

Évolution des dinoflagellés et variation de leur diversité dans le temps

R.A. Fensome, R.A. MacRae and G.L. Williams



R.A. Fensome



R.A. MacRae



G.L. Williams

Introduction

Contrairement à la plupart des autres groupes de protistes, les dinoflagellés ont laissé une abondance de fossiles. Ceux-ci se limitent essentiellement au Mésozoïque et au Cénozoïque, c'est-à-dire aux derniers 245 millions d'années, mais des études comparatives anatomiques et moléculaires sur la phylogénie des dinoflagellés modernes pointent vers une origine probablement précambrienne (remontant à plus de 570 millions d'années). Le relevé fossile affiche donc un hiatus au niveau du Paléozoïque (245 à 570 millions d'années), ce qui a permis à Evitt (1981) d'estimer que ce relevé est trop incomplet pour qu'on puisse en déduire l'histoire évolutive du groupe. Cependant, des études récentes portant sur de grands ensembles de données (Fensome *et al.*, sous presse; MacRae *et al.*, sous presse) ainsi que certaines analyses cladistiques préliminaires (Fensome *et al.*, 1993) démontrent que le relevé fossile permet bel et bien un examen sérieux de la diversité passée et de l'évolution de ce groupe important d'organismes planctoniques. Ces travaux ont également des répercussions dans le domaine plus vaste des origines de la biodiversité du plancton moderne et du rôle essentiel de celui-ci dans les écosystèmes. Dans le présent article, nous examinerons certains aspects des recherches en cours dans ce domaine.

Les dinoflagellés

Les dinoflagellés, ou péridiniers, sont des organismes principalement

unicellulaires, à noyau dépourvu d'histones, à chromosomes demeurant condensés pendant tout le cycle de division cellulaire, et dont au moins un des stades de développement est constitué par une cellule portant deux flagelles

caractéristiques (fig. 1). Tout comme chez les ciliés et chez d'autres groupes voisins de protistes, la cellule présente près de sa périphérie une couche de vésicules. Chez les dinoflagellés, ces vésicules renferment habituellement des plaques cellulodiques arrangées de manière régulière. C'est sur la disposition de ces plaques, appelée « tabulation », qu'est principalement fondée l'étude des relations phylogénétiques au sein du groupe.

Chez les dinoflagellés modernes, environ la moitié des espèces sont photosynthétiques, d'autres sont hétérotrophes, tandis que certaines présentent les deux modes de nutrition; il est donc futile d'essayer de ranger ces organismes relativement simples parmi les animaux ou les végétaux. Les dinoflagellés affichent aujourd'hui la plus grande

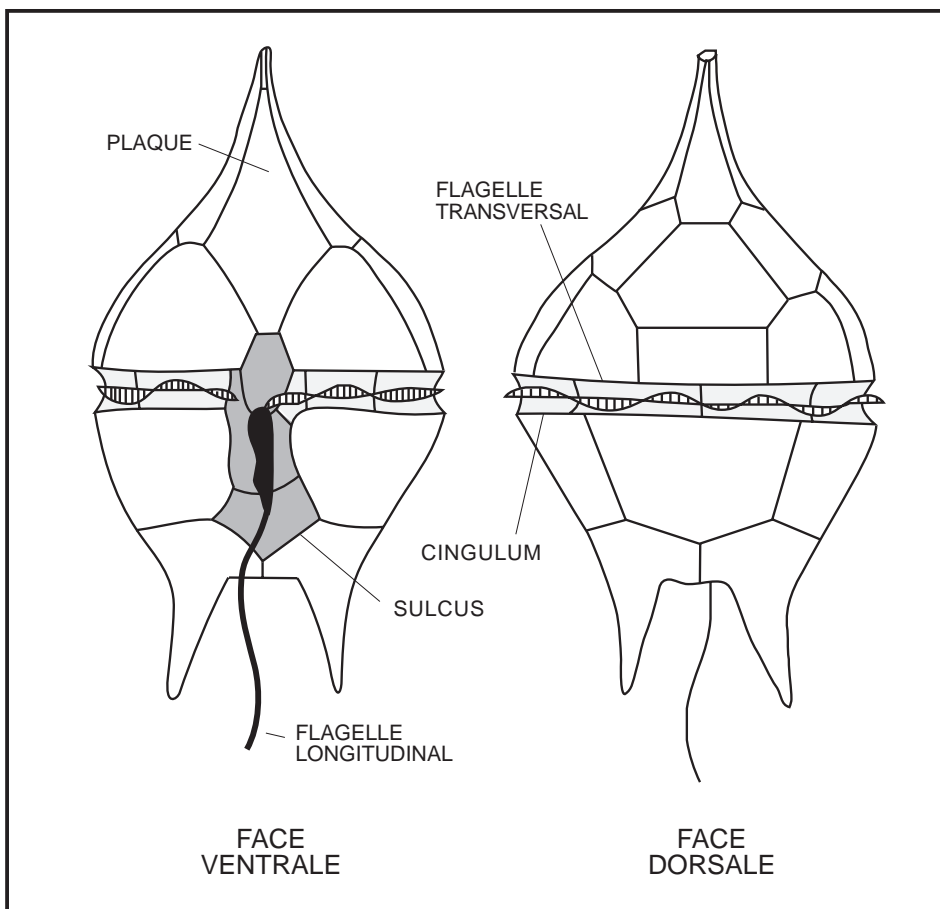


Figure 1. Principaux caractères morphologiques du stade mobile d'un dinoflagellé moderne typique.

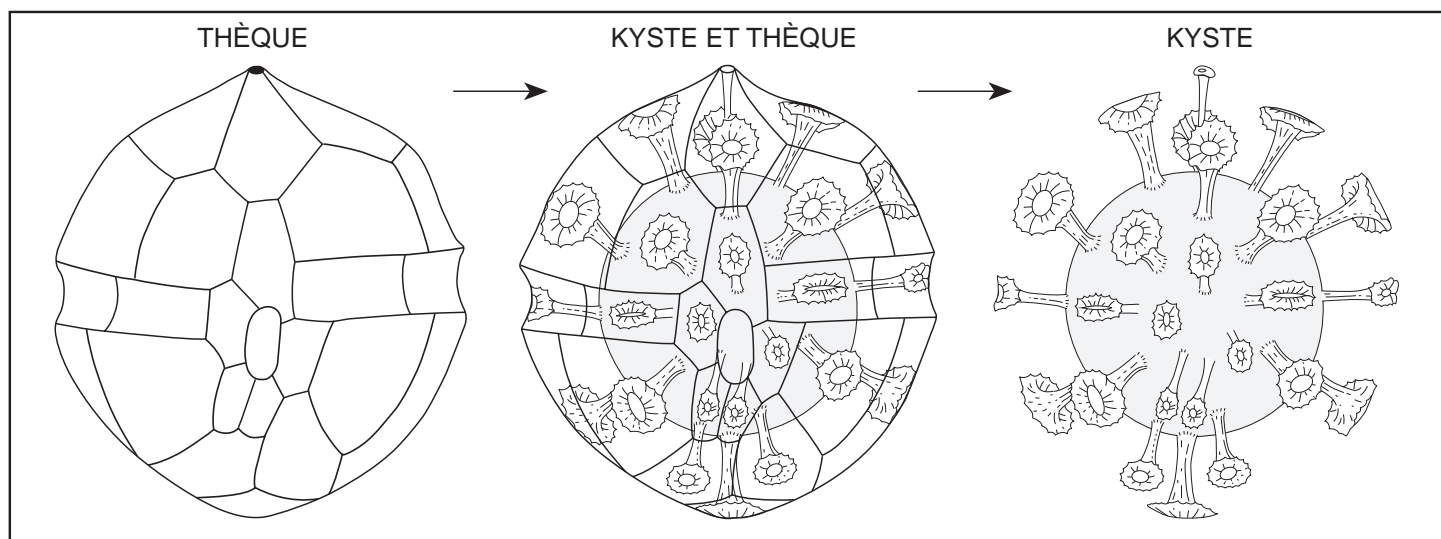


Figure 2. Relation entre les stades mobile (à gauche) et enkysté (à droite) du même dinoflagellé. Cette correspondance univoque entre processus et plaque n'est pas toujours évidente, mais il est généralement possible de relier l'ensemble du kyste à une thèque « parente », au moins au niveau de la famille. Presque tous les dinoflagellés fossiles sont les restes de sujets enkystés. La figure a été adaptée d'Evitt (1985).

diversité dans les zones de plateau continental, mais ils sont également présents en plein océan et en eau douce. Certaines espèces sont parasites, tandis que d'autres, communément appelés zooxanthelles, vivent en symbiose dans les tissus mous d'invertébrés tels que les coraux et confèrent à ces animaux leurs couleurs vives. Les dinoflagellés ont une grande importance économique, car ils se situent à la base ou près de la base de la pyramide alimentaire. Ils sont en outre les principaux agents de l'intoxication paralysante transmise par les coquillages et de phénomènes toxiques semblables (marées rouges).

Historique

Le microscopiste allemand Ehrenberg (1838) a été le premier à reconnaître l'identité des dinoflagellés fossiles, dans des coupes minces de silex crétacé. La nature organique de la paroi de ces fossiles a été établie dès le milieu du XIX^e siècle, mais il a fallu attendre jusqu'au milieu du siècle suivant pour que les techniques permettant de les extraire de la roche deviennent des pratiques courantes. En fait, la nature véritable de la plupart des dinoflagellés fossiles - il s'agit de kystes dormants à paroi organique préservable - a été découverte il y a à peine 35 ans (Evitt, 1961). On peut établir qu'un kyste fossile provient d'un dinoflagellé si sa paroi est la « réflexion » directe d'une tabulation, ou si les proces-

sus de cette paroi présentent une disposition et une forme caractéristiques (fig. 2), ou encore si le kyste possède un « archéopyle ». Comme ce type particulier de pore de dékystement correspond à une plaque ou à un groupe de plaques de la tabulation, il permet à lui seul de reconnaître la nature dinoflagellée du fossile. La présence de tous ces signes de tabulation chez les dinoflagellés fossiles nous a permis d'élaborer la première classification phylogénétique englobant l'ensemble des dinoflagellés fossiles et actuels (Fensome *et al.*, 1993).

Comme les dinoflagellés fossiles affichent une grande diversité morphologique (depuis le Trias supérieur jusqu'au Récent) et sont présents, souvent en abondance, dans les roches sédimentaires d'origine marine, ils constituent des indices biostratigraphiques idéals, dont a fait largement usage l'industrie de l'exploration pétrolière. Ils jouent notamment un rôle clé dans la méthodologie de séquençage stratigraphique mise au point par la société pétrolière EXXON (Haq *et al.*, 1987). Or, une des retombées de cette application a été l'augmentation exponentielle du volume de données sur les dinoflagellés fossiles. Ainsi, le nombre d'espèces dûment décrites est passé de quelques douzaines en 1960 à plus de 3400 aujourd'hui (Lentin et Williams, 1993). Une fois structurées, toutes ces données peuvent grandement

nous aider à comprendre l'évolution et la diversité du groupe, comme le montrent nos recherches actuelles.

Méthodologie

Il nous a été possible de mener ces recherches sur la diversité des dinoflagellés parce que la taxonomie du groupe est déjà bien organisée (Lentin et Williams, 1993; Fensome *et al.*, 1993) et parce que nous avons accès à une imposante base de données, PALYNODATA. La compilation de celle-ci, entreprise il y a 25 ans, est parrainée par plusieurs grandes sociétés pétrolières et par la Commission géologique du Canada. Le programme vise à regrouper toutes les données taxonomiques, bibliographiques, géographiques et biostratigraphiques des publications palynologiques connues portant sur la période antérieure au Quaternaire. (La palynologie est l'étude des microfossiles à paroi organique tels que dinoflagellés, spores et pollen.) La base de données PALYNODATA nous a permis de dégager des profils de biodiversité au niveau des espèces, alors que la plupart des analyses de diversité antérieures, quel que soit le groupe d'organismes, s'appuyaient sur des unités taxonomiques de rang plus élevé.

À partir d'un ensemble de données extrait de PALYNODATA, nous avons évalué la diversité spécifique des

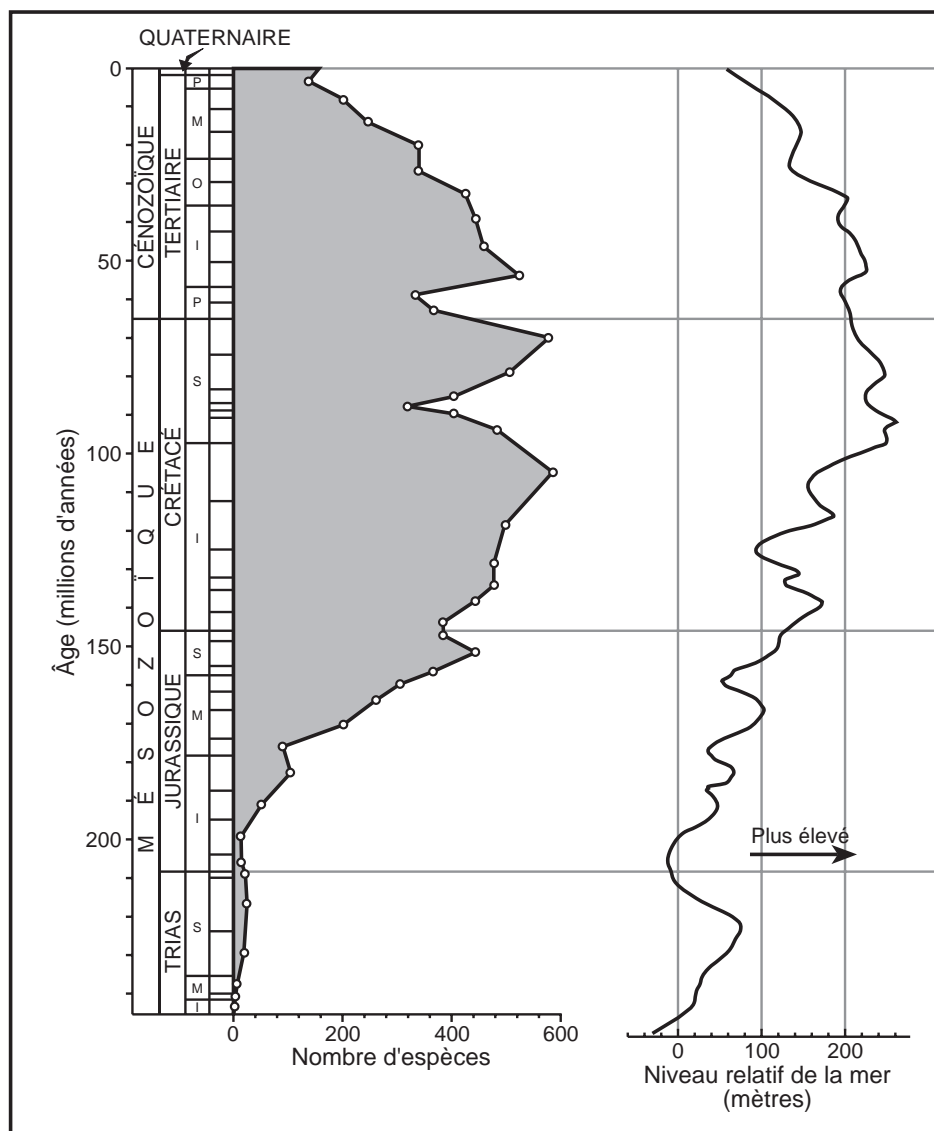


Figure 3. À gauche : diversité spécifique des dinoflagellés fossiles (tiré de MacRae *et al.*, sous presse). À droite : changements à long terme du niveau relatif de la mer, selon Haq *et al.* (1987). L'échelle chronologique est fondée sur celle de Harland *et al.* (1990). Abréviations des périodes du Tertiaire : P (au début du Tertiaire) = Paléocène; E = Éocène; O = Oligocène; M = Miocène; P (à la fin du Tertiaire) = Pliocène. Abréviations des épithètes d'époque du Mésozoïque : S = supérieur; M = moyen; I = inférieur. Les étages sont représentés, mais non identifiés. Le Tertiaire et le Quaternaire forment le Cénozoïque, tandis que le Trias, le Jurassique et le Crétacé forment le Mésozoïque.

dinoflagellés de chaque étage du Mésozoïque et du Tertiaire, en utilisant une version légèrement modifiée de l'échelle chronologique de Harland *et al.* (1990). (Le terme « étage » ici utilisé pour désigner nos intervalles d'échantillonnage correspond essentiellement aux « âges » du Mésozoïque et aux « sous-époques » du Tertiaire.) Nous avons soumis cet ensemble de données à un filtrage intensif, en éliminant : (1) les intervalles chronologiques de précision inférieure à l'étage, qui traduisent généralement un degré élevé d'incertitude (nous avons ainsi

rejeté les mentions « Crétacé inférieur » et « Jurassique », mais retenu la mention « étages bajocien à bathonien du Jurassique »); (2) les mentions provenant de catalogues ou d'index ne reproduisant pas les données originales d'intervalle; (3) les mentions présentant des problèmes d'échantillonnage explicites notamment dus à la résédimentation ou à d'autres types de contamination.

L'ensemble de données ainsi filtré renferme 38 000 mentions d'âge extraites de 2129 publications. Comme les noms

d'espèce utilisés dans PALYNODATA sont directement reproduits des publications sans égard à la taxonomie actuelle, nous avons dû établir un dictionnaire énumérant les noms exacts et leurs synonymes, pour pouvoir corriger la nomenclature dans tout l'ensemble des données. Le nombre des entités traitées est ainsi passé d'environ 6000 à seulement 2507, ces dernières étant considérées comme de véritables espèces aux fins de l'analyse ultérieure de la diversité.

Nous avons établi l'intervalle stratigraphique global de chaque espèce en combinant les intervalles mentionnés dans toutes les publications de l'ensemble de données filtré. Nous avons ensuite calculé la diversité pour chaque étage en comptant les espèces dont l'intervalle commence, se continue ou se termine dans cet étage. En comptant ainsi séparément les espèces dont l'intervalle commence ou se termine dans l'étage, nous avons pu tracer des diagrammes représentant les taux d'apparition et d'extinction. (Ces données sont cependant trop grossières pour permettre l'analyse précise d'horizons chronologiques particuliers, comme la limite entre le Crétacé et le Tertiaire.) Ces diagrammes d'apparition et de disparition sont plus riches en information que les simples décomptes d'espèces, car ils mettent l'accent sur des taux relatifs fondés sur les taxons individuels (Sepkoski, 1986). Nous avons obtenu ces taux, sous forme de pourcentages, en divisant le nombre d'espèces apparues ou disparues au cours de chaque intervalle par la diversité totale établie pour cet intervalle, puis en multipliant le quotient par 100.

Profils de diversité des dinoflagellés

Le diagramme de diversité spécifique (fig. 3) que nous avons élaboré pour l'ensemble des dinoflagellés montre que le groupe est apparu dans le relevé fossile au Trias supérieur (sauf pour deux espèces paléozoïques d'identité douteuse, dont nous n'avons pas tenu compte dans le diagramme). Les extinctions de la fin du Trias ont provoqué un déclin au tout début du Jurassique, mais les dinoflagellés ont connu de façon générale, au cours des 50 millions d'années suivantes, une croissance exponentielle du nombre de leurs espèces,

qui est passé d'un minimum de 13 au Jurassique inférieur à un maximum de 420 au Jurassique supérieur. Par la suite, le groupe a maintenu jusqu'à l'Éocène une diversité variable mais toujours élevée, atteignant des pics vers la fin du Crétacé inférieur (584 espèces), à la toute fin du Crétacé (568 espèces) et à l'Éocène inférieur (518 espèces). Ces pics sont séparés par des baisses appréciables vers le début du Crétacé supérieur (315 espèces) et au tout début du Tertiaire (325 espèces). La baisse observée au début du Crétacé supérieur est peut-être en partie un artefact, étant donné l'échantillonnage de deux étages courts et voisins. Par contre, la baisse observée au début du Tertiaire est clairement due au grand nombre d'extinctions survenues durant le dernier étage du Crétacé (207 espèces), même si, comme nous l'avons mentionné précédemment, l'ensemble de données utilisé ne nous permet pas de distinguer les extinctions survenues durant cet étage de celles survenues exactement à sa fin.

À partir de l'Éocène supérieur, l'évolution des dinoflagellés a suivi une nouvelle tendance caractérisée par un déclin général du taux d'apparition de nouvelles espèces et par une augmentation générale du taux d'extinction. La diversité du groupe a ainsi chuté jusqu'à un minimum de 136 espèces, atteint durant le Pliocène.

Diverses sources de biais peuvent influencer les profils de diversité, dont le rapport surface/volume de la formation rocheuse, les intérêts de recherche, le type de roche et les différences de préservation (voir Raup, 1976a et b, ainsi que Sheehan, 1977). Par exemple, l'augmentation de diversité observée dans les jeunes roches pour bien des groupes d'animaux marins est surtout due à la quantité accrue de roches pouvant être étudiées (Sepkoski, 1986). De même, nos propres recherches montrent clairement qu'il y a généralement plus de publications sur les intervalles à forte diversité de dinoflagellés que sur les autres intervalles. Cependant, cette corrélation peut être trompeuse : comme le faisait remarquer Raup (1977), « les taxonomistes suivent les fossiles ».

Un autre problème que pose l'étude de l'évolution des dinoflagellés est la nature des fossiles disponibles. En effet, comme la plupart des dinoflagellés fossiles sont

constitués de kystes à paroi organique et que seulement 13 à 16 % des dinoflagellés modernes produisent de tels kystes fossilisables (Head, 1996), on peut se demander dans quelle mesure le relevé fossile est représentatif du groupe. Cependant, la vaste majorité des dinoflagellés fossiles appartiennent à un nombre relativement faible de familles, et il semble exister une continuité appréciable chez les lignées produisant des kystes. Par conséquent, même s'il ne faut pas considérer les assemblages de dinoflagellés fossiles comme des représentations fidèles des communautés anciennes de l'ensemble des dinoflagellés, nous estimons que les profils de diversité observés dans le cadre de la présente étude et de travaux semblables sont réels et que leur analyse peut être riche en explications.

Quels sont donc les principaux facteurs qui déterminent la diversité des dinoflagellés fossiles? On peut formuler à cet égard plusieurs hypothèses. Par exemple, le déclin observé au Tertiaire a pu résulter d'un refroidissement du climat, de saisons plus marquées et d'une réorganisation majeure des courants océaniques liée à la tectonique des plaques et au début de la glaciation. Ces changements ont pu avoir un effet destructeur sur les lignées de dinoflagellés

ayant jusqu'alors évolué dans des milieux plus chauds et plus stables. Les fluctuations du niveau de la mer ont également pu avoir un effet sur la diversité de ces organismes, car il existe une corrélation générale entre le profil de diversité spécifique des dinoflagellés et la courbe à long terme du niveau de la mer. Chez les dinoflagellés actuels, la plus grande diversité et la plus grande proportion d'espèces productrices de kystes s'observent dans les zones de plateau continental (Stover *et al.*, 1996). Il se peut donc que la baisse du niveau marin et la disparition concomitante de certains passages océaniques, durant le Tertiaire supérieur, aient contribué au déclin de la diversité des dinoflagellés, en diminuant la superficie des plateaux continentaux. De même, au Crétacé, en raison du niveau relativement élevé de la mer, les plateaux continentaux étaient larges; il n'est donc pas surprenant d'observer pour cette période une diversité généralement élevée de dinoflagellés.

Haq (1973) a établi des diagrammes de diversité spécifiques pour le nanoplancton des roches calcaires mésozoïques et cénozoïques, et ces diagrammes présentent des parallèles remarquables avec ceux établis pour les dinoflagellés. Par exemple, pour l'ensemble des deux ères, la diversité

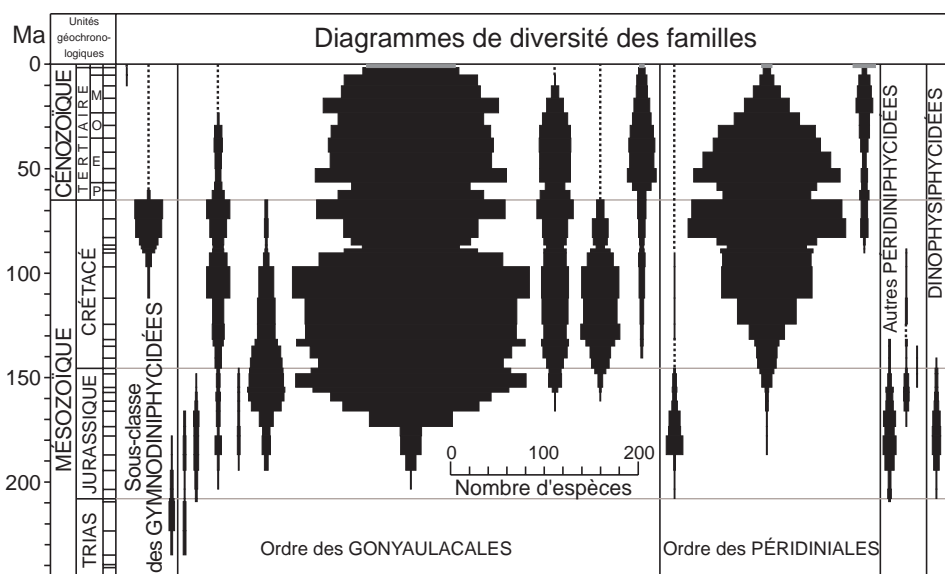


Figure 4. Diagrammes en fuseau indiquant le nombre d'espèces de chaque famille dans chaque étage géologique. L'échelle chronologique et les unités géochronologiques sont celles utilisées pour la figure 3. Le Quaternaire est la courte unité non identifiée surmontant le Tertiaire. Comme les données de PALYNODATA sont incomplètes en ce qui concerne le Quaternaire, la partie des diagrammes touchant cette période, imprimée en gris plutôt qu'en noir, est provisoire. Diagrammes adaptés de Fensome *et al.* (sous presse).

maximale du nanoplancton est survenue à la fin du Crétacé, ce qui correspond au deuxième pic observé dans le cas des dinoflagellés. Dans le cas particulier du Cénozoïque, la ressemblance entre les diagrammes de diversité est sans doute encore plus significative : chez les deux groupes, la diversité a atteint un maximum à l'Éocène inférieur et a décliné constamment par la suite, jusqu'à aujourd'hui. Knoll (1989) a également remarqué ce déclin du nanoplancton calcaire après l'Éocène. Haq a pour sa part établi un lien entre les périodes de diversité maximale et les périodes de transgression marine maximale, dont le climat relativement peu variable a dû permettre une productivité accrue du nanoplancton.

Le rayonnement des dinoflagellés au Mésozoïque inférieur

L'apparition des dinoflagellés dans les fossiles du Mésozoïque inférieur soulève une question : s'agit-il d'un phénomène évolutif réel, ou est-ce un artefact du relevé fossile, comme le suggère Evitt (1981)? Pour répondre à cette question, nous avons déjà comparé les tendances évolutives des dinoflagellés à celles d'autres groupes affichant un tel rayonnement. Nous avons aussi tracé une série de diagrammes en fuseau (fig. 4) dont chacun illustre les variations de diversité d'une famille de dinoflagellés; la largeur de chaque fuseau varie en fonction du nombre d'espèces connues pour chaque étage géologique.

Ces diagrammes montrent qu'à la fin du Trias, quatre familles seulement étaient déjà présentes; cependant, ces familles sont parmi celles qui présentent les plus grands et les plus petits nombres de plaques. Au Jurassique inférieur et moyen, 11 familles de dinoflagellés sont apparues. À la fin du Jurassique, presque toutes les familles étaient déjà représentées par des fossiles, et celles qui sont apparues plus tard présentent des innovations beaucoup moins importantes que les familles apparues du Trias au Jurassique moyen. Il est donc évident que les dinoflagellés ont traversé une période d'« expérimentation » entre le Trias supérieur et le Jurassique moyen, laquelle a été suivie d'une période de stabilité morphologique. Comme une telle phase d'« expérimentation » suivie de

stabilité relative a été observée chez de nombreux groupes d'organismes (Gould *et al.*, 1987), il faut conclure que l'expansion des dinoflagellés dans les relevés fossiles du début du Mésozoïque correspond bel et bien à un phénomène de rayonnement évolutif, et non à un artefact. Cette interprétation a été confirmée de façon indépendante par des données biogéochimiques (Moldowan *et al.*, 1996).

Ce constat soulève plusieurs questions intéressantes. Qu'est-ce qui a déclenché le rayonnement des dinoflagellés vers le début du Mésozoïque? S'il est exact, comme le suggèrent certaines données biologiques et biochimiques, que la grande lignée des dinoflagellés remonte au Précambrien, qu'est-il arrivé de cette lignée durant le Paléozoïque, c'est-à-dire entre 245 et 570 millions d'années?

Il se peut que le rayonnement des dinoflagellés ait été provoqué par le fractionnement du supercontinent Pangée et par la multiplication consécutive des zones de plateau continental favorables aux organismes producteurs de kystes. Un autre facteur probable est le volume important de niches écologiques libérées par les extinctions massives de la fin du Permien, lesquelles niches n'ont été occupées à nouveau que graduellement. Par exemple, les coraux paléozoïques ont été entièrement éliminés à la fin du Permien, tandis que leurs homologues mésozoïques (probablement sans parenté), les coraux madréporaires, ne sont apparus qu'au Trias moyen. Or, comme des données géochimiques révèlent que certains madréporaires mésozoïques renfermaient des zooxanthelles (Stanley *et al.*, 1995), il est tentant de croire en la possibilité que les coraux et les dinoflagellés aient pu évoluer conjointement. Cette hypothèse est appuyée par les similarités observées entre une zooxanthelle moderne, le *Symbiodinium*, et un dinoflagellé du Trias, le *Suessia*.

Par ailleurs, Moldowan *et al.* (1996) signalent que les dinostéroïdes triaromatiques, composés qu'on retrouve presque exclusivement dans les dinoflagellés, n'ont jamais été détectés dans les échantillons du Carbonifère et du Permien (362,5 à 245 millions d'années)

mais apparaissent occasionnellement dans les roches plus anciennes riches en acritarches (microfossiles à paroi organique et dont l'affinité est inconnue). Il se peut donc que les acritarches, ou certains d'entre eux, appartiennent à la lignée des dinoflagellés. En effet, il n'est pas prouvé qu'un dinoflagellé ayant vécu avant le Mésozoïque doive ressembler étroitement à ses descendants connus. Il est fort possible, par exemple, que la disposition caractéristique des flagelles, des sillons (cingulum et sulcus) et des plaques des dinoflagellés modernes ne soit apparue qu'avec le rayonnement du groupe, au Mésozoïque. S'il en est ainsi, il est compréhensible que la morphologie des acritarches du Paléozoïque ne permette pas d'en reconnaître l'appartenance éventuelle aux dinoflagellés.

Perspectives de recherche

L'étude de la diversité des fossiles revêt une grande importance pour celle de la biodiversité actuelle et des phénomènes passés qui y ont abouti. À cet égard, les organismes du Quaternaire constituent un lien incontournable entre les fossiles antérieurs et les organismes modernes. Or, nos travaux sur la diversité des dinoflagellés fossiles ont pratiquement ignoré ces organismes, puisque la base de données PALYNODATA demeure incomplète en ce qui concerne le Quaternaire. Nous avons donc décidé de mettre au point, avec l'aide de notre collègue Peta Mudie de la Commission géologique du Canada - Atlantique (CGCA), une base de données sur les dinoflagellés du Quaternaire. L'analyse de cette base de données devrait nous permettre de tracer de nouveaux diagrammes de diversité établissant un lien effectif entre les organismes fossiles et modernes.

Par ailleurs, grâce à PALYNODATA, nous avons pu effectuer une analyse préliminaire des profils de diversité des acritarches. Ces fossiles sont d'une grande importance, car ils nous renseignent sur les tendances caractérisant les microfossiles planctoniques paléozoïques à paroi organique. En combinant cette information à nos données sur les dinoflagellés, nous pourrions tracer des diagrammes remontant jusqu'au Paléozoïque, voire au Précambrien. Nous avons entrepris ces

travaux en coopération avec Aubrey Fricker, anciennement de la CGCA, et Paul Strother, du Boston College, au Massachusetts.

La construction de diagrammes en fuseau pour les familles de dinoflagellés nous a aussi servi de banc d'essai pour d'autres méthodes. Nous envisageons notamment de tracer des diagrammes en fuseau fondés sur des groupes morphologiques, ce qui devrait nous renseigner sur certaines tendances écologiques ou évolutives. Par ailleurs, nos données nous permettront d'analyser la répartition géographique de la diversité, pour chaque intervalle chronologique. Nous obtiendrons ainsi des reconstitutions palinospastiques indiquant la position des anciens passages océaniques et des paléocourants. Et dire que toutes ces découvertes à venir reposent sur des fossiles remontant à des millions d'années et mesurant à peine une fraction de millimètre!

Nous tenons à remercier K. Cofflin et J. Jellet, qui ont relu le présent article et nous ont fait d'utiles suggestions. Soulignons également l'assistance technique de K. Hale, de N. Koziel et de W. MacMillan.

Références

- EHRENBERG, C.G. 1838. Über das Massenverhältniss der jetzt lebenden Kiesel-Infusorien und über ein neues Infusorien-Conglomerat als Polierschiefer von Jastraba in Ungarn. *König. Akad. Wissen.*, 1: 109-135.
- EVITT, W.R. 1961. Observations on the morphology of fossil dinoflagellates. *Micropaleontology* 7: 385-420.
- EVITT, W.R. 1981. The difference it makes that dinoflagellates did it differently. *Int. Comm. Palynology News*, 4, no. 1: 6-7.
- EVITT, W.R. 1985. ?
- FENSOME, R.A., F.J.R. TAYLOR, G. NORRIS, W.A.S. SARJEANT, D.I. WHARTON, and G.L. WILLIAMS. 1993. A classification of fossil and living dinoflagellates. *Micropaleontology Press Spec. Pap. no. 7*: 351 p.
- FENSOME, R.A., R.A. MACRAE, J.M. MOLDOWAN, F.J.R. TAYLOR, and G.L. WILLIAMS. Sous presse. The early Mesozoic radiation of dinoflagellates. *Paleobiology*.
- GOULD, S.J., N.L. GILINSKY, and R.Z. GERMAN. 1987. Asymmetry of lineages and the direction of evolutionary time. *Sci.* 236: 1437-1441.
- HAQ, B.U. 1973. Transgressions, climatic change and the diversity of calcareous nannoplankton. *Mar. Geol.* 15: M25-M30.
- HAQ, B.U., J. HARDENBOL, and P.R. VAIL. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Sci.* 235: 1156-1167.
- HARLAND, W.B., R.L. ARMSTRONG, A.V. COX, L.E. CRAIG, A.G. SMITH, and D.G. SMITH. 1990. A geologic time scale 1989. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 263 p.
- HEAD, M. 1996. Chapter 30. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. *In* J. Jansonius and D.C. McGregor (ed.) *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas, U.S.A.
- KNOLL, A.H. 1989. Evolution and extinction in the marine realm: some constraints imposed by phytoplankton. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 325: 279-290.
- LENTIN, J.K., and G.L. WILLIAMS. 1993. Fossil dinoflagellates : index to genera and species. 1993 edition. *Am. Assoc. Strat. Palynologists, Contrib. Ser. no. 28*: 856+viii p.
- MACRAE, R.A., R.A. FENSOME, and G.L. WILLIAMS. Sous presse. Fossil dinoflagellate diversity, origins and extinctions and their evolutionary significance. *Can. J. Bot.*
- MOLDOWAN J.M., J. DAHL, S.R. JACOBSON, B.J. HUIZINGA, F.J. FAGO, R. SHETTY, D.S. WATT, and K.E. PETERS. 1996. Chemostratigraphic reconstruction of biofacies: molecular evidence linking cyst-forming dinoflagellates with pre-Triassic ancestors. *Geology* 24: 159-162.
- RAUP, D.M. 1976. Species richness in the Phanerozoic: a tabulation. *Paleobiology* 2: 279-288.
- RAUP, D.M. 1977. Systematists follow the fossils. *Paleobiology* 3: 328-329.
- SEPKOSKI, J.J. Jr. 1986. Global bioevents and the question of periodicity, p. 47-61. *In* O. Walliser (ed.) *Global Bio-Events*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- SHEEHAN, P.M. 1977. Species diversity in the Phanerozoic. A reflection of labor by systematists? *Paleobiology* 3: 325-328.
- STANLEY, G.D. Jr., and P.K. SWART. 1995. Evolution of the coral-zooxanthellae symbiosis during the Triassic: a geochemical approach. *Paleobiology* 21: 179-199.
- STOVER, L.E., H. BRINKHUIS, S.P. DAMASSA, L. DE VERTEUIL, R.J. HELBY, E. MONTEIL, A.D. PARTRIDGE, A.J. POWELL, J.B. RIDING, M. SMELROR, and G.L. WILLIAMS. 1996. Mesozoic-Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. *In* J. Jansonius and D.C. McGregor (ed.) *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas, U.S.A.