

Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta,
Ústav geologie a paleontologie

Radiolárie české křídý

Radiolaria of the Bohemian Cretaceous Basin

Bakalářská práce

Petra Müllerová



Vedoucí práce: Doc. RNDr. Katarína Holcová, CSc.

Konzultant: RNDr. Miroslava Smrečková, PhD.

Praha 2010

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně, pouze s pomocí citovaných zdrojů.

V Kladně dne 1. 6. 2010

.....
PETRA MÚLLEROVÁ

PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych chtěla poděkovat především své školitelce doc. RNDr. KATARÍNĚ HOLCOVÉ, CSc. (PřF UK, Sekce geologie, ÚGP) za poskytnutí literatury, věnovaný čas, trpělivost, cenné informace a mnoho dalšího. Dále bych chtěla poděkovat konzultantce RNDr. MIROSLAVĚ SMREČKOVÉ, PhD. (Univerzita Mateja Bela v Banskej Bystrici) za poskytnutou literaturu a účelné rady. V neposlední řadě děkuji doc. RNDr. DANĚ ŠTEMPROKOVÉ, CSc. (PřF UK, Sekce geologie, ÚGP) za zapůjčení vzorků a literatury, RNDr. LENCE HRADECKÉ, CSc. z České geologické služby rovněž za zapůjčené vzorky a doc. RNDr. MARTINU KOŠŤÁKOVĚ, Ph.D. (PřF UK, Sekce geologie, ÚGP) za pomoc při odběru vzorků v lomu Úpohlavy.

Můj dík patří také RNDr. IVANU ČEPIČKOVĚ, Ph.D. (PřF UK, Sekce biologie, Katedra zoologie) a dalším, kteří mě jakkoli v mé práci pomáhali a podporovali.

ABSTRAKT

První část této práce se věnuje stavbě buňky, morfologii schránky, rozmnožování a výživě. Dále je zde popsána ekologie a systematické členění radiolárií. Právě systematické členění této skupiny se odvíjí od rozdílné morfologie schránek jednotlivých forem.

Další část je věnována křídovým radioláriím se zaměřením na období cenoman až turon s příkladem výskytu radiolárií na několika lokalitách ve světě.

Poslední část této práce se zabývá geologií české křídové pánve, kde v rámci diplomové práce bude pokračovat studium radiolárií z určité lokality.

ABSTRACT

The first part of this work deals with cell structure, shell morphology, reproduction and nutrition. Also the ecology and systematical subdivision of radiolarians is described here. The systematical subdivision depends on various shell morphology of individual forms.

The next part is devoted to Cretaceous radiolarians with focus on Cenomanian and Turonian, also some examples from several locations around the world is located here.

The last part of this work deals with geology of Bohemian Cretaceous Basin, where the study of radiolarians from certain site will continue in master thesis.

OBSAH

1. ÚVOD	6
2. BIOLOGIE	7
Morfologie.....	7
Stavba buňky.....	7
Centrální kapsula.....	8
Endoplazma.....	8
Ektoplazma.....	9
Stavba schránky	10
Výživa	16
Rozmnožování	16
3. EKOLOGIE	17
Symbiotické řasy.....	18
Pohyb.....	19
4. SYSTEMATICKÉ ČLENĚNÍ	20
Archaeospicularia	21
Albaillellaria	22
Latentifistularia.....	22
Entactinaria.....	23
Spumellaria.....	23
Nassellaria	24
5. KŘÍDOVÉ RADIOLÁRIE	24
Historie studia radiolárií.....	24
Křídové radiolárie se zaměřením na cenoman - turon	25
6. GEOLOGIE	28
Křída.....	28
Křída na našem území	30
Stratigrafie české křídové pánve	32
7. METODIKA	36
8. ZÁVĚR	38
LITERATURA	39
PŘÍLOHA 1	42

1. ÚVOD

Tématem této bakalářské práce je skupina Radiolaria, která u nás v období křídy nebyla doposud důkladně studována.

První část této práce se věnuje obecně biologii těchto jednobuněčných organismů. Obsahuje stručný přehled o jejich buněčné stavbě, tvorbě a morfologii schránky, výživě a rozmnožování. Právě morfologie schránky je (pro paleontologický systém) určujícím znakem pro systematické dělení celé skupiny. Následující část se zabývá jejich ekologií, ať už biogeografickým rozšířením, pohybem nebo symbiotickými vztahy s řasami.

Kapitola systematické členění pak uvádí dva odlišné názory – molekulární a paleontologický – na jejich zařazení v rámci systému.

Nejstarší zástupci této skupiny jsou známí již od kambria, avšak ne všechny skupiny mají své zastoupení i v recentu. Tato práce bude dále zaměřena na radiolárie křídové, především z období cenoman – turon, kdy díky vzestupu hladiny světového oceánu, sahalo moře až na naše území. Zde se pak v oblasti české křídové pánve vytvořily sedimenty, ve kterých je možné nalézt křemičité schránky těchto organismů. Právě proto jsou následující části věnovány geologii české křídové pánve a nálezům cenomansko- turonských radiolárií na různých lokalitách ve světě.

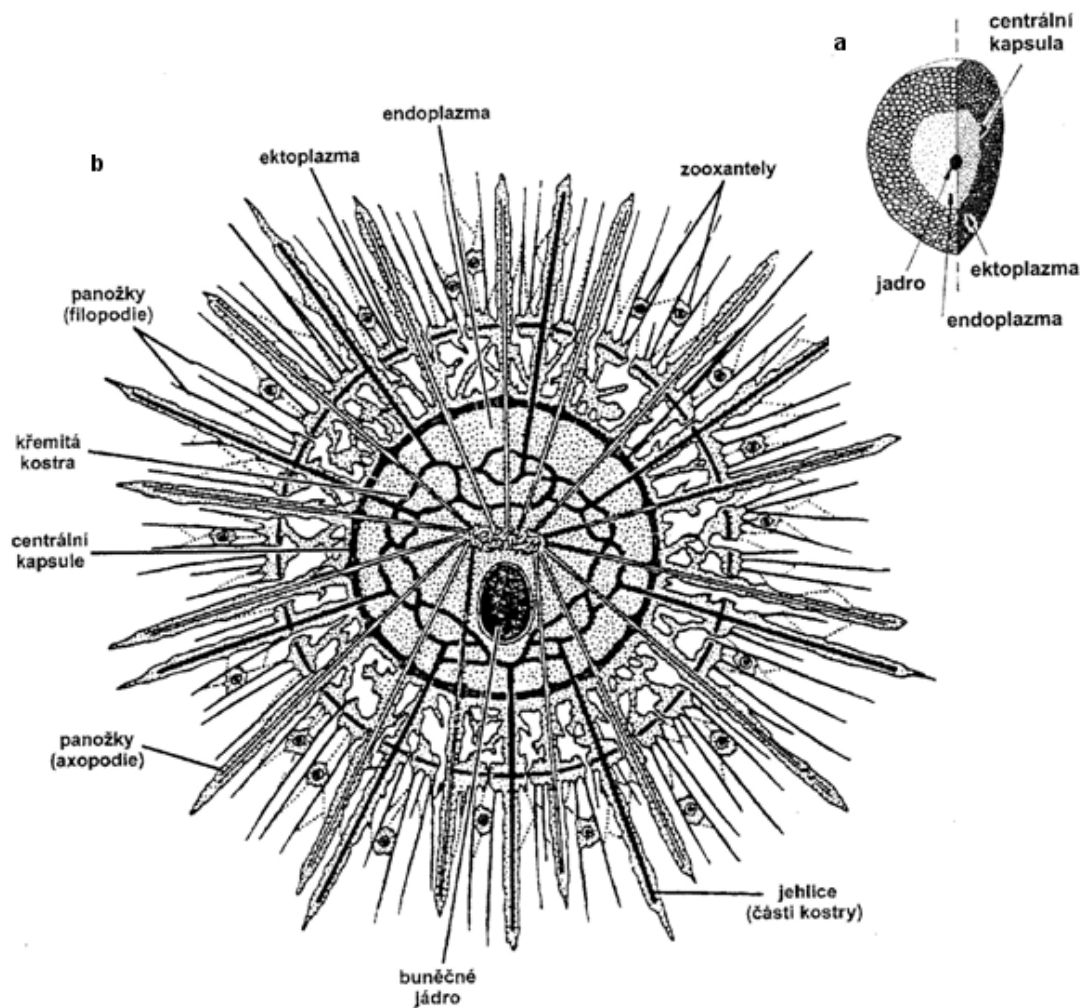
Celá bakalářská práce je zakončena metodikou získávání schránek radiolárií z hornin spolu s několika jedinci (pocházejícími z období coniacu z našeho území) vyobrazenými v příloze 1.

2. BIOLOGIE

Morfologie

Stavba buňky

Tělo radiolárií je tvořeno cytoplazmou, centrální kapsulou a jádrem (obr. 1). Centrální kapsula rozděluje cytoplazmu na vnitřní (hustší) endoplazmu a vnější (řidší) ektoplazmu. Obě části cytoplazmy nejsou od sebe zcela odděleny. Vzájemně komunikují prostřednictvím plazmatických můstků procházejících póry v centrální kapsule.



Obr. 1 a) Dělení cytoplazmy (Podle SCHAAF, 1984 v ANDREJEVA-GRIGOROVICH a kol., 2004, upravené), b) Recentní radiolárie ze skupiny *Spumellaria* (Podle J. and M. CACHON, 1994, KLING 1978 v KVAČEK a kol., 2007, upravené).

Centrální kapsula

Centrální kapsula je pevná, elastická, chitinová nebo pseudochitinová membrána. Polycystíny mají membránu jednoduchou a phaeodárie dvojitou. U některých primitivních skupin zcela chybí, ale i přesto mají cytoplazmu dělenou na ektoplazmu a endoplazmu.

Centrální kapsula je perforována otvory tzv. fusulami a kapsulárními štěrbinami. Počet pórů a jejich rozmístění je charakteristický taxonomický znak různého stupně. Skrz tyto otvory je uskutečněna komunikace mezi exoplazmou a endoplazmou.

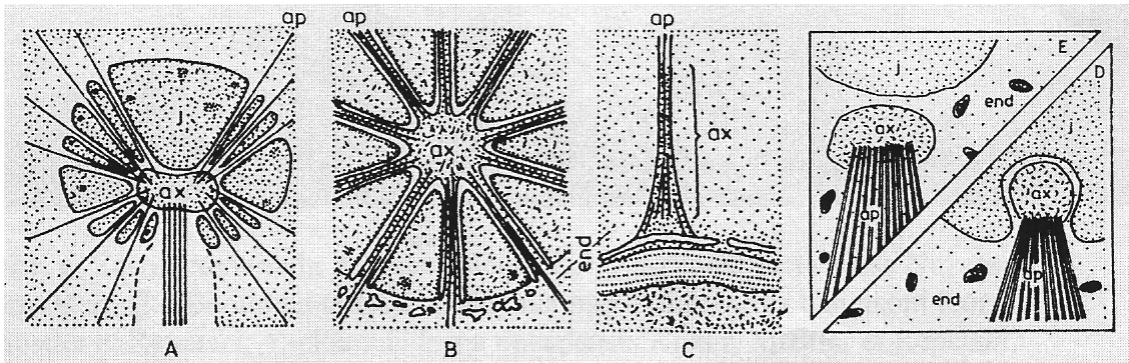
U žijících druhů bývá membrána často zbarvena nejrůznějšími barvami - červeně, žlutě, hnědě, vzácně modře, zeleně, fialově. Toto zbarvení se u fosilních radiolárií nezachovává. Barva je charakteristická pro některé skupiny, téměř vždy však stejná pro jednotlivé druhy (KLING and BOLTOVSKOY, 2002).

Tvar centrální kapsuly se značně liší druh od druhu. Může být sférický, protažený, hruškovitý, ale také nepravidelný. Příslušný tvar kapsuly souvisí jak se systematickým zařazením, tak s ontogenetickým stádiem vývoje.

Endoplazma

Endoplazma uzavřená v centrální kapsule obsahuje jádro či větší počet jader s více jak 1500 chromozomy, vakuoly se zásobními látkami, tukové kapénky proměnlivého složení, mitochondrie, Golgiho tělíska, lysozomy, endoplazmatické retikulum, ribozomy (DOLVEN a kol., 2009) a pigmentová zrna. Sem je soustředěna reprodukce, anabolismus i katabolismus buňky (KLING and BOLTOVSKOY, 2002).

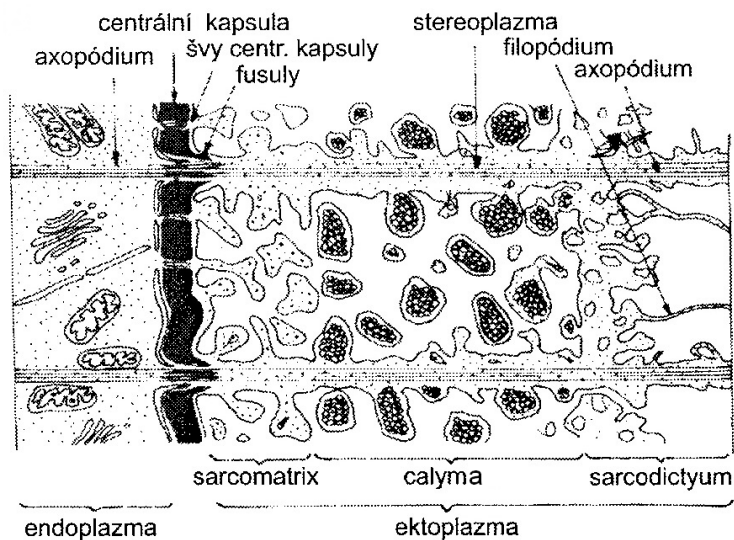
Radiolárie mají dva typy panožek – silnější axopodie a jemnější filopodie (viz část ektoplazma). Jednotlivá axopodia, vyztužená osním vláknem, vybíhají z axopodiálního aparátu (tzv. axoplastu) skrz otvory v centrální kapsule až do ektoplazmy. Uložení axoplastu ve vztahu k jádru je důležitým určovacím znakem jednotlivých skupin polycystín. U spumellárií se axoplast nachází v centru jádra (Obr. 2B) nebo na jeho obvodě jako více malých axoplastů (Obr. 2C). Entaktinárie mají axoplast mimo centrum jádra (Obr. 2A) a u nassellárií může být v těsném styku s jádrem (Obr. 2D) nebo v jeho blízkosti (Obr. 2E) (ANDREJEVA-GRIGOROVICH a kol., 2004).



Obr. 2 Poloha axoplastu v buňce: A – excentrická poloha v jádře; B – centrická poloha v jádře; C – jednotlivé axoplasty na obvodě jádra; D – těsný styk s jádrem; E – v blízkosti jádra (ax – axoplast, ap – axopodium, j – jádro, end – endoplazma) (Podle PETRUŠEVSKAJA, 1981 v ANDREJEVA-GRIGORVIČ a kol. 2004, upravené).

Ektoplazma

Ektoplazma jako vnější část buňky je světlejší a průhlednější než endoplazma. Obsahuje mitochondrie, trávicí vakuoly a symbiotické řasy – zooxantely. Dělí se na tři části – sarcomatrix, calymu a sarcodictyum (Obr.3).



Obr.3 Rozdělení ektoplazmy (PODLE SCHAAF, 1984 v ANDREJEVA-GRIGORVIČ a kol. 2004, upravené).

Sarcomatrix je tenká pigmentovaná část cytoplazmy, která obklopuje centrální kapsulu. Je považována za místo, kde se živiny vstřebávají do cytoplazmy. Střední (nejširší) část, calyma, obsahuje vakuoly a alveoly naplněné vodou a plynem, u kterých se předpokládá hydrostatická funkce. Calyma může být rovněž zbarvena, a to díky uzavřeninám nebo symbiontům. Vnější tenká vrstva sarcodictyum má mřížkovitý

charakter. Tato část cytoplazmy vybíhá v tenké výběžky tzv. filopodia, jimiž buňka pohlcuje potravu a přenáší ji do zaživacích vakuol. Filopodia se mohou větvit a vytvářet síť (KLING, 1998).

Stavba schránky

Schránka neboli kostra je tvořena opálem ($\text{SiO}_2 \cdot n \text{H}_2\text{O}$) s obsahem různých prvků (Mg, Ca, Al aj.) nebo s příměsí organických látek (SMREČKOVÁ, 2006). Fosilizací se pak opál přeměňuje na křemen (SiO_2). Schránka je převážně uložena v ektoplazmě popřípadě některými částmi může zasahovat také do endoplazmy a jádra. Díky svému uložení tak nedochází ke styku s mořskou vodou. Schránka, jakožto oporný prvek, rovněž rozděluje buňku na funkčně odlišné celky. Některé primitivní formy schránku nevytvářejí, nebo je zastoupena jen v podobě izolovaných jehlic roztroušených v cytoplazmě (ANDREJEVA-GRIGOROVIC a kol., 2004).

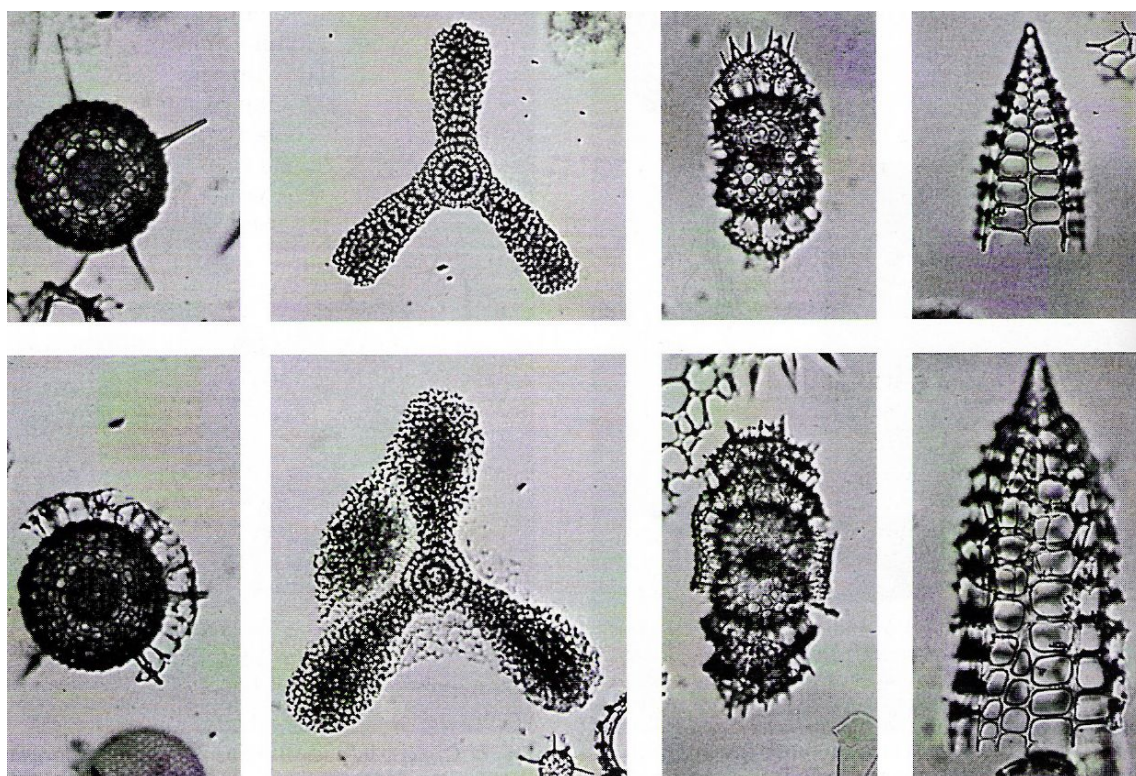
Skupina Phaeodaria má na rozdíl od polycystin schránku s příměsí organických látek. Díky tomuto složení se po odumření jedince schránka rychle rozpouští a až na výjimky se ve fosilním stavu phaeodarie nevyskytují. Phaeodarie mají schránku tvořenou jednotlivými dutými jehlicemi nebo jsou spojeny do mřížky (SMREČKOVÁ, 2006).

Schránky polycystin jsou rozmanitého tvaru, a to od izolovaných jehlic až po souvislé schránky nejrůznějšího tvaru (kulovité, elipsoidní, čočkovité, kuželovité, baňkovité a jiné). Kostra v mnoha případech vzniká z jednotlivých jehlic, které sekundárně splývají v jednolitou kostru, nebo tvoří složitou mřížku. Větvením tangenciálních výrůstků na radiálních jehlicích a následným splýváním větví dochází k vytváření proděravělé schránky, například kulovitého tvaru. (Konkrétně kulovitý tvar může také vznikat vytvořením organického obalu, na který se následně ukládá minerální látka.) (POKORNÝ, 1954).

Schránka je tvořena dvěma typy jehlic. Jehlice spojující oba dva konce schránky jsou nazývány spojovacími sloupky (bary). Tyto bary přirůstají na obou dvou koncích a mohou se lišit svojí tloušťkou. Mezi nimi jsou pak otvory zvané póry. Dále je schránka tvořena jehlicemi neboli trny, které přirůstají jen na jedné straně, s druhým koncem volným (DOLVEN a kol., 2009).

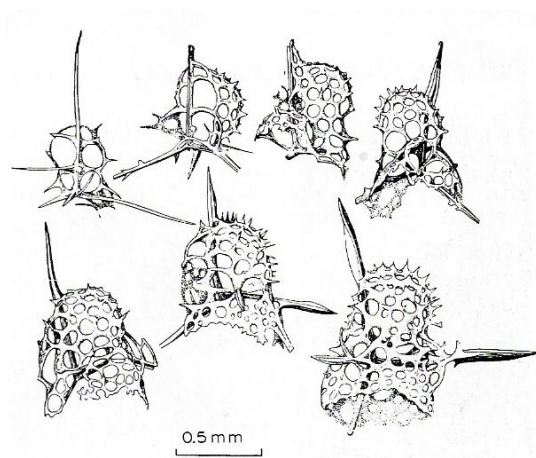
Ontogenetický vývoj schránky je podle HAECKELA (dle POKORNÉHO, 1954) zastoupen nejčastěji dvěma typy. Při astroidním typu dorůstají elementy paprskovitě, na rozdíl od sféroidních, kde rostou tangenciálně. Dále HAECKEL (dle POKORNÉHO, 1954) rozděluje kostry podle místa vzniku, a to jak na perigenní kostru vznikající vně centrální kapsuly, tak na centrogenní kostru vznikající uvnitř centrální kapsuly, která narůstá centrigugálně (POKORNÝ, 1954).

Způsob sekrece schránky není doposud objasněn. HOLLANDE a ENJUMET (dle KLINGA, 1998) předpokládali, že sekrece schránky je řízena z endoplazmy, ale nenašli důkaz o nekřemité vrstvě nebo jiné formě předcházející sekreci tvrdé schránky. Proto se zdá, že k tvorbě schránky dochází na styku povrchu s vodou. D'ARCY THOMPSON (dle KLINGA, 1998) srovnával geometrii radioláriového skeletu s několika fyzikálními modely, které jsou významné pro mikro- a makrostrukturní znaky některých druhů. Struktury radioláriového skeletu přirovnal k jednoduchým hexagonálním sítím. Ontogenetický růst byl vzácně pozorován u žijících jedinců, avšak nebyl dostatečně studován. Proto u některých druhů je dřívější řada blízce příbuzných forem dnes považována pouze za různá vývojová stádia jednoho druhu (Obr. 4).



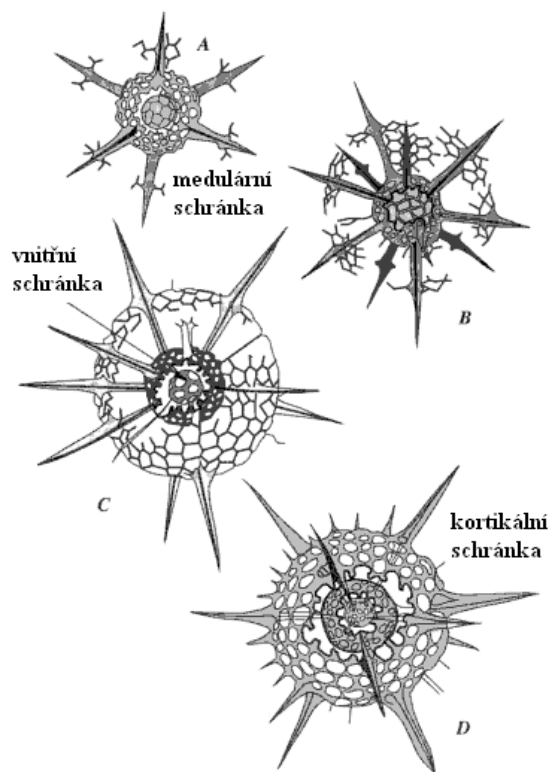
Obr. 4 Sekundární růst u polycystín. Horní řada – obyčejní jedinci; spodní řada – vyspělí jedinci ukazující dodatečný růst jemné mřížkovité struktury (Podle KLING, 1998, upravené).

Důkaz o růstu je snadno k vidění u nassellárií, kde ve stejném vzorku některé formy, složené z jednotlivých komůrek, mají identickou počáteční komůrku s formami vícekomůrkovými (Obr. 5) (KLING, 1998).



Obr. 5 Růst nassellárií (Podle PETRUŠEVSKAJA, 1962 v KLING, 1998, upravené).

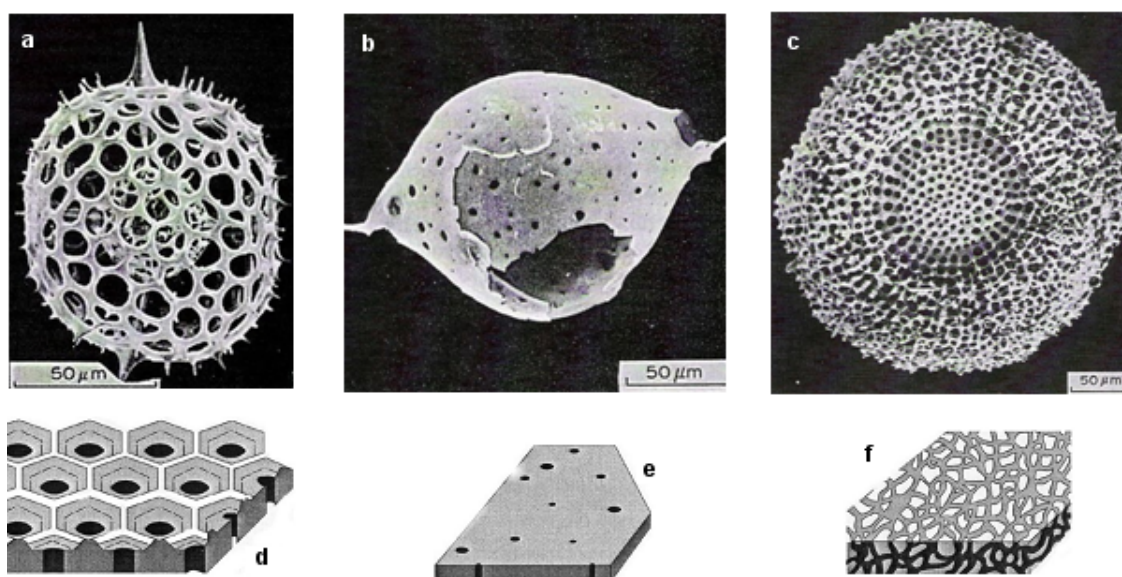
Růstová stádia se nnesnadno určují u spumellárií, které pravděpodobně svoji schránku vylučují rychleji. Rychlou sekrecí jsou vytvořeny nejprve tenké elementy, které následně druhotně sílí (Obr. 6).



Obr. 6 Růstové stádium schránky spumellárie (Podle HOLLANDE and ENJUMET, 1960 v DE WEVER a kol., 2001, upravené).

Radiolárie mají velké množství rozmanitě různých schránek. Základní tvar schránky se však většinou odvíjí od tvaru centrální kapsulky. Primitivní skupiny nevytvářejí schránky vůbec nebo jen v podobě izolovaných jehlic. U většiny druhů je jakási struktura schránky vyvinuta. Žádné části schránky nejsou nikdy duté. S evolučním vývojem se schránka stávala strukturně složitější a lehčí v důsledku zjemnění stavebních částí, ze kterých je tvořena. Tato změna byla v terciéru pravděpodobně zapříčiněna rozvojem dalších křemitých organismů rovněž spotřebovávajících SiO₂ z mořské vody (ANDREJEVA-GRIGORVIČ a kol., 2004).

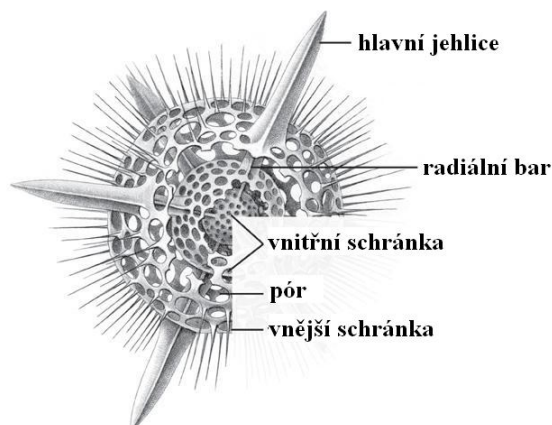
Stěna schránky může být trojího typu (mřížkovitá, pórovitá a houbovitá). Mřížkovitá struktura (obr. 7 a, d) je tvořena sítí z jednotlivých barů proděravěnou póry různého tvaru. Základní tvar pórů je obvykle hexagonální, ale díky ukládání křemene na vnitřním obvodu pórovité mřížky vzniká okrouhlý tvar pórů. Pórovitá schránka (obr. 7 b, e) je charakterizována okrouhlými nebo oválnými póry pravidelně či nepravidelně uloženými. Houbovitá schránka (obr. 7 c, f) pěnového charakteru je tvořena složitou trojrozměrnou sítí, která je nepravidelně a hustě protkána relativně tenkými bary (KLING, 1998).



Obr. 7 Typy stěn schránek: a,d – mřížkovitá, b,e – pórovitá, c,f – houbovitá (Podle DE WEVER a kol., 2001; KLING, 1998, upravené).

Spumellárie a entactinárie jsou typické svojí radiální symetrií. Mají nejčastěji schránku kulovitého tvaru, kde radiální jehlice vybíhají nad povrch schránky. Kostra je často složena ze dvou či více koncentricky uspořádaných koulí, které jsou až na malé

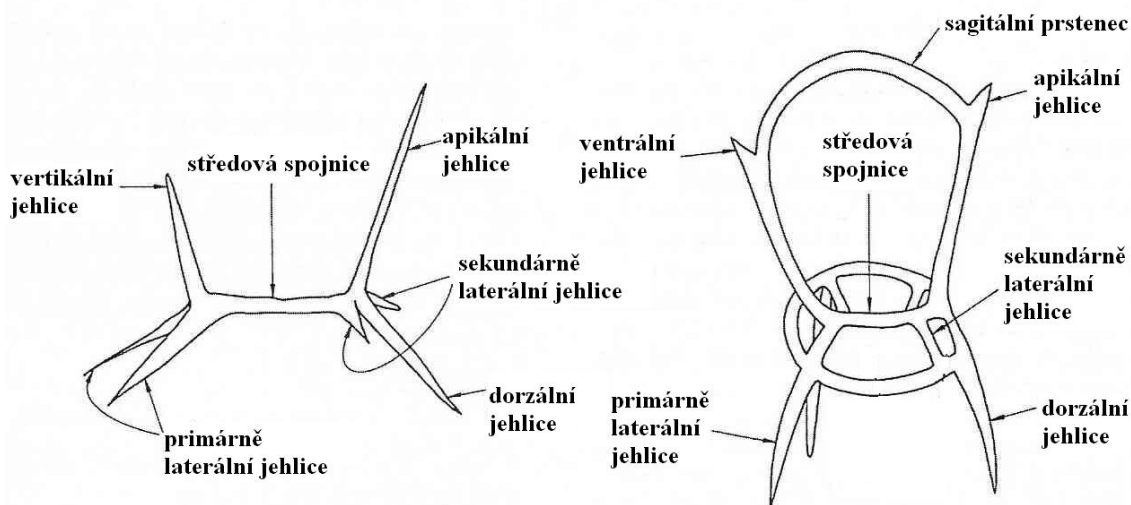
výjimky seskupeny a radiálně protkány jehlicemi a trny. Hlavní vnější schránka je popisována jako kortikální a vnitřní jako medulární schránka (Obr. 8).



Obr. 8 Spumellaria (Podle HAECKEL, 1862 v DOLVEN a kol., 2009, upravené).

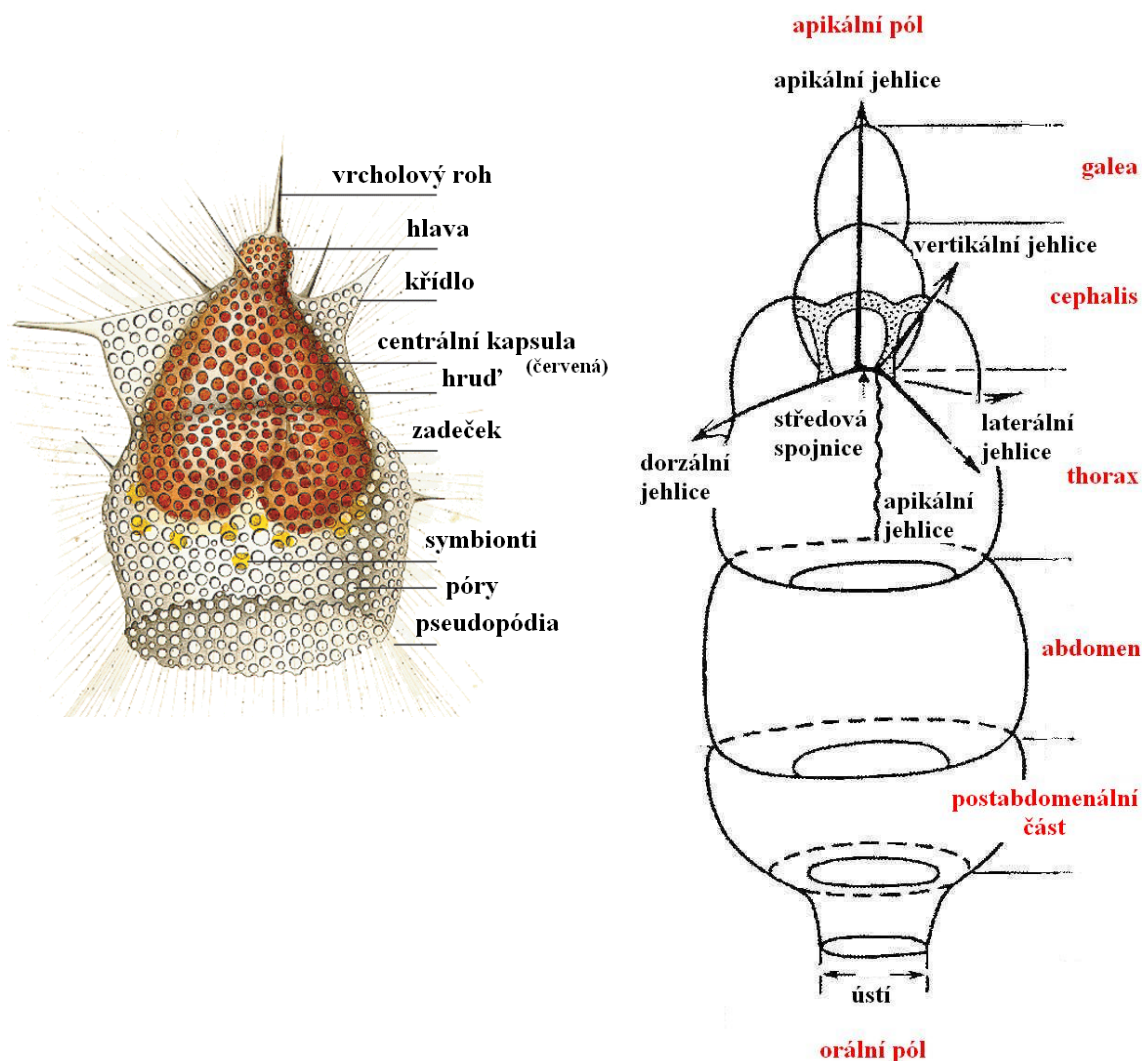
Ostatní schránky spumellárií jsou elipsovitého tvaru (s jednou osou prodlouženou), diskoidální (s jednou osou zkrácenou), spirální nebo složené z řady koncentricky uložených kroužků (KLING, 1998).

Nassellárie jsou heteropolární a obvykle bilaterálně souměrné. Začátek schránky je ve strukturně stabilní počáteční spikule (jehličce), na které jsou více či méně přítomné další elementy. Schránka se skládá ze středové spojovací jehlice (baru) a několika z ní vystupujících jehlic. Nejvýznamnější z vybíhajících jehlic jsou na jednom konci jehlice apikální, dorzální a dvě sekundárně laterální, na druhém konci ventrální a dvě primárně laterální (Obr. 9). Spojením středové spojnice s apikální a ventrální jehlicí vzniká tzv. sagitální prstenec (předozadní kroužek) (Obr. 9) (SMREČKOVÁ, 2006).



Obr. 9 Základní stavební elementy nassellárií (Podle CASEY, 1993, v SMREČKOVÁ, 2006, upravené).

Schránku je možno rozdělit na několik částí - cephalis, thorax, abdomen a postabdomenální segmenty (Obr. 10). Segmenty se neukládají okolo centra schránky, ale podle osy symetrie. V prvním segmentu cephalis (hlava) se nacházejí počáteční spikula s centrální kapsulou. Tato část, opatřená někdy vlastním apikálním rohem ve směru hlavní osy a dalšími jehlicemi, má různé tvary – kulovité nebo protažené. Druhý segment je popsán jako thorax (hrud'), ze kterých mohou vyčnívat jehlice v laterálním směru utvářející tzv. křídla. Posledním segmentem je abdomen (zadeček). Případné další části navazující na abdomen se nazývají postabdomenální. Koncový článek může být s otvorem nebo uzavřený jemnou převážně houbovitou vrstvičkou zvanou velum, někdy také s obústím s malými zoubky nebo bez nich. Z koncové části tzv. orálního pólu mohou vyčnívat také tzv. nohy (DOLVEN a kol., 2009, KLING 1998).



Obr. 10 Nassellaria (Podle HAECKEL, 1862 v DOVEN a kol., 2009; ANDREJEVA-GRIGOROVIČ a kol. 2004 upravené).

Na hlavě, hrudi a zadečku se nacházejí póry různého tvaru, velikosti a uspořádání, popřípadě s charakteristickými rýhami a vráskami.

Stěny schránek jsou u nassellárií obvykle mřížkovité, ale u některých se setkáváme rovněž i s houbovitou či pórovitou strukturou.

Schránka radiolárií slouží jako ochrana, zátěž ve vodním prostředí a podobně.

Výživa

Výživa radiolárií je velmi rozmanitá. Včetně zooplanktonních skupin, jako jsou například klanonožci, larvy měkkýšů, nálevníci, foraminifery aj., se mohou živit také fytoplanktonními rozsivkami, kokolitkami a obrněnkami. Především u hlubokovodnějších zástupců se jejich potravou mohou stát rovněž i bakterie a organický detrit. Rozhodujícím faktorem pro jejich obživu je velikost kořisti a schopnost znehybnit ji. I přesto jsou radiolárie schopny konzumovat organismy od několika milimetrů až po několik centimetrů velké (KLING and BOLTOVSKOY, 2002).

Některé druhy jsou všežravé, jiné dávají přednost živočišné nebo rostlinné stravě.

Rozmnožování

Radiolárie se rozmnožují pohlavně i nepohlavně. Nejčastějším nepohlavním rozmnožováním bývá dělení. Při tomto procesu se nejprve dělí jádro, následuje dělení kapsuly a ektoplazmy, jako poslední se dělí kostra. Kostra se dělí tak, že si nově vzniklý jedinec musí doplnit polovinu chybějící schránky. U jedinců se složitější kostrou pravděpodobně dceřiná buňka opustí mateřskou schránku a vytvoří si schránku novou. Předpokládá se také množení rozpadem cytoplazmy na více dceřiných jedinců, kteří si po opuštění své vlastní schránky vytvářejí schránku novou. V některých případech nenastává úplné dělení buňky a proces dělení se zastavuje ve stádiu dělení kapsuly. Toto množení se může vícekrát opakovat, aniž by došlo k rozdělení ektoplazmy. Tudíž se v jedné ektoplazmě vyskytuje více kapsul, které tak vytvářejí kolonii. Kolonie pak mohou dosahovat velikosti v řádech centimetrů až několika metrů (DE WEVER a kol. 2001).

Jako nepohlavní rozmnožování je rovněž známé pučení (POKORNÝ, 1954).

Pohlavní rozmnožování se uskutečňuje rozpadem jaderné hmoty na mnoho částecek, z nichž vznikají zoospory. Zoospory jsou jednoduché buňky více či méně oválného tvaru s jedním koncem zašpičatělým a druhým oblým, na který se upínají dva bičíky (méně často pak jeden nebo tři bičíky). Někdy jsou částecčky po rozpadu jaderné hmoty rozlišeny na mikrogamety a makrogamety. Nový jedinec vzniká konjugací zoospor (POKORNÝ, 1954; KLING, 1998).

Zdá se, že větší aktivita rozmnožování je v dočasně nebo lokálně křemíkem obohacených vodách. Větší množství křemíku je sezónní či jinak periodické a zapříčiňuje náhlou produkci obrovského množství jedinců (CAMPBELL, 1954).

3. EKOLOGIE

Radiolárie jsou výlučně mořské organismy obývající celý oceánský prostor. Vyskytují se od kambria až po recent.

Recentní radiolárie žijí ve všech hloubkách vodního sloupce, avšak největší abundance polycystíny dosahují v hloubkách od 50 do 400m. Radiolárie jsou známé i z hlubokovodních oceánických příkopů (KLING, 1998). Jsou vázány na salinitu v rozmezí od 32-39‰. Největšího zastoupení a druhové diverzity dosahují v teplých vodách do hloubky 150m. Směrem k pólům počet druhů klesá. V tropických oblastech je také největší zastoupení jedinců se symbiotickými řasami. Toto rozčlenění platí pro druhy obývající povrchové vrstvy vody. Směrem do hloubky klesají provinciální rozdíly. Podobně tomu je tak i u společenstev obývajících chladné vody. V chladných vodách tvoří asi 30% z celkového počtu druhů druhy kosmopolitní. Naopak endemické druhy jsou součástí společenstev žijících pouze do hloubky 100m.

Nassellárie se hojněji než spumellárie vyskytují ve větších hloubkách, anebo ve větších vzdálenostech od pevniny, naopak spumellárie jsou nejvíce zastoupeny ve vodách povrchových. Kromě oblastí chladných vod a míst s vysokou produktivitou v současných oceánech početně převládají spumellárie, ale s menší diverzitou než nassellárie.

Známé jsou formy jak soliterní, tak v menší míře i koloniální. Kolonie mohou být různého tvaru jako například sférické, elipsovité, cylindrické či jiné. V koloniích je zastoupeno více typů schránek, díky čemuž můžeme studovat vnitrodruhovou variabilitu (SMREČKOVÁ, 2006).

Radiolárie mají velké rozpětí výskytu odvíjející se od podnebí, zeměpisné šířky, hydrologických podmínek, ale hlavně od množství živin. Zvláště teplota vody se odráží na vzhledu jejich schránky. S teplotou se mění viskozita vody, a to tak, že při menší hustotě vody je ztížena vznášivost, a proto musí organismy vytvářet nové tělní modifikace za účelem snížení specifické váhy těla. U radiolárií je to například změna délky pseudopodií, obsah lipidových kapének, objem vakuol atd. Chladnomilné formy jsou tudíž větší a ve vertikálním směru štíhle stavěné s krátkými, v průřezu kulatými jehlicemi. Naopak teplomilné radiolárie se vyznačují menší schránkou s četnými okénky nebo houbovitou strukturou schránky a dlouhými jehlicemi. Jsou často zvětšeny v horizontálním směru, a to v široce zvonovité až ploché tvary (POKORNÝ, 1954).

Hojně jsou zastoupeny v oblastech výstupných proudů tzv. upwellingu (DOLVEN a kol., 2009). Mezi recentními radioláriemi můžeme najít druhy teplomilné, chladnomilné, endemické a kosmopolitní, ale také více či méně tolerantní ke změně hloubky.

Jednotlivá společenstva jsou charakteristická společným výskytem určitých druhů žijících ve vodách se stejnou charakteristikou a stejnou oceánickou cirkulací.

Symbiotické řasy

V ektoplazmě, ale také v endoplazmě se nacházejí symbiotické řasy zooxantely. U polycystin jsou to nejčastěji zástupci skupiny Dinoflagelata. Jsou pro radiolárie zdrojem uhlíku, kyslíku a ve stresových situacích mohou sloužit i jako zdroj potravy. Hostitel naopak slouží symbiontům jako ochrana, zdroj oxidu uhličitého a dalších produktů metabolismu (SMREČKOVÁ, 2006).

Symbionti se nacházejí převážně v síti panožek obklopující centrální část buňky. (Obr. 11) Laboratorní studie ukazují, že v době osvětlení se symbiotické řasy nacházejí v okrajových částech buňky a po dobu tmy jsou přemístěny okolo centrální kapsuly. Množství a hustota symbiontů je závislá na druhu radiolárie a její velikosti. Některé

koloniální nebo velké radiolárie mohou vlastnit až několik tisíců symbiotických řas najednou. Počet řas se zvyšuje s růstem radiolárie, díky čemuž je možné pozorovat různá růstová stádia radiolárií. Symbiotický vztah končí těsně před reprodukcí radiolárie, stravením řasy či jejím vyhoštěním.



Obr. 11 *Euchitonina elegans* Haeckel 1887 se symbionty (žlutě) (Podle TOMOKO YUASA v DOLVEN a kol., 2009, upravené).

Některé vztahy jsou spíše parazitární povahy. Nejhorší z nich jsou heterotrofní obrněnky druhů *Merodinium* a *Solenodinium*, případně také *Amoebophrya*, jejichž invaze mají pro radiolárie smrtící účinek. (DOLVEN a kol., 2009)

Pohyb

Radiolárie jsou zcela adaptovány na planktonní způsob života. Obsahují vakuoly naplněné lipidy a dalšími tekutinami sloužícími jako plovoucí mechanismy a naopak křemičitou schránkou sloužící jako zátěž. Pomocí roztažených panožek se nechávají pasivně unášet z místa na místo oceánskými proudy (DOLVEN a kol., 2009). Pseudopodiemi se rovněž mohou aktivně držet plovoucích předmětů a s nimi pasivně migrovat (KLING and BOLTOVSKOY, 2002).

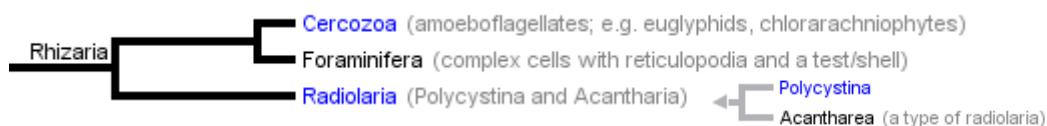
Radiolárie zaznamenávají také vertikální pohyb. Koncem 19. století BRANDT dle KLINGA 1998 usuzoval, že regulují vznášivost ve vodě přizpůsobováním obsahu CO_2 v alveolách z CO_2 obsaženého ve vodě. To odpovídalo dřívějšímu pozorování vertikálního pohybu radiolárií při změnách okolního prostředí (KLING, 1998).

POKORNÝ (1954) uvádí, že kromě klimaticky podmíněné vertikální migrace radiolárie, obývající prosvětlené části vodního sloupce, zaznamenávají denní vertikální pohyb, podmíněný symbiotickými zooxantelami. Celý cyklus je závislý na denním světle. Zooxantely spotřebovávají oxid uhličitý produkovaný radioláriemi, nahromaděný v rychle vznikajících vakuolách, a naopak díky své asimilaci radioláriím slouží jako zdroj kyslíku. V noci, kdy ustává asimilační činnost zooxantel, dochází k hromadění se oxidu uhličitého ve vakuolách radiolárií, které nadlehčením stoupají k hladině. Přes den se díky fotosyntéze obsah CO₂ ve vakuolách snižuje, vakuoly mizí, což zapříčiňuje klesání jedince. Rozpětí této migrace se odhaduje na 200 až 350m.

4. SYSTEMATICKÉ ČLENĚNÍ

Systematická klasifikace radiolárií vychází z morfologie jejich schránky. Jako první se ji pokusil vytvořit E. HAECKEL (1887) (dle ANDREJEVA-GRIGOROVIČ a kol., 2004) na základě morfologické struktury schránky se snahou o hypotetickou fylogenezi. Později se však díky novým poznatkům ukázalo, že některé popsané druhy byly morfotypy nebo vývojová stádia téhož druhu. Od té doby se klasifikace neustále vyvíjí, ať už díky cytologickým výzkumům, či paleontologickým studiím. I přesto není ustálená a je různě interpretována.

Systém založený na molekulární genetice recentních organismů rozděluje organismy do několika skupin. Radiolárie jsou v tomto systému řazeny do skupiny Chromalveolata (Chromista), která se dále dělí na Hacrobia (Haptophyta, Cryptophyta) a S. A. R. (Stramenopiles, Alveolates, Rhizaria) (ústní sdělení ČEPIČKA). Rozdělení skupiny Rhizaria je znázorněno v následujícím schématu (Obr. 12).



Obr. 12 Členění skupiny Rhizaria na základě molekulární genetiky (Podle KEELING a kol., 2009, upravené).

Do skupiny Polycystina jsou pak řazeny nižší taxony Spumellaria a Nassellaria, jejíž součástí jsou i Collodaria. V rámci tohoto systému je skupina Phaeodaria se skupinou Radiolaria nepřibuzná (PAWLOWSKI & BURKI, 2009).

Následující systém, založený na paleontologických studiích, je převzatý ze Systematickej paleontologie bezstavovců 1 (ANDREJEVA-GRIGORVIČ a kol., 2004).

Říše: **Protozoa** (HAECKEL, 1886)

Kmen: **Sarcodina** (HERTWIG & LEADER, 1876)

Podkmen: **Acinopoda** (CALKIN, 1909)

Třída: **Radiolaria** (MÜLLER, 1858)

Řád: **Phaeodaria** (HAECKEL, 1879)

Řád: **Polycystina** (EHRENBERG, 1838, emend. RIEDEL, 1967)

Podřád: **Archaeospicularia** (DUMITRICA, CARIDROIT & DE WEVER, 2001)

Podřád: **Albaillellaria** (DEFLANDRE, 1953)

Podřád: **Latentifistularia** (CARIDROIT, DE WEVER & DUMITRECA, 1999)

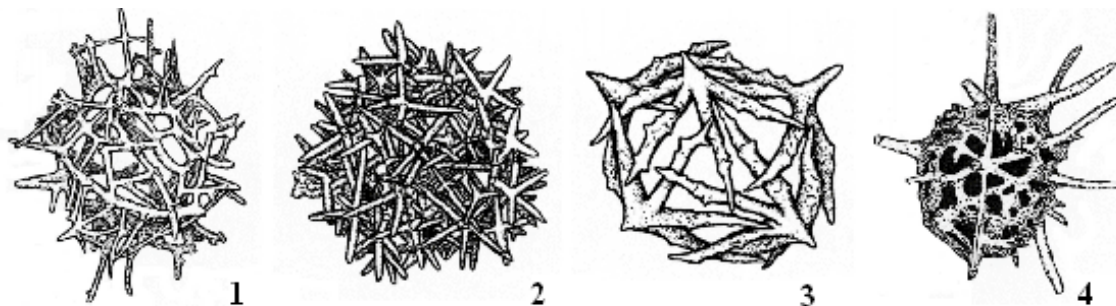
Podřád: **Entactinaria** (KOZUR et MOSTLER, 1982)

Podřád: **Spumellaria** (EHRENBERG, 1875, emend. DE WEVER et al., 2001)

Podřád: **Nassellaria** (EHRENBERG, 1875)

Archaeospicularia (svrchní kambrium – silur)

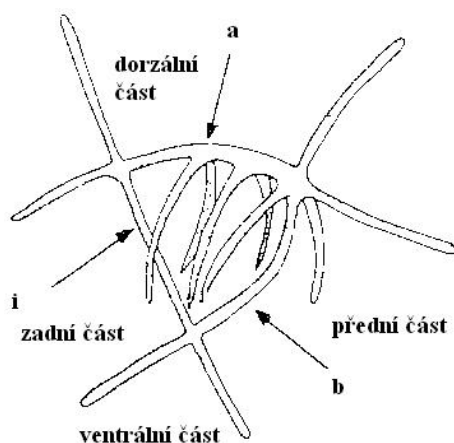
Tato skupina je prokazatelně známá od středního kambria do siluru. Patří sem nejstarší paleozoické formy, ze kterých se předpokládá vývoj dalších skupin (Albaillellaria, Entactinaria a Spumellaria). Skelet je tvořený centrální kapsulou obklopenou spikulemi různého typu. Spikule mohou tvořit více či méně dokonalou sférickou schránku, nebo mohou být volné či navzájem pospojované (Obr. 13).



Obr. 13 Zástupci podřádu Archaeospicularia: 1, 2 - Echidninidae; 3, 4 - *Secuicollacta* (Podle DUMITRICA a kol., 2000).

Albaillellaria (střední ordovik – spodní trias)

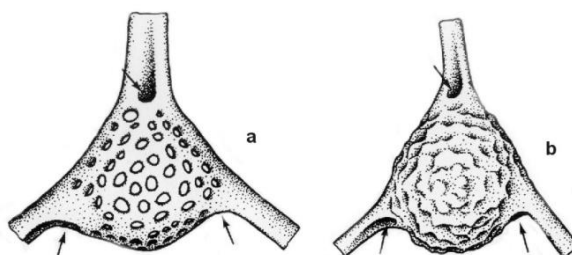
Radiolárie s bilaterální symetrií, které se vydělily z podřádu Archaeospicularia redukcí počátečního skeletu na tři jehlice (jednu jehlici přímou – i, dvě ohnuté – a, b), které nemusí být vždy zachované (Obr. 14). Z ohnutých jehlic mohou vybíhat žebra, která spolu s jehlicemi mohou nebo nemusí být kryta schránkou. Největší rozvoj zaznamenávají v karbonu až permu, přičemž na konci permu vymírají.



Obr. 14 Albaillellids (Podle HOLDSWORTH, 1969 v KLING, 1998, upravené).

Latentifistularia (spodní karbon – svrchní perm)

Jsou to radiolárie s malou, okrouhlou, centrální schránkou se spikulou, ze které vybíhá jedna apikální jehlice a více protilehlých bazálních jehlic. Centrální schránka je buď perforovaná nebo neperforovaná s pórem na bázi každé jehlice, který způsobuje podél části jehlice prohlubeň (Obr. 15). Kortikální schránka tvoří tři nebo čtyři ramena podél jehlic počátečního skeletu. Má trojúhelníkovitý, čtyřúhelníkovitý nebo kulovitý tvar s houbovitou mřížkou. Čím jsou formy mladší, tím mají méně perforovanou centrální schránku a tvoří obvyčně jen jeden pór na bázi jehlice.

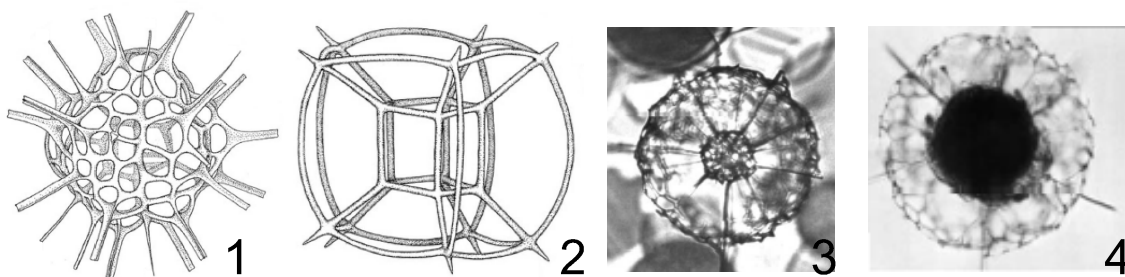


Obr. 15 Řád Latentifistularia: dva typy počátečních skeletů (perforované, neperforované); šipka ukazuje póry na bázi primárních jehlic (Podle DE WEVER a kol., 2001, upravené).

Entactinaria (paleozoikum – recent)

Vyčleňují se z podřádu Archaeospicularia redukcí počtu spikul na jednu, která spolu s jehlicemi vytváří schránku (Obr. 16). Axoplast mají umístěn v jádře, posunutý mimo střed. Spikula je tvořena různým počtem jehlic vycházejících ze dvou konců středové spojnice anebo z jednoho centra. Jehlice, ať už stejné nebo odlišné, jsou převážně seskupeny do dvou skupin – apikální a bazální. Schránka je nejčastěji houbovitá, mřížkovitá, nebo kombinací obou struktur. V případě většího počtu schránek jsou koncentricky uspořádány. Střed spikule nebo středová spojnice je umístěna ve stěně či uvnitř stěny nejvnitřnější schránky.

Svým vzhledem připomínají spumellárie, od kterých se liší přítomností počáteční spikule, čímž naopak připomínají nassellárie. Od nassellárií se však liší nestabilním a odlišným uspořádáním jehlic.



Obr. 16 Zástupce z podřádu Entactinaria: 1 až 4 - *Joergensenium rotatile* (Podle BJØRKLUND, 2007; upravené).

Spumellaria (paleozoikum – recent)

Tato skupina se vyznačuje převážně soliterními, méně pak koloniálními formami bez počáteční spikule. Mají jednoduchou centrální kapsulu po celém povrchu perforovanou četnými póry, tzv. fusulami. Axoplast je uložený v jádře nebo okolo něj v podobě více malých axoplastů. Schránka je dobře vyvinutá, převážně radiálně symetrická, různých tvarů (např. sférická, diskovitá, s rameny atd.). Mnohé spumellárie tvoří jednu nebo více vnitřních (medulárních) schránek spojených pomocí radiálních spojnic s vnější kortikální schránkou. Tyto radiální spojnice nikdy nezasahují do centra nejvnitřnější části schránky a na povrchu jsou prodloužené v hlavní ostny. U ramenitých forem jsou tato ramena často spojována houbovitou strukturou, tzv. patagiem.

V současnosti je do této skupiny řazen i dříve samostatný podřád Collodaria. Velké, spoliterní nebo koloniální polycystiny vyznačující se skeletovým obalem z izolovaných spikul nebo jednoduchými případně rozvětvenými spikulami rozptýlenými v calymě. Pro svoji křehkost jsou ve fosilním záznamu zachovány pouze v podobě spikul. Koloniální jedinci představují centrální kapsule uzavřené v želatinovém obalu, které v případě forem tvořících schránku, jsou obklopené opálovou schránkou. Jejich stratigrafické rozšíření je eocén až recent.

Nassellaria (trias – recent)

Jsou skupina soliterně žijících polycystin s heteropolární centrální kapsulou pouze s jedním otvorem pro vycházející axopodiální kužel, který je orientovaný na jeden pól. Axoplast je uložený na styku s jádrem nebo v jeho blízkosti.

Segmenty se neukládají okolo centra schránky jako u spumellárií, ale podle osy symetrie. Schránku nassellárií rozlišujeme (jak již bylo zmíněno v kapitole Stavba schránky) na cephalis, thorax, abdomen a postabdomenální část. Centrální kapsula s počáteční spikulou (jehličkou) je obsažena v segmentu zvaném cephalis. U nejjednodušších nassellárií je kostra redukována pouze na tuto počáteční spikulu, nebo může zcela chybět jako například u recentních forem.

5. KŘÍDOVÉ RADIOLÁRIE

Historie studia radiolárií

První, kdo popsal žijící radiolárii, byl v roce 1834 F. J. F. MEYEN. Jednalo se o koloniální formu obývající Čínské moře. C. G. EHRENBURG pak v roce 1838 jako první popsal fosilní radiolárie z diatomitu eocéno-oligocenního stáří z Barbadosu. Tyto organismy následně pojmenoval názvem „Polycystina“. Roku 1858 J. MÜLLER zabývající se středozezemním planktonem zavedl termín „Rhizopoda radiolaria“ pro všechny planktonní organismy s centrální kapsulou a radiálním skeletem. HEACKEL jako první v roce 1860 neoficiálně použil názvu „radiolárie“ pro označení všech polycystin, acanthárií a phaeodárií. Roku 1876 R. HERTWIG zařadil radiolárie mezi jednobuněčné

organismy a v roce 1879 definoval hlavní rozdíly mezi polycystínami a phaeodáriemi na základě buněčné organizace (DE WEVER a kol., 2001).

První rozsáhlý popis žijících i fosilních radiolárií publikoval E. HEACKEL v roce 1887 na základě zpracovaného materiálu z oceánografické expedice H.M.S. Challenger. S touto expedicí rovněž koresponduje začátek studia mesozoických radiolárií (PESSAGNO, 1977).

V první polovině 20. století vyšly práce D. PANTANELLIHO, S. SQUINABOLA, A. S. CAMPBELLA a dalších. A. S. CAMPBELL vydal roku 1954 HEACKELOVU klasifikaci upravenou podle mezinárodní zoologické nomenklatury a současně v této době nastává pokrok ve výzkumu (SMREČKOVÁ, 2006).

V druhé polovině 20. století začala nová éra v mikropaleontologii a biostratigrafii, kdy se do popředí biostratigrafie dostala skupina planktonních foraminifer. Zanedlouho se stala jednou z hlavních fosilních skupin pro stratigrafickou interpretaci mořských sedimentů křídly, terciéru a kvartéru, a to jak kontinentálního, tak i oceánického uložení. Spolu s foraminiferami se do popředí výzkumu dostávaly i další planktonní skupiny jako kokolítky, radiolárie a obrněnky (PESSAGNO, 1977). Díky planktonnímu způsobu života, velkému množství forem a velké početnosti jsou radiolárie výbornými indexovými fosíliemi. Vypovídací hodnota této skupiny je však limitována dlouhým stratigrafickým rozmezím (PESSAGNO, 1963).

Křídové radiolárie se zaměřením na cenoman - turon

Stratigrafie radiolárií v období albu až turonu je založená na fylogenetickém vývoji, viditelném na morfologických znacích skeletu radiolárií, které jsou užívány pro biostratigrafické interpretace. Jak ukazují společenstva radiolárií ze severní části Peri-Tethys, v cenomanu dominují sférické a diskovité formy, zatímco turon se vyznačuje intenzivním vývojem všech radiolárieových morfotypů. Tento trend koresponduje s anoxickou událostí probíhající koncem cenomanu, která je charakteristická změnou v režimu oceánských vod, což ovlivnilo evoluční vývoj bioty. Podobný vývoj společenstev radiolárií byl zaznamenán také v Itálii, Španělsku a Turecku (VISHNEVSKAYA, 2006).

Do období cenomanu až turonu zasahuje několik radiolariových zón popřípadě subzón. Jedná se o lokální zónování, v jednotlivých oblastech se zóny liší jak svým rozsahem, tak indexovým druhem.

Zónování pro oblast západního Středozevní vypracoval O`DOGHERTY, 1994 (zóna *Silviae; Superbum*), pro sever Tichého oceánu, FORMAN 1975 (zóna *D. somphedia; A. urna*), pacifickou oblast MOORE, 1973, pro složenou RIEDEL & SANFILIPPO, 1974, Indický oceán RENZ, 1974, Karpaty DUMITRICE, 1975, Kalifornii PESSAGNO, 1976, Tichý oceán SCHAAF, 1981 (*O. somphedia*), severní Hokaido a Japonsko TAKETAMI, 1982, Kavkaz VISHNEVSKAYA, 1993 a další oblasti. (O`DOGHERTY, 1994)

Mezi typické polycystíny turonského stáří z baltské oblasti patří *Cavaspongia antelopensis* Pessagno, *C. californiensis* Pessagno, *Crucella cachensis* Pessagno atd. (GÓRKA, 1995)

Tabulka 1 Výskyt radiolárií.

Autor	Lokalita	Stáří sedimentu	Počet druhů
M. BAK	Pieninské bradlové pásmo, Polsko	cenoman – spodní turon	17
H. GÓRKA	Władysławowo IG 1 (Pobaltí, Polsko)	spodní turon	30
B. MUSAVU- MOUSSAVOU, T. DANELIAN	Demrara Rise, jižní část severního proto-atlantiku	svrchní cenoman – spodní turon	49
J. THUROW	Severní Atlantický oceán	svrchní cenoman – svrchní turon	63
M. MARCUCCI a kol.	Scisti Policroni blízko Monsummano, severní Apeniny, Toskánsko	spodní turon	45

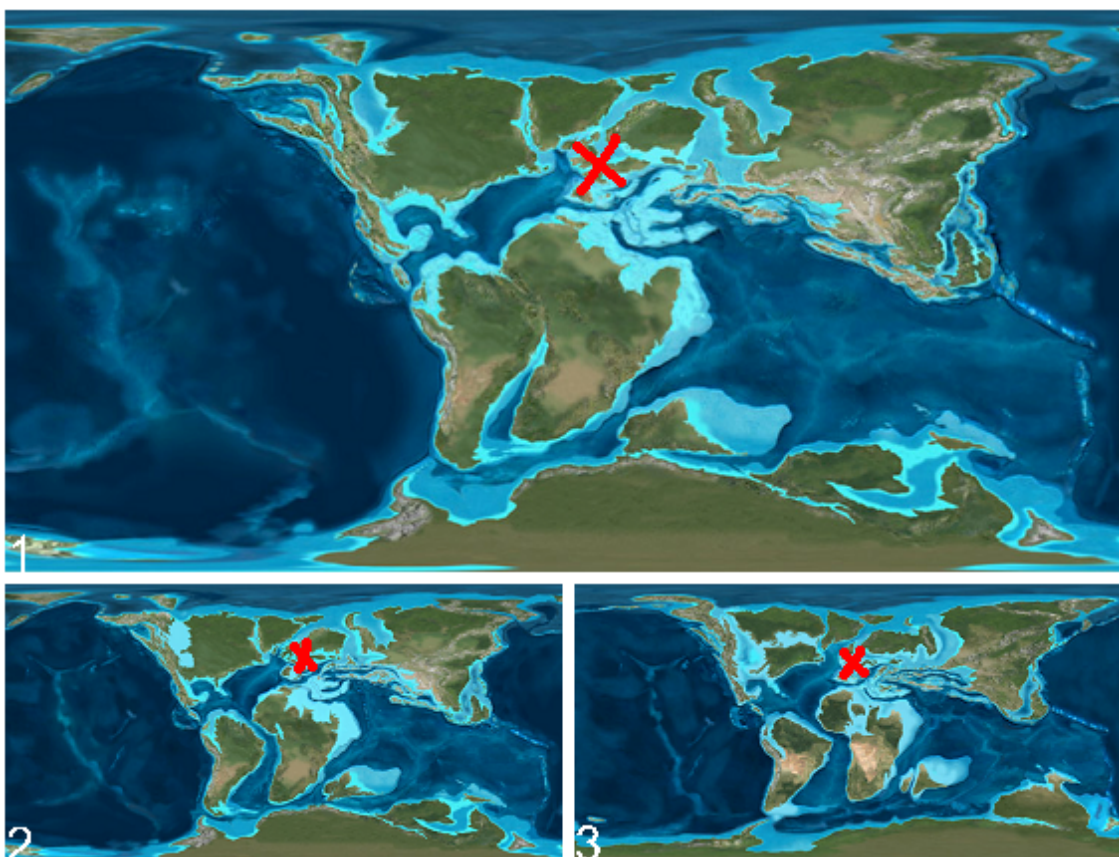
B. MUSAVU- MOUEEAVOU a kol.	Úroveň Bonarelli při Bottaccione (Gubbio, Itálie)	střední cenoman – svrchní cenoman	88
G. SALVINI and M.MARCUCCI PASSERINI	Bonarelli horizont, Umbria- Marche Apeniny, Itálie	svrchní cenoman	54
	Bonarelli horizont, Jižní Alpy, Itálie	– spodní turon	73
S. KHAN a kol.	Macho de Montejaque, Penibetikum, jižní Španělsko	svrchní cenoman – spodní turon	114
V.S. VISHNEVSKAYA a kol.	Peri-Tethys, Krym	svrchní alb – spodní turon	více než 40
	Peri-Tethys, Kavkaz		více než 80
L.G. BRAGINA a kol.	Ananuri Formation, Západní Kavkaz, Lazarevská oblast	svrchní cenoman – spodní turon	70
J. SVOBODA	Česká křídová pánev, Březno, Česká republika	Koniak	5

6. GEOLOGIE

Křída

Období křída trvalo téměř 80 milionů let, a to od 144Ma až do 65Ma. Dělí se na spodní (berrias, valangin, hauteriv, barrem, apt, alb) a svrchní oddělení (cenoman, turon, coniac, santon, campan, maastricht).

V této době dochází k rozpadu Gondwany (Obr. 17). Afrika se odděluje od Jižní Ameriky a mezi nimi postupně vzniká Atlantský oceán. Od Antarktidy se odtrhává Indie, která se koncem křída připojuje k čínské desce. Značná část Evropy se dostává do subtropického pásma severní polokoule, díky čemuž se zmírnilo a zvlhčilo podnebí (CHLUPÁČ a kol., 2002).



Obr. 17 Paleogeografie: 1 - spodní křída, 2 - střední křída, 3 - svrchní křída, červeně vyznačena poloha české křídové pánve (BLAKEY - <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/120marect.jpg>, <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/105marect.jpg>, <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/090Marect.jpg>).

Na počátku svrchní křída došlo ke globálnímu vzestupu mořské hladiny, tzv. cenomanské transgresi, kdy hladina moří stoupla až o 200 – 300 m a došlo k zatopení

nízko položených oblastí. Zvláště rychlý vzestup byl v období od albu do turonu. V této době bylo mořem pokryto až 82% povrchu Země. Naopak koncem křídý hladina moře silně poklesla.

Příznivé humidní, teplé klima s chladnějšími výkyvy teplot bylo vhodné pro usazování vápenců. V otevřených mořích, v dostatečné vzdálenosti od pobřeží, kde už nebyl přístup klastického materiálu, se vytvořila jemnozrnná hornina obohacená o zbytky mikroorganismů (foraminifery, kokolity – vápnitými destičkami tvořící pevný obal jednobuněčných řas) zvaná psací křída. Na našem území místo psací křídý můžeme nalézt opuky - horniny s různým zastoupením jílu, prachu a CaCO_3 .

Podle tradiční představy byla Země bez zalednění a teplota na pólech byla vysoko nad bodem mrazu. Oceánská voda byla dostatečně prohřátá i v hlubších partiích. Díky nízkému teplotnímu gradientu mezi póly a rovníkem došlo ke špatné globální cirkulaci atmosféry a oceánského proudění (POKORNÝ a kol., 1992).

V rámci cenomanské transgrese došlo k výstupu chladných oceánských proudů na šelfy, což můžeme v geologických profilech sledovat jako anoxické události. V důsledku toho došlo ke změnám mořských faun i flór, ať už vymírání původních mělkovodních společenstev, tak na druhé straně k rozvoji nových společenstev v nových biotopech. Místo vůdčích zkamenělin tohoto období zaujímají amoniti.

Tyto charakteristické změny v rozmezí cenoman – turon je možné pozorovat na biostratigrafických, litologických, ale také na geochemických záznamech v mnoha částech světa. Česká křídová pánev ležící v centru Evropy poskytuje rovněž užitečné informace o intenzitě a rozsahu vzestupu hladiny na evropský šelf (ULIČNÝ a kol., 1993).

Dominantní složkou mořské fauny byli mlži (ve svrchní křídě především rodu *Inoceramus*). Vyskytovala se zde také zvláštní skupina mlžů zvaná rudisti. Tito živočichové obývali silnostěnnou schránku tvořenou spodní miskou pevně přichycenou ke dnu, kterou shora uzavírala menší miska fungující jako víčko. Rudisti, koráli a řasy společně vytvářely organické útesy (CHLUPÁČ a kol., 2002).

Dále zde byli hojně zastoupeni plži, ježovky, raci, krabi a z mikrofauny především foraminifery. Z kmene obratlovců jsou bohatě zastoupeny kostnaté ryby, rejnoci, žraloci, mořští plazi (pleistosauři i mosasauři), suchozemští plazi (dinosauři, ceratopsi, iguanodonti, hadrosauři) a létající plazi pterosauři.

Zástupci kmene savců se vyznačovali malými rozměry těla, ale právě v období křídý u nich došlo k rychlému vývoji a objevili se zde první placentálové. Toto přizpůsobení umožnilo dokonalejší vývoj mláďat ještě v prenatálním věku.

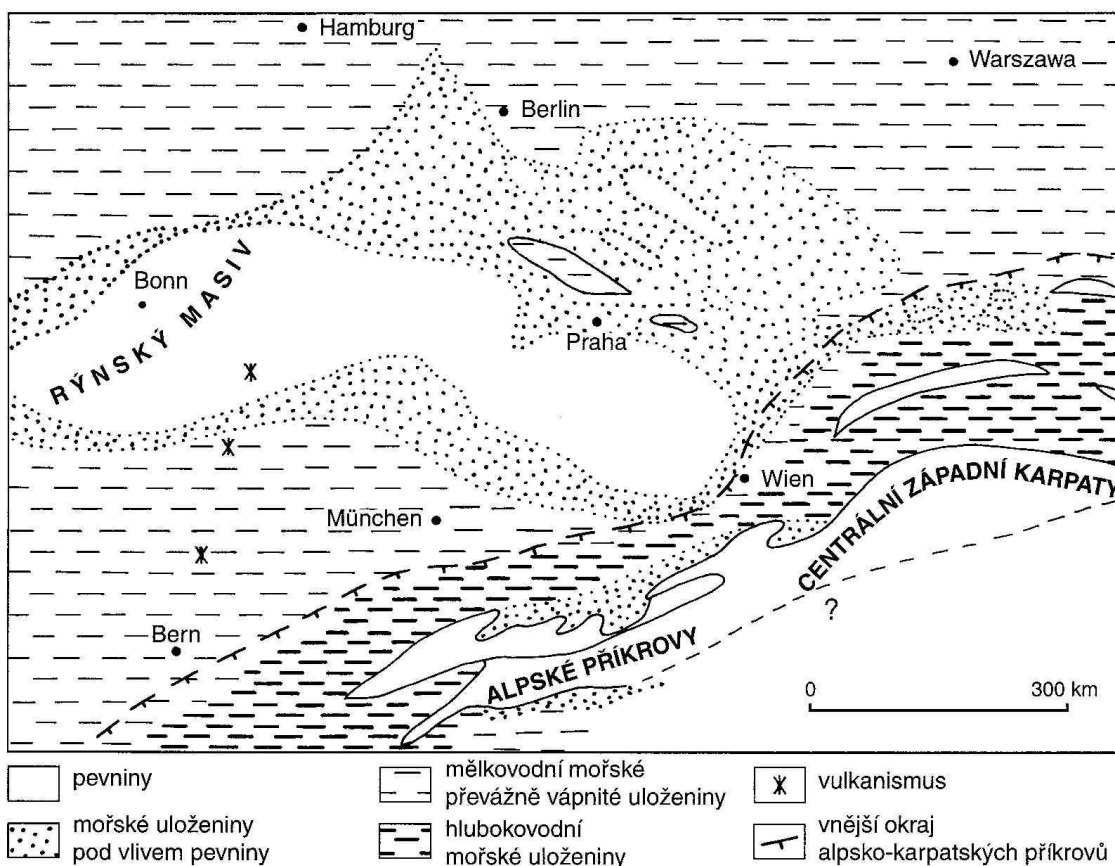
I flóra zaznamenala velké změny. Převažující nahosemenné rostliny byly v průběhu křídý postupně nahrazovány skupinou krytosemenných rostlin Angiospermae, a to až do výše 90%. Tento skok ve vývoji rostlinstva, počínající ve stupni cenoman, nazýváme kenofytikem. Krytosemenné rostliny se přizpůsobily jak teplému, tak i chladnějšímu proměnlivému klimatu. Nacházíme zde zástupce rodů *Magnolia*, *Populus*, *Laurus*, *Platanus* atd. V bažinných ekosystémech došlo díky příznivým podmínkám k tvorbě uhlí.

Křída na našem území

Na našem území je křída zastoupena v oblasti české křídové pánve, opolské pánve, českobudějovické a třeboňské pánve. V případě jihočeských pánví jde však o kontinentální výplň.

Česká křídová pánev je na našem území největší sedimentační pánví. Vznikla za dobu jednoho sedimentačního cyklu v době svrchní křídý (cenoman až santon) (PETRÁNEK, 1993). Rozkládá se na ploše asi 14600km² a to v délce 290km od Drážďan až po severozápadní Moravu.

Česká křídová pánev byla založena na oslabeném místě Českého masivu a tvar pánve pravděpodobně kopíroval tvar pánví permokarbonských. Při alpinském vrásnění došlo v této oblasti k subsidenci a v době cenomanské transgrese sem až do spodního coniacu pronikalo moře (Obr. 18). Zatopení trvalo asi 10 milionů let a za tuto dobu vznikly uloženy až stovky metrů mocné (600 až 700m) (PETRÁNEK, 1993), které umožňují sledovat některé globální změny v úrovni mořské hladiny. Stratigrafické a biostratigrafické sekvence umožňují dobrou korelaci s dalšími evropskými pánvemi tohoto období (WIESE a kol., 2004). Pánev byla rovněž významnou migrační cestou mezi severní boreální a jižní tethydí oblastí. V santonu došlo k ústupu moře a opětovnému zdvihu prostoru.



Obr. 18 Paleografická rekonstrukce střední Evropy v době svrchní křídy (s použitím map ZIEGLERA 1982 a dalších podle CHLUPÁČ a kol., 2002).

Pánev je vyplněna převážně klastickými téměř vodorovně uloženými sedimenty o různé zrnitosti. Ve východní části pánve došlo k jejich mírnému zvrásnění v SZ-JV směru. V mořských uloženinách se vyskytuje karbonátová sedimentace v podobě slínů, slínovců, opuky i vápenců.

Při postupném pronikání moře do pánve docházelo k zaplavování vyšších a vyšších poloh. Díky tomu vzniklo několik různých facií od říčních a jezerních uloženin ve spodní části pánve přes usazeniny lagunární, pískové bariéry a pláže až po slepence, vápence, křemenné i glaukonitové pískovce vzniklé při skalnatém pobřeží.

Pánev byla definitivně zformována v době spodnoturonské transgrese, kde na základě množství terigenního materiálu můžeme rozlišit facií kvádrových pískovců a facií vápničných jílovců a slínovců (CHLUPÁČ a kol., 2002).

Cyklicky zvrstvené faciie kvádrových pískovců tvoří až několik set metrů mocná tělesa. Tyto faciie vznikaly v místech přínosu písčitého materiálu z ploché pevniny.

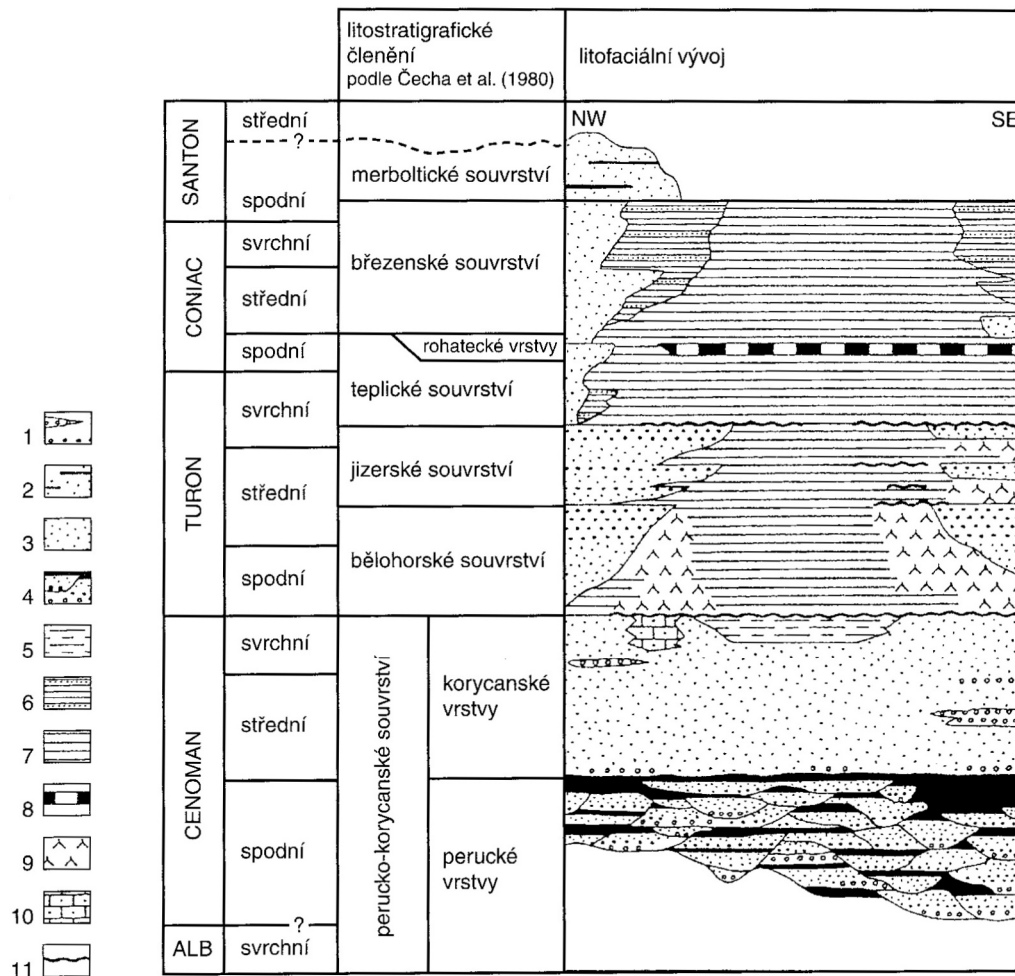
Tento vývoj můžeme sledovat v oblasti mezi Drážďany a Mladou Boleslaví. V oblasti severních Čech z pískovců s kvádrou odlučností náchylných k hloubkové erozi vznikla tzv. skalní města. Na vznik těchto facií existují dva názory. Jeden se přiklání k uloženinám deltového typu a druhý k putujícím podmořským dunám.

Ve střední, výlučně mořské části vrstevního sledu (PETRÁNEK, 1993) se nacházejí facie vápnitých jílovců a slínovců obsahující faunu bentózní, nektonní i planktonní bohatou na mikroorganismy, především foraminifery. Oblasti hlubší a vzdálenější od pobřeží, přesto však náležící fotické zóně, jsou typické faciemi jílovito-karbonátovými.

Radiolarie se pak běžně vyskytují především v jílovcích, břidlicích, vápencích, slínech, rohovcích a radiolaritech. Radiolarit je zpevněný jemnozrnný sediment vznikající z radiolariového bahna, které se tvoří hluboko na dně oceánů nahromaděním schránek radiolárií a z 20-30% obsahuje biogenní křemík pocházející z těchto schránek. (PESSAGNO, 1977). Jak se však ukazuje, radiolarity jakožto biogenní silicit, se geologické minulosti tvořili i v mělkovodním prostředí (PETRÁNEK, 1993), avšak na území české křídové pánve se nevyskytují.

Stratigrafie české křídové pánve

Nejstarší výplň české křídové pánve je souvrství perucko-korycanské (cenoman). **Perucké vrstvy** jsou tvořeny říčními a jezerními sedimenty, a to ideálně v cyklech křemenné slepence, pískovce až prachovce a jíly (Obr. 19). Jednotlivé cykly mohou být zastoupeny v decimetrových až metrových mocnostech, v závislosti na tvaru podložního reliéfu, nebo mohou zcela chybět. Sladkovodní sedimenty obsahují i mořské uloženiny z epizodických propojení pánve s mořem. V době aptsko-albské transgrese došlo ke změně erozních bází toků, což ovlivnilo kontinentální sedimentaci. Spolu se subsidencí se na rozhraní alb-cenoman začaly v jihovýchodní části pánve ukládat perucké vrstvy.



Obr. 19 Stratigrafické schéma české křídové pánve (VALEČKA, 1999 podle CHLUPÁČ a kol., 2002) 1 – slepence; 2 – pískovce s vložkami jílovců; 3 – pískovce; 4 – cyklické střídání slepenců, pískovců a jílovců; 5 – prachovce; 6 – vápnité jílovce s vložkami pískovců; 7 – vápnité jílovce až biomikritové vápence; 8 – rohatecké vrstvy; 9 – slínovce (opuky); 10 – bioklastické vápence; 11 – glaukonitické obzory na hiátových plochách.

Na peruckých vrstvách leží **vrstvy korycanské**, tvořené cenomanskými mořskými sedimenty. Transgrese probíhala v několika fázích, proto se v témže profilu jednotlivé vrstvy mořských uloženin mohou prolínat s vrstvami sladkovodními. Mořský původ lze doložit na přítomnosti zbytků mořské fauny (mlži, plži, amoniti). Korycanské vrstvy jsou reprezentovány světle šedými až rezavými pískovci s kaolinickou základní hmotou a jsou často diagonálně zvrstvené. Zelené zbarvení ve svrchních částech je dáno přibýváním glaukonitu.

V oblastech skalnatého pobřeží v dosahu působení vln a mořského příboje se vytvořily uloženiny zvané příbojové facie. Tyto facie jsou tvořeny hrubými slepenci, bioklastickými či mikritovými vápenci. Skaliska vyčnívající v době křídové transgrese nad hladinu byla modelována a zaoblena příbojem. Tato facie je typická výskytem fosfatizovaných organických zbytků jako jsou například koprolity.

Prohloubení a zvětšení areálu mořské sedimentace počátkem spodního turonu je charakterizováno jako **bělohorské souvrství**. V této době se ukládají vápnité šedozelené glaukonitové jílovce, na které nasedají opuky. Opuky se usazovaly dále od pobřeží a jsou tvořeny kalcifikovanými jehlicemi mořských hub (CHLUPÁČ a kol., 2002).

Jizerské souvrství zahrnuje další etapu transgrese, kdy za pokračující subsidence a záplavy nejvyšších elevací se v příbřežních oblastech ukládají mocná tělesa kvádrových pískovců. V místech s malým přínosem písčitého materiálu se ukládají opuky, vápnité jílovce a slínovce. Fauna vápencových facií je zastoupena především mlži, plži, amonity, foraminiferami a nanoplanktonem. V opukách z oblasti Mělníka byly nalezeny ryby a nedaleko Chocně ve slínovcích zase létající plaz.

Další jednotkou litologicky ostře ohraničenou je **teplické souvrství**. V této době dosahovala pánve největších rozměrů. Docházelo k ukládání jílovitých vápenců s glaukonitem a fosfatizovaných organických zbytků tvořících koprolitovou vrstvičku. V oblasti Lounska následuje horizont bohatý na drobné zkameněliny jako jsou brachiopodi, ostrakodi, žraločí zuby a jiné. Převládala sedimentace slínovců a pískovcové facie byly vázány na okrajové části podél lužického a vnírosudetského zlomu. V rámci teplického souvrství lze vyčlenit jako samostatný člen **rohatecké vrstvy**. Ukládaly se v osní části pánve a jsou charakteristické silicifikací některých poloh. Oxid křemičitý byl přinášěn z pevniny a poté zabudován do koster křemitých hub.

Nadloží **březenské souvrství** je díky erozi značně redukováno. Zachováno je pouze v oblasti Českého středohoří, kde je pokryto terciárními neovulkanity. Díky zrychlené subsidenci a reorganizaci pánve došlo k odlišnému vývoji a faciálnímu rozrůznění ve srovnání s jinými středoevropskými pánvemi. V centru pánve nacházíme kvádrové pískovce, přechodné facie v podobě vápnitých jílovců a prachovců s pískovcovými vložkami a vápnité jílovce a slínovce. Křemenné pískovce jsou

převážně střední zrnitosti, slabě kaolinické, většinou masivní, obvykle s nápadným šikmým zvrstvením hrubých zrn či valounů (HAVRÁNEK, 2004). V oblasti Českého středohoří a kralického příkopu připomínají vrstvy flyšový vývoj, takovéto uloženiny lze přičíst velkým mořským bouřím.

Nejmladší merbolické souvrství je zachováno pouze v Českém středohoří jako denudační zbytky. Sedimenty zde představují jemně až středně zrnité pískovce s jílovitou základní hmotou a příměsí živcových zrn. Toto souvrství je chudé na paleontologické nálezy.

7. METODIKA

Terénní práce se odehrávají na místech, kde předpokládáme přítomnost radiolárií ve fosilním stavu.

Nejprve je zapotřebí detailního profilování na místě odběru vzorků. Profil je dobré si vyfotit a zakreslit s podrobnými popisky o odběru vzorků. Každý vzorek by měl představovat více malých kousků horniny odebrané v horizontálním směru paralelně s vrstevnicí (SMREČKOVÁ, ústní podání). Pro zjištění přítomnosti radiolárií v odebraném vzorku již na místě odběru, je vhodné mít s sebou kyselinu chlorovodíkovou (HCl), kyselinu fluorovodíkovou (HF) a lupu. Krátkodobým naleptáním horniny je možné určit, zda je šance pro nadějně zpracování vzorku.

Odebrané vzorky vložíme do igelitového sáčku spolu s popiskem daného vzorku.

Schránky je možné sledovat ve výbrusech, ale tato metoda je složitá díky špatné orientaci v jednotlivých řezech. Proto je dobré radiolárie sledovat až po jejich preparaci z horniny.

Metoda získávání schránek z horniny není jednotná, ale odvíjí se od charakteru dané horniny a od složení schránek v ní obsažených. V případě tvrdých hornin je proto zapotřebí přesvědčit se o přítomnosti zachovaných schránek a jejich složení pomocí mikroskopické analýzy výbrusového materiálu z jednotlivých vzorků.

Samostatná preparace vzorků s křemitou základovou hmotou spočívá v rozpouštění malých kousků horniny v plastové nádobě s kyselinou fluorovodíkovou zředěnou v poměru 1:7 až 1:16. Dobu rozpouštění je nutno upravit podle charakteru každé konkrétní horniny. Podle SMREČKOVÉ (osobní sdělení) je vhodné u pozitivního vzorku opakovat rozpouštění po dobu 24 hodin pro získání většího množství mechanicky nepoškozených schránek.

V případě vápenatých hornin se vzorek nechává rozpouštět ve 12% kyselině octové (C₂H₄O₂) nebo v 10% kyselině chlorovodíkové. Velmi problematické je pak získávání vápenatých schránek z vápenatých hornin. V takovém případě se horniny rozpouští v bezvodé kyselině octové, v koncentrované kyselině fluorovodíkové nebo pomocí Glauberovy soli v lázni za kolísavé teploty od + 45°C do – 5°C.

Po vyluhování je ještě třeba některé vzorky očistit od jílovitých příměsí za pomoci hydroxidů alkalických kovů a peroxidem vodíku (H_2O_2). V případě organických příměsí se užívá koncentrované kyseliny dusičné (HNO_3) (SMREČKOVÁ, 2006).

SVOBODA (1968), jako první u této skupiny, použil pro čištění schránek ultrazvuk – ultrazvukový generátor typ 250 (1MgHz). Část výplavu dal do tenkostěnné baňky a do poloviny objemu dolil vodou. Poměr mezi intenzitou ultrazvuku a dobou čištění se zdál být nejvýhodnější při intenzitě 5 po dobu 15 vteřin.

Plavení rezidua se provádí přes síto o velikosti oka 0,036 mm. Výplav se slije na Petriho misku, na které se rovněž nechá vysušit. Po vysušení se schránky vybírají za pomoci jehly a binokulární lupy.

Pro přesnější zachycení morfologie schránky se užívá scannového elektronového mikroskopu. V takovém případě se vybrané schránky lepí na oboustrannou lepenku přilepenou například na kousek hliníkového plíšku. Schránky se na lepící pásku přilepují nejlépe do řad. Vždy je nutné si pečlivě zaznamenávat vedle na papír o jaký vzorek se v té které řadě jedná. Takto připravené schránky se poté pokovují vrstvičkou zlata, čímž se stávají neprůhledné. Proto je důležité pozorovat schránky nejprve pod optickým mikroskopem, až potom pod scannovým elektronovým mikroskopem.

V rámci této práce jsem pozorovala schránky radiolárií ze sbírky Přírodovědecké fakulty UK z lokality Březno. Schránky jsem vybírala pod binokulární lupou a podle již zmíněného způsobu připravila pro pozorování pod scannovým elektronovým mikroskopem. Jednotlivé zatím neurčené schránky nasnímané tímto mikroskopem jsem pak upravila do tabule, která je součástí přílohy 1.

8. ZÁVĚR

Cílem této práce bylo seznámit se s radioláriemi, jakožto jednobuněčnými planktonními organismy, obývající mořská prostředí. Pro pochopení souvislostí práce zahrnuje biologii, ekologii a systematickým členěním této skupiny.

Nejstarší zástupci skupiny Radiolaria jsou známí již od kambria, avšak ne všechny skupiny mají své zastoupení i v recentu. Vymřelé formy můžeme pozorovat v sedimentech, kde se zachovávají v podobě schránek z oxidu křemičitého, které radiolárie vytvářejí. Morfologie této schránky je rovněž určujícím znakem pro systematické dělení celé skupiny.

Radiolárie jsou běžně zastoupeny především v jílovcích, břidlicích, vápencích, slínech a radiolaritech. Díky vzestupu hladiny světového oceánu v období křídý, sahala moře až na naše území. Zde se pak v oblasti české křídové pánve vytvořily uloženy až stovky metrů mocné. V těchto sedimentech z různých lokalit jsou při studování jiných skupin nacházeny právě i zástupci skupiny Radiolaria. Není jisté, zda zde radiolárie opravdu žili, nebo sem byli upwellingovými proudy zavlčeny pouze jejich schránky.

Radiolárie z období křídý na našem území nebyly doposud dostatečně studovány. Z tohoto důvodu je nezanedbatelnou součástí této práce také geologie, zaměřená na oblast české křídové pánve, ve které budou následně radiolárie studovány v rámci navazující diplomové práce.

V neposlední řadě jsem se seznámila s březenskými radioláriemi ze sbírky Přírodovědecké fakulty UK, byly mi zapůjčeny vzorky paní doktorkou Lenkou Hradeckou z České geologické služby, a také jsem odebrala vzorky pro další zpracování v křídovém lomu Úpohlavy.

Březenské radiolárie jsem pak pozorovala pod scannovým elektronovým mikroskopem a následně zanesla do tabule.

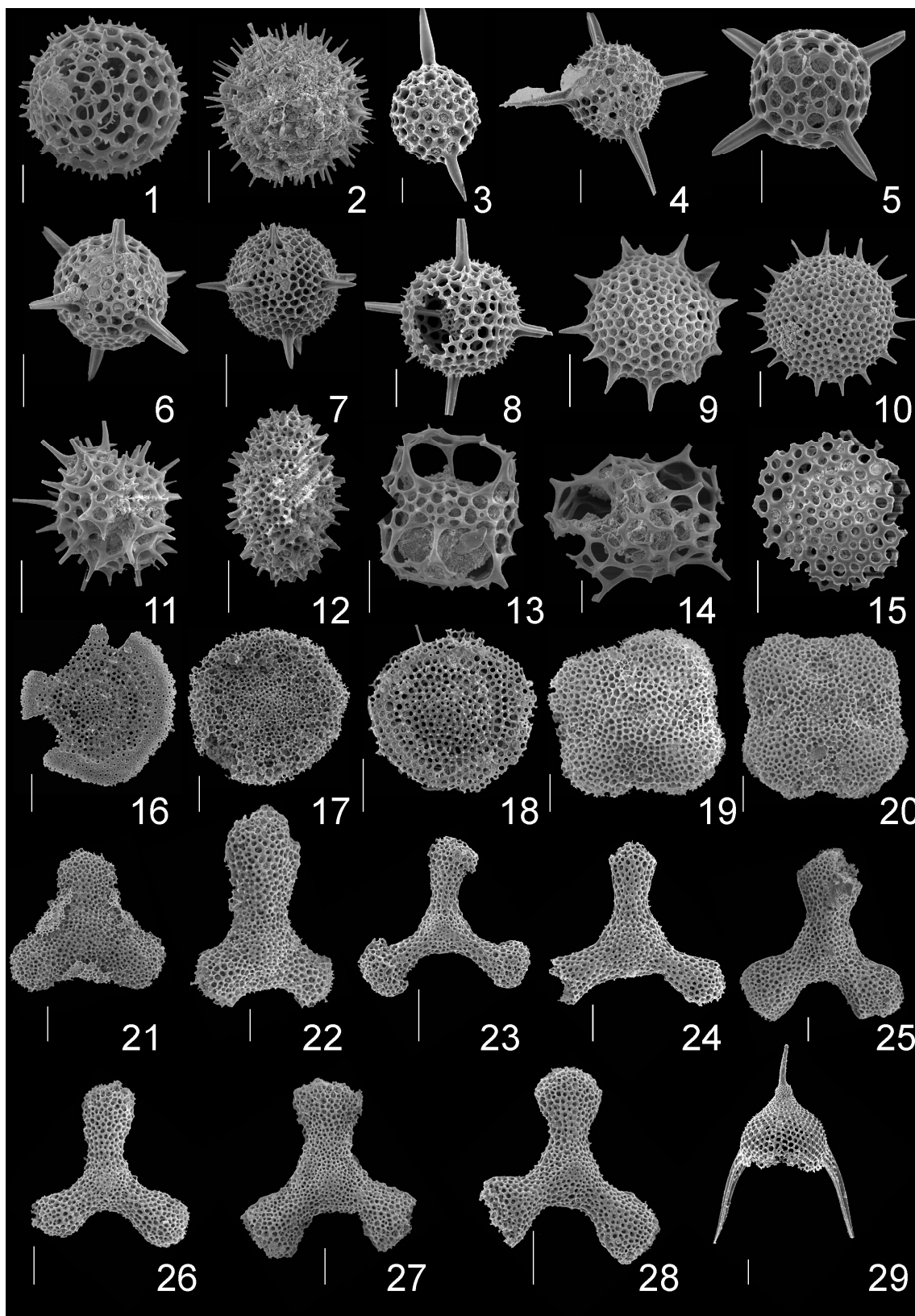
LITERATURA

- ANDREJEVA-GRIGORVIČ, A. S. a kol. 2004. *Systematická paleontológia bezstavovcov I.*, 115 s. Vydavateľstvo UK, Bratislava.
- CAMPBELL, A.S. 1954. Radiolaria, D11-D163. In MOORE, R. C. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part D, Protista 3: Protozoa (Chiefly Radiolaria and Tintinnina)*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, Kansas.
- BAK, M. 1995. Mid Cretaceous Radiolaria from the Pieniny Klippen Belt, Carpathians, Poland. *Cretaceous Research* 16, 1-23.
- BJØRKLUND, K. R., DUMITRICA, P., DOLVEN, J. K. and SWANBERG, N. R. 2007. *Joergensenium rotatile* n. gen., n. sp. (Entactinaria, Radiolaria): its distribution in west Norwegian fjords. *Micropaleontology*, 53, 6, 457-468.
- BRAGINA, L. G., AGARKOV, Yu. V., BRAGIN, Yu. N. 2007. Radiolarians of the upper Cenomanian and lower Turonian from deposits of the Ananuri Formation, the western Caucasus (Lazarevskoe area). *Stratigraphy and Geological Correlation* 15, 310-320.
- DE WEVER, P., DUMITRICA, P., CAULET, J. P., NIGRINI, C., a CARIDROIT, M. 2001. *Radiolarians in the Sedimentary Record*, 533 s. Taylor & Francis.
- DOLVEN, J. K., BJØRKLUND, K. R., BRÅTE, J., KRABBERØD, A. K., KLAVENESS, D. and SHALCHIAN-TABRIZI, K. 2009. Polycystina. Polycystine radiolarians. *The Tree of Life Web Project* (29, 2009), http://tolweb.org/Polycystine_radiolarians/121189/2009.10.29.
- DUMITRICA, P., CARIDROIT, M., DE WEVER, P. 2000. Archaeospicularia, new Radiolarian order; a new step for the classification of the Lower Paleozoic Radiolaria. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série II. Fascicule a, Sciences de la Terre et des Planètes*, 330, 8, 563-569.
- GÓRKA, H. 1995. Lower Turonian radiolarians (Polycystina) from borehole Władysławowo IG 1 (Baltic region). *Geological Quarterly* 39, 341-372.
- HAVRÁNEK, P. 2004. Nový pohled na původ voštin v psamitech české křídové pánve. str. 24 In *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2003*. Česká geologická služba.
- CHLUPÁČ, I., BRZOBOHATÝ, R., KOVANDA, J., STRÁNÍK, Z. 2002. *Geologická minulost České republiky*. 436 s. Academia, Praha.

- KEELING, P., LEANDER B. S. and SIMPSON, A. 2009. Eukaryotes. Eukaryota, Organisms with nucleated cells. *The Tree of Life Web Project* (28, 2009), <http://tolweb.org/Eukaryotes/3/2009.10.28> .
- KHAN, S., URQUHART, E., THUROW, J. 1999. Radiolaria and Cenomanian-Turonian environments of Hacho de Montejaque, Penibetic, southern Spain. *In: FARINACCI, A., LORD, A.R. (Eds.), Depositional Episodes and Bioevents. Palaeopelagos Special Publication*, Rome, 123–143 (2).
- KLING, S.A. 1998. Radiolaria, 203-244. *In BOERSMA, A. and HAQ, B.U., BERGGREN, W. A., Introduction to marine micropaleontology*. Elsevier Scientific Publishing Company, New York, USA.
- KLING, S.A. and BOLTOVSKOY, D. 2002. What are Radiolarians? *Radiolaria.org*, <http://www.radiolaria.org>.
- MARCUCCI, M., CABELLA, R., PESSERINI, P. 1994. Early late Cretaceous radiolarian deposits in the Northern Apennines: biostratigraphy and mineralogical data from the “Scisti Policromi” in Tuscan succession near Monsummano, Tuscany. *Palaeopelagos 4*, Roma, 23-34.
- MUSAVU-MOUSSAVOU, B., DANELIAN, T. 2006. The radiolarian response to Oceanic Anoxic Event 2 in the southern part of the Northern proto-Atlantic (Demerara Rise, ODP leg 207). *Revue de Micropaléontologie 49*, 141–163.
- MUSAVU-MOUSSAVOU, B., DANELIAN, T., BAUDIN, F., COCCIONI, R., FRÖHLICH, F. 2007. The Radiolarian biotic response during OAE2. A high-resolution study across the Bonarelli level at Bottaccione (Gubbio, Italy). *Revue de Micropaléontologie 50*, 253 – 287.
- O'DOHERTY L. 1994. Biochronology and paleontology of Mid-Cretaceous radiolarian from Northern Apennines (Italy) and Betic Cordillera (Spain). *Mémoires de Géologie (Lausanne) 21*, 1-413.
- PAWLOWSKI, J. and BURKI, F. 2009. Untangling the Phylogene of Amoeboid Protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology 56, 1.*, 16-25.
- PETRÁNEK, J. 1993. *Malá encyklopedie geologie*, 246 s. Nakladatelství JIH České Budějovice.
- PESSAGNO, E. A. Jr. 1963. Upper Cretaceous Radiolaria from Puerto Rico. *Micropaleontology 9, 2.*, 197-214.

- PESSAGNO, E. A. 1977. Radiolaria in Mesozoic Stratigraphy, 913 – 939. In RAMSAY, A. T. *Oceanic Micropaleontology 2*, Academic Press, London.
- POKORNÝ, V. 1954. *Základy zoologické mikropaleontologie*, 652 s. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha.
- SALVINI, G., MARCUCCI PASSERINI, M. 1998. The radiolarian assemblages of the Bonarelli Horizon in the Umbria-Marches Apennines and Southern Alps, Italy. *Cretaceous Research 19*, 777–804.
- SMREČKOVÁ, M. 2006. *Kremitý planktón oceánov: príklady zo štúdia radiolariovej mikrofauny*, 68 s. Geologický ústav Slovenskej akadémie vied.
- SVOBODA, J., 1968. Některé radiolarie z typické lokality březenských vrstev. 28 s. Univerzita Karlova. Katedra paleontologie, Praha.
- THUROW, J. 1998. Cretaceous radiolarians of the North Atlantic Ocean: ODP Leg 103 (Sites 638, 640 and 641), 379–418. In: BOILLOT, G., WINTERER, E.L. (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*.
- ULIČNÝ, D., HLADÍKOVÁ, J., HRADECKÁ, L. 1993. Record of sea-level changes, oxygen depletion and the $\delta^{13}\text{C}$ anomaly across the Cenomanian–Turonian boundary, Bohemian Cretaceous Basin. *Cretaceous Research 14*, 211–234.
- VISHNEVSKAYA, V. S., GORBACHIK, T.N., KOPAEVICH, L.F., BRAGINA, L. G. 2006. Foraminifers and Radiolarians across the Albian-Cenomanian and Cenomanian-Turonian boundaries (Northern Peri-Tethys). *Stratigraphy and geological correlation 14*, 486-506.
- WIESE, F., ČECH, S., EKRT, B., KOŠŤÁK, M., MAZUCH, M., VOIGT, S. 2004. The Upper Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) exemplified by the U' pohlavy working quarry: integrated stratigraphy and palaeoceanography of a gateway to the Tethys. *Cretaceous Research 25*, 329-352.

PŘÍLOHA 1



Tabule 1 Březenské radiolárie, měřítko odpovídá 50 μ m.