithes exceptionnellement larges durant l'Eocène. Par la suite, une variabilité temporelle considérable de taille des coccolithes est observée dans la plupart des sites, bien qu'aucune fluctuations majeures synchrones ne soit reconnaissable. Depuis le Miocène moyen jusqu'au Miocène Supérieur, les tailles de l'assemblage des coccolithes dans les cinq enregistrements étudiés ont décliné jusqu'au « nanisme » holocène. Une exception à cette diminution de taille a cependant été observée dans l'intervalle du Pliocène, qui est caractérisée par de larges fluctuations. En général, une variabilité de taille plus importante et des tailles plus grandes sont observées dans les hautes latitudes. La variabilité de taille est le résultat de changements relatifs en abondance ainsi que la spéciation et l'extinction d'espèces et/ou de genres à tailles larges, tels que *Calcidiscus*, *Coccolithus*, *Chiasmolithus*, *Cruciplacolithus* et *Reticulofenestra*. Les proxies disponibles de paléotempérature, paléoproduktivité, paléostratification, diversité des nanofossiles ainsi que leur spéciation, extinction et le taux de renouvellement montrent des tendances non corrélables avec les tailles des assemblages entiers des coccolithes, contrairement à une corrélation relativement bonne avec la profusion des espèces provenant des taxons formant des placolithes.

La comparaison des variations de la tailles des assemblages entre les coccolithes et les foraminifères planctoniques au cours du Cénozoïque montre que les tendances de taille au niveau régional pour les deux groupes de microfossiles diffèrent en fonction de la latitude. Les tendances inverses des tailles parmi ces groupes par rapport à la latitude (et donc aux températures des eaux de surface) ont été enregistrées sur deux sites à basse latitude et déjà observées dans l'Holocène (Chapitre 2). Tandis que les tailles des tests de foraminifères planctoniques montre une augmentation dans les tropiques et les régions subtropicales au Néogène Supérieur, les tailles des coccolithes observent une diminution globale, qui a seulement été interrompue par des fluctuations de courte période dans l'enregistrement Pliocène de l'Atlantique Nord. Cette diminution de la taille des coccolithes au Néogène Supérieur est le résultat de l'extinction et de la diminution en abondance des taxons produisant des larges coccolithes depuis le Miocène Moyen et depuis l'apparition jusqu'à la prédominance des taxons produisant des petites coccolithes.

Riassunto

Le coccolitoforee sono alghe marine unicellulari che costituiscono uno dei più importanti gruppi di fitoplancton che vivono attualmente negli oceani. Esse sono di particolare interesse perché i loro elementi scheletrici (coccoliti) costituiscono gran parte dei sedimenti carbonatici sui fondali oceanici. Tutti le coccolitoforee esistenti attualmente appartengono al phylum Haptophyta e alla classe Prymnesiophyceae (Jordan and Chamberlain, 1997). La loro morfologia è caratterizzata da un rivestimento extracellulare (coccosfera) che è composto da varie placchette calcitiche: i coccoliti. Il riconoscimento delle varie specie fino ad oggi è stato basato sulla morfologia, p.e. il tipo e la distribuzione dei piccoli cristalli calcitici che formano i coccoliti: con questo criterio ad oggi sono state riconosciute circa 200 differenti specie di coccolitoforee. (Jordan and Kleijne, 1994, Young et al., 2003). Tuttavia, nuove evidenze sulla genetica molecolare dei coccoliti, derivate da culture di clonazione, fanno intendere che esista una maggior ricchezza specifica tra le coccolitoforee viventi di quanto si pensasse in precedenza (Sáez et al., 2003, De Vargas et al., 2004, Ripley et al., 2008). Lavori precedenti hanno mostrato che le dimensioni dei coccoliti di varie specie o morfotipi sono correlate a temperatura (e.g. Bollmann, 1997, Knappertsbusch et al., 1997), salinità (e.g. Bollmann and Herrle, 2007, Bollmann et al., 2009) o disponibilità di nutrienti (e.g. Henderiks and Renaud, 2004; Quinn et al., 2005). Perciò, il tentativo di questa tesi di studiare la variabilità dimensionale di intere associazioni a coccoliti, combinata con osservazioni tassonomiche a livello di genere, rappresenta un primo passo verso una migliore comprensione dei generali percorsi delle associazioni a coccoliti. Uno studio simile è stato fatto per i foraminiferi planctonici ed i risultati hanno portato una considerevole nuova conoscenza della variabilità dimensionale di questo gruppo durante il Cenozoico.

Per studiare le dimensioni dell'intera associazione a coccoliti (CAS: coccolith assemblage size) sono state fatte più di 1 milione di acquisizioni con un microscopio elettronico a scansione (Philips XL 30), che sono state poi elaborate con un programma di analisi di immagini semi-automatico (ImageJ). Sono stati misurati circa 170 000 coccoliti per quattro differenti serie di dati. Test statistici hanno mostrato che il 90° percentile (CAS-90), il valore che separa il maggiore 10% dal minore 90% di un'associazione, è il parametro più significativo per rappresentare la variabilità dimensionale delle associazioni a coccoliti. In tutte le serie di dati analizzati il 90° percentile è altamente correlato alla media (CAS-MEAN), il che demarca la rilevanza del CAS-90 per l'intera associazione.

Il metodo descritto è stato applicato su quattro intervalli di tempo. Nella prima parte di questo studio è stata analizzata l'influenza degli attuali parametri ecologici sulle dimensioni in un gruppo, rappresentativo a scala globale, di associazioni oloceniche. I percorsi evolutivi delle associazioni a coccoliti più antiche e le loro correlazioni con i cambiamenti paleoecologici sono stati poi analizzati anche per periodi con cambiamenti climatici ben conosciuti e per tutto il Cenozoico (Capitoli 3-5).

I cambiamenti dimensionali delle associazioni a coccoliti oloceniche sono collegati a variazioni di temperatura e, in certa misura, alla disponibilità di nutrienti (Capitolo 2). È stata riscontrata una diminuzione delle dimensioni delle associazioni a coccoliti con l'aumento della temperatura superficiale, il che è fondamentalmente un effetto della variazione delle abbondanze relative dei pochi,

abbondanti generi a coccoliti grandi. La correlazione inversa tra la dimensione dell'associazione a coccoliti e la temperatura superficiale è l'opposto di quanto osservato per le dimensioni degli esemplari nelle associazioni a foraminiferi planctonici, i quali producono esemplari più grandi in acque più calde (Schmidt et al., 2004). Le cause di ciò rimangono speculative, in particolar modo per i differenti processi fisiologici come ad esempio lo sviluppo interno (coccolitoforee) piuttosto che esterno (foraminiferi planctonici) degli esemplari.

Le variazioni dimensionali dei coccoliti nel Pleistocene rispecchiano in parte quelle dell'Olocene (Capitolo 3). Gli studi sulle associazioni a coccoliti in due zone di upwelling, nell'Atlantico Meridionale e nell'Oceano Indiano, mostrano che la variabilità dimensionale dei coccoliti è causata dai cambiamenti di abbondanza relativa tra i generi a coccoliti grandi, mentre le variazioni dimensionali tra i vari taxa non influenzano significativamente le dimensioni dell'associazione. Questi andamenti riproducono esattamente le osservazioni dell'Olocene. D'altra parte le variazioni dimensionali delle associazioni di upwelling nel Pleistocene non sono correlate con i proxy di paleotemperatura, né con quelli di paleoproduttività, il che è un risultato inaspettato e può essere stato causato dalla variabilità di paleotemperatura relativamente piccola, suggerita da altri paleoproxy in queste aree.

Nel Pliocene, durante l'inizio della glaciazione nell'area nord polare e la chiusura dello stretto di Panama, le dimensioni delle associazioni a coccoliti generalmente aumentano e mostrano delle fluttuazioni che si alternano rapidamente, in particolare nel Mar dei Caraibi (Capitolo 4). Questi cambiamenti sono provocati da un aumento dell'abbondanza dei taxa a coccoliti grandi, ma non sono tuttavia correlati ad altri paleoproxy disponibili. Le variazioni dimensionali dei coccoliti esaminate nel Mar dei Caraibi possono essere collegate alla vicinanza dello stretto di Panama ed agli annessi cambiamenti di habitat durante e dopo la sua chiusura. L'ampiezza considerevole di queste fluttuazioni dimensionali decresce successivamente fino a 2Ma: questo può essere il risultato del graduale adattamento delle coccolitoforee alle nuove condizioni di habitat. In accordo con i percorsi olocenici, le dimensioni delle associazioni a coccoliti nel Pliocene erano maggiori alle alte latitudini che alle basse, e questo a causa dei cambiamenti delle abbondanze dei taxa a coccoliti grandi. Le variazioni dimensionali tra i generi di coccoliti avevano un effetto pressoché assente sulle dimensioni dell'intera associazione. In generale le dimensioni delle associazioni a coccoliti sono state maggiori nel Pliocene che nei periodi successivi. La spiegazione più probabile di ciò è che dal Pliocene si ha l'evoluzione e l'aumento, fino alla dominanza, di varie specie nuove nei generi a coccoliti piccoli *Gephyrocapsa* and *Emiliana*, .

L'analisi delle variazioni dimensionali delle associazioni a coccoliti nel Cenozoico sono state effettuate in otto record di acque profonde, che provengono dai principali bacini oceanici e che ricoprono le regioni subantartica, temperate, subtropicali e tropicali; esse rivelano che le dimensioni dei coccoliti nelle associazioni complessive mostrano variazioni riconoscibili a scala globale e gli istogrammi mostrano che la distribuzione variava tra uni- e bimodale. Il Paleocene è caratterizzato da una variabilità dimensionale relativamente accentuata, seguita poi da un periodo di coccoliti eccezionalmente grandi nell'Eocene. Successivamente nella maggior parte dei siti si osserva una

considerevole variabilità temporale delle dimensioni dei coccoliti, benché non ci siano grandi fluttuazioni sincrone riconoscibili a scala globale. A partire dal Miocene medio e superiore le dimensioni delle associazioni a coccoliti si riducono fino al “nanismo” dell’Olocene, in tutti e cinque i siti studiati. Un’eccezione a questa generale riduzione delle dimensioni si ha nel Pliocene, che è caratterizzato da ampie fluttuazioni. In generale, una maggiore variabilità dimensionale e le dimensioni maggiori si osservano alle alte latitudini. La variabilità dimensionale è il risultato dei cambiamenti di abbondanza relativa e di speciazione ed estinzione delle specie e generi di grandi dimensioni come *Calcidiscus*, *Coccolithus*, *Chiasmolithus*, *Cruciplacolithus* and *Reticulofenestra*. I proxy disponibili per paleotemperatura, paleoproduttività, paleostratificazione e diversità totale dei nannofossili, speciazione, estinzione e tasso di turnover non mostrano andamenti coerenti con le dimensioni delle intere associazioni, al contrario mostrano una correlazione moderatamente buona con la ricchezza specifica dei taxa con placoliti.

Un confronto delle variazioni dimensionali delle associazioni a coccoliti e a foraminiferi planctonici nel Cenozoico mostra che gli andamenti regionali di entrambi i gruppi differiscono a seconda della latitudine. Gli inversi andamenti dimensionali tra questi gruppi rispetto alla latitudine (e quindi alla temperatura superficiale) sono stati identificati in due siti a basse latitudini e già osservati nell’Olocene (Capitolo 2). Mentre le dimensioni degli esemplari di foraminiferi planctonici mostrano un aumento ai tropici e subtropici durante il Neogene, le dimensioni dei coccoliti mostrano una globale diminuzione, che è interrotta soltanto da rapide fluttuazioni dimensionali nel Nord Atlantico nel Pliocene. Questa riduzione delle dimensioni dei coccoliti alla fine del Neogene è il prodotto dell’estinzione e della diminuzione dell’abbondanza dei taxa a coccoliti grandi fin dal Miocene medio, e del globale aumento fino alla dominanza dei taxa a coccoliti piccoli.