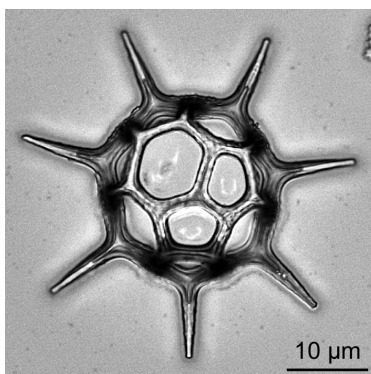


JAKUB WITKOWSKI

*Zakład Geologii i Paleogeografii  
Wydział Nauk o Ziemi  
Uniwersytet Szczeciński  
Mickiewicza 18, 70-383 Szczecin  
E-mail: jakub.witkowski@univ.szczecin.pl*

## KRZEMOWICIEWCE (*SILICOFLAGELLATA*) – MIKROORGANIZMY MNIEJ ZNANE

### WPROWADZENIE



Ryc. 1. Szkielet krzemowiciowca widziany w mikroskopie optycznym. Środkowy eocen, Rosja.

Istnieje wiele związków chemicznych, które zwierzęta oraz rośliny wykorzystują w charakterze budulca. Jednym z najpospolitszych jest węglan wapnia ( $\text{CaCO}_3$ ). Krzemionkę ( $\text{SiO}_2$ ) wykorzystują jedynie niektóre gąbki oraz kilkanaście grup mikroorganizmów, wśród nich silicoflagellata (PREISIG 1994) (Ryc. 1).

Przybliżanie polskiemu czytelnikowi tej grupy mikroorganizmów przysparza trudności już od początku, ponieważ nie mają one powszechnie przyjętej polskiej nazwy. Nazwa „krzemowiciowce”, zastosowana w tej pracy, jest udanym przekładem łacińskiego terminu *silicoflagellata*, niemniej w rodzimej literaturze znacznie częściej pojawia się oryginalna nazwa łacińska (zob. np. ALEXANDROWICZ 1976, SIEMIŃSKA 1990). Oprócz tych dwóch terminów, w literaturze spotyka się też kalkę „silikoflagellaty”, która zadomowiła się także w pracach autorów rosyjskojęzycznych.

Kopalne krzemowiciowce występują w Polsce w miocenich osadach zapadliska przedkarpacciego, na przykład w wierceniach geologicznych z rejonu Katowic. Z kolei żyjące formy są spotykane w wodach południowego Morza Bałtyckiego. Krzemowiciowce przyciągają uwagę biologów i mikropaleontologów na całym świecie, nie cieszą się natomiast zainteresowaniem badaczy w naszym kraju. Choćby z tego względu grupa ta zasługuje na przypomnienie.

### BIOLOGIA

Bez względu na preferowaną nazwę, krzemowiciowce są jednokomórkowymi, fotosyntetyzującymi, planktonowymi organizmami morskimi. Pierwszy rodzaj krzemowiciowców, *Dictyocha*, został opisany przez EHRENBERGA (1839) już w pierwszej połowie XIX w. Przez kolejne 150 lat znakiem rozpo-

znawczym dla tej grupy pierwotniaków były krzemionkowe szkieleciki często znajdowane we współczesnych oraz kopalnych osadach morskich o wieku sięgającym wczesnej kredy (Ryc. 1). W miarę gromadzenia informacji, badacze planktonu zaczęli napotykać poważne problemy w odróżnianiu poszczególnych

gatunków krzemowiciowców, zarówno tych żyjących, jak i kopalnych. Stopniowo okazywało się, że zakres zmienności morfologicznej szkieletów jest niesłychanie szeroki. W taksonomii krzemowiciowców zapanował w związku z tym nieopisany chaos. Podczas gdy jedni badacze podkreślali zmienność i traktowali formy znacznie różniące się morfologią jako przedstawicieli tego samego gatunku, inni tworzyli wiele podgatunków bądź odmian i form, aby w ten sposób uwzględnić niesłychaną różnorodność szkieletów.

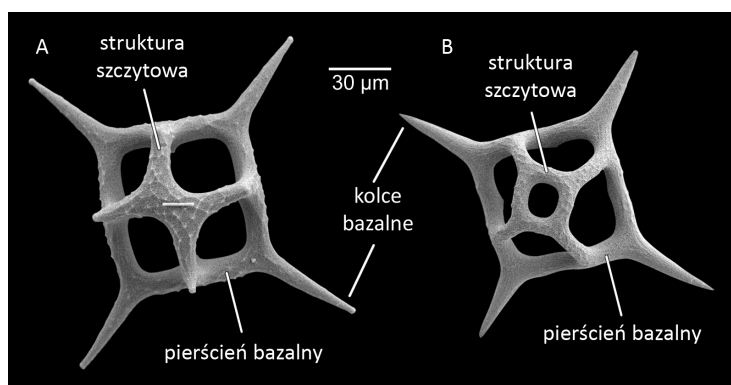
Przełom w znajomości krzemowiciowców przyszedł pod koniec lat 80. XX w. W Morzu Północnym miały wówczas miejsce wielokrotne śnięcia ryb (MOESTRUP i THOMSEN 1990). Niemieccy oraz duńscy fykologodzy, biolodzy specjalizujący się w badaniach glonów, zaczęli poszukiwać przyczyny tych niepokojących i przynoszących olbrzymie straty wydarzeń (HENRIKSEN i współaut. 1993). Podejrzanie padło na wiele grup organizmów planktonowych, w tym również na krzemowiciowce. Badania prowadzone na popula-

cjach naturalnych oraz na zespołach utrzymywanych sztucznie w kulturach laboratoryjnych wykazały ponad wszelką wątpliwość, że krzemowiciowce nie mają właściwości toksycznych. Wynikiem powyższych badań było jednak również odkrycie, że krzemowiciowce posiadają przynajmniej sześć stadiów życiowych, z których zaledwie jedno ma mineralny szkielet. Co więcej, tychże sześciu stadiów nie udało się „powiązać” w zamknięty cykl życiowy. Intensywne badania krzemowiciowców udzieliły zatem odpowiedzi na wiele ważnych pytań, ale zrodziły także wiele wątpliwości. Nagie stadia życiowe krzemowiciowców potrafią występować masowo, są one jednak sporadycznie uwzględniane w badaniach zespołów planktonowych, bądź też nie są klasyfikowane jako krzemowiciowce. Wydaje się zatem, że marginalna rola, jaką przypisuje się zwykle krzemowiciowcom w ekosystemach morskich, nie odzwierciedla rzeczywistości, lecz jedynie nasz niepełny stan wiedzy na temat tej fascynującej grupy mikroorganizmów.

#### BUDOWA SZKIELETU U KRZEMOWICIOWCÓW

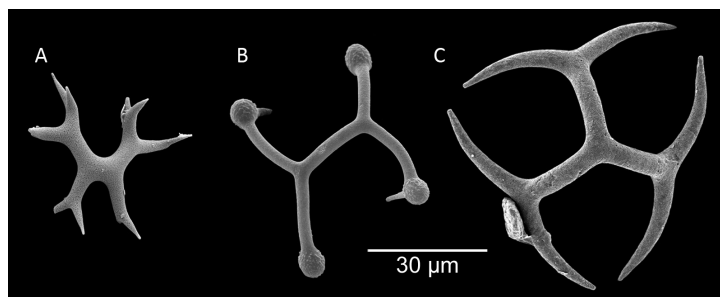
Fragmentaryczna znajomość cyklu życiowego krzemowiciowców sprawia, że taksonomia tej grupy mikroorganizmów ma charakter paleontologiczny, tzn. opiera się wyłącznie na budowie mineralnego szkieletu. U krzemowiciowców szkielet jest zewnętrz-

ny względem komórki i jest zbudowany z rurkowatych, krzemionkowych elementów, pustych w przekroju, tworzących regularne, geometryczne „rusztowanie” (Ryc. 1-2). W zależności od układu elementów szkieletowych paleontolodzy wyróżniają szereg kopal-



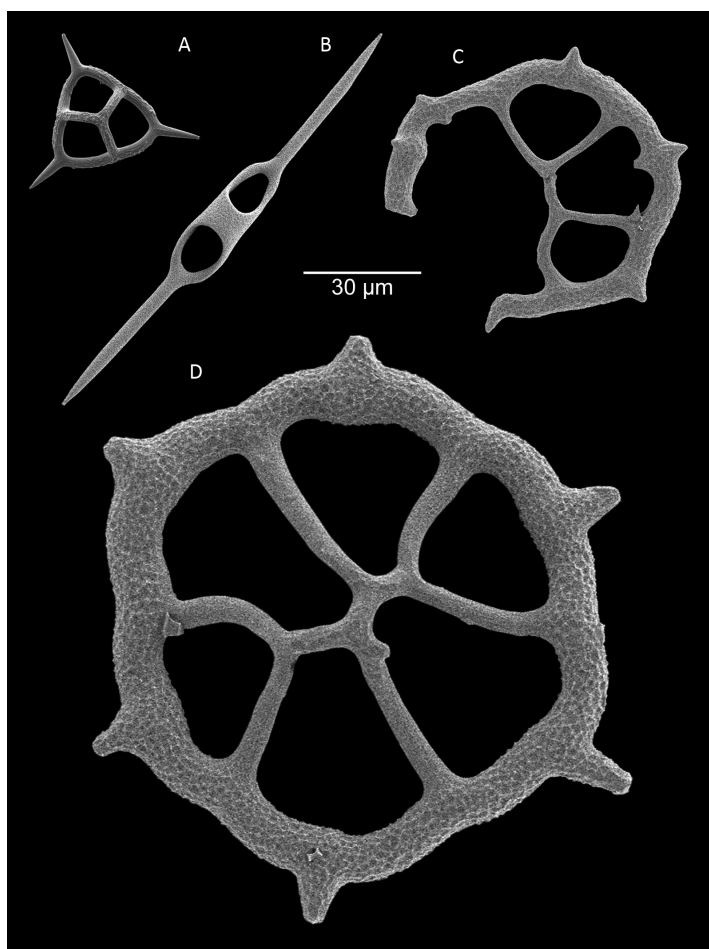
Ryc. 2. Podstawowe elementy morfologiczne na przykładzie szkieletów kenozoicznych krzemowiciowców.

A. Środkowy eocen, Rosja. B. Późny eocen, Nowa Zelandia.



Ryc. 3. Przykłady morfologii szkieletu najstarszych znanych krzemowiciowców.

A. *Variramus aculeifera*, wczesna kreda, Morze Weddella. B. *Schulzyocha ruppelii*, późna kreda, Wyspa Devon. C. *Cornua poretzkajae*, późna kreda, Wyspa Devon.



Ryc. 4. Przykłady morfologii szkieletu krzemowiciowców kenozoicznych.

A. *Corbisema* sp., miocen, Japonia. B. *Naviculopsis* sp., środkowy eocen, Wyniesienie Kergueleńskie. C. Teratoidalny osobnik *Dictyocha grandis*, środkowy eocen, Wyniesienie Kergueleńskie. D. *Dictyocha grandis*, środkowy eocen, Wyniesienie Kergueleńskie.

nych rodzajów, jak np. *Variramus*, *Corbisema* czy *Naviculopsis* (Ryc. 3–4). Według różnych poglądów, we współczesnych oceanach żyje od jednego do trzech rodzajów, którymi są *Dictyocha*, *Distephanopsis* oraz *Octactis*. Szkielety form kenozoicznych posiadają zwykle kilka elementów: tzw. pierścień bazalny, różnie wykształconą strukturę szczytową oraz kolce odchodzące od pierścienia bazalnego (Ryc. 2). Jak wspomniano powyżej, szkielety krzemowiciowców wykazują olbrzymią

zmienność morfologiczną. W naturalnych populacjach, oprócz normalnie wykształconych szkieletów, częste są również osobniki teratoidalne, tzn. nieprawidłowo bądź częściowo uformowane (Ryc. 4c). Systematyka krzemowiciowców oparta na strukturze szkieletu jest z konieczności niepełna, opiera się bowiem na jednym z wielu stadiów życiowych. Z tego względu jest też często modyfikowana przez badaczy współczesnego fitoplanktonu.

#### MODELOWANIE MATEMATYCZNE SZKIELETÓW

Z drugiej jednak strony, nieskomplikowany, geometryczny charakter szkieletów krzemowiciowców umożliwił przeprowadzenie niezwykle ciekawego eksperymentu, jakim było matematyczne modelowanie optymalizacyjne (MCCARTNEY i LOPER 1989). Jak wykazały obliczenia, pomimo wyjątkowej zmienności morfologicznej, układ elementów szkieletowych u krzemowiciowców nie jest przypadkowy. Mikroorganizmy te dążą do zbudowania szkieletu, który umożliwiałby za-

mknięcie jak największej objętości wewnątrz struktury szczytowej o jak najmniejszej powierzchni. Starają się także zminimalizować ilość krzemionki wykorzystanej do budowy szkieletu. Okazuje się, że znacznie trudniej znaleźć powód takiego zachowania. Zdaniem autorów eksperymentu krzemowiciowce „usiłują” ograniczyć w ten sposób siły napięcia powierzchniowego cieczy oddziałujące na szkielet oraz komórkę. Pomimo tego hipotetycznego wyjaśnienia, niepodważalnym fak-

tem jest, że niewiele grup organizmów nadaje się do tak prostego i efektywnego mo-

delowania w poszukiwaniu reguł rządzących tworzeniem szkieletu.

#### GEOGRAFICZNE ZRÓŻNICOWANIE OSADÓW OCEANICZNYCH

Osady powstające na dnie otwartego oceanu składają się z ilów głębinowych bądź ze szczątków mikroorganizmów żyjących w wodach powierzchniowych. Gdy wody te są ciepłe, tak jak to ma miejsce w niskich szerokościach geograficznych, panują w nich dobre warunki do wytrącania węgla wapnia. Z tej przyczyny tak wiele organizmów żyjących w tej strefie oceanu nauczyło się, w toku ewolucji, budować szkielety węgl-

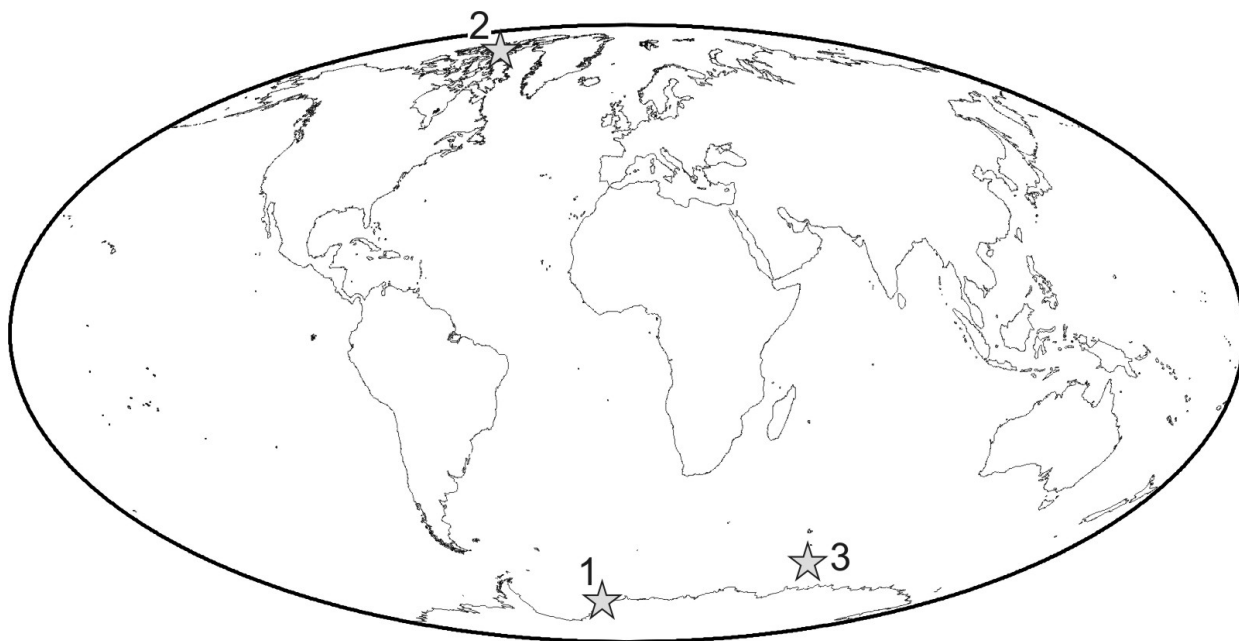
nowe. Odwrotnie jest natomiast w wysokich szerokościach geograficznych, gdzie niska temperatura wód sprzyja rozpuszczaniu węgla wapnia. W osadach stref podbiegunowych dominują w związku z tym szkielety mikroorganizmów krzemionkowych, w tym także krzemowiciowców. Dzięki temu osady znajdujące w wysokich szerokościach geograficznych zawierają bogaty zapis kopalny ewolucji tych organizmów.

#### NAJSTARSZY ZAPIS KOPALNY KRZEMOWICIOWCÓW

Od początku XX w. w literaturze naukowej opisywane były znaleziska szkieletów krzemowiciowców w osadach kenozoicznych. Pojawiały się także pojedyncze wzmianki o formach kredowych (SCHULZ 1928). Jednak dopiero rozpoczęcie programu systematycznych wierceń geologicznych w dnach mórz oraz oceanów (ang. Deep Sea Drilling Project, DSDP, oraz jego następca, Ocean Drilling Program, ODP – zob. [www.deepseadrilling.org](http://www.deepseadrilling.org) oraz [www.odplegacy.org](http://www.odplegacy.org))

zmieniło dotychczasowy, mozaikowy obraz w szczegółową dokumentację rozmieszczenia krzemowiciowców w czasie i przestrzeni.

Bezdyskusyjnie największym odkryciem z zakresu ewolucji krzemowiciowców było udokumentowanie zróżnicowanego zespołu prymitywnych form wczesnokredowych w osadach wydobytych z wiercenia w dnie Morza Weddella (Stacja 693 programu ODP; zob. MCCARTNEY i współaut. 1990) (Ryc. 5). Niestety, przedział występowania wczesno-



Ryc. 5. Mapa przedstawiająca lokalizacje omawiane w niniejszej pracy (Serwis Ocean Drilling Stratigraphic Network; [www.odsnet.de](http://www.odsnet.de)).

1 – Stacja 693 programu Ocean Drilling Program. 2 – Wyspa Devon, Kanada. 3 – Wyniesienie Kerguelen.



kredowych krzemowiciowców (Ryc. 3) w profilu stacji 693 odpowiadał krótkiemu odcińkowi czasu geologicznego; nie dawał zatem możliwości prześledzenia zmian ewolucyjnych w dłuższej perspektywie.

Na możliwość zinterpretowania znalezisk z Morza Weddella w szerszym kontekście trzeba było poczekać kolejnych 20 lat, kiedy to na Wyspie Devon w Archipelagu Arktycznym w Kanadzie (Ryc. 5) dokonano przypadkowego odkrycia. Badania występujących tam skamieniałych odchodów ryb i gadów morskich wykazały, że te tzw. koprolity są przepełnione mikroskamieniałościami krzemionkowymi, w tym okrzemkami i krzemowiciowcami (CHIN i współaut. 2008). Podjęte wkrótce potem badania zespołów okrzemkowych określiły wiek osadów z Devon Island na późną kredę, ok. 83 mln lat temu (WITKOWSKI i współaut. 2011), co oznaczało, że krzemowiciowce z nowego stanowiska są o ok. 30 mln lat młodsze od zespołu z Morza Weddella i pozostają drugim najstarszym zespołem skamieniałości tej grupy na świecie.

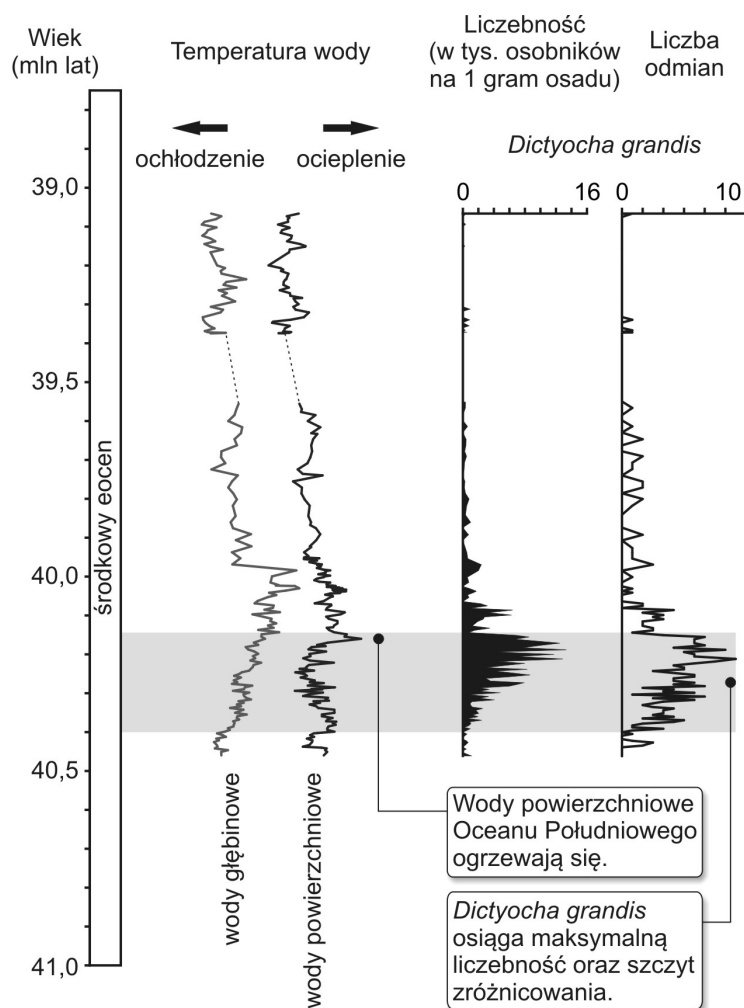
W skład zespołu z Wyspy Devon wchodziło kilka gatunków znanych z Antarktyki (Ryc. 3a), odkryto też wiele nieznanych dotąd, egzotycznych form (Ryc. 3b) (MCCARTNEY i współaut. 2011). Co najważniejsze, nareszcie możliwe stało się prześledzenie przemian ewolucyjnych wiodących od prymitywnych przedstawicieli krzemowiciowców sprzed 115 mln lat do zróżnicowanych zespołów kenozoicznych. Jak się okazało, jednym z najważniejszych osiągnięć ewolucyjnych krzemowiciowców było pojawienie się pierścienia bazalnego, a więc takiego układu szkieletu, jaki możemy obserwować u wszystkich form kenozoicznych (MCCARTNEY i współaut. 2010). Jak pokazano wcześniej, wciąż niewiele wiemy o biologii krzemowiciowców, trudno więc ocenić rzeczywiste znaczenie początkowych etapów ewolucji tej grupy, zapisanych w osadach obszarów podbiegunowych. Trwające obecnie badania wskazują jednak, że „wynalezienie” pierścienia bazalnego mogło być bezpośrednio związane z rozmnażaniem krzemowiciowców.

#### REKONSTRUKCJE PALEOŚRODOWISKOWE

Od dawna podejrzewano, że niezwykła plastyczność morfologiczna szkieletów krzemowiciowców jest wywoływana przez zmienność warunków środowiskowych, na przykład temperatury. W tym zakresie Ocean Południowy ponownie dostarczył najlepiej udokumentowanych przykładów kopalnych.

Wczesny kenozoik był okresem znacznie cieplejszym niż czasy, w których żyjemy. Mimo to, już ok. 49 mln lat temu rozpoczął się długotrwały proces stopniowego ochładzania klimatu na Ziemi. Tendencja ta doprowadziła ostatecznie do rozwinięcia wielkoskalowego zlodowacenia Antarktydy, co miało miejsce ok. 33 mln lat temu (ZACHOS i współaut. 2001). W ostatnich latach paleoceanografowie przedstawili liczne dowody na to, że na tego rodzaju długookresowe zmiany klimatyczne nakładają się także krótkotrwałe wahania. Na przykład około 40 milionów lat temu miało miejsce przejściowe, trwające ok. 0,5 mln lat, raptowne ocieplenie klimatu. Zdarzenie to nosi nazwę środkowoeoceńskiego optimum klimatycznego i jest dobrze udokumentowane zarówno pod względem geochemicznym, jak też paleontologicznym. WITKOWSKI i współaut. (2012) zbadali, w jaki sposób na owo raptowne ocieplenie klimatu zareagowały zespoły mikroorganizmów krze-

mionkowych żyjących wówczas w wodach powierzchniowych ponad Wyniesieniem Kergueleńskim (Ryc. 5). Szczególną uwagę zwrócono na pewien niezwykle gatunek krzemowiciowców, *Dictyocha grandis* (Ryc. 4c-d), którego szkielety osiągały wielkość nawet 200 µm. Tymczasem wymiary szkieletów ogromnej większości żyjących oraz kopalnych krzemowiciowców mieszczą się w przedziale od zaledwie 10 do 100 µm, czyli zazwyczaj poniżej 0,1 mm. Jednak to nie „kolosalne” rozmiary są najistotniejszą cechą tego gatunku, lecz jego niebywale szeroki zakres zmienności morfologicznej. W czasie środkowego eocenu, kiedy żyła *D. grandis*, temperatura powierzchni Oceanu Południowego rosła w szybkim tempie w wyniku nasilającego się efektu cieplarnianego. Ta gwałtowna zmiana warunków była prawdopodobną przyczyną wzrostu zróżnicowania morfologicznego *D. grandis* (Ryc. 6). W momencie, kiedy wody oceanu osiągnęły szczytową temperaturę (być może nawet 28°C, zob. BIJL i współaut. 2010), w rejonie Wyniesienia Kergueleńskiego, na szerokości geograficznej niemal 60°S, żyło ponad 10 odmian *D. grandis*. Wydaje się, że krzemowiciowce z tego gatunku preferowały wody umiarkowanie ciepłe, jednak w tak wysokich temperaturach



Ryc. 6. Zależność pomiędzy liczebnością oraz zróżnicowaniem morfologicznym *Dictyocha grandis* a temperaturą wód powierzchniowych Oceanu Południowego podczas wczesnych etapów środkowo-eoceńskiego optimum klimatycznego (WITKOWSKI i współaut. 2012).

zostały szybko wyparte przez formy zdecydowanie ciepłolubne, które z początkiem ocieplenia klimatu zaczęły migrować z niskich szerokości geograficznych (Ryc. 6).

Blisko 5,5 miliona lat temu w Oceanie Południowym miała miejsce jeszcze jedna „eksplozja” zmienności morfologicznej krzemowiciowców. Owo krótkotrwałe zdarzenie nosi miano rozkwitu *Distephanus speculum* f. (forma) *pseudofibula*. Na zdarzenie to składa się gwałtowny wzrost liczebności kilku współwystępujących form, różniących się morfologią szkieletu. Są one znajdowane w osadach z przełomu miocenu i pliocenu, w licznych wierceniach wykonanych w wielu obszarach Oceanu Południowego. Autorzy

tego odkrycia (MCCARTNEY i WISE 1990), interpretując powyższe dane w świetle zmian stosunków izotopów tlenu w skorupkach otwornic planktonicznych, uważają, że na przełomie miocenu i pliocenu, wskutek wahań temperatury, a także objętości i zasięgu lądolodu antarktycznego, doszło do wysłodzenia wód powierzchniowych Oceanu Południowego na dużej powierzchni. Zespoły krzemowiciowców miałyby zareagować na tę zmianę zasolenia wzmożoną zmiennością morfologiczną, podobnie jak w przypadku zależności pomiędzy zróżnicowaniem *D. grandis* a wahaniami temperatury w środkowym eocenie.

#### PODSUMOWANIE

Jak widać na przykładzie powyższego krótkiego przeglądu, krzemowiciowce są grupą enigmatyczną, lecz z pewnością zasługującą na uwagę. Wiele fundamentalnych pytań

dotyczących tej grupy pozostaje wciąż bez odpowiedzi. W badaniach kopalnych krzemowiciowców nie można kierować się podejściem ściśle taksonomicznym, potrzebne jest

szerokie spojrzenie na całość badanego zespołu oraz jego zmienność w czasie. Tylko w ten sposób można zinterpretować olbrzymi zakres zmienności morfologicznej, jaki wyka-

zują krzemowiciowce, i uczynić zeń użyteczne narzędzie do rekonstruowania zmian środowiska w przeszłości geologicznej, nie tylko w obszarach podbiegunowych.

## KRZEMOWICIEWCE (*SILICOFLAGELLATA*) – MIKROORGANIZMY MNIEJ ZNANE

### Streszczenie

Krzemowiciowce (łac. *Silicoflagellata*), to grupa jednokomórkowych, morskich glonów żyjących w toni wodnej. Ich charakterystyczne krzemionkowe szkielety stanowią pospolity składnik kenozoicznych osadów morskich, szczególnie w wyższych szerokościach geograficznych obu półkul. Badania nad żyjącymi oraz kopalnymi zespołami krzemowiciowców są rzadko podejmowane przez polskich naukowców, przez co grupa ta zasługuje na przypomnienie.

Historia grupy liczy przynajmniej 115 mln lat i sięga wczesnej kredy. Wczesne etapy jej ewolucji znane są wyłącznie ze stanowisk położonych w obszarach podbiegunowych: z Morza Weddella u wybrzeży Antarktydy oraz z kanadyjskiej Wyspy Devon. Kenozoiczny zapis kopalny krzemowiciowców, szczególnie z basenu Oceanu Południowego, jest bardzo bogaty i pozwala na zastosowanie tej grupy w charakterze wskaźnika zmienności warunków środowiskowych. Dodatkowo zaś, ze względu na swój prosty, geometryczny charakter, szkielety krzemowiciowców

stanowią doskonały przedmiot modelowania matematycznego. Dostarczają one wyjątkowej możliwości ścisłego określenia reguł rządzących konstrukcją szkieletu organizmu.

Interpretowanie zapisu kopalnego krzemowiciowców nie jest proste, jednak uwzględnienie tej grupy, oprócz częściej wykorzystywanych okrzemek oraz promienic, w badaniach geologicznych przynosi wiele korzyści. Na przykład pozwala w większym stopniu zrozumieć zmiany produktywności zachodzące w oceanach wskutek długookresowych wahań temperatury. Kopalne krzemowiciowce występują w dużych ilościach nie tylko w osadach regionów polarnych, ale znane są również z wielu stanowisk w Polsce, na przykład w Zagłębiu Górnośląskim. Bez względu na pochodzenie, mikroorganizmy te stanowią niezwykle interesujący materiał badawczy, zaś ich status marginalnej grupy skamieniałości jest całkowicie niezasłużony.

## *SILICOFLAGELLATES: OVERLOOKED MICROORGANISMS*

### Summary

Silicoflagellates are single-celled, planktonic marine algae. Their characteristic siliceous skeletons are a common component of Cenozoic marine sediments, in particular in both northern and southern high latitudes. Studies on living and fossil silicoflagellate assemblages are rarely undertaken by Polish scientists; therefore, the group deserves being reminded of.

The history of silicoflagellates is at least 115 million years long. Early stages of their evolution in the Cretaceous are known exclusively from sites located in polar regions: from the Weddell Sea off Antarctic coast and from the Canadian Devon Island. The Cenozoic fossil record of the group, in particular from the Southern Ocean, is remarkably rich and enables the application of silicoflagellates as paleoenvironmental proxies. Furthermore, owing to their simple, geometric patterns of hollow tubular elements,

silicoflagellate skeletons are an excellent subject for mathematical modeling. Thus, they are unique research objects for precise determination of skeleton formation patterns.

Interpreting the fossil record of silicoflagellates is challenging, but they provide a useful proxy for geological studies. For instance, considering variations in silicoflagellate assemblages, in addition to more common micropaleontological proxies like diatoms or radiolarians, enables a more comprehensive understanding of temperature-related changes in surface ocean productivity. Fossil silicoflagellates occur not only in high latitude sediments, but also in numerous outcrop sites in Poland (e.g., the Upper Silesia Basin). Regardless of the provenance of the material for study, silicoflagellates are an exciting subject, and their status as a neglected group of microorganisms is totally undeserved.

### LITERATURA

- ALEXANDROWICZ S. W., 1976. *Silicoflagellata from the Miocene diatomites of the Upper Silesia basin*. Rocznik Polskiego Towarzystwa Geologicznego 46, 435–453.
- BIJL P. K., HOUBEN A. J. P., SCHOUTEN S., BOHATY S. M., SLUIJS A., REICHT G. J., SINNINGHE DAMSTÉ J. S., BRINKHUIS H., 2010. *Transient middle eocene atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature variations*. Science 330, 819–821.
- CHIN K., BLOCH J., SWEET A., TWEET J., EBERLE J., CUMBAA S., WITKOWSKI J., HARWOOD D., 2008. *Life in a temperate Polar sea: a unique taphonomic window on the structure of a Late Cretaceous Arctic marine ecosystem*. Proc. Royal Soc. B 275, 2675–2685.

- EHRENBERG C. G., 1839. *Über die geographische Verbreitung der jetzt lebenden Polythalamien an der afrikanischen und asiatischen Küste des Mittelmeeres und im rothen Meere*. Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin aus dem Jahre 1838, 121–148.
- HENRIKSEN P., KNIPSCHILD F., MOESTRUP Ø., THOMSEN H. A., 1993. *Autecology, life history and toxicology of the silicoflagellate Dictyocha speculum (Silicoflagellata, Dictyochyceae)*. Phycologia 32, 29–39.
- MCCARTNEY K., LOPER D. E., 1989. *Optimized skeletal morphologies of silicoflagellate genera Dictyocha and Distephanus*. Paleobiology 15, 283–298.
- MCCARTNEY K., WISE S. W., JR., 1990. *Cenozoic silicoflagellates and ebridians from ODP Leg 113: biostratigraphy and notes on morphologic variability*. Proc. Ocean Drilling Program 113, 729–760.
- MCCARTNEY K., WISE S. W., JR., HARWOOD D. M., GERSONDE R., 1990. *Enigmatic lower Albian silicoflagellates from ODP Site 693: progenitors of the Order Silicoflagellata?* Proc. Ocean Drilling Program 113, 427–442.
- MCCARTNEY K., WITKOWSKI J., HARWOOD D. M., 2010. *Early evolution of the silicoflagellates during the Cretaceous*. Marine Micropaleontol. 77, 83–100.
- MCCARTNEY K., WITKOWSKI J., HARWOOD D. M., 2011. *Unusual assemblages of Late Cretaceous silicoflagellates from the Canadian Archipelago*. Revue de micropaléontologie 54, 31–58.
- MOESTRUP Ø., THOMSEN H. A., 1990. *Dictyocha speculum (Silicoflagellata, Dictyochophyceae), studies on armoured and unarmoured stages*. Biologiske Skrifter 37, 1–22.
- PREISIG H. R., 1994. *Siliceous structures and silicification in flagellated protists*. Protoplasma 181, 29–42.
- SCHULZ P., 1928. *Beiträge zur Kenntnis fossiler und rezenter Silicoflagellaten*. Botanisches Archiv 21, 225–292.
- SIEMIŃSKA J., 1990. *Polska Bibliografia Fykologiczna. Bibliografie Botaniczne, Tom 3*. Polska Akademia Nauk, Instytut Botaniki im. W. Szafera, Kraków-Wrocław.
- WITKOWSKI J., HARWOOD D. M., CHIN K., 2011. *Taxonomic composition, paleoecology and biostratigraphy of Late Cretaceous diatoms from Devon Island, Nunavut, Canadian High Arctic*. Cretaceous Research 32, 277–300.
- WITKOWSKI J., BOHATY S. M., MCCARTNEY K., HARWOOD D. M., 2012. *Enhanced siliceous plankton productivity in response to middle Eocene warming at Southern Ocean ODP Sites 748 and 749*. Palaeogeograph. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 326–328, 78–94.
- ZACHOS J. C., PAGANI M., SLOAN L., THOMAS E., BILLUPS K., 2001. *Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present*. Science 292, 686–693.