UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Studijní program: Geologie

DISERTAČNÍ PRÁCE

Planktonní ekosystémy svrchní jury a křídy (vápnitý nanoplankton, kalpionely)

Planktonic ecosystems of the Upper Jurassic and Cretaceous (calcareous nannoplankton, calpionellids)

Mgr. Andrea Svobodová

Školitel: Doc. RNDr. Katarína Holcová, CSc.

Konzultant: Prof. RNDr. Daniela Reháková, CSc.

Praha 2016

Čestné prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto disertační práci zpracovala samostatně pod vedením školitele a použila pouze prameny, které cituji a uvádím v seznamu použité literatury. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 23. srpna 2016

Mgr. Andrea Svobodová

Abstrakt

Předkládaná disertační práce je sepsána jako komentář k souboru čtyř publikací. Jednotícím tématem je studium planktonních společenstev svrchní jury a křídy, konkrétně vápnitého nanoplanktonu a kalpionel. V úvodní části disertační práce jsou popsány hlavní charakteristiky studovaných skupin s důrazem na morfologii, ekologii, evoluční vývoj a postavení v systému. V rámci kapitoly o vápnitém nanoplanktonu je zvláštní pozornost věnována biostratigraficky významnému rodu *Nannoconus* Kamptner 1931. Dále je popsána metodika laboratorního zpracování sedimentů a geologická stavba studovaných území.

Práce je zaměřena na dvě oblasti. První z nich jsou vybrané lokality české křídové pánve, jmenovitě svrchního turonu a svrchního coniaku. Obecně je ve svrchnokřídových platformních sedimentech středoevropských pánví fosilní vápnitý nanoplankton hojně zastoupen a má významný potenciál v biostratigrafických i paleoekologických interpretacích. Druhou část představují karbonátové horniny svrchní jury a spodní křídy tethydní oblasti. Vápnitý nanoplankton a kalpionely zde tvoří esenciální součást moderní multidisciplinární formy výzkumu jursko-křídového (J/K) hraničního intervalu. Tato problematika je vysoce aktuální vzhledem k absenci hraničního stratotypu a v práci je diskutována s důrazem na nejaktuálnější studie.

Analýza vápnitého nanoplanktonu potvrdila přítomnost sedimentů svrchního coniaku v okolí Ústí nad Labem a Mladé Boleslavi a upřesnila stratigrafickou pozici dvou nalezených indexových amonitů. Dále prokázala přítomnost nemetamorfovaných svrchnoturonských sedimentů na území Jičína.

Na lokalitách Puerto Escaño (Španělsko) a Strapkova (Slovensko) byl studován J/K hraniční interval s důrazem na vápnitý nanoplankton a korelaci výsledků s biostratigrafií (zejm. kalpionely a amoniti), magnetostratigrafií a geochemickými daty. Studie významně přispěly k interregionálnímu výzkumu hraničního intervalu jura-křída.

Abstract

The presented PhD thesis is compiled as a commentary to four published papers, which deal with planktonic assamblages of the Upper Jurassic and Cretaceous, namely with calcareous nannofossils and calpionellids. The first part of the dissertation thesis describes the main characteristics of the studied fossil groups with focus on their morphology, palaeoecology, evolution and systematics. The chapter of calcareous nannoplankton gives special attention to the biostratigraphicaly important genus *Nannoconus* Kampter 1931. Next chapters describe the methods of the laboratory processing of the sediments and the geological settings of the studied areas.

The thesis is focused on two areas. At first the selected localities in the Bohemian Cretaceous Basin, i.e. Upper Turonian and Upper Coniacian, are described. Generally, the Upper Cretaceous platform sediments of the middle European basins are rich in calcareous nannoplankton. These fossils represent important marker for biostratigraphical and palaeoecological interpretations. The second part describes carbonate rocks of the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of the Tethyan area. In this case, calcareous nannoplankton and calpionellids are an essential part of the modern multidisciplinary form of the Jurassic-Cretaceous (J/K) boundary interval research. This issue is highly current due to the absence of the boundary stratotype and is discussed, with focus on the most recent studies.

The calcareous nannofossil analysis confirmed the presence of the Upper Coniacian sediments around Ústí nad Labem and Mladá Boleslav and refined the stratigraphic position of two found index ammonites. Further the analysis showed the presence of non-metamorphic Upper Turonian sediments in Jičín area.

In the Puerto Escaño (Spain) and Strapkova (Slovakia) localities, the J/K boundary interval has been studied with focus on calcareous nannoplankton and correlation of the results with biostratigraphy (esp. calpionellids, ammonites), magnetostratigraphy and geochemical data. The studies significantly contributed to the interregional J/K boundary interval research.

Obsah

1. Poděkování ……....7
2. Vápnitý nanoplankton……8

2.1 Obecná charakteristika……...8
2.1.1 Stručný přehled historie výzkumů……..8
2.1.2 Evoluce……...9
2.1.3 Zařazení do systému…….12
2.1.4 Buněčná stavba ……13
2.1.5 Ekologie……14
2.1.6 Význam vápnitého nanoplanktonu……...15

2.2 Kokolity……15
2.2.1 Heterokokolity……...…16
2.2.2 Holokokolity……..17
2.2.3 Nanolity……18
2.2.3.1 Nanokonidi……..…19

3. Kalpionely……20

3.1 Obecná charakteristika…….20
3.1.1 První výzkumy…….20
3.1.2 Zařazení do systému…….20
3.1.3 Evoluce…….21
3.1.4 Ekologie……23
3.1.5 Význam……...……....……24

3.2 Lorika……...25
3.2.1 Chitinoidelidní typ……26
3.2.2 Praetintinnopselidní typ……27
3.2.3 Kalpionelidní typ……..27

4. Metodika……...28

4.1 Vápnitý nanoplankton……..28

4.2 Kalpionely……30

5. Geologické podmínky studovaných lokalit……..31

5.1 Česká křídová pánev……31

5.1.1 Prackovice nad Labem, Vinařice……..32

5.1.2 Jičín……..32

5.2 Hraniční interval jura-křída v tethydní oblasti…….33

5.2.1 Puerto Escaño……...33

5.2.2 Strapkova……..34

6. Diskuse…….36

7. Shrnutí a závěry…..……..37

8. Literatura……..39

9. Přílohy……..49

Příloha 1 - publikovaná práce: Svobodová & Košťák (2016a)

Příloha 2 – publikovaná práce: Michalík et al. (2016)

Příloha 3 - publikovaná práce: Svobodová et al. (2014)

Příloha 4 - publikovaná práce: Svobodová & Košťák (2016b)

1. Poděkování

Na tomto místě bych ráda vyjádřila svůj vděk všem, bez kterých by se vznik této disertační práce neobešel. Na prvním místě bych ráda poděkovala svým rodičům Dáše Svobodové a Martinovi Svobodovi za trpělivost a sílu, kterou mi po celou dobu mého studia dodávali. Děkuji také svému příteli Honzovi, který mi byl rovněž obrovskou oporou.

Chtěla bych poděkovat své školitelce doc. RNDr. Kataríně Holcové, CSc. (PřF UK) a konzultantce prof. RNDr. Daniele Rehákové, CSc. (PřF UK, Bratislava) za odbornou i lidskou podporu, cenné rady a četné konzultace. Daniele Rehákové navíc vděčím za uvedení do problematiky a metodiky studia kalpionel a jursko-křídového hraničního intervalu. Velký dík patří doc. RNDr. Martinovi Košťákovi, PhD. (PřF UK) za skvělou spolupráci při přípravě publikací a práci na společných projektech. Za spolupráci děkuji také RNDr. Lilian Švábenické, CSc. (ČGS), která mě navíc v letech 2009-2012 zasvětila do problematiky studia křídových vápnitých nanofosilií. Poznatky, které jsem u ní v tomto období načerpala jako diplomant, jsou zásadní pro mou současnou práci.

Za odborné konzultace rovněž vděčím RNDr. Evě Halásové, PhD. (PřF UK, Bratislava) a doc. RNDr. Jozefu Michalíkovi, DrSc. (SAV, Bratislava) a za vždy vstřícnou spolupráci kolegům z oddělení paleomagnetismu Geologického Ústavu AV ČR, Ing. Petrovi Prunerovi, Dr.Sc., Mgr. Petrovi Schnablovi, PhD. a Mgr. Kristýně Čížkové. Děkuji také doc. RNDr. Václavovi Kachlíkovi, CSc. za ochotné zpřístupnění vlastní pracovny, umožnění používání mikroskopu a pořízení fotodokumentace nezbytné pro vznik publikací a v neposlední řadě děkuji Mgr. Martině Aubrechtové za korektury anglických textů. Zvláštní poděkování patří dále prof. Williamovi Wimbledonovi (University of Bristol) a dr. Cristině Casellato (Università di Milano). Za značnou psychickou podporu v průběhu mého doktorského studia vděčím své kolegyni a přítelkyni Mgr. Janě Frojdové.

Svému zaměstnavateli, Geologickému Ústavu AV ČR, a především vedoucímu oddělení paleobiologie a paleoekologie RNDr. Láďovi Slavíkovi, CSc., vděčím za umožnění přípravy této práce a poskytnutí nezbytného zázemí pro její dokončení. Velké díky patří rovněž Ústavu geologie a paleontologie PřF UK za umožnění práce v chemické a preparační laboratoři.

Část publikací vznikla díky finanční podpoře grantu GA ČR 16-09979S a bilaterálního projektu 7AMB14SK201.

2. Vápnitý nanoplankton

2.1 Obecná charakteristika

Označení „vápnité nanofosilie“ vychází z původního termínu nanoplankton, který byl definován Lohmannem (1909) pro plankton nepřesahující velikost 63 μm. V moderním pojetí se vápnitými nanofosiliemi rozumějí všechny vápnité zkameněliny menší než 30 μm. Do této definice mohou spadat mimojiné např. vápnití dinoflageláti („kalcisféry“) či juvenilní stadia foraminifer, nicméně obecně jsou za dominující složku této skupiny považovány drobné kalcitové útvary - kokolity - produkované mořskými jednobuněčnými řasami z oddělení Haptophyta, známými jako Coccolithophorida. Mezi vápnité nanofosilie jsou dále zahrnovány útvary rozličných tvarů, postrádající základní rysy kokolitů, tzv. nanolity. Jedná se o heterogenní, umělou a morfologicky různorodou skupinu nejasného systematického postavení, jejíž původ je však obecně považován také za řasový, vzhledem k úzce srovnatelné distribuci s kokolity (Young et al. 1997, Bown & Young 1998a, Erba 2006, Pauly 2012).

2.1.1. Stručný přehled historie výzkumů

Vápnitý nanoplankton zmiňuje poprvé německý biolog Christian Gottfried Ehrenberg, který je právem považován za zakladatele mikropaleontologie, neboť jako první objevil a popsal silikoflageláty, dinoflageláty a akritarcha a rozsáhle studoval např. také rozsivky, radiolárie a foraminifery. V roce 1836, během výzkumu křídových sedimentů na Rujáně, poprvé zaznamenal výskyt kokolitů, jejichž původ však tehdy považoval za anorganický. Později v roce 1858 popsal Thomas Henry Huxley podobné útvary z hlubokomořského bahna na dně Atlantického oceánu. Stejně jako C.G. Ehrenberg předpokládal, že jsou anorganického původu. O tři roky později G. C. Walich a H.C. Sorby nezávisle na sobě došli k závěru, že jednotlivé kokolity tvoří větší sférický objekt, který označili jako kokosféru. Wallich původně přiřazoval kokosféry k juvenilním stádiím foraminifer, ale Sorby je vzhledem k jejich zvláštním optickým vlastnostem vykazovaným v polarizovaném světle považoval za samostatné organismy. Následně v roce 1865 Wallich

objevil žijící kokosféry v tropických vodách Indického a Atlantského oceánu (Siesser 1994).

Přelom 19. a 20. století představuje počátek intenzivního systematického výzkumu zejm. recentního vápnitého nanoplanktonu, který je již tou dobou považován za významnou složku mořského potravního řetězce. Na těchto studiích se významně podíleli např. H. Lohmann, C. H. Ostenfeld, A. D. Arkhangelsky a J. Schiller, později ve třicátých letech minulého století pak především E. Kamptner, G. Deflandre a T. Braarud. Význam vápnitého nanoplanktonu pro biostratigrafii pak jasně prokázali M. N. Bramlette a W. R. Riedel (1954), neboť zdůraznili odlišnosti mezozoických a kenozoických společenstev a poukázali tak na jejich užitečný přínos do světové korelace pelagických sedimentů. V 60. a 70. letech minulého století došlo k dalšímu pokroku ve studiu vápnitého nanoplanktonu, a to v důsledku rozvoje elektronové mikroskopie. Svou roli však sehrálo také zdokonalení světelné mikroskopie, která pro standardní biostratigrafické práce představuje preferovaný nástroj dodnes. K rozsáhlým výzkumům v této oblasti přispěla v neposlední řadě také tehdejší celosvětová ropná prospekce. Od 70. a 80. let minulého století dosahuje studium vápnitých nanofosilií stadia zralosti a je vytvořeno detailní biostratigrafické zónování pro juru, křídu a kenozoikum (Haq 1978, Siesser 1994).

2.1.2 Evoluce

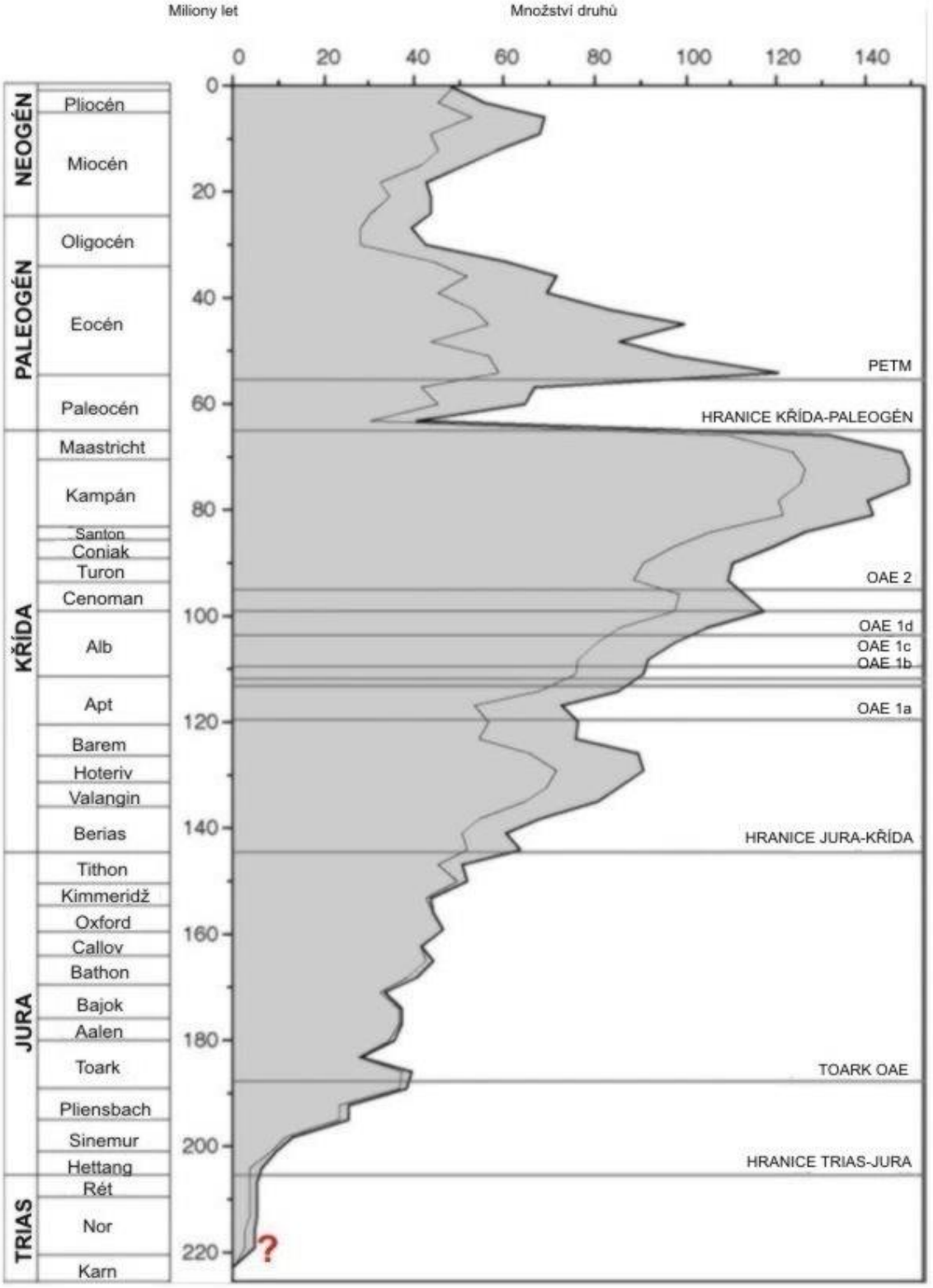
Vápnité nanofosilie se ve fosilním záznamu poprvé objevují v sedimentech svrchního triasu před přibližně 220 mil let. Mezi nejranější formy patří nanolity a vápnití dinoflageláti, jejichž výskyt byl zaznamenán již v období karnu (Janofske 1992, Bown 1998). Výskyt prvních kokolitů bez bližšího taxonomického zařazení je v literatuře tradičně uváděn v období noru (Bown 1998, Bown et al. 2004), nicméně novější chronostratigrafické dělení triasu (Lucas 2010) posunulo tento bioevent na hraniční interval nor-rét, přičemž první spolehliví zástupci, konkrétně druhu *Crucirhabdus minutus*, byli zaznamenáni při bázi stupně rét (Gardin et al. 2012). V každém případě se však v tomto období jedná o velmi málo diversifikovaná společenstva čítající maximálně pět taxonů. Kokolity mají jednoduchou morfologii, velice malé rozměry (2–3 μm) a jejich výskyt je navíc omezen pouze na nízké zeměpisné šířky.

Bown (1998) uvádí, že svrchnotriasové vymírání přežívá pouze jeden z těchto pěti triasových druhů kokolitů. Již během spodní jury však nastává rychlá diversifikace, kdy během 10 mil let dochází ke vzniku devíti z celkem šestnácti mezozoických čeledí, představujících významný podíl celkové morfologické diversity.

Během jury se kokolity stávají dominantní složkou vápnitých nannofosilií a jejich velikost výrazně narůstá. Na hranici jury a křídy dochází ke změnám ve společenstvu na druhové úrovni a zároveň se objevují tři významné čeledi nanolitů: Nannoconaceae, Braarudosphaeraceae a Microrhabdulaceae. Diversita se postupně zvyšuje, přičemž maxima dosahuje ve svrchní křídě, konkrétně ve stupni kampánu (obr. 1). Nutno dodat, že zvýšená hojnost vápnitých nanofosilií se od svrchní jury významně podílí na tvorbě pelagických karbonátů.

Velký zásah do společenstva vápnitých nanofosilií pak představuje celosvětová událost na hranici křídy a paleogénu, během které vymírá 93% druhů a přežívá jich pouze devět. Již během paleocénu se společenstvo rychle zotavuje a v eocénu dosahuje diversifikace vrcholu srovnatelného s tím svrchnokřídovým, přičemž morfologie kokolitů se však značně liší od mezozoických předků. Dochází také ke vzniku celé řady nových skupin nanolitů, např. významné čeledi Discoasteraceae. V oligocénu nastává další výrazný pokles diversity. Ta se sice během miocénu částečně obnovuje, nicméně obecný trend jejího poklesu pokračuje v pliocénu i pleistocénu (Bown & Young 1998a, Bown et al. 2004).

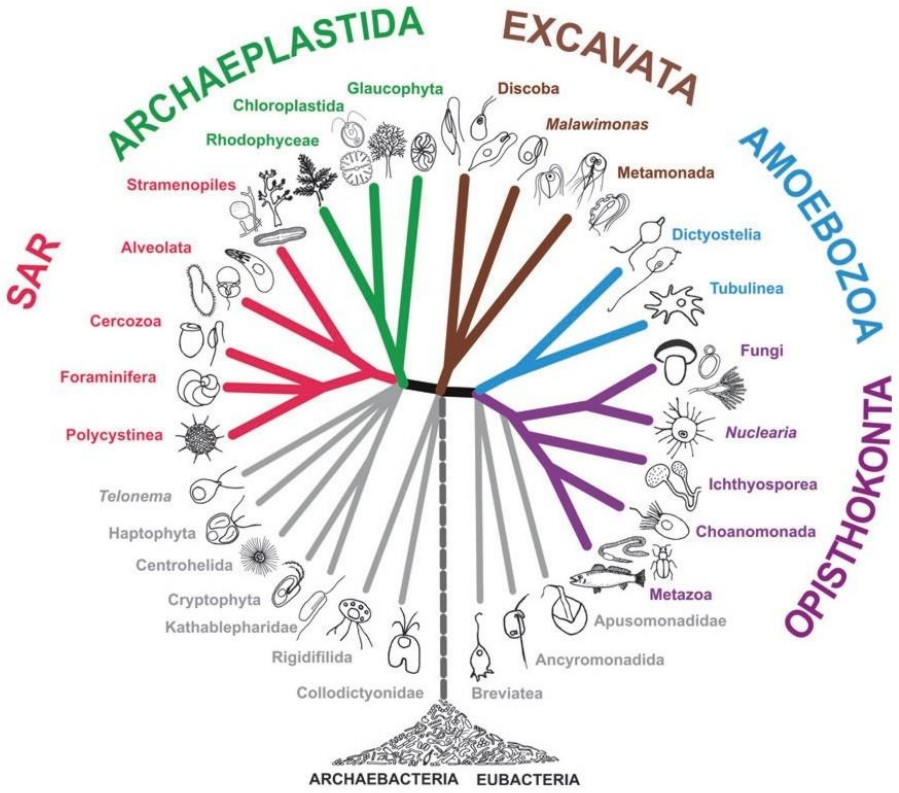
Vápnité nanofosilie v sedimentech starších než triasových nebyly jednoznačně doloženy, a proto jsou organismy schopné produkovat pelagický mikrit v paleozoiku prakticky neznámé. Nicméně nelze vyloučit možnost, že se vápnitý nanoplankton vyskytoval již dříve než ve svrchnotriasových oceánech, ale byl extrémně vzácný a nezachoval se ve fosilním záznamu. Taktéž je možné, že nanoplankton existoval již v paleozoických mořích, ale neprodukoval mineralizované exoskelety, které by se zachovaly v sedimentech (Erba 2006).



Obr. 1. Diverzita kokolitek (světlá křivka) a všech nanofosilií (tmavá křivka) od jejich prvního výskytu v sedimentárním záznamu až po současnost. OAE: světová anoxická událost (oceanic anoxic event), PETM: teplotní maximum na hranici paleocén/eocén. Upraveno podle Bown et al. (2004).

2.1.3 Zařazení do systému

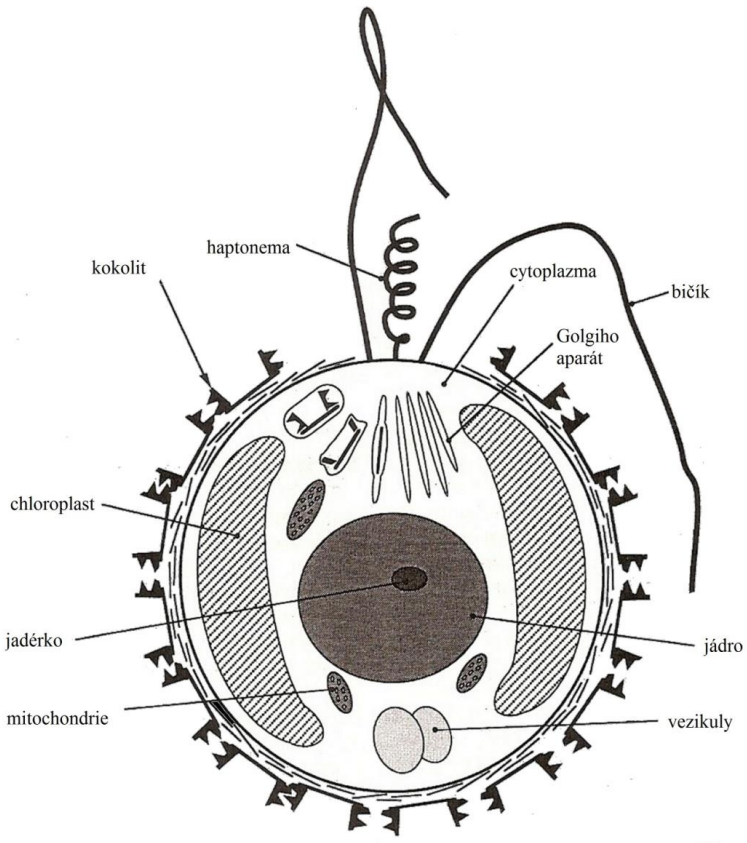
Coccolithophorida jsou jednobuněčné řasy náležící do oddělení Haptophyta a třídy Prymnesiophyceae (Bown & Young 1997). Dle molekulárních a genetických dat jsou haptophyta oddělenou skupinou od ostatních řasových protistů a pravděpodobně vznikla během prekambrické radiace protist. V důsledku sekundární endosymbiózy později (zřejmě v průběhu paleozoika) získala chloroplasty. Studium molekulárně-genetických vlastností a fylogeneze haptophyt jsou neustále ve vývoji a jejich postavení v systému eukaryot stále není zcela jasné (obr. 2). Dle výsledků dosavadních studií však vlastní kokolitky zřejmě představují oddělenou větev haptophyt, jelikož se kalcifikace v rámci tohoto oddělení vyvinula pouze jednou. Molekulární data navíc naznačují, že se kokolitky oddělily relativně nedávno, dlouho po diferenciaci haptophyt a pravděpodobně v mezozoiku, což by odpovídalo také jejich fosilnímu záznamu, který je znám od svrchního triasu (Young & Henriksen 2003, Adl et a. 2012).



Obr. 2. Klasifikace a fylogeneze eukaryotických organismů (Adl et al. 2012).

2.1.4 Buněčná stavba

Výzkum cytologie a buněčné ultrastruktury kokolitek je založen výhradně na datech získaných studiem recentních zástupců v laboratorních kulturách. K tomu slouží modelové taxony, jako např. *Emiliania huxleyi*, *Coccolithus pelagicus*, *Pleurochrysis carterae* a další. Obecně lze kokolitky považovat za jednobuněčné bičíkovce vykazující typickou eukaryotickou stavbu buňky (obr. 3). V cytoplazmě jsou uloženy chloroplasty, jádro, mitochondrie a dále Golgiho aparát, ve kterém dochází k významným biosyntetickým procesům a tvorbě kokolitů. Buňka je ohraničená plazmatickou membránou, na jejímž povrchu vytvářejí kokolity charakteristický kulovitý obal - kokosféru. Buňka je dále opatřena dvěma hladkými, stejně dlouhými bičíky. Další struktura zvaná haptonema, představuje rovněž útvar podobný bičíku, avšak se zcela odlišnou mikrotubulární ultrastrukturou. Kromě toho vykazuje další funkční adaptace, jako je schopnost navíjení, zachycování částic či plavání (Pienaar 1994, Bown & Young 1998a).



Obr. 3. Schematické znázornění buněčné stavby zástupce skupiny Coccolithophorida (Bown & Young 1998a, upraveno)

2.1.5 Ekologie

Vzhledem k přítomnosti chloroplastů lze zástupce vápnitého nanoplanktonu obecně považovat za fotoautotrofní organismy, čili primární producenty. Některé recentní studie nicméně dokládají také možnou heterotrofní výživu a vzácně byly pozorovány dokonce případy fagotrofie (Haq 1978, Bown & Young 1998a).

Vápnitý nanoplankton v každém případě představuje významnou složku mořského fytoplanktonu a tvoří důležitou součást primární úrovně potravního řetězce ve světovém oceánu. Vyskytuje se ve fotické zóně prakticky ve všech mořských prostředích od otevřeného oceánu přes pelagiál, litorál až po příbřežní a lagunární systémy. Největší abundance dosahuje do hloubky 50 metrů pod hladinou a jeho výskyt lze pozorovat od rovníku až k 70° zeměpisných šířek (Haq 1978, Bown & Young 1998a).

S běžným výskytem vápnitého nanoplanktonu v různých mořských prostředích souvisí jeho tolerance poměrně širokého rozsahu salinity. Přestože největší diversitu lze předpokládat ve stenohalinních podmínkách, někteří zástupci jsou schopni života i v brakickém či naopak hypersalinním prostředí, byť v těchto případech dochází k dominanci jednoho či několika málo druhů. Tento jev lze pozorovat i ve fosilním záznamu, např. v případě solnhofenského vápence, kde jednoznačně dominuje *Cyclagelosphaera margerelii* (Keupp 1976, Giraud et al. 2005). Některé druhy mohou také preferovat eutrofní či naopak oligotrofní podmínky, stejně tak jako lze identifikovat zástupce typicky chladnomilné a naopak tropické. Na základě těchto poznatků je vápnitý nanoplankton uložený v sedimentárním záznamu hojně využíván k paleoekologickým, paleooceánografickým a paleoklimatickým rekonstrukcím. Nejen pro kenozoikum, ale i pro období svrchní jury a křídy, kdy docházelo k rozsáhlým celosvětovým geografickým a klimatickým změnám, existuje celá řada studií založených právě na vápnitých nanofosiliích (např. Erba et al. 1992, Mutterlose & Kessels 2000, Street & Bown 2000, Melinte & Mutterlose 2001, Giraud et al. 2003, Kessels et al. 2003, Erba 2004, Lees et al. 2004, Oszczypko et al. 2004, Erba 2006, Giraud et al. 2006, Lees et al. 2006, Tremolada et al. 2006a, b).

2.1.6 Význam vápnitého nanoplanktonu

Coccolithophorida a s nimi spojovaný vápnitý nanoplankton nejistého systematického postavení představují nejhojnější kalcifikující organismy obývající naši planetu. Působivý je taktéž jejich fosilní záznam, který je kontinuální od jejich prvního výskytu ve svrchním triasu až po současnost a možná vůbec nejbohatší a stratigraficky nejkompletnější ze všech fosilních skupin organismů. Vápnitý nanoplankton jako takový poskytuje cenný nástroj pro studium evolučních zákonitostí a změn v mořském fytoplanktonu od mezozoika po recent. Jeho současná biogeografie a diversita úzce souvisí s klimatickými a oceánografickými zónami a fosilie uložené v sedimentech poskytují záznam tohoto vztahu v průběhu geologického času (Bown et al. 2004).

Recentní Coccolithophorida tvoří jednu z hlavních složek fytoplanktonu v dnešních oceánech. Při vysokých koncentracích buněk a jimi produkovaných kokolitů dochází k zabarvení mořské vody mléčně bílou barvou. Tyto rozsáhlé kokolitophoridové květy, označované také jako „white waters“, byly pozorovány prakticky ve všech světových oceánech, a to prostřednictvím satelitních snímků (Ackleson et al. 1988, Bown & Young 1998a). Vzhledem k jejich kosmopolitnímu rozšíření, fotosyntetické aktivitě, kalcifikaci a snadné fosilizaci se kokolitky obrovskou měrou podílejí na globálním cyklu uhlíku. Navíc, jakožto metabolický produkt vylučují dimethylsulfidpropionát, který se mění na dimethylsulfid a v atmosféře podléhá oxidaci na sírany, které mohou sloužit jako kondenzační jádra. Na nich kondenzuje vodní pára z atmosféry, a tak vzniká oblačnost. Přestože dimethylsulfid není hlavním hnacím motorem lokálních srážek, jeho tok z oceánů má dopad na globální procesy v atmosféře. Vzhledem k uvedeným skutečnostem jsou haptofytní řasy považovány za hlavní faktor globálních biogeochemických cyklů v uplynulých 150 milionech let (Matrai & Keller 1993, Bown & Young 1998a, Burkartová 2013).

2.2 Kokolity

Jedním z nejvýraznějších rysů kokolitek je přítomnost velmi charakteristických vápnitých šupin zvaných kokolity. Jsou tvořeny uhličitanem vápenatým, který standardně krystalizuje jako kalcit, v mnohem menší míře pak jako aragonit. V laboratorních kulturách

byly pozorovány také nepatrné stopy třetího polymorfu uhličitanu vápenatého, zvaného vaterit. Vzhledem k nestabilnímu charakteru vateritu a aragonitu však ve fosilním záznamu nacházíme pouze kokolity tvořené kalcitem (Haq 1978, Pienaar 1994).

Navzdory značnému globálnímu významu kokolitek (viz kap. 2.1.6) nebyla s konečnou platností prokázána konkrétní hypotéza, proč jsou kokolity na povrchu jejich buněk vlastně tvořeny. Teorií se nabízí hned několik, přičemž mezi nejpravděpodobnější patří ochrana buněčné membrány (např. před osmotickými, chemickými či fyzikálními šoky nebo před ultrafialovým zářením), ochrana proti predaci, zrychlení či naopak zpomalení klesání ve vodním sloupci, koncentrace světla či kalcifikace jakožto pomocný prostředek pro fotosyntézu (Young 1994, Bown & Young 1998a). Ačkoliv je přesná funkce kokolitů neznámá, recentní studie naznačují, že variabilita v kalcitové hmotě a s tím asociovaný energetický výdej souvisí s ekologickým selekčním tlakem (Beaufort et al. 2011).

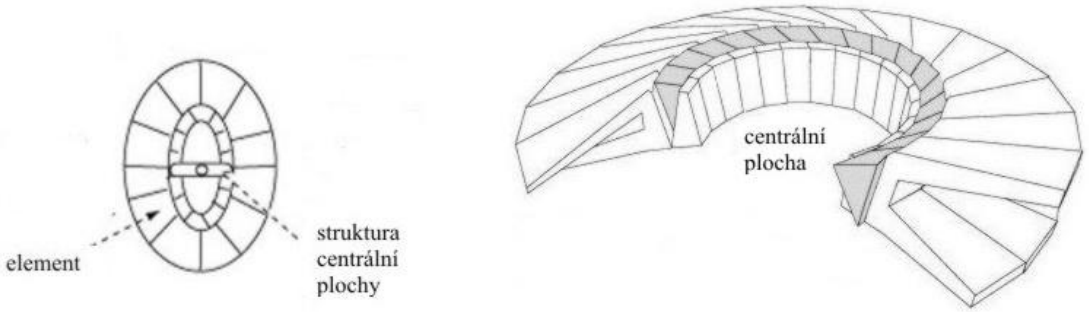
Kokolity jsou děleny na dvě obecné skupiny: heterokokolity a holokokolity. Vápnité nanofosilie postrádající základní znaky heterokokolitů i holokokolitů pak označujeme jako nanolity (Young et al. 1997).

2.2.1 Heterokokolity

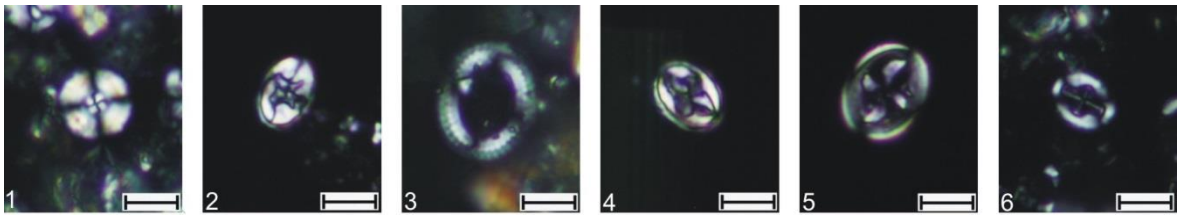
Heterokokolity jsou kruhové až eliptické, vzácně polygonální, tvořené z krystalů, které se tvarově i velikostně odlišují. Vykazují radiální symetrii a jsou tvořeny omezeným počtem kalcitových krystalů, kterých je zpravidla méně než sto. Skládají se ze dvou základních částí (obr. 4):

- Centrální plocha: Vnitřní část kokolitu ohraničená lemem. Může být zcela uzavřená nebo obsahovat středový otvor. Různé typy struktur uvnitř centrální plochy jsou důležitým taxonomickým znakem (obr. 5).
- Lem: Vnější část kokolitu, obvykle uspořádaná v pravidelných cyklech.

Kalcifikace heterokokolitů probíhá intracelulárně, tedy uvnitř buňky. Heterokokolity jsou větší a robustnější než holokokolity, což je zřejmě příčinou toho, že se ve fosilním záznamu vyskytují mnohem častěji (Siesser & Winter 1994, Young et al. 1997, Bown & Young 1998a).



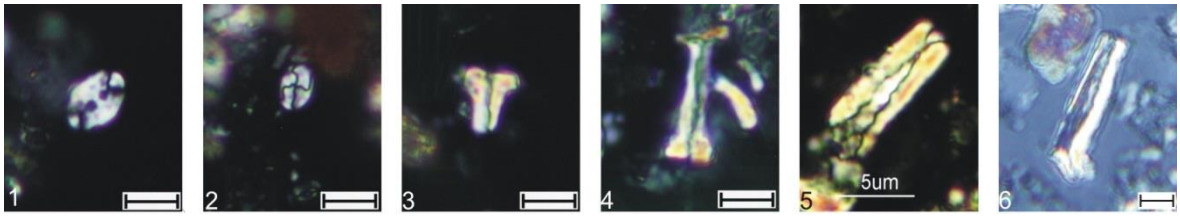
Obr. 4. Schematické znázornění heterokokolitu (upraveno podle Bown & Young 1998a, Young et al. 1999).



Obr. 5. Příklady svrchnokřídových heterokokolitů české křídové pánve. Měřítko odpovídá 5 μm.
1 - *Cyclagelosphaera margerelii* Noël 1965; 2 - *Eiffellithus gorkae* Reinhardt 1965; 3 - *Manivitella pemmatoidea* (Deflandre *in* Manivit 1965) Thierstein 1971; 4 - *Helicolithus turonicus* Varol & Girgis 1994; 5 - *Gartnerago obliquum* (Stradner 1963) Noël 1970; 6 - *Broinsonia signata* (Noël 1969) Noël 1970.

2.2.2. Holokokolity

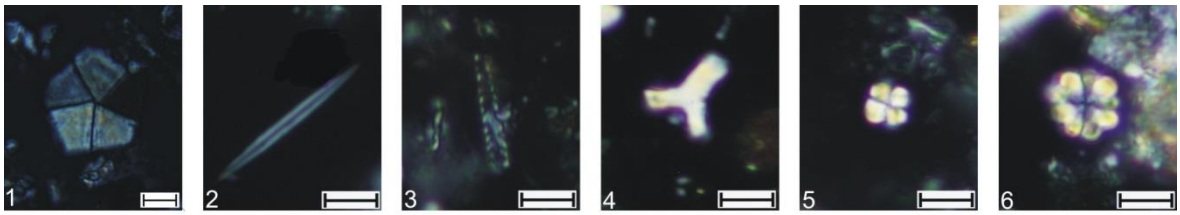
Holokokolity na rozdíl od heterokokolitů postrádají radiální symetrii a jsou tvořeny velkým množstvím podstatně menších (méně než 0,1 μm) kalcitových krystalů, kterých může být v jednom holokokolitu několik set až tisíc. Krystaly, které tvoří holokokolity, jsou navíc velikostí i tvarem prakticky totožné a jejich kalcifikace probíhá na povrchu buňky po exocytóze. Jsou typicky diskovité nebo kupolovité (obr. 6) a rozpadají se rychleji než heterokokolity, což je zřejmě způsobeno právě jejich křehčí stavbou. Značné rozdíly v ultrastrukturách obou skupin jsou způsobeny výrazně odlišným režimem biomineralizace (Siesser & Winter 1994, Bown & Young 1998a, Young et al. 1999).



Obr. 6. Příklady svrchnokřídových holokokolitů české křídové pánve. Měřítko odpovídá 5 µm.
1 – *Ottavianus giannus* Risatti 1973; 2 – *Calculites ovalis* (Stradner 1963) Prins & Sissingh *in* Sissingh 1977; 3 – *Lucianorhabdus maleformis* Reinhardt 1966; 4 – *Lucianorhabdus quadrifidus* Forchheimer 1972; 5 – *Lucianorhabdus cayeuxii* Deflandre 1959; 6 – *Lucianorhabdus arcuatus* Forchheimer 1972.

2.2.3 Nanolity

Jak je uvedeno výše, nanolity (z angl. „Nannoliths“) jsou vápnité struktury vykazující morfologicky různorodé tvary (např. dibranchiátní, kompaktní, radiátní, tyčovité), přičemž postrádají charakteristické rysy kokolitů (obr. 7). Jedná se o heterogenní a umělou skupinu, která zahrnuje několik žijících forem a pestrou škálu fosilních taxonů. Původ nanolitů je vysvětlován čtyřmi možnými hypotézami: Nanolity mohou být modifikované heterokokolity, modifikované holokokolity, vápnité struktury produkované haptofytními řasami prostřednictvím výrazně odlišného režimu biomineralizace, anebo se může jednat o produkty jiných, kokolitkám nepříbuzných protist, např. dinoflagelát. Nanolity se nicméně vyskytují v pelagických a hemipelagických sedimentech společně s kokolity, a proto jsou rovněž zahrnovány mezi fosilní nanoplankton (Young et al. 1997, Bown & Young 1998a, Young et al. 1999).



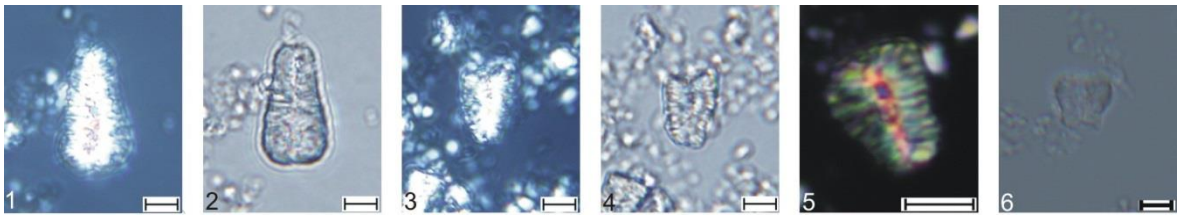
Obr. 7. Příklady svrchnokřídových nanolitů české křídové pánve. Měřítko odpovídá 5 µm.
1 – *Braarudosphaera bigelowii bigelowii* (Gran & Braarud 1935) Deflandre 1947; 2 – *Lithraphidites carniolensis* Deflandre 1963; 3 – *Microrhabdulus belgicus* Hay & Towe 1963; 4 – *Marthasterites simplex* (Bukry 1969) Burnett 1997; 5 – *Quadrum gartneri* Prins & Perch-Nielsen *in* Manivit et al. 1977; 6 – *Eprolithus floralis* (Stradner 1962) Stover 1966.

2.2.3.1 Nanokonidi

V rámci nanolitů si zvláštní pozornost zasluhuje neobvyklá skupina vápnitých nanofosilií, tzv. nanokonidů či nanokonů (z angl. „Nannoconids“). Tato vyhunulá skupina nejasného systematického postavení se poprvé objevuje ve svrchním tithonu a její sedimentární záznam končí v kampánu (Perch-Nielsen 1985, Erba 1994). Z diagenetického hlediska se jedná o velmi robustní formy nanofosilií, odolné vůči rozpouštění (Melinte & Mutterlose 2001).

Již ve svrchní juře a nejspodnější křídě, tedy ve svrchním tithonu a spodním beriasu, nastal u této skupiny progresivní rozvoj doprovázený nárůstem diverzifikace, abundance a stupně kalcifikace. Tento rychlý vývojový proces nanokonidy předurčil k vysoké biostratigrafické hodnotě, a to především pro jursko-křídový hraniční interval v tethydní oblasti, kde se v sedimentárním záznamu místy hojně vyskytují. V nižších zeměpisných šířkách je tato událost spojována s výraznou změnou v pelagické sedimentaci, a to z převážně siliciklastické na z větší části karbonátovou (Casellato 2010).

Odlišnost nanokonidů od kokolitů spočívá v morfologii a velikosti, neboť tyto nanolity, nejčastěji kónického až kulovitého tvaru, mohou dosahovat délky až 20 μm (obr. 8). Nejistá biologická afinita a způsob života nanokonidů vychází také z absence jejich moderních analogií, neboť žádný žijící taxon vápnitého planktonu se morfologií nepodobá rodu *Nannoconus*. Studie nicméně naznačují, že tito zástupci preferovali teplé a na živiny chudší, oligotrofní mořské vody, navíc s výskytem omezeným na nižší fotickou zónu (Erba 1987, Erba 1994, Bornemann et al. 2003).



Obr. 8. Příklady zástupců mezozoického rodu *Nannoconus*. 1-5: lokalita Puerto Escaño (ESP). 6: lokalita Beaume Belvedere (FRA). Měřítko odpovídá 5 μm. 1, 3 a 5 polarizované světlo; 2, 4 a 6 procházející světlo. 1 – *Nannoconus steinmannii* (Kamptner 1931) subsp. *steinmannii* Deres & Achéritéguy 1980; 2 – *N. steinmannii* (Kamptner 1931) subsp. *steinmannii* Deres & Achéritéguy 1980; 3 – *N. kamptneri* (Brönnimann 1955) subsp. *kamptneri* Bralower *in* Bralower et al. 1989; 4 – *N. kamptneri* (Brönnimann 1955) subsp. *kamptneri* Bralower *in* Bralower et al. 1989; 5 – *N. steinmannii* (Kamptner 1931) subsp. *minor* Deres & Achéritéguy 1980; 6 – *N. wintereri* Bralower & Thierstein *in* Bralower et al. 1989.

3. Kalpionely

3.1 Obecná charakteristika

Kalpionely jsou vyhynulé mikrofosilie zvonkovitého tvaru s axiálně symetrickou vápnitou schránkou, dosahující délky řádově 50 - 200 μm. Hojně se vyskytují v jemnozrnných pelagických karbonátech svrchní jury a spodní křídy tethydní provincie, kde mají široké geografické rozšíření. Pásmo jejich výskytu zasahuje od Kuby a východního Mexika na západním okraji až po oblasti Íránu, Tibetu a Nové Guiney na okraji východním (Remane 1978, 1985; Flügel 2004).

3.1.1. První výzkumy

První druh skupiny kalpionel (*Calpionella alpina* Lorenz) byl popsán ze Švýcarských Alp a pro svou podobnost se zástupci čeledi Lagenidae původně řazen mezi foraminifery. Následně byly první popsané druhy přiřazeny na základě morfologické podobnosti a způsobu života k fosilním tintinidům za současného předpokladu, že kalcit obsažený v zachovaných schránkách je sekundárního charakteru, a že schránky byly chitinové a částečně aglutinované (např. Tappan & Loeblich 1968). Bonet (1956) však schránku definoval jako hyalinní, tedy primárně kalcitovou. V rámci modernějších studií v osmdesátých letech dvacátého století, které umožnila elektronová mikroskopie, byla odhalena struktura stěny, tj. spirálovitě uspořádané kalcitové hranoly kolmé k povrchu schránky, což podpořilo hypotézu primárního původu kalcitu a zároveň myšlenku, že kalpionely nejsou fosilní tintinidi (Remane 1978).

3.1.2 Zařazení do systému

Čeleď Calpionellidae (Bonet 1956) představuje skupinu planktonních protozoí, která dominovala tropickému mikroplanktonu v intervalu od svrchního tithonu do svrchního valanginu. Vzhledem k charakteristickému tvaru loriky by se obecně dalo předpokládat, že kalpionely patří do skupiny tintinida (viz kap. 3.1.1.). Jejich podobnost

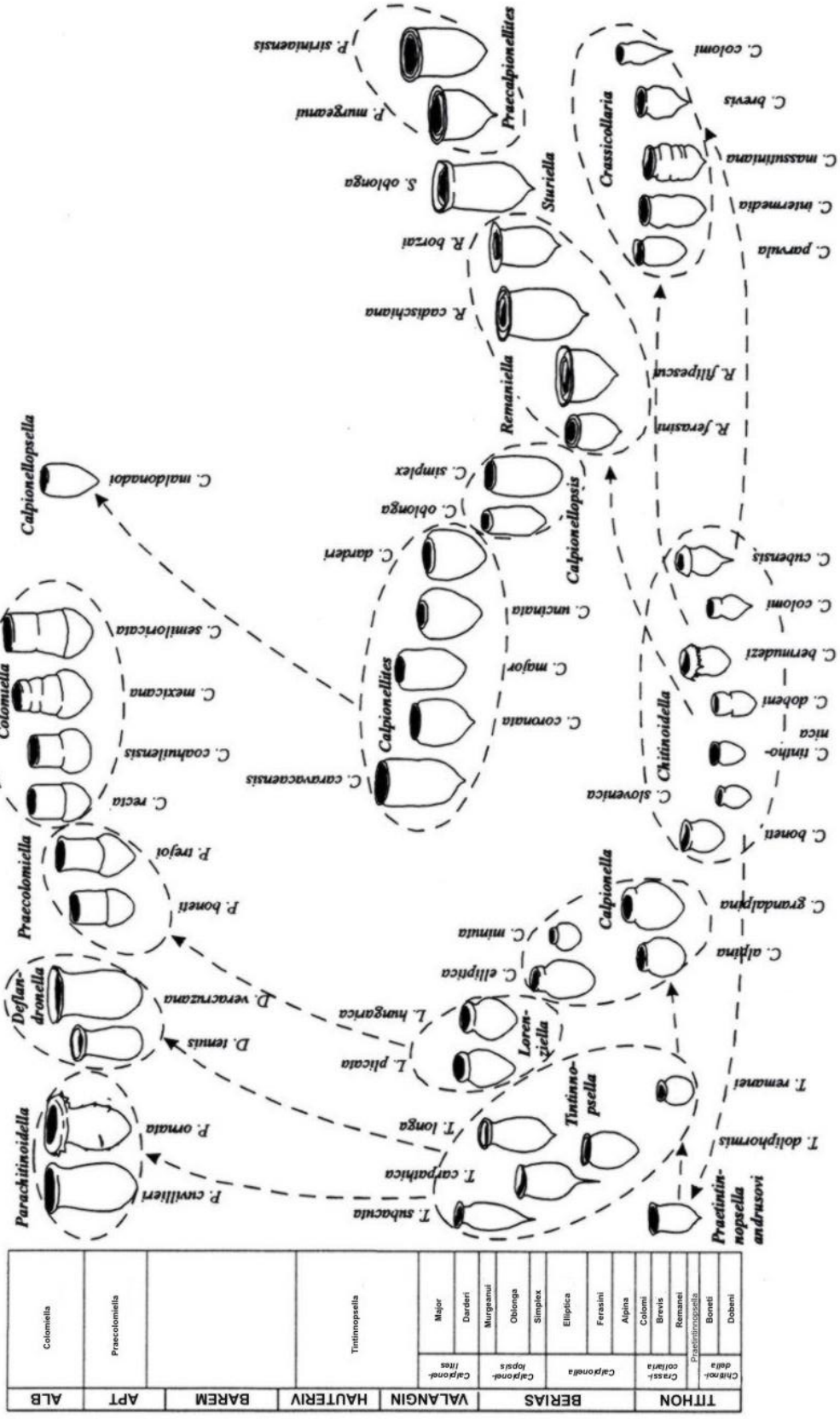
s recentními tintinidy lze navíc vysvětlit adaptací na stejnou ekologickou niku. Taxonomické zařazení a biologická afinita jsou nicméně stále neznámé vzhledem k odlišnému složení schránek, což je stěžejním problémem při identifikaci a popisu kalpionel jakožto tintinidů. Zatímco všichni zástupci recentních tintinnidů mají loriky organické nebo aglutinované, fosilní loriky kalpionel jsou tvořené kalcitem. Fosilní kalpionely by pak tedy patřily mezi tzv. „vápnité tintinidy“, nicméně žádná moderní klasifikace neodděluje kalpionely do jejich vlastní skupiny. Jsou proto označovány za skupinu protozoí *incertae sedis* (Remane 1971, Tappan 1993, Duchamp-Alphonse et al. 2009, Lipps et al. 2013).

Přestože jsou známy výskyty paleozoických a triasových forem přisuzovaných k předchůdcům kalpionel (např. Murray & Taylor 1965), jejich skuteční předci jsou stále nejistí. Počátek fylogenetické historie kalpionel je spojován až s rapidním rozvojem mikrogranulárních forem na počátku středního tithonu (Reháková & Michalík 1997).

3.1.3 Evoluce

Evolučnímu vývoji kalpionel se v minulosti věnovali např. Remane (1971) a Pop (1994). Reháková & Michalík (1997) následně rozdělili vývoj kalpionel do pěti diverzifikačních stádií v intervalu od středního tithonu do albu (obr. 9).

Jako první se ve středním (mladším spodním) tithonu objevují drobné kalpionely rodu *Chitinoidella* s mikrogranulární lorikou (viz kap. 3.2.1), složené z organické substance s velmi malými rozptýlenými kalcitovými krystalky. Počátkem svrchního tithonu dochází k náhlému poklesu diversity. Vnitřní plochy lorik chitinoidelidního typu začínají být lemovány velkými, nepravidelnými, radiálně orientovanými krystaly kalcitu, přičemž obsah kalcitu ve stěnách lorik postupně roste na úkor původní organické látky. K této změně a současně k prudkému rozvoji vápnitého nanoplanktonu dochází pravděpodobně v důsledku přebytku $CaCO_3$ v povrchových vodách světového oceánu. Během druhé etapy se vyvíjejí hyalinní kalpionely s kalcitovou lorikou. Maxima diversity dosahují v časovém intervalu subzóny Brevis (obr. 9). V nejsvrchnějším tithonu diversita postupně klesá a počátkem beriasu převládá ve společenstvu monoasociace malé sférické formy druhu *Calpionella alpina*. Tento „event“ koreluje s rapidním nárůstem vápnitého nanoplanktonu (Reháková 1995, Reháková & Michalík 1997, Reháková 2002a).

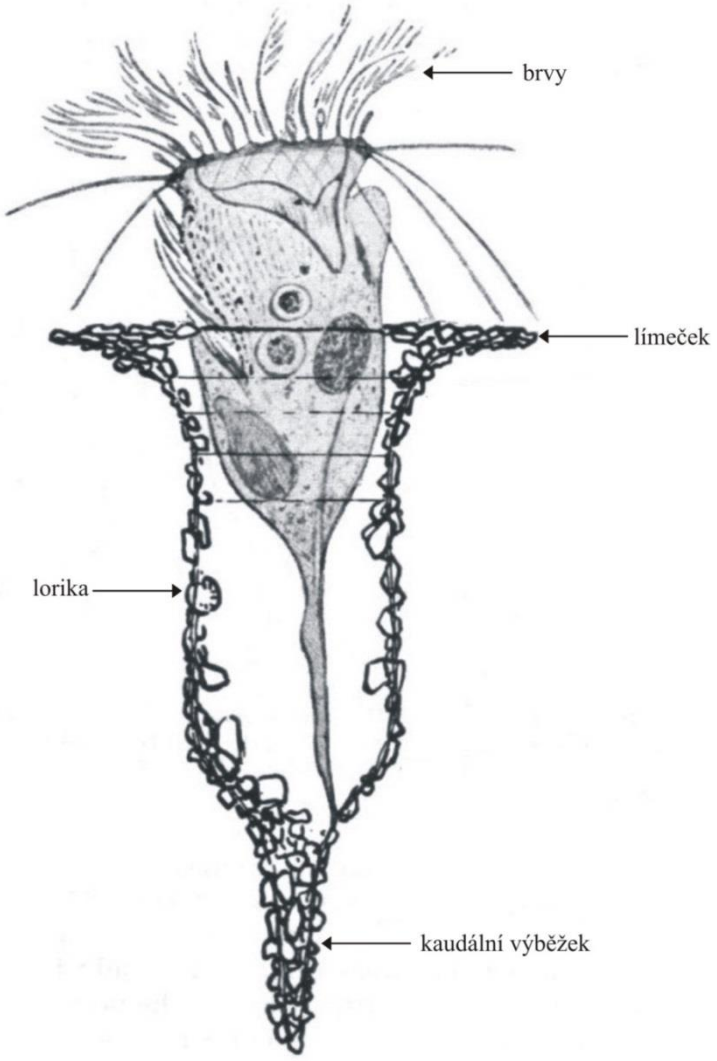


Obr. 9. Stádia vývoje nejdůležitějších druhů kalpionelidních asociací svrchní jury a spodní křídy. Reháková & Michalík (1997).

Během spodního a středního beriasu se vyvíjí nové společenstvo kalpionel, jejichž loriky se vyznačují složeným límcem. Evolučním trendem je zvětšování lorik za současného poklesu abundance. Ve svrchním beriasu, konrétně v subzóně Oblonga (obr. 9) kalpionely dosáhují maxima diversity, čítajíc 14 taxonů: *Calpionella alpina, C. minuta, Calpionellopsis oblonga, C. simplex, Lorenziella hungarica, L. plicata, Remaniella borzai, R. cadischiana, R. ferasisni, R. filipescui, Sturiella oblonga, Tintinnopsella carpathica, T. longa* a *T. subacuta*. Rozvoj kalpionel se složeným límcem pokračuje ve spodním valanginu vznikem rodů *Praecalpionellites* a *Calpionellites*. Během valanginu však kalpionel celkově ubývá a v hauterivu přežívají už jen poslední zástupci druhu *Tintinnopsella carpathica*. Ve svrchním hauterivu pak kalpionely s kalcitovou lorikou zcela vymírají. Nové formy kalpionel, ovšem s mikrogranulární lorikou, se znovu objevují ve středním aptu (*Praecolomiella, Parachitinoidella, Deflandronella*). Ve spodním albu je nahrazují rody *Colomiella* a *Calpionellopsella*, opět s hyalinními kalcitovými lorikami (Reháková 1995, Reháková & Michalík 1997, Reháková 2002a).

3.1.4 Ekologie

Ačkoliv kalpionely představují vyhynulé organismy, jejich paleoekologickou afinitu lze rekonstruovat poměrně spolehlivě. Jejich výskyt je charakteristický ve velmi jemnozrnných mikritických vápencích, chudých na bentické fosilie, ale bohatých na mikroplankton (radiolárie) a nanoplankton (kokolity, nanokonidi). Na základě toho lze předpokládat, že kalpionely patřily mezi mořská planktonní protozoa, což navíc potvrzuje jejich podobnost s recentními tintinidy. Tintinidi jsou jednobuněčné planktonní organismy, které aktivně plavou ústním otvorem vpřed, anebo se pasivně vznášejí. Jsou v drtivé většině mořští a zdrojem jejich potravy je široká škála nano- a pikoplanktonu (bakterie, drobné řasy a dinoflageláti). Zároveň přestavují významný článek potravního řetězce, neboť jsou základním zdrojem potravy pro vyšší formy zooplanktonu. Vzhledem k přítomnosti velkého ústního otvoru je velmi pravděpodobné, že kalpionely taktéž vlastnily určitý druh pohybových organel, avšak rozdílných od brv tintinidů (obr. 10). Jinými slovy, kalpionely naznačují shodné ekologické analogie s recentními tintinidy, ale jejich systematické zařazení je zcela odlišné (Remane 1978; Dolan 2000, 2010, 2013).



Obr. 10. Schematická stavba recentního jedince skupiny Tintinida. Upraveno podle Fauré-Fereniet 1924 a Colom 1948.

3.1.5 Význam

Kalpionely představují jednu z nejdůležitějších složek tropického vápnitého mikroplanktonu svrchnojurských až spodnokřídových pelagických karbonátů Tethydního oceánu. Jsou vynikajícími markery pro použití v biostratigrafii a sehrávají klíčovou úlohu při korelaci sedimentů jursko-křídového hraničního intervalu v tethydní oblasti. Z hlediska biostratigrafie jsou pak esenciální především pro oblast Západních Karpat, kde se jurské a spodnokřídové pelagické karbonáty vyznačují nedostatkem fosilní makrofauny, jako jsou

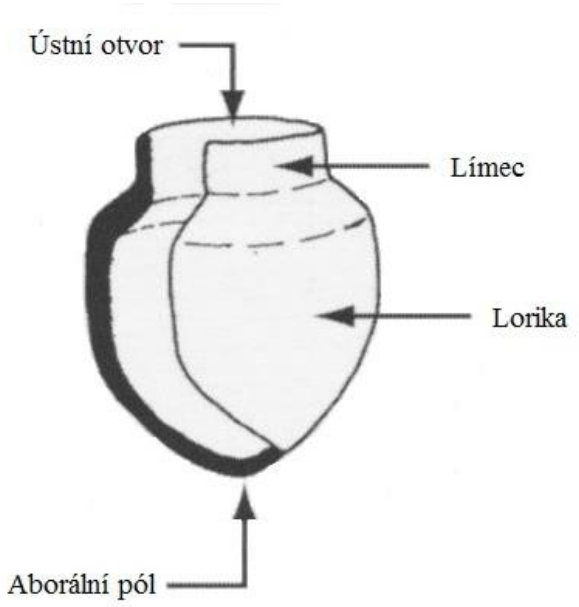
schránky amonitů, rostra belemnitů a rynchollity (Remane 1985, Reháková & Michalík 1993, Michalík 1995, Reháková & Michalík 1997).

Lakova & Petrova (2013) rozlišují v biostratigrafických výzkumech svrchní jury a spodní křídy založených na kalpionelách tři hlavní etapy. První fáze přinesla ustanovení standardních kalpionelových zón pro tethydní oblast (Remane 1963, 1971; Allemann et al. 1971; Trejo 1980; Borza 1984). Během druhé etapy došlo ke zjemnění kalpionelové zonace a k definici klíčových bioeventů a subzón (např. Remane et a. 1986; Pop 1986, 1994, 1997; Reháková 1995; Reháková & Michalík 1997; Grün & Blau 1997; Lakova et al. 1999). Třetí etapa představuje obnovu ve výzkumu kalpionel v podobě rozsahu studií širších geografických oblastí (např. López-Martínez et al. 2013), zdokonalení taxonomie a biostratigrafie skupiny (např. Reháková 2002b) a integraci kalpionel jak s dalšími biostratigraficky významnými skupinami, tak s chemo- a magnetostragrafií (např. Houša et al. 2004, Michalík et al. 2009, Lukeneder et al. 2010, Pruner et al. 2010, Wimbledon et al. 2013).

3.2 Lorika

Loriky fosilních kalpionel jsou tvořené kalcitem (viz kap. 3.1.2). Jsou standardně sférické, zvonkovité nebo cylindrické, v závislosti na životní strategii jedince. Všechny však vykazují víceméně podlouhlý tvar a radiální symetrii: ústní otvor na jednom konci a aborální pól na konci druhém (obr. 11). Aborální pól je zaoblený, špičatý nebo zakončený kaudálním výběžkem. Funkce tohoto elementu nebyla dosud v literatuře popsána, nicméně existují hypotézy, že mohl přispět ke stabilizaci jedince během flotace, nebo naopak zlepšit pohybovou schopnost aktivně plavajících zástupců. Kromě toho se předpokládá se, že loriky aktivně plavajících forem byly větší (Reháková & Michalík 1993, Duchamp-Alphonse et al. 2009).

Oblast ústního otvoru často přechází do límce (obr. 11), přičemž u některých taxonů (*Remaniella*, *Calpionellopsis*, *Calpionellites*) jsou límce od lorik zřetelně odděleny. To je pro schránky vylučované na povrch buňky jednobuněčnými mikroorganismy neobvyklé. Tyto struktury tak mohly být pohyblivé a sehrávat tak hydrostatickou funkci během denní migrace organismu k povrchu mořské hladiny a do hloubky (Reháková & Michalík 1993).



Obr. 11. Schematický nákres stratigraficky nejvýznamnějšího rodu Calpionella. Upraveno podle Duchamp-Alphonse et al. 2009.

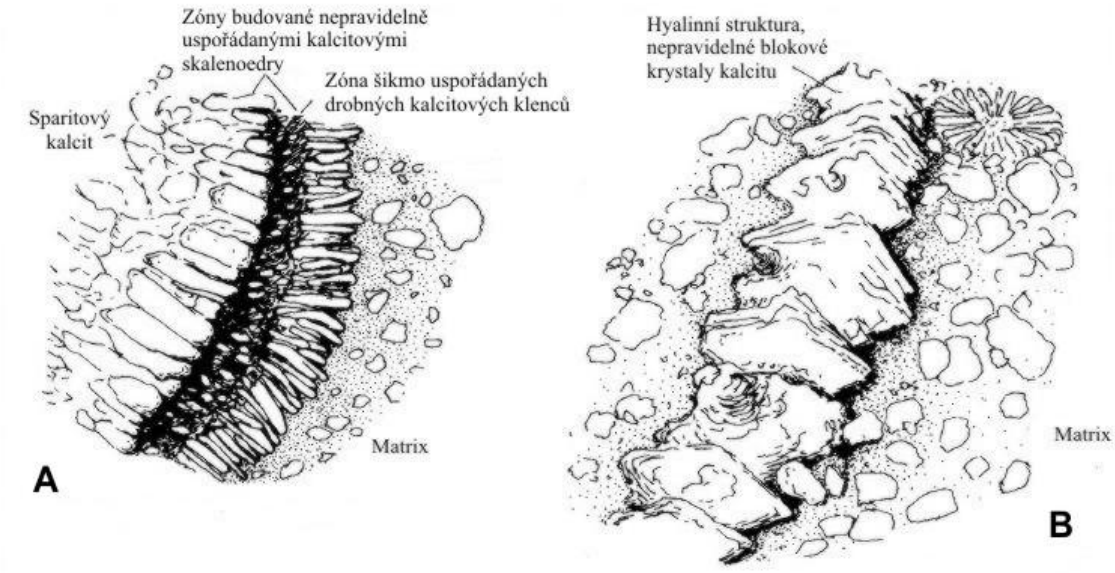
Pokud jde o velikost loriky, může být poměrně variabilní. Podle Pokorného (1954) se pohybuje od 50 do 200 μm. Velikost loriky však nelze považovat za systematický znak, neboť se mění v závislosti na teplotě vody a zeměpisné šířce místa výskytu (Reháková 2002a). V závislosti na struktuře stěny loriky pak rozlišujeme několik jejích typů:

3.2.1 Chitinoidelidní typ

Schránky tohoto typu jsou tvořeny tenkými romboedrickými kalcitovými krystaly, které jsou většinou oddělené, jen někdy se vzájemně dotýkají, případně mohou srůstat. Mezery mezi nimi jsou vyplněné jemnozrnnými krystaly a zbytky původní organické hmoty, což způsobuje v optickém mikroskopu tmavé zbarvení této vrstvy. Tato mikrogranulární vrstva je z každé strany lemována nepravidelně uspořádanými kalcitovými skalenoedry (obr. 12 A), orientovanými kolmo ke stěně schránky (Reháková & Michalík 1993).

3.2.2 Praetintinnopselidní typ

Lorika jediného zástupce, druhu *Praetintinnopsella andrusovi* Borza je složená z vnitřní hyalinní a vnější mikrogranulární vrstvy. Představuje spojovací článek mezi vývojově staršími mikrogranulárními a hyalinními kalpionelidními lorikami (Reháková 1995).



Obr. 12. Ultrastruktura stěn loriky. Hlavní rozdíly mezi chitinoidelidním typem (A) a kalpionelidním typem (B). Podle Reháková & Michalík (1993).

3.2.3 Kalpionelidní typ

Lorika kalpionel je kompaktní a hyalinní, složená z radiálně orientovaných a nepravidelně omezených kalcitových krystalů o velikosti 4 – 7 μm (obr. 12 B). Povrch krystalů bývá korodovaný a často jsou přítomny klence nově vytvořeného kalcitu (Reháková & Michalík 1993).

4. Metodika

4.1 Vápnitý nanoplankton

Nezbytnou součástí studia vápnitých nanofosilií je laboratorní zpracování sedimentu, jež předchází samotné biostratigrafické analýze. Této problematice se detailně věnují např. Bown & Young (1998b). Následně metodiku použitou také pro zpracování vzorků v rámci této disertační práce popsala Švábenická (např. 2001, 2012). Principiálně se jedná o metodu tzv. dekantace, tedy zjednodušeně řečeno oddělování kapaliny od pevné látky opatrným slitím kapaliny, zatímco pevná látka zůstane usazená na dně nádoby. Přesný postup je následující:

(a) Každý vzorek (postačuje velikost cca 2 × 3 cm) se zabalí nejlépe do tvrdého papíru a nadrtí kladivem na co nejjemnější prášek, který je následně vložen do kádinky o objemu 500 ml. Po takovémto nadrcení každého vzorku je nezbytné omýt kladivo a veškerou použitou pracovní plochu pro zabránění kontaminace.

(b) Nadrcený vzorek v kádince se zalije a rozmíchá ve 200 ml 7% H_2O_2, takže vzniklý vodní sloupec dosahuje výšky 45-50 mm. Pro snadnější uvolnění vápnitých nanofosilií ze sedimentu je do této směsi přidáno malé množství $NaHCO_3$ (hydrogenuhličitanu sodného neboli jedlé sody). Následně je kádinka se vzniklým roztokem zakryta a ponechána v klidu po dobu dvou až tří dnů.

(c) Po dvou až třídenním rozpouštění je roztok v kádince přiveden k varu a v laboratorní digestoři vařen po dobu 30 minut. Poté je směs dolita destilovanou vodou na původní objem 200 ml, neboť značná část kapaliny se vyvaří. Po důkladném zamíchání této směsi následuje odstranění hrubé frakce: směs se rozmíchá, nechá v klidu 2-3 minuty a následně slije do menší kádinky o objemu 250 ml. Nejhrubší a nejtěžší kal z výchozí směsi zůstává v původní kádince a dále se nepoužívá, je zlikvidován.

(d) Slitá suspenze v menší kádince se ponechá v klidu po dobu 45 minut. Na dně se mezitím vytvoří jemná sedlina s tenkou bílou vrstvičkou na povrchu. Právě v této vrstvičce se koncentrují nanofosilie. Po uplynutí 45 minut se opatrným slitím odstraní jemná frakce takovým způsobem, aby v kádince zůstala pouze sedlinka se zmiňovanou bílou vrstvou. Do téže kádinky se opět dolije destilovaná voda tak, aby vzniklý vodní sloupec dosahoval výšky nejlépe 8 cm.

Vzniklá směs se opět nechá v klidu po dobu 45 minut následně se opakuje slití jemné frakce a dolití sedlinky s bílou vrstvou destilovanou vodou na původní výšku vodního sloupce. Počet opakování této části (vlastní dekantace) se mění v závislosti na typu a charakteru horniny. Obecně se dá říci, že u karbonátových hornin lze roztok na vytvoření preparátu použít již po druhém dolití. Naopak, např. u jemnozrnných klastických sedimentů je potřeba dekantaci opakovat minimálně třikrát či čtyřikrát.

(e) Po posledním dolití sedliny na dně kádinky destilovanou vodou se výsledný roztok pečlivě rozmíchá a brčkem nebo jednorázovou laboratorní pipetou nabere a ihned nanese na podložní sklíčko. Zde se nechá zaschnout a následně se překryje krycím sklíčkem za současného vytvoření trvalého preparátu.

(f) Pro fixaci trvalých preparátů je používán kanadský balzám nebo Entellan, což je moderní rychleschnoucí zalévací médium pro přípravu mikroskopických preparátů. V případě, že je použit kanadský balzám, se po jeho zaschnutí hotový preparát ještě očistí xylenem.

Vzorky byly výše uvedeným způsobem zpracovány převážně v chemické laboratoři Ústavu geologie a paleontologie PřF UK, pouze z menší části v laboratořích České geologické služby na pražském Barrandově.

Trvalé preparáty byly analyzovány ve světelných mikroskopech Olympus BX51 a Nikon Exlipse LV100 v procházejícím a polarizovaném světle, vždy s použitím imerzního objektivu se zvětšením 100×. Za účelem výzkumu např. jemných ultrastruktur nanofosilií se používá elektronová mikroskopie, nicméně pro standardní biostratigrafické studie postačuje mikroskopie světelná, která je stále nejběžnější a nejpoužívanější metodou.

Pro vyhodnocení vzorků byla použita tzv. semikvantitativní analýza (např. Bown & Young 1998b), tedy běžně používaná metoda sloužící k záznamu přibližné hojnosti vzhledem k počtu jedinců v jednom zorném poli mikroskopu.

Kromě trvalých preparátů lze vápnité nanofosilie studovat také v ultratenkých výbrusech, které mohou mít však tloušťku maximálně 7-8 μm, zatímco standardní horninové výbrusy se vyhotovují o síle cca 25 μm. Pokud se pro tyto účely výbrusy používají, tak pouze v případě litologicky tvrdých vzorků (Erba & Tremolada 2004, Casellato 2009). Při kvantitativní analýze vápnitých nanofosilií v ultratenkých výbrusech může navíc dojít k částečnému omezení identifikace taxonů na druhové úrovni, takže lze

využít např. jen rodové zařazení jedinců. Tento typ analýzy je ideální pro velké a vysoce kalcifikované taxony, kdy je výsledek jednoznačně zjistitelný. Naopak, malé a střední kokolity nejsou vždy viditelné. Jemné a křehké struktury menších kokolitů jsou kromě toho často neúplné v důsledku ztenčování a řezání ultratenkých výbrusů (Casellato & Erba 2015).

4.2 Kalpionely

Kalpionely se nejčastěji studují v klasických horninových výbrusech o síle 20-30 μm, ve kterých jsou loriky různě orientované, přičemž podélné řezy jsou z taxonomického hlediska nejdůležitější (Reháková 2002a). Pro standardní biostratigrafickou a mikrofaciální analýzu tedy postačuje světelný mikroskop.

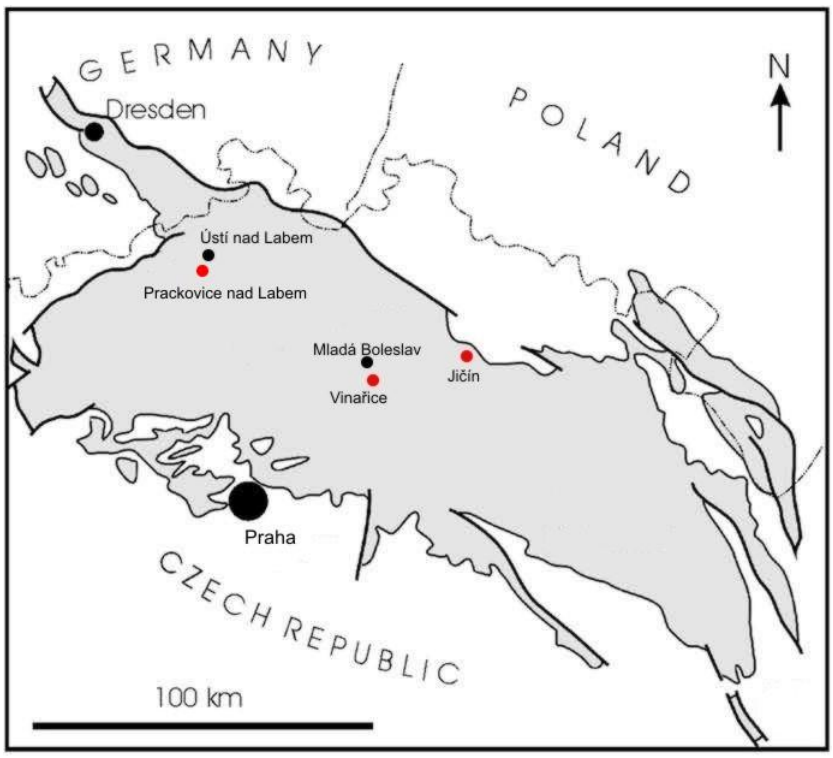
Pro studium ultrastruktury lorik se podobně jako u vápnitých nanofosilií používá také mikroskopie elektronová, za předchozího chemického zpracování horniny (Reháková & Michalík 1993). Existují také metodické studie, kdy byly schránky kalpionel z horniny chemicky extrahovány (Duchamp-Alphonse et al. 2009). Pokud jsou loriky dobře zachované, mohou poskytnout detailní informace o jejich textuře a struktuře, nastínit aspekty procesu biomineralizace a v neposlední řadě zlepšit možnost taxonomického zařazení (Duchamp-Alphonse et al. 2009).

5. Geologické podmínky studovaných lokalit

Jelikož se od sebe jednotlivé lokality odlišují jak geografickou polohou, tak geologickým stářím, je každé z nich věnována stručná podkapitola.

5.1 Česká křídová pánev

Česká křídová pánev (ČKP) leží v centrální části Českého masivu a zahrnuje platformní křídové sedimenty na území mezi Drážďanami a Brnem (obr. 13). Tato největší intrakontinentální sedimentární pánev na území Českého masivu spojovala v období svrchní křídy oblast Severního moře s Tethydním oceánem. Na základě jak bohatého fosilního obsahu teplomilné mořské fauny, tak paleobotanických údajů lze předpokládat, že v době sedimentace převažovaly subtropické až tropické klimatické podmínky, a že ČKP tvořila v období svrchní křídy mělkovodní šelfovou zónu v peri-tethydní oblasti (Valečka & Skoček 1990, Čech 2011). O komunikaci s boreální oblastí na severu pak svědčí mj. výskyty belemnitové fauny (Košťák et al. 2004, Wiese et al. 2004).



Obr. 13. Schematizovaná mapa české křídové pánve. Červeně vyznačeny lokality, ze kterých pochází materiál studovaný v rámci této disertační práce. Upraveno podle Žítt et al. 2006 a Vodrážka et al. 2009.

5.1.1. Prackovice nad Labem, Vinařice

Lokalita Prackovice nad Labem se nachází cca 6 km jižně od Ústí nad Labem. Studovaný materiál pochází z nejsvrchnější části mocného komplexu slínovců až prachovců březenského souvrství (dříve březenských vrstev, *sensu* Fritsch 1893), který je překryt terciérním vulkanickým materiálem. Stratigraficky náleží nejsvrchnějšímu coniaku, což bylo kromě zastoupené inoceramové fauny stanoveno na základě bohatého obsahu vápnitých nanofosilií (viz příloha č. 3).

Studovaný materiál z lokality Vinařice u Mladé Boleslavi představuje jemnozrnné vápnité jílovce, náležící svrchnímu coniaku vyšší části březenského souvrství. Převažujícími horninami březenského souvrství jsou právě mělkovodní vápnité jílovce a slínovce, které na východním a severovýchodním okraji pánve přecházejí ve flyšoidní facii jemnozrnných pískovců a při SV a JJV okraji pak ve facii střednězrnných křemenných pískovců.

5.1.2 Jičín

Další studovanou lokalitu v rámci české křídové pánve představuje vrch Čeřovka na území města Jičín. Jedná se o terciérní vulkanickou elevaci se současným výskytem kontaktně metamorfovaných křídových sedimentů (porcelanitů). Na úpatí Čeřovky se pak vyskytují svrchnoturonské nemetamorfované slíny odpovídající pásmu X*ab* (Zahálka 1900a), které směrem do nadloží přecházejí do kontaktně metamorfovaných ekvivalentů - porcelanitů. V podloží se nacházejí sedimenty pásma IX (Zahálka 1900b) odpovídající vyšším částem jizerského souvrství. Studovaný materiál pak představuje vůbec nejmladší nemetamorfované křídové sedimenty na území Jičína, náležící vyššímu svrchnímu turonu pravděpodobně již souvrství teplického (viz příloha č. 4).

Jednotka jizerského souvrství se vyznačuje mělkovodní mořskou sedimentací a v severní a východní části ČKP je tvořena jedním, dvěma nebo více cykly, hrubnoucími směrem do nadloží. Každý cyklus tvoří slínovce, slínité prachovce a dále pískovce, často s příměsí glaukonitu. V západní části ČKP tvoří jizerské souvrství nejčastěji vápnité jílovce a v centrální části ČKP pak slínovce, místy s vložkami biomikritických vápenců (Čech et al. 1980).

Teplické souvrství obsahuje v SZ Čechách na rozdíl od ostatních jednotek menší množství psamitických sedimentů, zejména vápnitých jílovců a slínovců, místy s vložkami vápenců. Psamitické horniny naopak převládají v severní a východní části ČKP (X*cd*). Výskyt pískovcové facie je omezen pouze na oblast podél lužického a vnitrosudetského zlomu. Na bázi teplického souvrství je vyvinuta tzv. koprolitová vrstvička – horizont se zvýšeným obsahem glaukonitu, fosfatizovaných fosiliních zbytků a koprolitů (Čech et al. 1980).

5.2 Hraniční interval jura-křída v tethydní oblasti

Tethys představoval významný teplný rovníkový oceán, který v průběhu mesozoika odděloval Severní Ameriku, Evropu a Asii na severu od Jižní Ameriky, Afriky, Austrálie a Antarktidy na jihu. Pozůstatky tethydního ocánu se vyskytují v alpinských horských pásmech od Karibské oblasti na západě až po kolizní zónu mezi Autrálií a Eurasií na východě a dále ve stále rostoucím Atlantském oceánu (Ricou 1996).

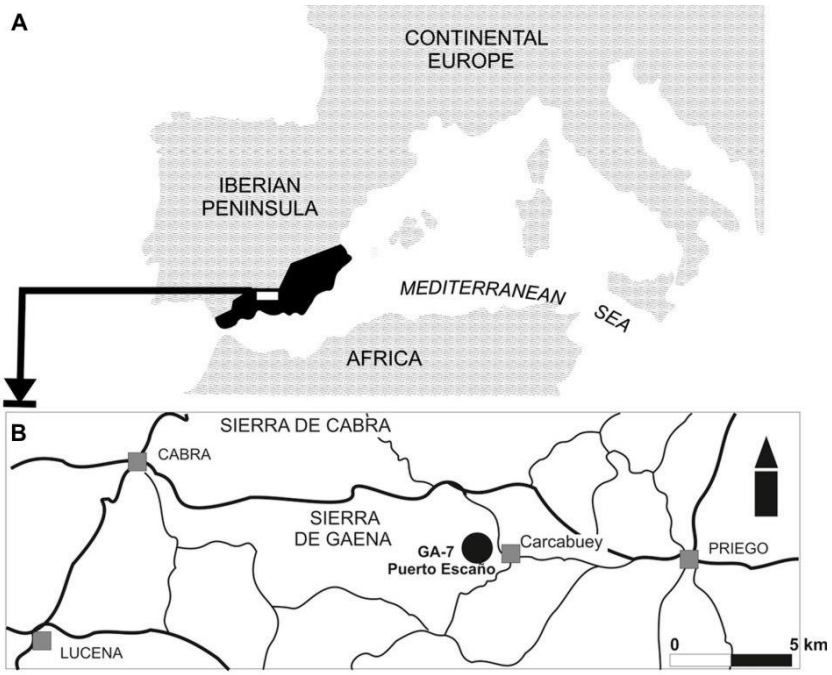
V rámci Evropy nacházíme sedimenty svrchní jury a spodní křídy od Mediteránu (Španělsko, Itálie, Francie) až po oblast Západních Karpat (Slovensko, Bulharsko, Ukrajina, okrajově také Český masiv). Výskyty tohoto hraničního intervalu však nelze opomenout ani mimo Evropu (např. Tunisko, Írán, Mexiko, Tibet). V důsledku teplých klimatických podmínek panujících v době sedimentace převládají karbonátové horniny.

5.2.1 Puerto Escaño

Lokalita Puerto Escaño se nachází v jihovýchodním Španělku v provincii Córdoba (obr. 14). Oblast náleží Subbetické zóně, která byla součástí pasivního okraje Iberské desky a v období svrchní jury a spodní křídy se nacházela v distálním, epioceanickém prostředí (Coimbra et al. 2014).

Jedná se o oblast s relativně kontinuální sedimentací s minimálním výskytem hiátů, s převažující facií Amonitico Rosso. Dominující vápence typu wackestone místy přecházejí do jílovitých nodulárních horizontů. Mikrofaciální analýzy poukazují na bohatý obsah radiolárií, kalpionel, planktonních foraminifer, ostrakodů, ostnokožců, mlžů,

živočišných hub aj. Makrofaunu zastupují nejvíce amoniti, v menší míře belemniti, mlži, ostnokožci a brachiopodi (Pruner et al. 2010). Předchozí studie také dokládají výskyt vápnitých nanofosilií (Tavera et al. 1994). Na základě získaných paleoekologických dat lze předpokládat teplé oligotrofní prostředí karbonátového šelfu (viz příloha č. 1). Lokalita Puerto Escaño představuje jeden z nejvýznamnějších profilů pro výzkum hraničního intervalu jura-křída v tethydní oblasti.



Obr. 14. (A) Geografická poloha lokality Puerto Escaño. Černou barvou vyznačeno pohoří Betická Kordillera. (B) Upřesnění polohy studované oblasti. Upraveno podle Pruner et al. 2010.

5.2.2 Strapkova

Lokalita Strapkova se nachází v severozápadní části Slovenska. Představuje významný profil zastihující jursko-křídový hraniční interval v západním sektoru Bradlového pásma Vnějších Západních Karpat (obr. 15). Strapkova je dobře korelovatelná s hlavní částí profilu Brodno, který v minulosti jako kandidátský profil pro stratotyp spodního beriasu popsali Houša et al. (1996a, b) a Michalík et al. (1990, 2009).

Spodní část studovaného profilu tvoří nodulární vápence náležící facii Amonitico Rosso. Jedná se o karbonáty typu wackestone až packstone obsahující radiolárie,

globochaety a saccocomy. Vzácněji se vyskytují také aptychy, ostnokožci, foraminifery a cysty vápnitých dinoflagelát.

V nadloží Amonitico Rosso se nachází mocné těleso světle šedých až bílých biomikritických vápenců s bohatým obsahem radiolárií, kalpionel a foraminifer a další fauny, jako např. mlžů, ostrakodů, juvenilních amonitů, aptychů, spikul spongií aj. Z hlediska sedimentologie se opět se jedná o typy wackestone až packstone, navíc s občasným výskytem křemenných zrn a framboidálního pyritu v matrix (viz příloha č. 2).

Obr. 15. Modrou barvou znázorněna zóna Bradlového pásma Západních Karpat. Přibližná poloha lokality Strapkova zvýrazněna červeným obdélníkem. Upraveno podle Lexa et al. 2000.

6. Diskuse

Disertační práci lze z geologického hlediska rozdělit na dvě části. První část se zabývá jursko-křídovým (J/K) hraničním intervalem v tethydní oblasti. Toto období patří v současnosti mezi nejsledovanější, neboť J/K hranice je poslední hranicí mezi dvěma stratigrafickými útvary, která dosud nebyla jednoznačně definována mezinárodní stratigrafickou komisí a navzdory mnoha dosavadním studiím (např. Houša et al. 2004, Michalík et al. 2009, Lukeneder et al. 2010, Pruner et al. 2010, Wimbledon et al. 2011, Wimbledon et al. 2013, Wimbledon 2014) stále nebyl stanoven stratotyp pro bázi křídy. Vápnité nanofosilie a kalpionely, kterým se tato práce věnuje, jsou z biostratigrafického hlediska esenciální součástí výzkumu tohoto hraničního intervalu, který v posledních letech mnohdy probíhá multidisciplinárně za využití dalších geovědních disciplín, jako magnetostratigrafie, sekvenční stratigrafie, biostratigrafie založená na makrofosiliích (amoniti), geochemické analýzy apod. Celosvětový prudký rozvoj vápnitého mikroplanktonu v tomto období byl zřejmě podnícen relativním přebytkem $CaCO_3$ v povrchových vodách oceánu. Nutno dodat, že svou roli mohla sehrát také skutečnost, že oceány byly v tomto období kalcitové, nikoli aragonitové, jako je tomu v recentu (Ries 2006). Rychlý vývoj nejdůležitějších skupin vzniknuvších planktonních společenstev (nanokonidi, kalpionely) je předurčil k vysoké biostratigrafické hodnotě a horninotvornému potenciálu. V případě kalpionel je z biostratigrafického hlediska pro hranici spodní křídy nejvýznamnější nástup subzóny Alpina spjatý s morfologickou změnou lorik druhu *Calpionella alpina* Lorenz z větších na malé, sférické formy a nahrazením rozvinutého svrchnojurského společenstva kalpionelid monoasociací tohoto druhu (Reháková 1995, Reháková 2002a, Reháková & Michalík 1997). Tento, ve fosilním záznamu velice nápadný bioevent, je v současnosti považován za nejdůležitější stratigrafický marker pro hranici tithon-berias. Nelze však opomenout vápnité nanofosilie, v rámci kterých bylo pro J/K hraniční interval nově vymezeno šest nejvýznamnějších a nejspolehlivějších bioeventů - prvních výskytů (FO) druhů *Nannoconus wintereri, N. erbae, N. steinmannii minor, N. steinmannii steinmannii, N. kamptneri minor* a *N. kamptneri kamptneri* a dále tři v menší míře významné bioeventy – FO *Hexalithus strictu, N. puer* a *N. infans* a v neposlední řadě bylo zdůrazněno, že nejrobustnější a celosvětově uznávaný bioevent FO *N. steinmannii minor* ve velké míře koreluje s bazální částí

magnetozóny M18r (Casellato & Erba 2016). Hledání vhodného profilu pro umístění stratotypu je však stále předmětem výzkumu a diskuzí.

Druhá část disertační práce se věnuje české křídové pánvi, v jejíchž svrchnokřídových marinních sedimentech lze biostratigraficky a paleoekologicky využít diversifikovaná a mnohdy dobře zachovalá společenstva vápnitých nanofosilií. V posledních letech je kladen důraz zejména na studium hranice turon-coniak, která je stále předmětem výzkumů, a dále pak na hraniční intervaly cenoman-turon a coniak-santon. Z dosavadních studií vápnitých nanofosilií na území Českého masivu nutno zmínit Čepka (1968) a Krhovského (1981, 1991). O nejrozsáhlejší výzkumy se pak zasloužila Švábenická (např. 1999, 2009, 2010, 2012).

Předmětem studií jsou jak otevřené výchozy, tak materiál z vrtných jader, kdy analýza společenstva vápnitých nanofosilií představuje doprovodou disciplínu mapovacích, litologických a hydrogeologických výzkumů. Analýza vápnitých nanofosilií mimojiné umožňuje také zpětné dohledání stratigrafické pozice muzejních exemplářů, což bylo doloženo v rámci této disertační práce (příloha č. 3). Tato forma výzkumu má velký význam především pro makrofosilie s málo konkrétními lokalitními lístky. Nutno dodat, že vápnité nanofosilie v sedimentech české křídové pánve mohou mít také paleogeografický význam, a to na základě vzácných výskytů přeplavených exemplářů ze starších – jurských či spodnokřídových hornin (např. *Nannoconus* sp., *Stephanolithion* sp. – Švábenická 2010). Otázka původu těchto redepozic nebyla z hlediska paleogeografie dosud zcela uspokojivě zodpovězena a poskytuje prostor pro další studie.

7. Shrnutí a závěry

- V rámci rozsáhlého a dlouhotrvajícího výzkumu jursko-křídového hraničního intervalu byla provedena analýza vápnitých nanofosilií na významném profilu Puerto Escaño v jihovýchodním Španělsku. Identifikováno bylo 35 taxonů vápnitých nanofosilií s důrazem na biostratigrafické eventy a paleoekologické aspekty (Svobodová & Košťák 2016a – příloha č. 1). Studie byla rozšířena o geochemická a makrofaunistická data (Košťák *in* Svobodová & Košťák 2016a – příloha č. 1) a výsledky byly korelovány s již existujícími daty biostratigrafickými (kalpionely, amoniti) a magnetostratigrafickými (Pruner et al. 2010).

- Na materiálu z profilu Strapkova (Vnější bradlové pásmo Západních Karpat, Slovensko) byla v rámci této disertační práce provedena analýza vápnitých nanofosilií, během které bylo identifkováno celkem 29 taxonů. Navzdory špatnému zachování poskytly zjištěné vápnité nanofosilie čtyři významné bioeventy.

  Dalšími členy vědeckého týmu byla na studovaném materiálu aplikována magnetostratigrafie, mikrofaciální analýza, sekvenční stratigrafie, magnetická susceptibilita, měření stabilních izotoů $\delta^{13}C$ a $\delta^{18}O$ a byla rozšířena integrovaná biostratigrafie (kalpionely, vápnití dinoflageláti). V případě kalpionel byly definovány čtyři biozóny, přičemž stratigraficky nejvýznamnější - nižší část subzóny Alpina - se vyskytuje uvniř magnetozóny M19n. Výsledkem výše uvedených analýz je rozsáhlá multidisciplinární studie hraničního intervalu jura-křída (Michalík et al. 2016 – příloha č. 2).
- Analýza profilů Puerto Escaño a Strapkova významně přispěla k výzkumu jursko-křídového hraničního intervalu v tethydní oblasti a poskytla důležitá data pro další diskuse týkající se definice báze beriasu.
- Na lokalitách Prackovice nad Labem („nejsvrchnější“ coniak) a Vinařice u Mladé Boleslavi (svrchní coniak) byla prostřednictvím vápnitých nanofosilií upřesněna stratigrafická pozice nálezů dvou indexových amonitů *Paratexanites serratomarginatus* a *Texanites pseudotexanus*, bezpečně prokazujících existenci stejnojmenných amonitových zón v české křídové pánvi. Stratigrafická poloha studovaných vzorků zaujímá rozsah zón UC11a – UC11c *sensu* Burnett (1998). V materiálu z Prackovic nad Labem bylo identifikováno 49 taxonů a v materiálu z Vinařic pak 39 taxonů vápnitých nanofosilií. Data jsou doplněná o nálezy inoceramové fauny rodu *Magadiceramus* (Svobodová et al. 2014 – příloha č. 3).
- Ve dvou lokalitách na kopci Čeřovka byly identifikovány nejmladší zachované nemetamorfované křídové sedimenty na území Jičína. Na základě zjištěných vápnitých nanofosilií bylo stáří jedné lokality definováno jako svrchní turon, stáří druhé lokality pak jako „nejsvrchnější“ turon. V každém vzorku bylo identifikováno 60 taxonů pouze s drobnými odchylkami v celkovém druhovém složení společenstva (Svobodová & Košťák 2016b – příloha č. 4). Přítomnost hraničního intervalu turon-coniak v nadloží studovaného materiálu nelze vyloučit, nicméně spolehlivé důkazy zatím chybí.

8. Literatura:

Ackleson, S., Balch, W.M. & Holligan, P.M. 1988. White waters of the Gulf of Maine. *Oceanography 1*, 18–22.

Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Lane, C.E., Lukeš, J., Bass, D., Bowser, S.S., Brown, M.W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., le Gall, L., Lynn, D.H., HcManus, H., Mitchell, E.A.D., Mozley-Stanridge, S.E., Parfrey, L.W., Pawlowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C.L., Smirnov, A & Spiegel, F.W. 2012. The Revised Classification of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology 59, 5*, 429–493.

Alleman, F., Catalano, R., Fares, F. & Remane, J. 1971. Standard calpionellid zonation (Upper Tithonian-Valanginian) of the Western Mediterranean province. *In* Farinacci, A. (ed) *Proceedings of the II Planktonic Conference, Roma 1970*, 1337–1340.

Beaufort, L., Probert, I., de Garidel-Thoron, T., Bendif, E.M., Ruiz-Pino, D., Metzl, N., Goyet, C., Buchet, N., Coupel, P., Grelaud, M., Rost, B., Rickaby, R.E.M. & de Vargas, C. 2011. Sensitivity of coccolithophores to carbonate chemistry and ocean acidification. *Nature 476*, 80–83.

Bonet, F. 1956. Zonificación microfaunística de las calizas cretácicas del Este de México. International Geological Congress, 20th Session (Mexico) 1956. *Boletín Asociación de Mexicana de Geólogos Petroleros 8*, 389–488.

Bornemann, A., Aschwer, U. & Mutterlose, J. 2003. The impact of calcareous nannofossils on the pelagic carbonate accumulation across the Jurassic–Cretaceous boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 199*, 187–228.

Borza, K. 1984. The Upper Jurassic – Lower Cretaceous parabiostratigraphic scale on the basis of Tintinnidae, Cadosinidae, Stomiosphaeridae, Calcisphaerulidae and other microfossils from the West Carpathians. *Geologický Zborník – Geologica Carpathica 35*, 539–550.

Bown, P.R. 1998. Triassic. *In*: Bown, P.R. (ed) *Calcareous nannofossil biostratigraphy*. Cambridge University Press, pp. 29–33.

Bown, P.R. & Young, J.R. 1997. Proposals for a revised classification system for calcareous nannoplankton. *Journal of Nannoplankton Research 19, 1*, 15–47.

Bown, P.R. & Young, J.R. 1998a. Introduction. *In* Bown, P.R. (ed) *Calcareous nannofossil biostratigraphy*. Cambridge University Press, pp. 1–15.

Bown, P.R. & Young, J.R. 1998b. Techniques. *In* Bown, P.R. (ed) *Calcareous nannofossil biostratigraphy*. Cambridge University Press, pp. 16–28.

Bown, P.R., Lees, J.A. & Young, J.R. 2004. Calcareous nannoplankton evolution and diversity through time. *In* Thierstein, H.R. & Young, J.R. (eds) *Coccolithophores-From molecular processes to global impact.* Springer, pp. 481–508.

Bramlette, M.N. & Riedel W.R. 1954. Stratigraphic value of discoasters and some other microfossils related to recent coccolithophores. *Journal of Paleontology 28*, 385–403.

Bukartová, K. 2013. Jak mořský fytoplankton ovlivňuje podnebí? *Vesmír 92*, 286–287.

Burnett, J.A. 1998. Upper Cretaceous. *In:* Bown, P.R. (ed) *Calcareous nannofossil biostratigraphy*. Cambridge University Press, pp. 132–199.

Casellato, C.E. 2009. Causes and consequences of calcareous nannoplankton evolution in the Late Jurassic: implications for biogeochronology, biocalcification and ocean chemistry. PhD thesis. Università degli Studi di Milano, Milano. 1–122.

Casellato, C.E. 2010. Calcareous nannofossil biostratigraphy of Upper Callovian-Lower Berriasian successions from Southern Alps, North Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia 116*, 357–404.

Casellato, C.E. & Erba, E. 2015. Calcareous nannofossil biostratigraphy and paleoceanography of the Toarcian Oceanic Anoxic Event at Colle di Sogno (Southern Alps, Northern Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia 121*, 297–327.

Casellato, C.E. & Erba, E. 2016. Synthesis of calcareous nannofossil events across the Jurassic/Cretaceous boundary: implications for the definition of the Berriasian base. *XIIth Jurassica Conference, Workshop of the ICS Berriasian Group and IGCP 632. Field Trip Guide and Abstracts Book*. 119–120. Bratislava.

Coimbra, R., Immenhauser, A. & Olóriz, F. 2014. Spatial geochemistry of Upper Jurassic marine carbonates (Iberian Subplate). *Earth-Science Reviews, 139*, 1–32.

Colom, G. 1948. Fossil Tintinnids: Loricated Infusoria of the order of the Oligotricha. *Journal of Paleontology 22*, 233–263.

Čech, S. 2011. Palaeogeography and stratigraphy of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) – an overview. *Geologické výzkumy na Moravě a ve Slezsku 1*, 18–21.

Čech, S., Klein, V., Kříž, J. & Valečka, J. 1980. Revision of the Upper Cretaceous Stratigraphy of the Bohemian Cretaceous Basin. *Věstník Ústředního Ústavu geologického 55, 5*, 277 – 296. Praha.

Čepek, P. 1968. První srovnání kokolitů české a severozápadní německé křídy. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 1966.* 210–212. Česká geologická služba. Praha.

Dolan, J.R. 2000. Tintinnid ciliate diversity in the Mediterranean Sea: longitudinal patterns related to water column structure in late spring-early summer. *Aquatic Microbial Ecology 22*, 69–78.

Dolan, J.R. 2010. Morphology and Ecology in Tintinnid Ciliates of the Marine Plankton: Correlates of Lorica Dimensions. *Acta Protozoologica 49*, 235–244.

Dolan, J.R. 2013. Introduction to Tintinnids. *In*: Dolan, J.R., Montagnes, D.J.S., Agatha, S., Coats, D.W. & Stoecker, D.K. (eds) *The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates: Models for Marine Plankton.* Wiley-Blackwell, pp. 1–16.

Duchamp-Alphonse, S., Fiet, N., Pagel, M. & Remane J. 2009. A chemical method for extracting calpionellids from indurated calcareous rocks. *Micropaleontology 55*, 87–93.

Erba, E. 1994. Nannofossils and superplumes: The early Aptian „nannoconid crisis". *Paleoceanography 9*, 483–501.

Erba, E. 2004. Calcareous nannofossils and Mesozoic oceanic anoxic events. *Marine Micropaleontology 52*, 85–106.

Erba, E. 2006. The first 150 milion years history of calcareous nannoplankton: Biosphere–geosphere interactions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 232*, 237–250.

Erba, E. 1987. Mid Cretaceous cyclic pelagic facies from the Umbrian–Marchean Basin: What do calcareous nannofossils suggest? *INA Newslett. 9*, 52–53.

Erba, E., Castradori, D., Guasti, G. & Ripepe, M. 1992. Calcareous nannofossils and Milankovitch cycles: the example of the Albian Gault Clay Formation (southern England). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 93*, 47–69.

Erba, E. & Tremolada, F. 2004. Nannofossil carbonate fluxes during the Early Cretaceous: Phytoplankton response to nutrification episodes, atmospheric CO_2, and anoxia. *Paleoceanography 19*, PA1008, doi: 10.1029/2003PA000884.

Fauré-Fremiet, E. 1924. Contribution a la connaissance des Infusoires planktoniques. Suppl. VI. Bull. Biolog. France-Belgique.

Flügel, E. 2004. Fossils in Thin Section: I tis Not That Difficult. *In* Flügel, E. (ed) *Microfacies of Carbonate Rocks. Analysis, Interpretation and Application.* Springer, pp. 399–574.

Fritsch, A. 1893. Studie im Gebiete der Böhmischen Kreideformation. 5. Die Priesener Schichten. *Arch. Naturwiss. Landesdurchf. Böhmen (Geol. Abt.), 10 (4)*, 1–81.

Gardin, S., Krystyn, L., Richoz, S., Bartolini, A. & Galbrun, B. 2012. Where and when the earliest coccolithophores? *Lethaia 45*, 207–523.

Giraud, F., Olivero, D., Baudin, F., Reboulet, S., Pittet, B. & Proux, O. 2003. Minor changes in surface-water fertility across the oceanic anoxic event. 1d (latest Albian, SE France) evidenced by calcareous nannofossils. *Int. J. Earth Sci. 92*, 267–284.

Giraud, F., Courtinat, B., Garcia, J., Baudin, F., Guillocheau, F., Dromart, G., Atrops, F. & Collete C. 2005. Palynofacies and calcareous nannofossils in the Upper Kimmeridgian, southeastern Paris basin (France). *Bull. Soc. géol. Fr. 176, 5*, 457–466.

Giraud, F., Pittet, B., Mattioli, E. & Audouin, V. 2006. Paleoenvironmental controls on the morphology and abundance of the coccolith *Watznaueria britannica* (Late Jurassic, southern Germany). *Marine Micropaleontology 60*, 205–225.

Grün, B. & Blau, J. 1997. New aspects of calpionellid biochronology: proposal for a revised calpionellid zonal and subzonal division. *Revue de Paléobiologie 16*, 197–214.

Haq, B.U. 1978. Calcareous Nannoplankton. *In* Haq, B.U. & Boersma, A. (eds) *Introduction to Marine Micropaleontology*. Elsevier. New York, pp. 79–107.

Houša, V., Krs, M., Krsová, M. & Pruner, P. 1996a. Magnetostratigraphic and micro-paleontological investigations along the Jurassic – Cretaceous boundary strata, Brodno near Žilina (Western Slovakia). *Geologica Carpathica 47*, 135–151.

Houša, V., Krs, M., Krsová, M., Man, O., Pruner, P. & Venhodová, D. 1996b. High-resolution magnetostratigraphy and micropaleontology across the J/K boundary strata at Brodno near Žilina, western Slovakia: summary of results. *Cretaceous Research 20*, 699–717.

Houša, V., Krs, M., Krsová, M., Man, O., Pruner, P., Venhodová, D., Cecca, F., Nardi, G. & Piscitello, M. 2004. Combined magnetostratigraphic, paleomagnetic and calpionellid investigations across Jurassic/Cretaceous boundary strata in the Bosso Walley, Umbria, central Italy. *Crataceous Research 25*, 771–785.

Janofske, D. 1992. Calcareous nannofossils of the Alpine Upper Triassic. In: Hamršmíd, B. & Young, J.R. (eds) *Proceedings of the Fourth INA Conference, Prague*

1991, Nannoplankton Research Volume I, Knihovnička zemního plynu a nafty, 14a, 1, 87–109. Hodonín.

Kessels, K., Mutterlose, J. & Ruffell, A. 2003. Calcareous nannofossils from late Jurassic sediments of the Volga Basin (Russian Platform): evidence for productivity-controlled black shale deposition. *Int. J. Earth Sci. 92*: 743–757.

Keupp,H. 1976. Kalkiges nannoplankton aus den Solnhofener schichten (unter-Tithon, südliche Frankenalb. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Mh. 6*, 361–381.

Košťák, M., Čech, S., Ekrt, B., Mazuch, M., Wiese, F., Voigt, S. & Wood, C.J. 2004. Belemnites of the Bohemian Cretaceous Basin in a global context. *Acta Geologica Polonica 54*, 511–533.

Krhovský, J. 1981. The stratigraphical position of the lowermost boudnary of the *Marthasterites furcatus* nannoplankton Zone in the Bohemian Cretaceous Basin. *Věstník Ústředního Ústavu geologického 56*, 21–26. Praha.

Krhovský, J. 1991. The posibility of correlation of the sedimentary sequences of the Bohemian Cretaceous Basin with global eustatic events. *Věstník Ústředního Ústavu geologického 66*, 119–122. Praha.

Lakova, I., Stoykova, K. & Ivanova, D. 1999. Calpionellid, nannofossil and calcareous dinocyst bioevents and intergrated biochronology of the Tithonian to Valanginian in the Western Balkanides, Bulgaria. *Geologica Carpathica 50*, 131–168.

Lakova, I. & Petrova, S. 2013. Towards a standard Tithonian to Valanginian calpionellid zonation of the Tethyan Realm. *Acta Geologica Polonica 63*, 201–221.

Lees, J.A., Bown, P.R., Young, J.R. & Riding, J.B. 2004. Evidence for annual records of phytoplankton productivity in the Kimmeridge Clay Formation coccolith stone bands (Upper Jurassic, Dorset, UK). *Marine Micropaleontology 52*, 29–49.

Lees, J.A., Bown, P.R. & Young, J.R. 2006. Photic zone palaeoenvironments of the Kimmeridge Clay Formation (Upper Jurassic, UK) suggested by calcareous nannoplankton palaeoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 235*, 110–134.

Lexa, V., Bezák, V., Elečko, M., Mello, J., Polák, M., Potfaj, M. & Vozár, J. 2000. Geological map of Western Carpathians and adjacent areas 1:500 000. Geol. Survey of Slovak Republic. Bratislava.

Lipps, J.H., Stoeck, T. & Dunthorn, M. 2013. Fossil Tintinnids. *In*: Dolan, J.R., Montagnes, D.J.S., Agatha, S., Coats, D.W. & Stoecker, D.K. (eds) *The Biology and*

Ecology of Tintinnid Ciliates: Models for Marine Plankton. Wiley-Blackwell, pp. 186–197.

Lohmann, H. 1909. Die Gehause und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meer. *Verhandlungen Deutsche Zoologische Geselleschaft 19,* 200–239.

López-Martínez, R., Barragán, R., Reháková, D. & Cobiella-Reguera J.L. 2013. Calpionellid distribution and microfacies across the Jurassic/Cretaceous boundary in western Cuba (Sierra de los Órganos). *Geologica Carpathica 64,* 195–208.

Lucas, S.G. 2010. The Triassic chronostratigraphic scale history and status. *Geological Society, London, Special Publications 334*, 17–39.

Lukeneder, A., Halásová, E., Kroh, A., Mayrhofer, S., Pruner, P., Reháková, D., Schnabl, P., Sprovieri, M. & Wagreich, M. 2010. High resolution stratigraphy of the Jurassic-Cretaceous boundary interval in the Gresten Klippenbelt (Austria). *Geologica Carpathica 61,* 365–381.

Matrai, P.A. & Keller, M.D. 1993. Dimethylsulfide in large-scale coccolithophore bloom in the Gulf of Maine. *Continental Shelf Research 13,* 831–843.

Melinte, M. & Mutterlose, J. 2001. A Valanginian (Early Cretaceous) ´boreal nannoplankton excursion´ in sections from Romania. *Marine Micropaleontology 43*, 1–25.

Michalík, J. 1995. Lower Cretaceous stratigraphy, facies, faunas and Tethyan/Boreal influences in the Western Carpathians. *Cretaceous Research 16,* 299–310.

Michalík, J., Reháková, D. & Peterčáková M. 1990. To the stratigraphy of Jurassic – Cretaceous boundary beds in the Kysuca sequence of the West Carpathian Klippen belt Brodno section near Žilina. *Zemní Plyn a Nafta 9b,* 57-71.

Michalík, J., Reháková, D., Halásová, E. & Lintnerová, O. 2009. The Brodno section – a potential regional stratotype of the Jurassic/Cretaceous boundary (Western Carpathians). *Geologica Carpathica 60,* 213–232.

Murray, J.W. & Taylor, J.R. 1965. Early Calpionellids from the Upper Devonian of western Canada, with a note on pyrite inclusions. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology 13*, 327–334.

Mutterlose, J. & Kessels, K. 2000. Early Cretaceous calcareous nannofossils from high latitudes: implications for palaeobiogeography and palaeoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 160*, 347–372.

Oszczypko, N., Malata, E., Švábenická, L., Golonka, J. & Marko, F. 2004. Jurassic-Cretaceous controversies in the Western Carpathian Flysch: the „black flysch“ case study. *Cretaceous Research 25*, 89–113.

Pauly, S. 2012. Stratigraphy and palaeoceanography of the Boreal Lower Cretaceous – evidenced by calcareous nannofossils and geochemistry. Dissertation. Ruhr-Universität Bochum. Bochum, 1–155.

Perch-Nielsen, K. 1985. Mesozoic calcareous nannofossils. *In*: Bolli, H.M., Saunders, J.B. & Perch-Nielsen, K. (eds) *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press, pp. 329–429.

Pienaar, R.N. 1994. Ultrastructure and calcification of coccolithophores. *In* Winter, A. & Siesser, W.G. (eds) *Coccolithophores*. Cambridge University Press, pp. 1–11.

Pokorný, V. 1954. Základy zoologické mikropaleontologie. *Nakladatelství Československé Akademie Věd.* Praha. 651 s.

Pop, G. 1986. Calpionellids and correlation of Tithonian-Valanginian formations. *Acta Geologica Hungarica 29*, 93–102.

Pop, G. 1994. Systematic revision and biochronology of some Berriasian-Valanginian Calpionellids (genus Remaniella). *Geologica Carpathica 45*, 323–331.

Pop, G. 1997. Tithonian to Hauterivian praecalpionellids and calpionellids: bioevents and biozones. *Mineralia Slovaca 29*, 304–305.

Pruner, P., Houša, V., Olóriz, F., Košťák, M., Krs, M., Man, O., Schnabl, P., Venhodová, D., Tavera, J.M. & Mazuch, M. 2010. High-resolution magnetostratigraphy and biostratigraphic zonation of the Jurassic/Cretaceous boundary strata in the Puerto Escaño section (southern Spain). *Cretaceous Research 31*, 192–206.

Reháková, D. 1995. Nové poznatky o distribúcii kalpionelíd vo vrchnojurských a spodnokriedových súvrstviach Západných Karpát. *Mineralia Slovaca 27*, 308–318.

Reháková, D. 2002a. Vrchnojurské a spodnokriedové asociácie kalpionelíd a vápnitých dinoflagelát, ich význam pre stratigrafiu a paleoceánografické rekonštrukcie. Habilitačná práca, Prírodovedecká fakulta Univerzity Komenského v Bratislave, 1–167.

Reháková, D. 2002b. Chitinoidella Trejo, 1975 in Middle Tithonian carbonate pelagic sequences of the West Carpathian Tethyan area. *Geologica carpathica 53*, 369–379.

Reháková, D. & Michalík, J. 1993. Observations of ultrastructure of the Upper Jurassic and Lower Cretaceous Calpionellid tests. *Geologica Carpathica 44*, 75–79.

Reháková, D. & Michalík, J. 1997. Evolution and distribution of calpionellids – the most characteristic constituents of Lower Cretaceous Tethyan microplankton. *Cretaceous Research 18*, 493–504.

Remane, J. 1963. Les Calpionelles dans les couches de passage jurassique-crétacé de la fosse vocontienne. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Grenoble 39*, 25–82.

Remane, J. 1971. Les calpionelles, protozoaires planctoniques des mers mésogéennes de l'époque secondaire. *Annales Guebhard 47*, 1–25.

Remane, J. 1978. Calpionellids. *In* Haq, B.U. & Boersma, A. (eds) *Introduction to Marine Micropaleontology*. Elsevier. New York, pp. 161–170.

Remane, J. 1985. Calpionellids. *In*: Bolli, H.M., Saunders, J.B. & Perch-Nielsen, K. (eds) *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press, pp. 555–599.

Remane, J., Bakalova-Ivanova, D., Borza, K., Knauer, J., Nahy, I., Pop, G. & Tardi-Filacz, E. 1986. Agreement on the subdivision of the standard calpionellid zones defined at the II planktonic konference, Roma 1970. *Acta Geologica Hungarica 29*, 5–14.

Ricou, L.E. 1996. The Plate Tectonic History of the Past Tethys Ocean. *In* Nairn, A., Ricou, L.E., Vrielynck, B. & Dercourt, J. (eds) *The ocean basins and margins. Vol. 8, The Tethys Ocean.* Springer, pp. 3–70.

Ries, J.B. 2006. Aragonitic algae in calcite seas: Effect of seawater Mg/Ca ratio on algal sediment production. *Journal of Sedimentary Research, 76*, 515–523.

Siesser, W.G. 1994. Historical background of coccolithophore studies. *In* Winter, A. & Siesser, W.G. (eds) *Coccolithophores*. Cambridge University Press, pp. 13–47.

Siesser, W.G. & Winter, A. 1994. Composition and morphology of coccolithophore skeletons. *In* Winter, A. & Siesser, W.G. (eds) *Coccolithophores*. Cambridge University Press, pp. 51–62.

Street, C. & Bown, P.R. 2000. Palaeobiogeography of Early Cretaceous (Berriasian-Barremian) calcareous nannoplankton. *Marine Micropaleontology 39*, 265–291.

Švábenická, L. 1999. *Braarudosphaera*-rich sediments in the Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic. *Cretaceous Research, 20*, 773–782.

Švábenická, L. 2001. Late Campanian/late Maastrichtian penetration of high-latitude calcareous nannoflora to the outer western carpathian depositional area. *Geologica Carpathica 52*, 23–40.

Švábenická, L. 2009. Diachronní výskyt *Marthasterites furcatus* v sedimentech turonu české křídové pánve a v Západních Karpatech, Česká republika. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2008*, 126–129. Česká geologická služba, Praha.

Švábenická, L. 2010. Svrchní turon a hranice turon-coniak na základě studia vápnitých nanofosilií v jizerském vývoji české křídové pánve. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2009*, 58–64. Česká geologická služba. Praha.

Švábenická, L. 2012. Nannofossil record across the Cenomanian-Coniacian interval in the Bohemian Cretaceous Basin and Tethyan foreland basins (Outer Western Carpathians), Czech Republic. *Geologica Carpathica 63*, 201–217.

Tappan, H. 1993. Tintinnids. *In* Lipps, J.H. (ed) *Fossil prokaryotes and protists.* Blackwell Scientific Publications, pp. 285–303.

Tappan, H. & Loeblich, A.R.JR., 1968. Lorica composition of modern and fossil Tintinnida (ciliate Protozoa), systematics, geologic distribution, and some new Tertiary taxa. *Journal of Paleontology 42*, 1378–1394.

Tavera, J.M., Aguado, R., Company, M. & Olóriz, F. 1994. Intergrated biostratigraphy of the Durangites and Jacobi Zones (J/K boundary) at the Puerto Escaño section in the southern Spain (Province of Cordoba). *Geobios, Mémoire Special no. 17*, 469–476.

Trejo, M. 1980. Distribucion estratigrafica de los Tintinidos mesozoicos mexicanos. *Revista del Instituto Mexicano del Petroleo 12*, 4–13.

Tremolada, F., Bornemann, A., Bralower, T.J., Koeberl, Ch. & van deSchootbrugge, B. 2006a. Paleoceanographic changes across the Jurassic/Cretaceous boundary: The calcareous phytoplankton response. *Earth and Planetary Science Letters 241*, 361–371.

Tremolada, F., Erba, E. & Bralower T.J. 2006b. Late Barremian to early Aptian calcareous nannofossil paleoceanography and paleoecology from the Ocean Drilling Program Hole 641C (Galicia Margin). *Cretaceous Research 27*, 887–897.

Valečka, J. & Skoček, V. 1990. Litoeventy v české křídové pánvi. *Věstník Ústředního ústavu geologického, 65, 1*, 13–28. Praha.

Vodrážka, R., Sklenář, J., Čech, S., Laurin, J. & Hradecká, L. 2009. Phosphatic intraclasts in shallow-water hemipelagic strata: a source of palaeoecological, taphonomic and biostratigraphic data (Upper Turonian, Bohemian Cretaceous Basin). *Cretaceous Research 30*, 204–222.

Wimbledon, W.A.P. 2014. Warsaw Remarks - Berriasian Progress. *Volumina Jurassica 12*, 107–112.

Wimbledon, W.A.P., Casellato, C.E., Reháková, D., Bulot, L.G., Erba, E., Gardin, S., Vereussel, R.M.C.H., Munsterman, D.K. & Hunt, CH.O. 2011. Fixing a basal Berriasian and Jurassic/Cretaceous (J/K) boundary – is there perhaps some light at the end of the tunnel? *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia 117*, 295–307.

Wimbledon, W.A.P., Reháková, D., Pszczółkowski, A., Casellato, C.E., Halásová, E., Frau, C., Bulot, L.G., Grabowski, J., Sobień, K., Pruner, P., Schnabl, P. & Čížková, K. 2013. An account of the bio- and magnetostratigraphy of the Upper Tithonian-Lower Berriasian interval at Le Chouet, Drôme (SE France). *Geologica Carpathica 64*, 437–460.

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 Úpohlavy working quarry: integrated stratigraphy and palaeoceanography of a gateway to the Tethys. *Cretaceous Research 25*, 329–352.

Young. J.R. 1994. Functions of coccoliths. *In* Winter, A. & Siesser, W.G. (eds) *Coccolithophores*. Cambridge University Press, pp. 63–82.

Young, J.R., Bergen, J.A., Bown, P.R., Burnett, J.A., Fiorentino, A., Jordan, R.W., Kleijne, A., Van Niel, E., Romein, A.J.T. & Von Salis, K. 1997. Guidelines for Coccolith and calcareous nannofossil terminology. *Palaeontology 40*, 875–912.

Young. J.R., Davis, S.A., Bown, P.R. & Mann, S. 1999. Coccolith Ultrastructure and Biomineralisation. *Journal of Structural Biology 126*, 195–215.

Young, J.R. & Henriksen, K. 2003. Biomineralization within vesicles: the calcite of coccoliths. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry 54*, 189–215.

Zahálka, Č. 1900a. Pásmo X. (Teplické) křidového útvaru v Poohří. *Věstník Královské České Společnosti Nauk, Třída mathematicko-přírodovědecká, 1899*, 1–51 (sep.).

Zahálka, Č. 1900b. Pásmo IX. (Březenské) křídového útvaru v Poohří. *Věstník Královské České Společnosti Nauk, Třída mathematicko-přírodovědecká, 1899*, 1–103 (sep.).

Žítt, J., Vodrážka, R., Hradecká, L., Svobodová, M. & Zágrošek, K. 2006. Late Cretaceous environments and communities as recorded at Chrtníky (Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic. *Bulletin of Geosciences 81*, 43–79.

9. Přílohy

Příloha č. 1:

Svobodová, A. & Košťák, M. 2016a. Calcareous nannofossils of the Jurassic/Cretaceous boundary strata in the Puerto Escaño section (southern Spain) – biostratigraphy and palaeoecology. *Geologica Carpathica 67 (3),* 223–238.

Příloha č. 2:

Michalík, J., Reháková, D., Grabowski, J., Lintnerová, O., Svobodová, A., Schlögl, J., Sobień, K. & Schnabl, P. 2016. Stratigraphy, plankton communities, and magnetic proxies at the Jurassic/Cretaceous boundary in the Pieniny Klippen Belt (Western Carpathians, Slovakia). *Geologica Carpathica 67 (4)*.

Příloha č. 3:

Svobodová, A., Košťák, M., Čech, S. & Švábenická, L. 2014. New biostratigraphic evidence (texanitid ammonites, inoceramids and calcareous nannofossils) for the Upper and the uppermost Coniacian in the Bohemian Cretaceous Basin. *Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften (ZDGG) 165 (4),* 577–589.

Příloha č. 4:

Svobodová, A. & Košťák, M. 2016b. Vápnité nanofosilie a stratigrafie nejmladších křídových sedimentů na území Jičína. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2015,* 13–18.