

STŘEDOŠKOLSKÁ ODBORNÁ ČINNOST

Vznik a výskyt kumerforemních schránek foraminifer

Eliška Rajmonová

Praha 2018

STŘEDOŠKOLSKÁ ODBORNÁ ČINNOST

Obor SOČ: 5. Geologie, geografie

Vznik a výskyt kumerforemních schránek foraminifer

Autor: Eliška Rajmonová
Ročník studia: VII. osmiletého gymnázia
Škola: Gymnázium ALTIS
Dopplerova 351, Praha 10 - Petrovice
Studijní obor: Všeobecný
Vedoucí práce: Doc. RNDr. Katarína Holcová, CSc.
Ústav geologie a paleontologie PřF UK
Konzultant: Mgr. Yvona Šlégrová
Gymnázium ALTIS

Praha 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou práci SOČ vypracovala samostatně za pomoci vedoucí práce doc. RNDr. Kataríny Holcové, CSc. a konzultantky Mgr. Yvony Šlégrové. Všechny použité zdroje jsou uvedeny v příloženém seznamu literatury.

V Dolních Jirčanech dne 10. 3. 2018

Podpis:

Poděkování

V první řadě bych chtěla mnohokrát poděkovat doc. Kataríně Holcové, díky které jsem se dostala k této práci, jelikož mi nabídla spolupráci a umožnila mi pracovat na PřF UK. Zde mi zajistila potřebné vzorky, přístroje, pracovní místnosti a umožnila mi spolupráci s dalšími pracovníky. Děkuji jí, že mi obětovala nemalé množství energie a času. Moc si její pomoci a obětavosti vážím. Dále bych ráda poděkovala RNDr. Jakubovi Trubačovi, Ph.D. a Mgr. Lence Vondrovicové, kteří mi asistovali při manipulaci se vzorky, provedli analýzu izotopového složení a zaslali mi již zpracovaná data. Děkuji také doc. Petru Kraftovi, který mi umožnil práci v jeho kanceláři s binokulární lupou. Současně děkuji Ing. Janu Dudákovi, který zpracoval snímky z mikroCT a poskytl mi odborné školení ohledně další práce se snímky. Současně bych ráda poděkovala Dr. Martinu Mazuchovi, Ph.D., za pomoc při práci s elektronovým mikroskopem. Současně mu děkuji za přípravu vzorků pro jednotlivé úkoly. V neposlední řadě bych ráda poděkovala Mgr. Yvoně Šlégrové, která mi zajistila zázemí a podmínky ve škole. Děkuji jí také za čas, který strávila s mou prací a děkuji jí za její rady a připomínky.

Anotace

Práce se zabývá problematikou kumerforemních schránek u dírkonošců. Řeší otázky, kde se s konkrétním případem malformace setkáme, které druhy jsou jím postiženy, kdy k malformaci dochází a jaké podmínky ji pravděpodobně způsobují. Nejprve se čtenář dozví, co dírkonošci vlastně jsou, čím jsou specifictí a jak je členíme. Pracovala jsem s reálnými vzorky a tak dále popisují lokalitu, ze které vzorky pocházejí. Snažím se ji přiblížit v podobě, jak vypadala za života zkoumaných jedinců, tedy zhruba před 16 miliony lety, jelikož jsem pracovala s fosíliemi. Závěrem práce se pokouším vyslovit odpovědi na položené otázky, případně potvrdit či vyvrátit vyslovené hypotézy.

Klíčová slova

Foraminifera (dírkonošci), spodní miocén, oceánografie, paleoekologie, izotopové složení, schránky, komůrky, pseudopodia (panožky), kumerforemnost, malformace

Osnova:

1. Úvod.....	1
2. Současný stav poznání – teoretická část.....	2
2.1. Definice foraminifer.....	2
2.2. Buněčná stavba.....	3
2.3. Morfologie schránky.....	4
2.4. Význam foraminifer.....	7
2.5. Evoluční vývoj foraminifer.....	9
2.6. Růst.....	10
2.7. Potrava.....	11
2.8. Rozmnožování.....	11
2.9. Klasifikace foraminifer.....	13
2.10. Ekologie.....	15
2.11. Foraminifera ve střední Evropě.....	17
3. Spodnomiocénní moře ve střední Evropě.....	17
3.1. Paratethyda.....	18
3.2. Jihoslovenská pánev.....	22
4. Praktická část	
4.1. Lokalita LKŠ-1 a Čebovce.....	23
4.2. Materiál.....	27
4.3. Metodika výzkumu.....	28
4.4. Výsledky.....	33
5. Diskuse.....	39
6. Závěr.....	39
7. Zdroje.....	41

1. Úvod

Práce, kterou se právě zabývám, pojednává obecně o organismech zvané foraminifery (česky také dírkonošci či dírkovci). K problematice jsem se dostala díky paní doc. RNDr. Kataríně Holcové, CSc., která mi umožnila odbornou spolupráci a poskytla zázemí na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy v Ústavu geologie a paleontologie.

Psaná část práce je především teoretická. Snaží se čtenáři přiblížit, co foraminifery vlastně jsou, kde se s nimi můžeme setkat, v jaké podobě dnes nalézáme vymřelé jedince, jakým podmínkám byly vystaveny vzorky, se kterými jsem pracovala apod. Současně se pokouším vysvětlit jejich životní cyklus a celkově životní nároky foraminifer. Jelikož jsem měla možnost pracovat s fosilizovanými jedinci, kteří pocházejí z oblasti Jihoslovenské pánve, zaměřila jsem se v určitých kapitolách také na konkrétní lokality, kde byl proveden sběr vzorků a současně jsem se pokusila přiblížit, co se v dané oblasti dělo z geologického hlediska. Podkladem pro vznik mé práce jsou právě zmíněné vzorky. Při sběru byla u některých jedinců zpozorována anomálie, kterou nazýváme malformace schránky. Prakticky to znamená, že schránka jedince nevykazuje všechny znaky, které jsou obvykle u foraminifer přítomny. Konkrétně se jedná o zmenšení posledních komůrek jedince. Teoretická část by měla být nápomocná ke zodpovězení otázek, kterými se zabývá část praktická.

První otázkou je, zda k malformaci dochází v určitém stádiu ontogeneze. Pokud ano, tak ve kterém a jak tedy vypadá schránka bez malformace. Podle několika prvních vzorků, které jsem zkoumala pod binokulární lupou, mám dojem, že stádium ontogeneze, ve kterém dochází k malformaci je spíše individuální. Jedná se ale pouze o hypotézu. Následující otázka se ptá, jestli malformace postihuje pouze jeden druh, či více druhů v jednom společenstvu. Pravděpodobně se nebude jednat o pouze jeden druh, nicméně ani tuto úvahu ještě nemáme ověřenou. Poslední otázka hledá příčinu malformace. Je možné, že se jedná o důsledek změny ekologických podmínek. Pokud tomu tak je, zajímá mě, které podmínky konkrétně růst schránky ovlivňují. V tuto chvíli si myslím, že příčinou z největší pravděpodobnosti budou nepříznivé podmínky, kterým byli jedinci vystaveni. Pravděpodobně to budou především takové ekologické faktory, na které jsou foraminifery nejvíce háklivé.

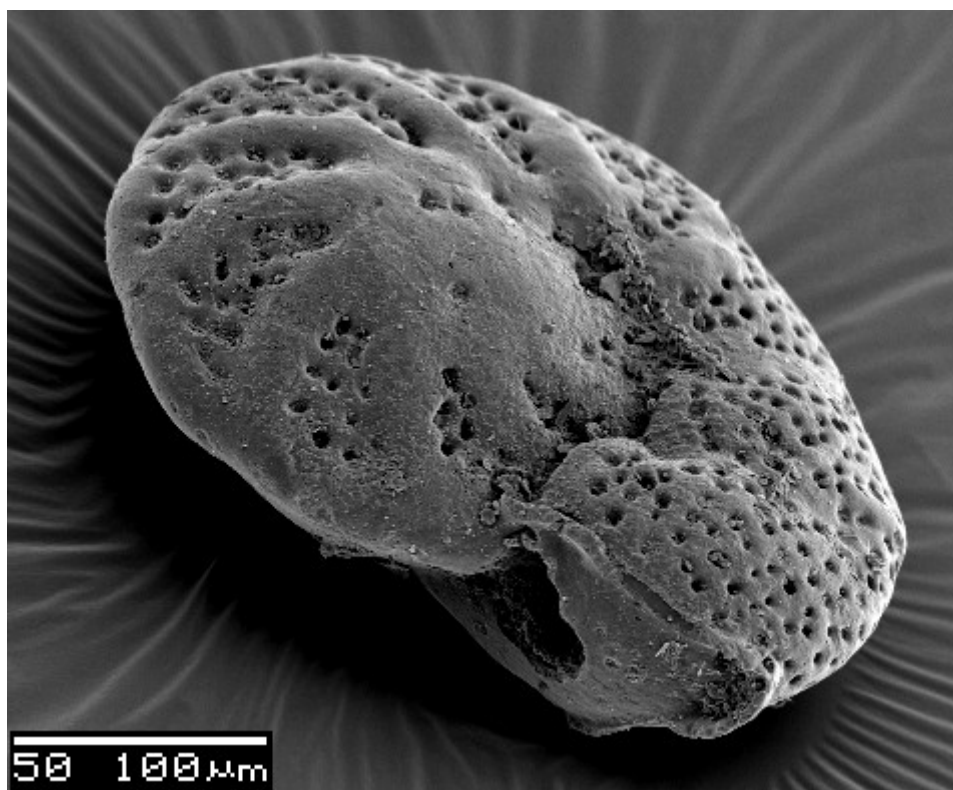
Text je doplněn obrazovým materiálem, aby si čtenář konkrétní problém dokázal lépe představit. Některé obrázky pocházejí z odborné literatury uvedené ve zdrojích a některé obrázky jsem pořizovala na elektronovém mikroskopu a na binokulární lupě. Pro lepší orientaci ve výsledcích jednotlivých praktických úkolů jsou přiloženy také grafy.

2. Současný stav poznání – teoretická část

2.1. Definice foraminifer

Foraminifery jsou jednobuněčné organismy (prvoci, konkrétně kořenonožci) žijící v moři. Obvykle si staví pevnou schránku s drobnými otvory. Těmito otvory vysunují ze schránky panožky, které jim zajišťují komunikaci s vnějším prostředím (Houdková, 2017). Název Foraminifera byl odvozen od latinského slova foramen = otvor a ferre = nésti. Doslova tedy „otvory nesoucí“ z čehož vznikl český název dírkonošci. Příklad foraminifery můžeme vidět na *obr. č. 1*.

Odumřelé dírkonošce nalzáme ve formě mikrofosílií, zkoumá je tedy věda mikropaleontologie. Setkat se s nimi ovšem lze také dnes a to především v mořských vodách. Na Zemi žijí již od prekambria, přičemž nejpriznivějším obdobím pro ně byl devon až recent (Houdková, 2017). U fosilizovaných jedinců nalzáme pochopitelně jen jejich schránku bez organické hmoty. Nejsme tudíž schopni analyzovat jejich DNA (Scheiner, 2013).



Obr. č. 1: Příklad schránky bentózní foraminifery (elektronový mikroskop, orig.).

2.2. Buněčná stavba

Foraminifery jsou jednobuněčné organismy s eukaryotickou buňkou. Buňky mohou být jednojaderné i vícejaderné. Žijí v mořích, jsou tedy tzv. marinní, nalézt je lze ale také v brakických vodách a výjimečně i ve sladkých vodách. Jedná se o prvoky (protisty) s měňavkovitým (améboidním) tělem. Nazýváme je tedy améboidními protisty (Scheiner, 2013).

Buňka obsahuje jádro nesoucí chromozomy (zajištění dědičnosti). Jádro je obaleno ve dvou membránách. Kolem je přítomno endoplazmatické retikulum (soubor membránovitých váčků, kanálků a trubiček, soustředěno kolem jádra pro zajištění jeho ochrany), dále ribosomy (zachyceny v endoplazmatickém retikulu, zodpovídají za metabolismus), lyzosomy (váčky, zajištění buněčného trávení), peroxisomy (organely ohraničeny membránou, slouží k detoxikaci živin), mitochondrie (za přítomnosti kyslíku vyrábějí energii z organických látek, jedná se tedy o energetické centrum buňky a současně i místo buněčného dýchání, jsou tvořeny dvěma membránami, vnitřní zřasená, vnější napnutá, určuje tvar), Golgiho aparát (systém váčků, který odvádí odpadní látky z buňky ven a vyrábí, upravuje a přenáší bílkoviny, stejně tak jako další látky v buňce). V protoplazmě, která vyplňuje vnitřní prostředí se objevují také některé potravní vakuoly, lipidy či pigmenty (Hašková, 2010).

Všechny ze zmíněných organel jsou uzavřeny ve vnitřní části protoplazmy, která je skryta v pevné schránce a nevystupuje ven. Říkáme jí endoplazma, je tmavší a granulární. Vnější protoplazma, tzv. ektoplazma je světlejší a vystupuje ze schránky ústím nebo póry ve formě pseudopodií (panožek). Ty jí umožňují lokomoci, zajišťují příjem potravy, přichycení k podkladu, ochranu, reprodukci, podílejí se na stavbě schránky a do jisté míry se také podílejí na procesu dýchání. Celkově zajišťují pseudopodia komunikaci jedince s okolním, vnějším prostředím a jsou tak naprosto nezbytná pro jeho přežití. Přítomnost organel v pseudopodiích zapříčinila granulární vzhled pseudopodií. Obsahují například vylučovací (defekační) vakuoly, mitochondrie či cytoskelet („kostra“ buňky, zodpovědná za její zpevnění, může mít různé tvary), který má v případě dírkonošců podobu malých trubiček (mikrotubulů), jež jsou seskupeny do jednotlivých svazků. Jedinci je dokáží velmi rychle přeskupovat a tím jsou schopni okamžitě reagovat a především koordinovaně pohybovat pseudopodii (Scheiner, 2013).

Pseudopodia jsou dále diferencována na retikulopodia (tvoří se z filopodií, tím že se větví na drobnější nitky a postupně vznikne složitá síť), axopodia (lineární pseudopodium s vysokým obsahem mikrotubulů), rhizopodia (síť, která vznikla rozvětvením pseudopodií, rhizopodia jsou tvořena větvenými nitkovými retikulopodii) nebo filopodia (dlouhé tenké a rovné panožky, první vysunutá, extrudovaná panožka z ústí, apertury) (Scheiner, 2013).

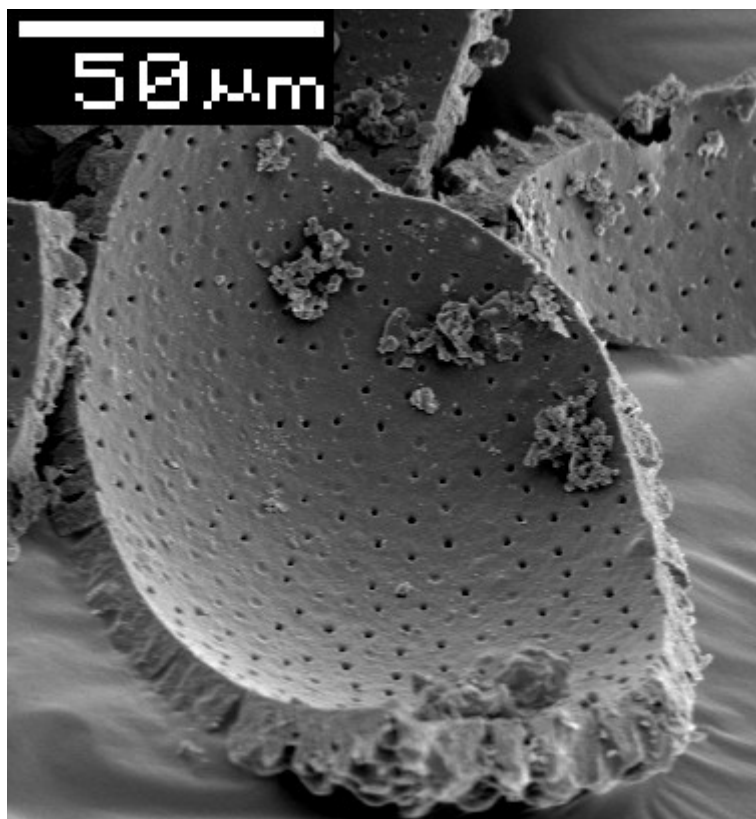
2.3. Morfologie schránky

Foraminifery si staví pevnou schránku z organického i anorganického materiálu, který jedinec sám vyprodukuje a přes cytoplazmatickou membránu vyloučí, nebo si materiál najde z vnějšího prostředí. Schránka se skládá z postupně přirůstajících komůrek. Známe ale i druhy, které si schránku netvoří a jsou tzv. nazí. První komůrka se nazývá proloculum. Zpravidla má proloculum odlišný tvar i strukturu než následující komůrky. Proloculum bývá většinou kulovité, avšak u evolučně vyspělejších druhů bývá tvořeno několika komůrkami, které se od následujících komůrek liší tvarem i velikostí. Soubor prvotních komůrek se také nazývá nukleokoncha. Podle velikosti prolocula se dá například určit, jestli konkrétní jedinec vznikl při pohlavním nebo při nepohlavním rozmnožení. Při rozmnožování nepohlavním má jedinec proloculum menší než následující komůrku, kterou si následně vytvoří. Hovoříme o mikrosférické generaci jedinců. Foraminifery jsou ovšem schopny také pohlavního rozmnožování a jedinci, kteří při něm vzniknou mají naopak proloculum větší než následující komůrku. V případě pohlavního rozmnožování se mluví o makrosférické generaci. Popsaný úkaz se nazývá dimorfismus a pro paleontology je důležité uvědomit si, že mikro- i makrosférická forma je součástí vnitrodruhové variability (Scheiner, 2013).

Některé druhy žijí celý život v proloculu. Většina druhů si ale vytváří další, větší a tvarově i strukturně odlišné komůrky, do kterých se následně přesouvá. Komůrky, které si jedinec staví během svého života za prvotní komůrku, nazýváme postembryonální komůrky. Jedinec si může vytvořit jednu postembryonální komůrku, pak se jedná o jednkomůrkovou schránku, nebo více postembryonálních komůrek, pak jde o mnohokomůrkovou schránku. Jedinec si staví komůrku zhruba pět až osm hodin. Objem každé následující komůrky je zpravidla větší než objem předchozí. Komůrky jsou od sebe oddělené přepážkami (septami), když se na schránku díváme z vnějšku, vidíme je jako švy (sutury), tedy místa, kde přepážka zevnitř přirůstá ke stěně schránky. Septy mohou být mezi jednotlivými komůrkami dvojité a některé druhy mají uvnitř jednoduchých komůrek specifické vnitřní struktury, například samostatné vnitřní rozdělení komůrky drobnými, vnitřními přepážkami. V určitých případech jde o přizpůsobení pro endosymbionty. Stěny, především kalcitové, mohou postupně tloustnout, to znamená, že při vytváření každé další komůrky si stavebním materiálem obalí i předchozí komůrky: Čím starší komůrka, tím silnější stěna. Schránky jsou na povrchu odlišné a někdy se jejich vzhled může měnit i během života (Hašková, 2010, Scheiner, 2013).

Každá komůrka má aperturu (ústí, tj. otvor, místo výstupu protoplazmy ve formě pseudopodií ze schránky ven, možnost komunikovat s vnějším prostředím), některé druhy mohou mít apertury i více. Podle povahy (struktury) schránky pak mohou být přítomny drobnější otvory

(póry), kterými mohou pseudopodia také vystupovat ze schránky (viz. obr. č. 2). V některých případech, pokud ústí u schránky chybí, jeho funkci plně zastávají póry. Má-li schránka ve stěnách póry, mluvíme o ní jako o perforátní. V opačném případě mluvíme o imperforátní. Přítomnost pórů je závislá na konkrétní skupině foraminifer (Hašková, 2010, Scheiner, 2013).



Obr. č. 2: Příklad schránky perforátního typu. Drobné dírky, póry (elektronový mikroskop, orig.).

Podle počtu komůrek v závitě, pokud se komůrky u jedince spirálně stáčejí, určujeme, zda je schránka monoseriální (má jednu komůrku v závitě), biseriální (má dvě komůrky v závitě), triseriální, atd. Termín moseriální, biseriální a triseriální se ale také užívá k popisu počtu řad s komůrkami. Schránka monoseriální má tudíž jednu řadu komůrek, biseriální dvě řady atd. U vícekomůrkových schránek se také určuje, jak se spirálně stáčí. Vinutí rozlišujeme planispirální (stáčí se v rovině) a trochospirální (stáčí se prostorově). Dále se rozlišují závity evolutní (takové vinutí, kdy lze vidět všechny závity) a involutní (pokud jednotlivé závity nejsou vidět) (Hašková, 2010, Scheiner, 2013).

Existuje několik základních tvarů schránek, které se objevují a kombinují v jednotlivých vývojových větvích foraminifer. Celkově, co se týče tvaru schránek, jsou ale foraminifery velmi rozmanité. Různorodost dosud nebyla úplně odůvodněna, nicméně se předpokládá, že souvisí s ekologickými podmínkami, na které se musely jednotlivé druhové linie v konkrétní oblasti a v konkrétní době adaptovat. Ke klíčovým ekologickým faktorům patří teplota, salinita, složení vody,

radiace, zeměpisná šířka, množství potravy, apod. (Scheiner, 2013).

Podle stavebního materiálu rozlišujeme schránky na čtyři typy:

1. Tektinové: Jedná se o nejprimitivnější typ schránek, vyskytovaly se u geologicky nejstarších druhů. Až druhotně si druhy začaly schránku zpevňovat jinými způsoby (Hašková, 2010).

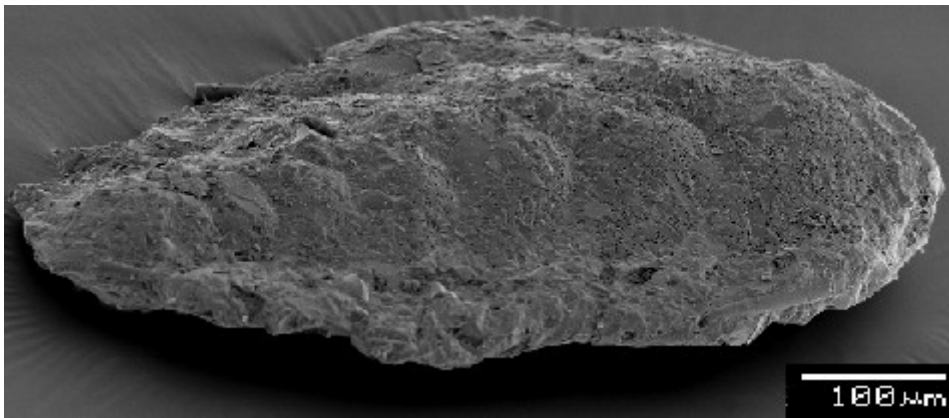
2. Aglutinované: Jedinec si najde různá cizorodá tělíska z vnějšího prostředí a nalepí si je na svou buněčnou stěnu. V některých případech se jedinec obalí svým vyprodukovaným sekretem a až poté si tuto provizorní komůrku obalí cizorodými tělisky. Jednotlivá tělíska spojuje jedinec tmelem, který vylučuje. Jako zmíněná různá tělíska jsou používána například minerální zrnka, střípky jiných lastur (či celé lastury jiných prvků), kousky rybích zubů, kostí, jehlice, různé trny, apod. (viz. obr. č. 3) (Hašková, 2010).

3. Křemité: Typ křemitých schránek je poměrně vzácný a schránku tvoří opál (amorfni minerál) (Scheiner, 2013).

4. Vápnité: S vápnitým typem schránky se setkáme asi nejběžněji u geologicky mladších (moderních) druhů. Schránka je tvořena kalcitem, zřídka aragonitem. Stavební materiál obsahuje příměsy mnoha dalších prvků. Největší zastoupení má hořčík, barium a stroncium. Zastoupení prvků se odvíjí od ekologických podmínek jako teplota a salinita mořské vody (Hašková, 2010). Vápnité schránky se dále dělí podle její struktury na porcelanní a hyalinní.

O porcelanní schránce hovoříme, jestliže je neprůsvitná, je tvořena kalcitovými krystalky, které nejsou orientovány stejným směrem. Pokud jsou krystalky náhodně naklopeny a soustředěny do různých směrů, dopadající paprsky se také odrážejí všemi směry a schránka je mléčně zabarvená. Porcelanní vzhled ale také souvisí s porozitou stěn. Je-li stěna perforátní, zpravidla není průsvitná (Vaněčková, 2010).

Oproti tomu hyalinní schránky jsou průsvitné a v některých případech dokonce průhledné. Průsvitnost je zapříčiněna stejnou orientací všech krystalků kalcitu a tím i lámání světla stejným směrem. U fosilizovaných schránek občas dochází k rekrystalizaci a proto u vyhynulých druhů často nejsme schopni určit původní strukturu (Vaněčková, 2010).



Obr. č. 3: Příklad aglutinované schránky (elektronový mikroskop, orig.).

2.4. Význam foraminifer

Foraminifery pro nás mají velký význam při určování stáří hornin (stratigrafii). Jestliže k určování relativního stáří hornin používáme zkameněliny, mluvíme o biostratigrafii. Pro určení relativního stáří hornin jsou ideální mořské planktonické organismy, protože jejich jednotlivé druhy se rychle mění (mají jen krátkou dobu trvání) a současně se velmi rychle šíří mezi oceány. Zmíněné prvky zaznamenáme i u foraminifer (Mišík et al. 1985).

Schránky foraminifer nalézáme v sedimentárních horninách a to v oblastech, kde se dříve nacházela moře. Abychom byli schopni stanovit nějaký výsledek, musí schránky pocházet z místa, kde nebyly horniny metamorfovány. V metamorfovaných horninách jsou schránky zničeny. Ze schránek se ale také můžeme dozvědět něco o moři, kde jedinci žili: například jaká byla salinita vody, teplota, proudění vody, poměr mezi výparem a přítokem, případně v jaké části moře jedinci žili, tj. na okraji, poblíž přitékající řeky atd. Zmíněné informace jsme schopni zjistit z druhového složení foraminifer a díky izotopovému složení (Houdková, 2017).

Princip druhového složení foraminifer využívá model tzv. aktualizmu. Představíme si, že nějaký druh žil v minulosti ve stejném prostředí jako dnes. My víme, že nějaké společenstvo, které žije dnes v konkrétních environmentálních podmínkách, ve stejných environmentálních podmínkách žilo také v minulosti. Přitom vyžaduje specifické ekologické podmínky. Předpokládáme tedy, že i v minulosti tu konkrétní ekologické podmínky byly (Houdková, 2017).

Některé druhy dírkonošců mají schránku z uhličitanu vápenatého. CaCO_2 získává jedinec během svého života z vody, ve které žije. Poměr izotopů uhlíku a kyslíku ve schránce závisí na zastoupení těchto izotopů v mořské vodě. Izotopický poměr se odvíjí od některých vlastností mořské vody, jako je salinita a teplota (poměr ^{16}O a ^{18}O), nebo produktivita moře (poměr ^{12}C a ^{13}C). Zastoupeny jsou izotopy kyslíku ^{16}O (v atmosféře a v oceánu zastoupen z 99,75%) a ^{18}O

(zastoupen z 0,2%) a izotopy uhlíku ^{12}C a ^{13}C (Poštulková, 2010).

Zastoupení lehčích a těžších izotopů poznáme pomocí hmotnostního spektrometru. Existuje celosvětový standard, který nám udává poměr zastoupení jednotlivých izotopů a s tímto standardem se naše získané hodnoty porovnávají. Používáme standard pro mořskou vodu a schránkový (schránkového materiálu) standard. Pro mořskou vodu používáme dva standardy, pro současnou mořskou vodu (SMOW) a pro křídovou mořskou vodu (PDB). Podle izotopů kyslíku jsme například schopni určit teplotu moře, salinitu a míru zalednění moře. Když se vypařuje voda z moře, vypaří se víc izotopu ^{16}O a ve vodě zůstane víc ^{18}O . V atmosféře se pára vysráží a v podobě deště nebo sněhu voda dopadá zpět do moře. Sníh a déšť ale obsahuje víc izotopu ^{18}O , protože je tento izotop těžší. Mraky jsou tvořeny převážně lehčím izotopem ^{16}O . Voda se vypařuje tím víc, čím blíže jsme rovníku. Pára je naopak nesena do vyšších zeměpisných šířek. Dá se tedy určit, že voda, která obsahuje víc izotopu ^{18}O , má větší výpar a tím i salinitu. Na pólech obsahuje mořská voda víc izotopu ^{16}O než mořská voda na rovníku. Nazývá se to též salinický efekt. Poměr zastoupení jednotlivých izotopů kyslíku je ale také ovlivněn objemem ledovců. To znamená, že se měnil v minulosti i podle toho, jaké bylo na Zemi zrovna zalednění. Ledovce a mořská voda mají velký rozdíl salinity, jelikož ledovce obsahují mnohem menší množství izotopu ^{18}O , ale především do sebe ukládají izotop ^{16}O . To má za důsledek vyšší salinitu mořské vody. V dnešní době, kdy se potýkáme s problémem tání ledovců, současně klesá salinita moří a tím jsou ohroženy mimo jiné také foraminifery, které jsou na stálost salinity poměrně citlivé.

Uhlík nám dokáže přiblížit produktivitu oceánu v dané době, tedy obsah živin, koncentraci atmosferického oxidu uhličitého ve vodě či cirkulaci vodních mas.

Jestliže provedeme analýzu izotopového složení schránek foraminifer, hodnoty, které naměříme, nám ukazují odchylku od standardu (o kolik se liší obsažené množství těžšího izotopu ve schránce od standardů). Pozorujeme tedy $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$.

Jestliže jsou nalezené vzorky postihnuty diagenetickými (vzorky byly metamorfovány, postihly je pochody, kdy došlo ke změně struktury či textury sedimentů, bylo obměněno i jejich minerální složení) změnami, je pozměněno i izotopové složení.

Díky současným foraminiferám si dokážeme udělat obrázek o podobě moře před několika miliony let. Této metodě se říká aktuoeologický princip. Bohužel ani tato metoda není použitelná ve všech případech. Stejně jako většina živočichů, i foraminifery mohly projít evolučním vývojem, při němž došlo ke změně ekologických nároků. Například přechod z mělčiny do hloubky (Houdková, 2017).

2.5. Evoluční vývoj foraminifer

Jestliže mluvíme o raném vývoji foraminifer, mluvíme o foraminiferách bentických (žijících na dně moří, popř. brakických vod). Některé horniny jsou dokonce tvořeny bentickými organismy a proto považujeme bentos za horninotvorné činitele. Planktonní druhy jsou oproti nim výrazně mladší a setkáváme se s nimi poprvé ve spodní juře. Jestliže bentické foraminifery nacházíme již v prekambriu, evoluční změny, které se do jury odehrály, zasáhly pouze bentos. To nám ovšem značí, že se změny zásadně týkaly mořského dna. Když docházelo ke střídání geologických období trias a jura, došlo k masivnímu vymírání foraminifer, především planktonních druhů. Tato doba je také charakteristická pro velmi vysokou míru radiace planktonních druhů. Změny, které ovlivnily planktonní druhy nám značí, že environmentální změny měly největší dopad na povrchovou vodu a mořské dno oproti tomu nebylo ovlivněno tak zásadně (Scheiner, 2013).

Jedna z domněnek je, že se skupina bentických foraminifer přizpůsobila životu mimo mořské dno a jedinci se stali planktonními druhy. Pokusů o takovouto adaptaci (z bentického stylu života na planktonní) bylo v minulosti ovšem z největší pravděpodobnosti hned několik. K tomuto závěru nás vedou nálezy drobných kulovitých forem foraminifer (nálezy spadají do období jury). Mohl by to být znak jedné fáze adaptace na planktoní způsob života (nazývá se také neritoplanktonický způsob života). Nejsme si ani jisti, kolikrát k takovému pokusu došlo. Jedná se však pouze o hypotézu, která zatím nebyla potvrzena. Dodnes tudíž není jasné, jaký k sobě mají přesný vztah bentické a planktonní druhy (Scheiner, 2013).

K masivnímu vymírání planktonních foraminifer docházelo v minulosti několikrát. Vždy to bylo spjato s nějakou výraznou environmentální změnou, protože planktonní foraminifery jsou mnohem náchylnější na oceánské změny (jako například salinita vody) než foraminifery bentické. Došlo k tomu například na přelomu křídy a terciéru, kdy masivně vymírali zástupci druhu Globigerinidae. Na přelomu eocénu a oligocénu rapidně poklesla hladina oceánů na naší planetě. Současně poklesla i teplota oceánů, což mělo za následek také masové vymírání planktonních foraminifer. Tuto událost považujeme za počátek evoluční obměny druhů. Volné niky ve schránkách byly totiž obsazeny nejprve pionýrskými druhy a posléze diverzifikovaným (obměněným) společenstvem (Scheiner, 2013).

Pionýrské organismy jsou takové, které osídlí oblast, kterou tvoří dočasně jen neživá příroda (Scheiner, 2013).

2.6. Růst

Růst schránky dírkonošce pozorujeme na přirůstání jednotlivých komůrek. Liší se s ohledem na to, jestli má jedinec jednodukomůrkovou schránku nebo mnohodukomůrkovou schránku. U jedinců s jednodukomůrkovou schránkou hovoříme o plynulém růstu. Jedinci s mnohodukomůrkovou schránkou rostou periodicky. U takovýchto jedinců je způsob vytváření každé další postembryonální komůrky různý v závislosti na druhu. Někdy jedinec vysune svou protoplazmu z poslední komůrky (extruduje pseudopodia) a vytvoří kolem sebe cystu z cizorodých tělísek. Teprve poté pod cystou vytvoří komůrku ze sekretu, který skrz cytoplazmu vyloučí. Někdy, když si jedinec tvoří komůrku novou, pokryje stavebním materiálem i předposlední komůrku. Některé druhy pokryjí všechny komůrky. Jedinec si staví jednu komůrku pět až osm hodin. Do každé následující komůrky vsune část své buňky, ale část vždy zůstane v původní komůrce. Jelikož jedinec žije ve všech komůrkách, dovedeme si představit, že u dospělých foraminifer se setkáváme s abnormálně velkými buňkami (Hašková, 2010).

Vzorky foraminifer, se kterými pracuji, řadíme k rodu *Globigerina*. Tvoří si kulovité komůrky, které si staví spirálně za sebe. V jednom závitě mají čtyři nebo pět komůrek (v závislosti na druhu). Běžně je proloculum nejmenší komůrka a každá následující je větší. Ale v určitých lokalitách z Jihoslovenské pánve se objevili jedinci s tzv. malformací schránky. Zdálo se, že poslední komůrka je výrazně menší než předchozí. Při bližším zkoumání se zjistilo, že u některých jedinců je menší již pořadposlední komůrka a poslední je ještě menší. U některých je skutečně menší až poslední komůrka.

U foraminifer se tedy můžeme setkat s tzv. malformací schránky. Malformace je jev, kdy během růstu došlo k nějaké vývojové vadě a na schránce se objeví nějaké anomálie. Jedním příkladem malformace je také kumerforemnost. Kumerforemní jedinci se vyznačují zvláštností, že jejich poslední jedna nebo dvě komůrky jsou objemově menší než předchozí. Normální jedinec si staví poslední komůrku vždy větší než předchozí. Někteří vědci se tímto jevem zabývali a pokusili se jej objasnit. Totéž je i mým cílem.

Kumerforemní foraminifery (jak také nazýváme jedince s konkrétním případem malformace schránky) jsou zpravidla plně vyvinutí dospělí jedinci. Jejich růst byl zpomalen až v posledních stádiích jejich života. Olsson (1973) vyslovuje názor, že se jedná o důsledek celkového vyčerpání organismu ke konci života spíše než o nějaké environmentální nepříznivé podmínky. Zmiňuje již dříve vyslovené domněnky, že se může jednat o momentální environmentální stres, ale současně v jeho práci zaznívá hypotéza, že se jedná o nový poddruh. Výsledky izotopových měření se vždy neshodovaly. Některé dokázaly, že konkrétní jedinci s malformací skutečně žili v chladnější vodě

než jedinci s normální schránkou. Ne všechny testy ovšem došly ke stejným či podobným závěrům (Olsson, 1973).

U jedinců se ale také liší forma malformace a tak se nedá přesně definovat, kteří jedinci jsou kumerforemní a kteří nejsou. Respektive, Olsson (1973) vyslovuje domněnku, že dnes je pojem kumerforemnost používán nesprávně. Kumerforemnost může mít různé podoby a jedinci mohou během ontogeneze plynule přecházet z nekumerforemní schránky na kumerforemní a pro vědce je složité pojmenovat, kteří jedinci ještě nejsou kumerforemní a kteří již jsou. Pravděpodobně se jedná o zpomalení růstu kvůli vyčerpání organismu. Nejedná se o závislost výhradně na vnějším prostředí, ale poukazuje to na sílu a odolnost jednotlivce. Takto aspoň pojem kumerforemní definuje Olsson (1973).

2.7. Potrava

Foraminifery dokáží získat potravu mnoha způsoby. Jsou schopny karnivorie (masožravci), omnivorie (všežravci), herbivorie (býložravci), filtrace, požívání substrátu, pastvy, symbiózy či parazitectví. Některé druhy jsou také schopny přímo vstřebávat rozpuštěný organický uhlík (Hašková, 2010).

Potravu si jedinec připevní na svou schránku a následně rozloží. Potřebné částičky pomocí panožek přesune dovnitř schránky. Částičky potravy je foraminifera schopna pomocí fagocytózy transportovat dovnitř endoplazmy, kde je následně zpracovává pomocí trávicích organel. Nezpracovatelná a nepotřebná tělíška vyloučí foraminifera přes cytoplazmatickou membránu opět ven (Vaněčková, 2010).

Složení stravy foraminifer závisí také na hloubce, ve které daní jedinci žijí. Foraminifery žijící ve fotické zóně (tam, kam ještě dopadají sluneční paprsky) se živí nejčastěji červenými a zelenými řasami, rozsivkami, bakteriemi, houbami, kvasinkami a někdy dokonce i prvoky (nanoplanktonem). Druhy, které žijí pod fotickou zónou, tedy tam, kam již nedopadají sluneční paprsky, se živí tzv. fytodetritem (detrit – části organického materiálu, fytodetrit – části rostlin) (Vaněčková, 2010).

2.8. Rozmnožování

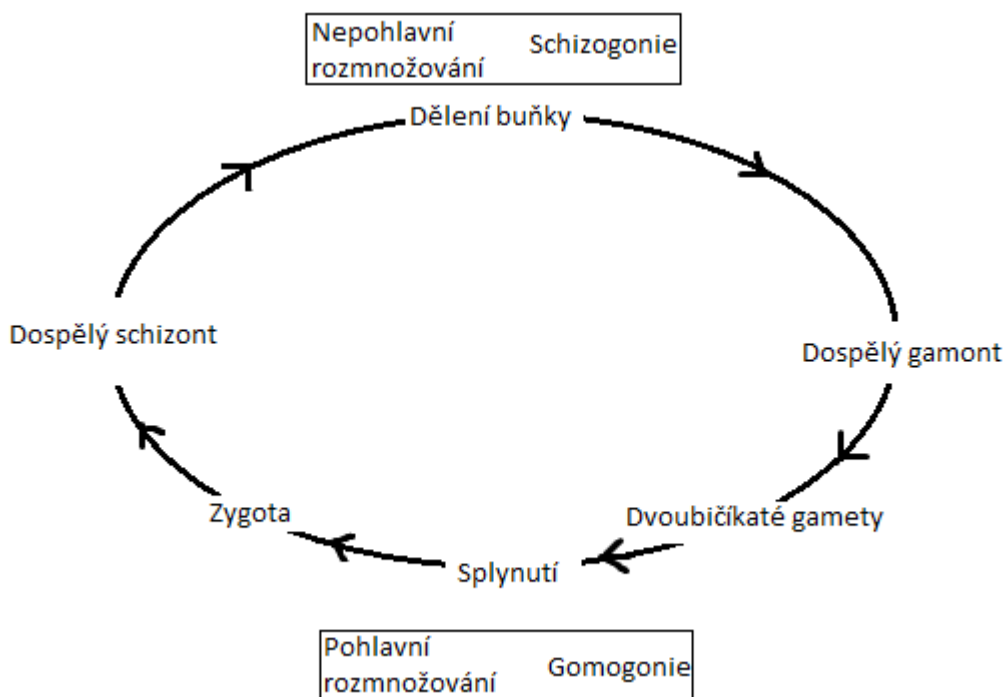
Pro foraminifery je typické střídání dvou cyklů, co se týče rozmnožování. Jsou schopni pohlavního i nepohlavního rozmnožování. Nepohlavnímu cyklu se také říká asexuální, neboli schizogonie. Ten u většiny dírkonošců převládá a u některých bentických druhů se dokonce stal

jediným možným způsobem reprodukce, protože u nich pohlavní cyklus není přítomen (vymizel). Nicméně u planktonních druhů byla zpozorována pouze gamogonie, tedy pohlavní (sexuální) cyklus (Hašková, 2010, Scheiner, 2013).

Střídání rozmnožovacích cyklů má za důsledek tzv. dimorfismus schránek. Na základě způsobu, jakým byl potomek splozen, se liší struktura jeho schránky. Vznikají nám tudíž dvě generace. Makrosférická generace se vyznačuje tím, že jedinci mají své proloculum (počáteční komůrku) větší než svou první postembryonální komůrku. Makrosférická generace je důsledkem pohlavního rozmnožení. Naopak jedinci vzniknuvší při nepohlavním rozmnožení mají prolocula menší než následující komůrku a proto je nazýváme mikrosférickou generací (Hašková, 2010).

Při nepohlavním rozmnožení, tedy při schizogonii, vznikne jedinec zvaný gamont. Ten vyprodukuje dvoubičíkaté gamety, které se následně spárují a dojde k jejich splnutí. Tím vzniká zygota, ze které se po dozrání stává nový jedinec, schizont. Schizont tedy vzniká při pohlavním cyklu, gomogonii. Schizont je schopný svou buňku následně dělit (proces schizogonie, asexuálního rozmnožení), čímž dává vzniknout novým jedincům, gamontům (schéma rozmnožovacího cyklu obr. č. 4) (Vaněčková, 2010).

Nutno však dodat, že popsané jevy však byly vypořazovány pouze u malého množství druhů foraminifer a proto se nedá říci, že by zmíněná hypotéza platila u všech foraminifer. Stejně tak bylo vypořazováno, že u některých jedinců nebyl přítomen dimorfismus schránky, přestože zkoumaní zástupci byli důsledkem rozdílného způsobu rozmnožení (Scheiner, 2013).



Obr.č. 4: Schéma střídání pohlavního a nepohlavního rozmnožování (vlastní schéma, orig.).

2.9. Klasifikace foraminifer

V minulosti se mnoho vědců pokusilo foraminifery systematicky zařadit a roztrdit. Z prací, které se zabývaly problematikou klasifikace foraminifer a jsou dnes akceptovány, můžeme uvést například Loeblich & Tappan (1964), Loeblich & Tappan (1988), Loeblich & Tappan (1992) či Sen Gupta (1999).

Níže popsaná klasifikace třídí foraminifery na základě molekulárních údajů. Vychází z prací Adl et al. 2005 a Adl et al. 2012

Doména: Eukaryota

Říše: SAR

Podříše: Rhizaria

Kmen: Retaria

Podkmen: Foraminifera

Rank: Monothalamida

Zástupci ranku Monothalamida mají jednoděrnou schránku, nebo nemají žádnou schránku, pak jsou tzv. nazí. Vyskytují se převážně ve slaných vodách, ale setkat se s nimi můžeme i ve sladkých vodách. Tato linie není příliš známá a o morfologii se ví také velmi málo. Je to způsobeno především tím, že skupina Monothalamida není schopná fosilizace. Těla jedinců jsou po odumření velmi rychle rozložena, protože neobsahují dostatečné množství pevných částí, které se nerozkládají. Fosilizace ale také závisí na povaze sedimentů, které se v dané oblasti vyskytují a jsou za celý proces vzniku zkamenělin zodpovědné.

Zástupci: *Allogromia*, *Astrammia*, *Crithionina*, *Notodendrodes*, *Psammophaga*, *Reticulomyxa*
(Adl et al. 2005 a Adl et al. 2012)

Rank: Tubothalamea

Schránky jsou tvořeny rourkovitými komůrkami. U vývojově starších jedinců je proloculum, neboli první komůrka, kulovitého tvaru a až následující komůrka je tubulární (trubicovitá). Komůrky se stácejí planispirálně. Jedinec má dvě nebo více komůrek. Stěny schránek jsou aglutinované (jedinec si schránku vytvoří tím, že na sebe lepí drobné cizorodé částičky, které se nacházejí v jeho okolí, např. zrnka písku, úlomky jiných schránek, jehlice, apod.) nebo sekreční, konkrétně kalcitové (tvořeny uhličitanem vápenatým).

1. Miliolida: Schránka má dvě nebo více komůrek. Je tvořena uhličitanem vápenatým, nebo je aglutinovaná a obsahuje vysoké procento hořčíku. Vzhled je tzv. porcelání, krystalky tvořící

schránku jsou různě orientovány a lámou sluneční paprsky do všech směrů. Komůrky jsou rourkovité nebo protáhlé, stáčejí se převážně planispirálně. Stěny jsou celistvé, neperforované. Vnitřní prostředí schránky je občas přizpůsobeno pro endosymbionty a obsahuje vnitřní komplexní struktury.

Zástupci: *Alveolina*, *Cornuspira*, *Miliammina*, *Pyrgo*, *Quinqueloculina*, *Sorites*.

2. Spirillinida: Kalcitová schránka se skládá z prolocula a jedné svinuté rourkovité komůrky, která není nijak dělená, nebo se skládá z několika komůrek v závitnici. Hořčíku obsahuje o poznání méně než Miliolida.

Zástupci: *Spirillina*, *Patellina*.

3. Ammodiscidae: Schránku tvoří proloculum a jedna nedělená trubicovitá komůrka. Stěny schránky jsou aglutinované.

Zástupci: *Ammodiscus*, *Glomospira*.

Do ranku Tubothalamea pravděpodobně patřil také druh Fusulinida. Jedná se o již vyhynulý druh, který byl velikostně mnohonásobně větší než většina známých druhů podkmenu Foraminifera (Adl et al. 2005 a Adl et al. 2012).

Rank: Globothalamea

Jedinci mají schránky s několika komůrkami. Schránky jsou trochospirálně vnuté a mohou být monoseriální, biseriální i triseriální (podle počtu komůrek v jednom závitě). Komůrky mají v rané fázi tvar půlměsíce, později jsou však kulovité. Mohou být aglutinované, stejně tak mohou být tvořeny uhličitanem vápenatým.

1. Rotaliida: Schránky jsou u zástupců skupiny Rotaliida radiální, bilaterálně symetrické (pravolevá souměrnost) a jsou tvořeny uhličitanem vápenatým, s nízkým obsahem hořčíku. Stěny jsou perforované. Schránka obsahuje vnitřní kanálkový systém.

Zástupci: *Ammonia*, *Bolivina*, *Elphidium*, *Epistominella*, *Nummulites*, *Rosalina*.

2. Globigerinida: Jedná se o druhy s planktonním způsobem života. Na povrchu schránky se nacházejí nápadně protáhlé ostny. Schránka je kalcitového typu, bilaterálně souměrná, perforovaná. Obsahuje nízké procento hořčíku.

Zástupci: *Globigerina*, *Globigerinoides*, *Globorotalia*, *Orbulina*.

3. Robertinida: Stěny schránek jsou z uhličitanu vápenatého a nejsou celistvé, nýbrž perforované (na povrchu stěny jsou mezi jednotlivými krystalky kalcitu drobné otvory). Stěny jsou průsvitné, tedy tzv. hyalinní. Jednotlivé komůrky navíc obsahují vnitřní rozdělení.

Zástupci: *Hoeglundina*, *Robertina*, *Robertinoides*.

4. Textulariida: Schránka je aglutinovaná, cizorodé částičky, které schránku tvoří, se k ní

mohou připevnit dvěma způsoby. Přilepením k organickým lamelám a posléze cementováním, tzn. částičky se upevní pomocí tmelu vápenatého, křemitého či železitého, který jedinec produkuje jako sekret (tmel). Hořčík je ve schránce obsažen v malém množství.

Zástupci: *Cyclammina*, *Eggerella*, *Reophax*, *Textularia*, *Trochammina*.

5. Carterina: Stěny jsou kalcitové, uhličitán vápenatý zde tvoří krystalky ve formě jehliček, které jsou upevněny na organických lamelách a dávají zástupcům skupiny Carterina specifický vzhled. Hořčík není ve schránce zastoupen ve vysoké míře. Schránky mají vysoký počet komůrek a jsou stočeny trochospirálně.

Zástupci: *Carterina*

(Adl et al. 2005 a Adl et al. 2012)

Rank: Incertae sedis Foraminifera

(Adl et al. 2005 a Adl et al. 2012)

2.10. Ekologie

Foraminifery jsou převážně mořské organismy, nicméně některé druhy žijí v brakických vodách, tj. ve vodách s výrazně nižší salinitou. V brakických vodách se setkáme s geograficky homogenními foraminiferami. Kromě nízkého obsahu soli je pro brakické prostředí také charakteristický významný podíl jemných sedimentů a vysoký obsah rostlinného materiálu (Hašková, 2010). Bentické foraminifery jsou druhově výrazně rozmanitější formou než planktonní. Planktonní formy jsou mnohem mladší (objevují se až v juře) a jsou méně diversifikované (nesetkáme se s nimi tak často). Obě formy mají individuální a velmi složité ekologické nároky (přírodní podmínky, které umožňují jejich existenci) (Houdková, 2017, Scheiner, 2013).

Bentické foraminifery žijí na dně moře. V závislosti na druhu žijí na sedimentu, částečně v sedimentu, nebo žijí úplně v sedimentu. Mohou být sesilní (imobilní) nebo vagilní (mobilní). Asi nejdůležitější je pro bentické foraminifery obsah potravy a kyslíku v sedimentu. Relevantní je ale také obsah dusíku, přítomnost symbiontů, zrnitost substrátu, obsah látek pro stavbu schránky, dostupnost světla atd. (Houdková, 2017, Scheiner, 2013).

Pro planktonní foraminifery je klíčová hloubka, světlo, salinita a obsah vápníku a fosfátů ve vodě. Vůči změně salinity jsou planktonní formy intolerantní. Na změnu teploty zpravidla reagují neschopností rozmnožovat se. Jsou totiž vystaveni stresové situaci a proces rozmnožování je v tu chvíli příliš vysilující. Teplota je určena hloubkou, stejně tak jako tlak, průsvitnost vody, světlo,

obsah kyslíku a živin (Houdková, 2017, Scheiner, 2013).

Nízká salinita má u foraminifer obecně vliv na reprodukci, ale také na velikost či tloušťku schránek. Při poklesu salinity není jedinec schopen produkovat obvyklé množství uhličitanu vápenatého. Komůrky pak mají tenčí stěny, nebo jsou menší. Foraminifery jsou přizpůsobeny na život ve vodách se salinitou v rozmezí od 0,5% do 3,8% přičemž jsou schopny přežít i ve vodách s nižší salinitou, ale v takovém případě jedinci ztrácejí schopnost reprodukce. Podle teploty, kterou jednotlivé druhy upřednostňují a ve které žijí, rozlišujeme foraminifery teplomilné a chladnomilné. Chladnomilné druhy bývají zpravidla větší než teplomilné (Scheiner, 2013).

Foraminifery žijí v různých hloubkových zónách. Každá taková zóna má svá ekologická specifika, která jsou pro některé druhy ideální a některým druhům naopak neumožňují v konkrétní zóně žít. K takovým specifickým oblastem s jedinečnými environmentálními podmínkami patří například přílivové oblasti, karbonátové útesy, šelfová moře a podobně. Právě adaptace konkrétních společenstev na jedinečné environmentální podmínky a přizpůsobení svých ekologických nároků vedlo k fylogenetickým změnám se společenstvu.

Specifické typy foraminifer žijí přichycené na karbonátových útesech a plošinách. Především se jedná o velikostně větší jedince. Karbonátové plošiny jsou považovány za geologicky nejstarší a nejsložitější mořský ekosystém. V dnešní době se s takovými útesy lze setkat zpravidla na ploše ohraničené rovnoběžkami 30° s.š. a 30° j.š. Pro toto rozmezí je charakteristická dobrá prostupnost světla v moři, vyšší teplota vody, vyšší salinita a vysoká rozpustnost uhličitanu vápenatého (Hašková, 2010).

V přílivových oblastech je mnoho rostlinného materiálu (mořské trávy, mangrovníky). V takových oblastech je na malé ploše vysoké zastoupení různých druhů rostlin. Foraminifery takovouto rozmanitost flory vyhledávají a proto je v přílivových oblastech výrazně vyšší populační hodnota foraminifer. Většinou se ale foraminifery shromažďují na několika místech v takové oblasti (nejsou rozmístěny rovnoměrně). Příčinou je také hloubka vody. V přílivových oblastech se může hloubka lišit o několik metrů a to jen na několika metrech čtverečních. Hloubka se zde mění sezónně (důsledek slapových jevů) zpravidla několikrát za den. Spolu s hloubkou se ovšem mění také salinita a teplota vody a její chemické složení. Rozdíly mohou být tak velké a časté, že se na ně foraminifery nedokáží tak rychle přizpůsobovat (Hašková, 2010).

Mělká šelfová moře nebývají druhově rozmanitá na foraminifery. Zastoupení (počet jedinců na metr krychlový) zpravidla stoupá, čím dál od břehu jedinci jsou. Čím blíže jedinci ale jsou středu vodního útvaru, tím si tvoří menší schránky a jejich skulptura je jednodušší. Současně ubývá planktonních druhů. Ovšem hluboký šelf je druhově rozmanitý a bohatý co se týče bentózních i planktonních forem dírkonošců (zastoupení planktonních foraminifer pozorujeme vždy ve

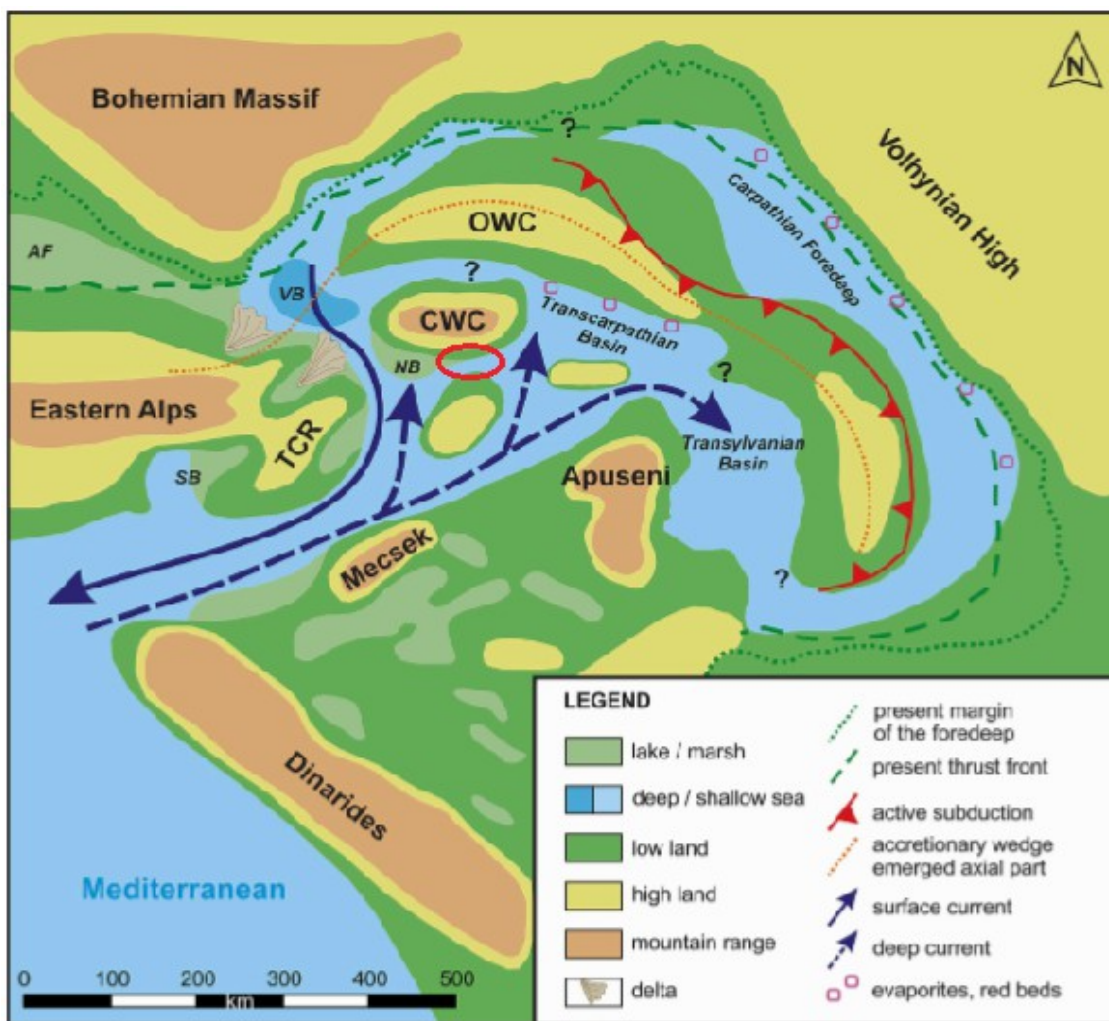
vodním sloupci, hluboký šelf je charakteristický bohatým zastoupením planktonních druhů v téměř celém vodním sloupci). Pokud se jedná o střední šelf, tvoří si foraminifery větší schránky a jejich skulptura je mnohem složitější. Ve velkých hloubkách se zpravidla setkáme pouze s druhy dírkovců, které si tvoří rourkovité komůrky a jejichž schránka je aglutinovaná. Ve velkých hloubkách už ubývá materiálu, který je možné použít na stavbu aglutinované schránky, jedinci pro stavbu používají zpravidla křemité schránky jiných organismů, jehlice či zuby jiných organismů. V některých případech si schránku vytvoří i z roszivek. V určitých hloubkách se uhličitan vápenatý špatně sráží a vyskytuje se pouze v rozpuštěné podobě. Takové hloubce říkáme karbonátová kompenzační hloubka (Hašková, 2010).

2.11. Foraminifera ve střední Evropě

Ve střední Evropě se s dírkonošci setkáváme zpravidla ve fosilizované podobě. Nalézáme je v sedimentech a v závislosti na složení společenstva dokážeme určit, jak jsou jedinci staří. Nálezy mořských fosilizovaných organismů na území střední Evropy nám potvrzují domněnku, že se na zmíněném území nacházelo v předešlých geologických dobách moře a foraminifery k mořským organismům patří.

3. Spodnomiocénní moře ve Střední Evropě

Jak jsem již zmínila, nálezy foraminifer ve střední Evropě nám dokazují přítomnost moře. V druhohorách se v rovníkové oblasti nacházel oceán zvaný Tethys. Jeho pozůstatkem je soustava moří, která ve třetihorách zalévala Evropu. Území, kde se pozůstatky moře nacházely, se nazývá Paratethyda. Dnes jsme schopni zjistit polohu a podobu moře v jednotlivých geologických dobách. Paratethyda byl soubor moří, hlubokých zhruba jako dnešní moře. Při rekonstrukci Paratethydy nám mohou být nápomocny také nálezy fosílií či struktura a povaha sedimentů. Foraminifery nám konkrétně pomohou určit některé ekologické parametry moře. Salinitu, teplotu či produktivitu moře například zjistíme podle izotopového složení schránek foraminifer, jež jsou součástí sedimentu v oblastech, kde se moře nacházelo. *Obr. č. 5* znázorňuje Paratethydu na přelomu spodního a středního miocénu.



Obr. č. 5: Paleografie Centrální Paratethydy, přelom spodního a středního miocénu. V červeném kroužku označena oblast lokalit LKŠ-1 a Čebovce, odkud pocházejí zkoumané vzorky (Kováč et al., 2017).

3.1. Paratethyda

Paratethyda je sedimentační oblast rozkládající se od Alp přes Karpaty, Balkán až na Blízký Východ. Oblast vznikala v třetihorách, když se uzavíralo moře Paratethys. Horninové složení jednotlivých vrstev v jednotlivých geologických obdobích je proměnlivé. Převažuje molasový charakter (sedimenty převážně detritického původu), vrstvy jsou z důvodu tektonické činnosti silně porušené. Vznik Paratethydy byl provázen silnou vulkanickou činností. Pro Evropu představovala Paratethyda spojení s oceánem Tethys (respektive spojení Atlantiku, Indického oceánu a mediteránu) a představit si ji lze jako pásmo táhnoucí se velkou částí Evropy až do Asie. Pásmo však bylo v minulosti mnohokrát přerušeno, čímž byla přerušena komunikace paratethydních mořských bazénů s okolními oceány. Potvrzuje nám to mimojiné také charakter přítomných

sedimentů, který je brakický až sladkovodní a rozlišný v jednotlivých vrstvách. Víme, že sedimenty vznikaly v mělkých vodách (mělké v porovnání s oceány, pravděpodobně byly hluboké do 1000 metrů) (Cicha et al. 1985).

Paratethydu, podle paleografického hlediska, dělíme na Západní, Centrální a Východní. Západní Paratethyda se rozkládá od Ženevského jezera po Sankt Poelten v Rakousku. Jedná se o sedimentační prostory vnějšího západního a severního předhůří Alp. Střední Paratethyda tvoří karpatskou čelní předhlubeň a táhne se přes jižní Moravu, Polsko až na Ukrajinu a na východě po úpatí Jižních Karpat do Dolnodunajské nížiny. Východní Paratethyda prochází euxínsko-kaspickou sedimentační oblastí (Cicha et al. 1985).

Pokud hovoříme o vzniku Paratethydy, dělíme jej na tři stádia. První stádium bylo pojmenováno Eoparatethys, jehož začátek se datuje již v mladším oligocéně. Tehdy se končilo období flyšové sedimentace a začaly se ukládat sedimenty molasového charakteru (zejména v oblasti Karpat). V období oligocénu a miocénu (konkrétně chatt, aquitan a burdigal) existovalo souvislé moře, které spojovalo euxínsko-kaspickou oblast s Rhôneskou pánví (část Alp na území Francie). Dodnes si ale nejsme jisti, jak přesně pokračoval vývoj takového pásma. Posléze docházelo k ukládání brakického rzhakiového souvrství (souvrství odpovídající stáří ottnang), které mělo za důsledek definitivní zánik mořského sedimentačního prostoru Západní Paratethydy (Cicha et al. 1985).

Následující stádium bylo pojmenováno Mesoparatethys a odehrálo se v karpatu a badenu. Tato období byla doprovázena silnou transgresí (postup moře na pevninu) a to z jihu od Středozemního moře. V Karpatech ještě místy přetrvávala sedimentace rzhakiového souvrství, ale postupně začal převládat mořský vývoj. Nejvíce zatopena byla oblast Centrální Paratethydy především v období badenu. Vrchní baden se vyznačuje tím, že Centrální Paratethyda ztratila kontakt s oceánem, jelikož jejich spojení bylo přerušeno. Hladina oceánu klesla a Paratethyda se stala uzavřeným jezerem. Nejmladší baden má tedy brakický charakter. Není ovšem jisté, jak pokračovala sedimentace v oblasti Východní Paratethydy. V oblasti Západní Paratethydy probíhá v badenu jen sladkovodní sedimentace. O karpatu a badenu mluvíme v souvislosti s mladším stupněm vývoje Centrální Paratethydy. Pokud ovšem mluvíme o stejném období avšak o Východní Paratethydě, používáme regionální stupně tarchan, čokrak, karagan a konka (Centrální a Východní Paratethyda spolu s mediteránní oblastí pojmenovávají geologická období rozdílnými termíny, viz. obr. č. 6) (Cicha et al. 1985).

V období od sarmatu až po pliocén hovoříme o stupni vývoje Paratethydy jako o Neoparatethys. Tehdy sedimentační prostor postupně zanikal. Během sarmatu docházelo ke změně salinity a na území Centrální a Východní Paratethydy se mluví o výhradně brakickém prostředí.

Při nástupu panonu se začala postupně Centrální Paratethyda izolovat. Z Paratethydy se tehdy stalo jezero, bylo rozlité přes velkou část Evropy a Balkánu. Bylo velmi mělké a salinita byla nižší než u dnešního Kaspického jezera. V nejmladším miocénu je již proces snižování salinity téměř ukončen, současně již převládá kontinentální sedimentace. Východní Paratethyda zaznamenala také zmíněný proces odsolování, nicméně posléze nastalo období meot, které s sebou přineslo malou mořskou transgresi.

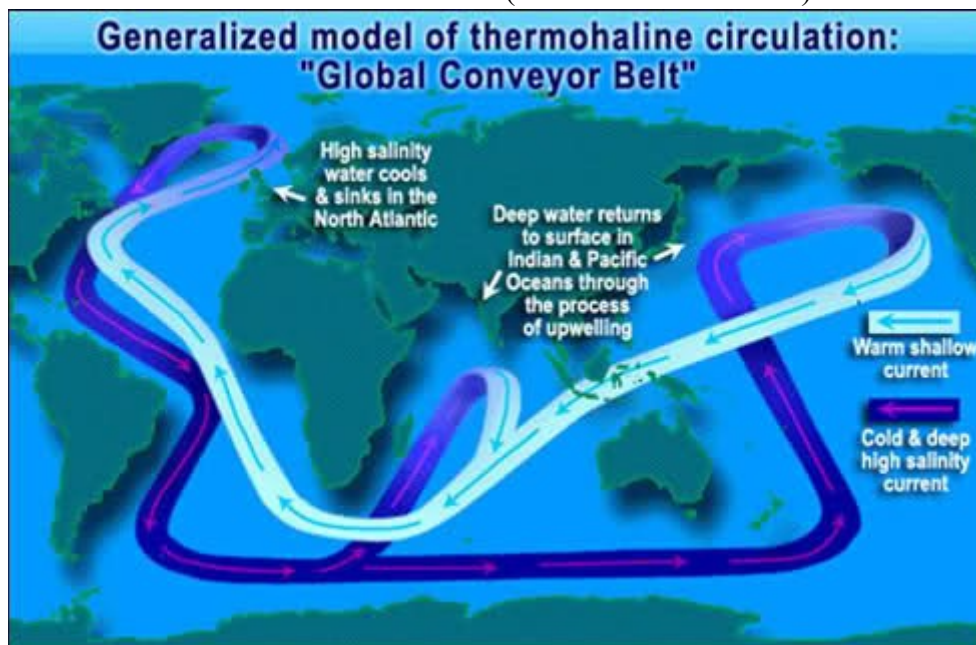
Na území celého sedimentačního prostoru Paratethydy bývalo tedy rozlehlé moře, jehož pozůstatky dnes můžeme nalézt v podobě Kaspického jezera a Černého moře. Když moře ustupovalo z oblasti střední Evropy, zanechalo za sebou původně mořské bazény. Některé byly zcela izolovány od jakéhokoliv oceánu a dle dnešní terminologie bychom je nazvali jezery. Reliktem takového typu bazénu je zmíněné Kaspické jezero. Docházelo ale také k případům, kdy byl mořský bazén stále propojen s oceánem. Spojení většinou zajišťovaly úžiny (různě dlouhá úzká pásma vedoucí z mořského bazénu do oceánu). V závislosti na tektonické činnosti se úžiny periodicky uzavíraly a otevíraly (Cicha et al. 1985).

MIL. ROKOV	EPOCHA	REGIONÁLNE STUPNE CENTRÁLNEJ PARATETHYDY	STUPNE MEDITERÁNEJ OBLASTI	REGIONÁLNE STUPNE VÝCHODNEJ PARATETHYDY
5	PLIOCÉN	RUMAN	PIAČENZ	AKČAGYL
		DÁK	ZANKL	KIMÉR
10	MIOCÉN vrchný	PONT ?	MESSÍN	PONT
		PANON	TORTÓN	MEOT
		SARMAT		CHERSON
				BESARÁB
			SERAVAL	VOLHYN
				KONKA
				KARAGAN
				ČOKRAK
				TARCHAN
				?
15	MIOCÉN středný	KARPAT	LANG	
		OTNANG	BURDIGAL	KOCACHUR
		EGENBURG	AKVITÁN	SAKARAU
		EGER	CHAT	KAUKAZ
25	OLIGOCÉN			

Obr. č. 6: Tabulka stupňového (chronostratigrafického) členění Paratethydy ve srovnání s členěním celosvětově používaným (mediteránním) (Chlupáč et al. 1985).

V závislosti na paleografických změnách (rozmístění moří a výše zmíněných komunikačních cest, hloubka, vznik nových pohoří) a v závislosti na změnách směru větru docházelo ke změnám v proudění moří Paratethydy. Jedním z důležitých typů proudění je tzv. upwelling.

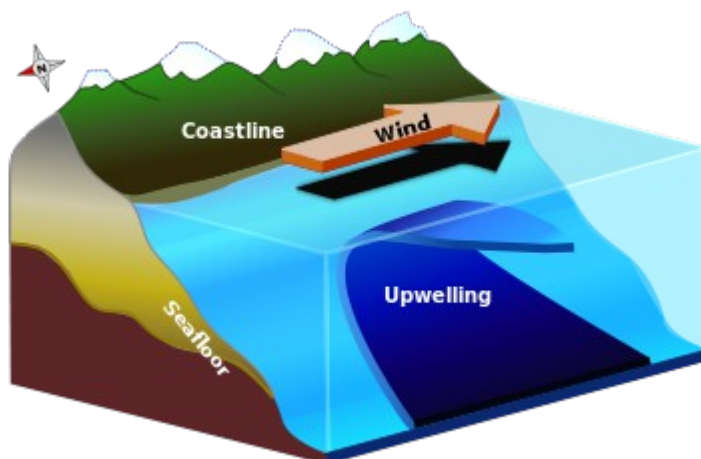
Upwelling je jev přítomný i dnes všude na Zemi a je součástí globální cirkulace oceánských vod, tzv. termohaliniho výměníku (viz. obr. č. 7). Funguje na principu, kdy se studená voda proudící u dna oceánu dostává k hladině, kde se zároveň ohřívá. Takto putuje až k místu, kde se opět potápí a putuje ke dnu. Během této (druhé) fáze se opět ochlazuje. Jev je viditelný například v rovníkové oblasti, kdy na vodu proudící ze západu va východ působí vzdušný proud vanoucí z východu na západ a současně na vodu působí Coriolisova síla, která vodní masy na jižní polokouli stáčí do opačného směru než vodní masy na severní polokouli. Na vodu působí několik sil najednou v různých směrech. Důsledkem je, že se vodní masy pohybují nejen horizontálně, ale také vertikálně. Když se podíváme na cirkulaci vody kolem celé Země, všimneme si, že voda proudí horizontálně, dokud nenarazí na nějakou bariéru, nejčastěji v podobě kontinentu. V tu chvíli se proud vody může rozdělit a část proudu si najde jinou cestu kolem kontinentu. Druhá část proudu se ale často stočí směrem nahoru nebo dolů (záleží, jestli byla nejprve u dna či na hladině) a teprve po vertikální změně směru změni směr i horizontálně (McConnell et al. 2008).



Obr. č. 7: Upwelling kolem celého světa. Světle modrá – teplá voda z hladiny, tmavě modrá – studená voda z hlubiny (<http://i32.tinypic.com/11goop2.jpg>).

V případě Paratethydy (podobně jako u portugalského pobřeží, navzdory teplému klimatu, které v Portugalsku panuje kvůli zeměpisné šířce, je moře studené, protože voda u pobřeží proudí ze

dna na povrch) je klíčovým impulsem pro vznik upwellingu vítr. Pokud vítr vane kolmo na směr toku vody (proto se s upwellingem setkáváme často v úžinách, průplavech či průlivech), vytvoří na hladině žlábek, který není vyplněn vodou (tím jak zčeří hladinu). Voda se snaží hladinu dorovnat do stejné úrovně a na hladinu se dostává studená voda ze dna. Právě ze dna se na povrch dostávají minerály a živiny a oblast se tak stává vyhledávanou oblastí vodních organismů. V případě Paratethydy tedy hovoříme o tzv. pobřežním upwellingu (coastal upwelling) (viz. obr. č. 8).



Obr. č. 8: Coastal upwelling (pobřežní upwelling). Červená šipka ukazuje směr, jak vane vítr a modrá šipka ukazuje proudění vody. Ze dna stoupá studená voda, přestože je těžší než teplá voda. Studená voda s sebou nese živiny a minerály usazené na dně (<https://en.wikipedia.org/wiki/Upwelling#/media/File:Upwelling-labels-en.svg>).

3.2. Jihoslovenská pánev

V případě Jihoslovenské pánve se počátky sedimentace datují do období oligocénu (kišcel, eger, přesahuje až do spodního miocénu). Pobřežní sedimenty jsou tvořeny především pískovci a slepenci, přičemž jsou velmi bohaté na faunu, především měkkýše a také foraminifery (*Miogypsina gunteri*). Horniny postupně v nadloží přecházejí do písčitých slínů, písků a jíílů, také bohatých na mikrofaunu a měkkýše. V egeru rozlišujeme několik souvrství např. souvrství lučenecké, budikovanské, vrstvy od Bretky a fil'akovské souvrství. Eggenburg následuje po egeru a vrstvy eggenburgu leží nad vrstvami egeru transgresivně. Jedná se především o usazeniny pocházející z mělké vody (litorál hluboký do circa 200m), pískovce, písky a písčito-vápnité jíly (rovněž velmi bohaté na měkkýše). Ve vrstvách mladšího eggenburgu lze nalézt kontinentálně pestré štěrkopísky, ryolitové tufy a tufity, což značí, že v mladším eggenburgu byla na území Jihoslovenské pánve souš. V ryolitových tufech a tufitech se často nalézají prokřemenělé zbytky rostlin (Cicha et al. 1985).

Během nastávajícího období (ottnang) došlo k výrazným poklesům a sesedání zemské kůry (subsidence). Začaly se ukládat jíly, uhelná ložiska a také písky šalgotarjanského souvrství (maďarská oblast Šalgotarjan). Popisované prostředí bylo sladkovodní. Následně se začalo moře dostávat do vnitrozemí a mořská voda se transgresivně dostala až na území Jihoslovenské pánve. Usazovat se začaly nejprve sedimenty brakického charakteru a to rzehakiové vrstvy. Nad rzehakiové vrstvy se usadily vrstvy krtíšské (tvořeny zejména pískovci, obsahující nezanedbatelné množství měkkýšů), které se vytvořily již v marinním prostředí a proto již nejsou brakické, ale jejich salinita je normální. Následující nadložné vrstvy tvoří především šlír (vápenný prachovec) a vysoké zastoupení zde má také mikrofauna. Zmíněná souvrství se již řadí k novému sedimentačnímu cyklu zvanému karpát (z tohoto období pocházejí také mé vzorky foraminifer) (Cicha et al. 1985).

Po karpátu nastupuje geologické období baden. Hovoří se o mořském badenu, jelikož oblast Jihoslovenské pánve byla zaplavena mořem. Souvrství, které se uložilo, se nazývá príbelské souvrství, jež je z většiny tvořeno šterky, pískovci, slepenci a litotamniiovými vápenci. Nad zmíněná souvrství se uložilo tzv. souvrství vinické. Vinické souvrství obsahuje ryolitové agregáty. Vyšší baden byl velmi důležitý pro svou vulkanickou činnost. Jednalo se především o andezitový vulkanismus a z těchto dob rozlišujeme souvrství opatovské a lysecké. Vulkanická aktivita působila jako významný činitel pravděpodobně až do nejstaršího sarmatu. Po sarmatu nadchází panon. Zajímavé je, že v Jihoslovenské páni se nesetkáme se sedimentárními vrstvami vznikuvší v panonu. Šterková poltárská formace, ve které se nachází také keramické jíly (kaolin, lupek) se řadí až do dáku (Cicha, 1985).

4. Praktická část

4.1. Lokality LKŠ-1 a Čebovce

Jak jsem již zmínila, obě lokality leží v oblasti Jihoslovenské pánve. Konkrétně v místě jejich dnešní polohy se v miocénu nacházelo moře. Pravděpodobně bylo poměrně mělké (v porovnání s dnešním oceánem, bylo hluboké do 1000m) a jelikož se nacházelo v oblasti, kde fungoval upwelling, bylo jistě velmi bohaté na minerály i živiny. Nic dalšího o jeho vlastnostech ale nevíme jistě.

Lokalita LKŠ-1 leží u obce Hámor poblíž hranice s Maďarskem. Jedná se o hluboký vrt, proto je na mapce označen jen bodem. Mé vzorky byly sebrány v hloubce 135m. Čebovce jsou povrchovým výchozem, proto *mapa č. 9* ukazuje vrt jako oblast. Lokalita je pojmenována podle

obce Čebovce, která se v daném místě nachází. Šipka na *mapě č. 9* ukazuje na místo, ve kterých byly mé vzorky sebrány. Dle *obrázku č. 10* vidíme, že odkryv Čebovce je zhruba tři metry vysoký. Vzorky jednotlivé úrovně jsou číslovány odspoda. Mé vzorky pocházejí z úrovní 0 a 5. Vzorky z úrovně 0 se nacházely v hloubce 3 metry pod povrchem (na bázi stěny odkryvu) a vzorky z úrovně 5 ležely asi metr nad bází.

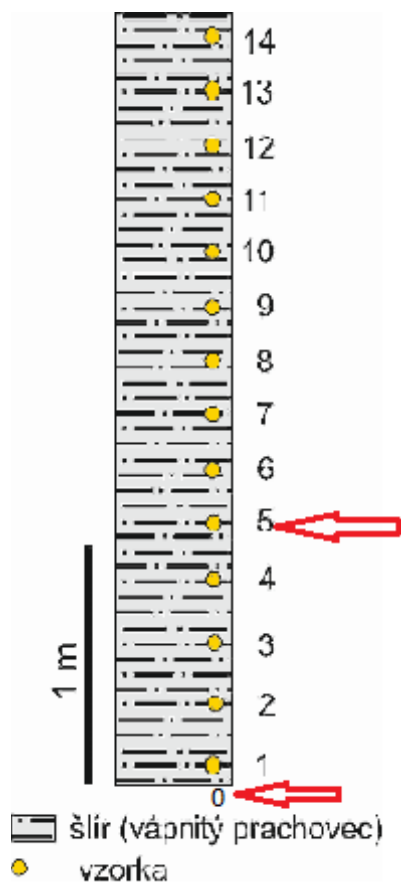
V lokalitě LKŠ-1 byly jednotlivé paleografické ukazatele zkoumány na základě analýzy stabilních izotopů, především díky schránkám jedinců rodu *Globigerina*, jelikož právě *Globigerina* bývá nejvýrazněji zasažena environmentálními změnami a konkrétní změny jsou na ní nejlépe měřitelné (způsobeno je to tím, že *Globigerina* je planktonní druh a ukazuje nám, jaké byly podmínky v povrchové vodě, kde žila a tvořila si schránku, do které si ukládala signály z mořské vody). Zkoumala se například teplota, salinita, produktivita, hloubka apod. v období karpát. Na základě analýzy bylo vypořováváno, že teplota zůstávala víceméně konstantní a oblast nebyla zasažena výraznými výkyvy teplot. V hloubce 135 metrů, byla voda chladná (Kantor a Šutovská, 1992).

Produktivita se zjistila být nadprůměrná ve vrchních vrstvách vrtu, naopak ve větších hloubkách bylo moře podprůměrně produktivní. Zkoumán byl také rozdíl izotopového zastoupení ve schránkách bentických foraminifer v LKŠ-1 oproti bentickým foraminiferám ze Středozemního moře. Oproti mediteránu obsahovaly foraminifery z LKŠ-1 ve schránkách výrazně méně izotopu ^{18}O . Jedná se o důsledek rozdílných hydrografických podmínek Paratethydy a mediteránu, přestože byly v jistých dobách propojeny (Kantor a Šutovská, 1992).

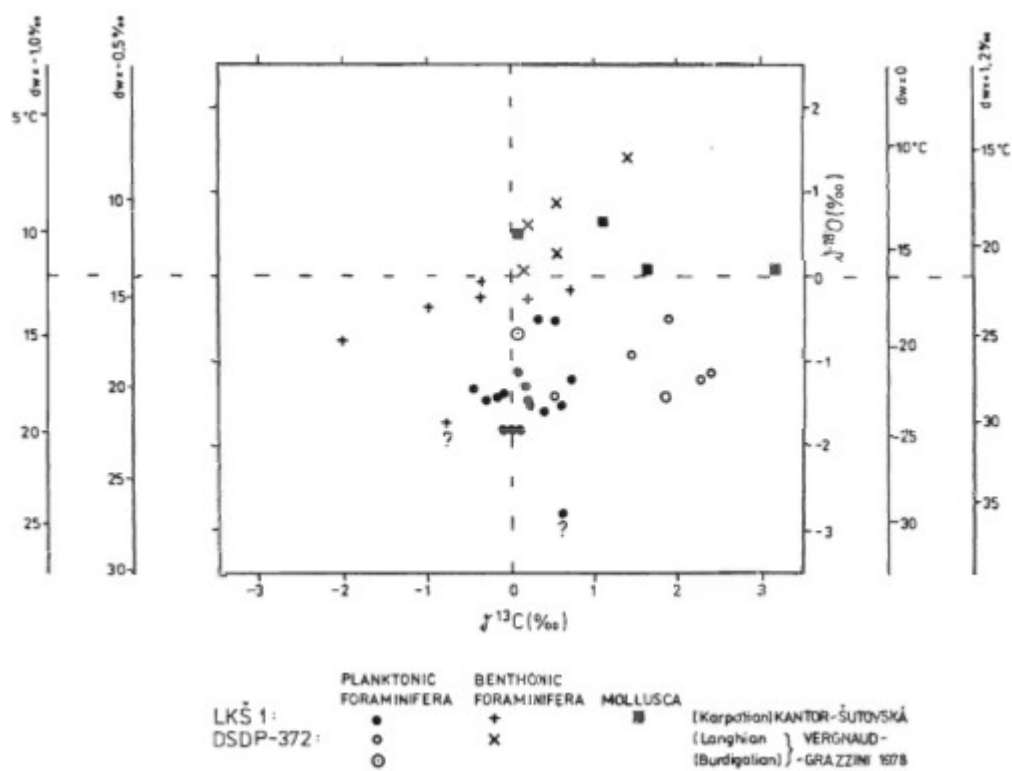
V lokalitě LKŠ-1 se také zkoumala hloubka, jakou mohlo v daném místě moře mít. Určovalo se tak podle poměru počtu bentických druhů foraminifer v porovnání s planktonními (s ohledem na to, v jaké hloubce žily). Na základě výsledků byla stanovena hloubka zkoumaných vzorků (nalezeny v hloubce 138m) na 750m. Zajímavým zjištěním bylo, že foraminifery z lokality LKŠ-1 se svým izotopovým složením nepodobají jedincům z jiné lokality Centrální Paratethydy (z období spodního miocénu) (Kantor a Šutovská, 1992). Izotopové složení foraminifer z lokality LKŠ-1 (*viz. obr. č. 11*) můžeme porovnat s mým měřením (*viz. výsledky*).



Obr. č. 9: Mapa lokalit LKŠ-1 (označeno červeným puntíkom) a Čebovce (ohraničeno červenou křivkou, šipka ukazuje na místo, kde byly sebrány vzorky) (<https://mapy.cz/zakladnix=19.5253929&y=48.2121772&z=11&source=area&id=29304>).



Obr. č. 10: Profil vrtu Čebovce. Červené šipky ukazují na místa, odkud pocházejí vzorky (5 a 0) (Hudáčková, nepublikovaná data).



Obr. č. 11: Izotopové složení foraminifer v lokalitě LKŠ-1 (Hudáčková, nepublikovaná data).

4.1. Materiál

Vzorky foraminifer, se kterými pracuji, pocházejí z lokalit LKŠ-1 a Čebovce z období karpátu (karpát je regionální označení geologického času používaný pro Centrální Paratethydu). Karpát odpovídá také přelomu spodního a středního miocénu (vzorky jsou tedy staré zhruba 16 milionů let, viz. *obr. č. 12*). Lokality LKŠ-1 a Čebovce se tím pádem formovaly také v karpátu.

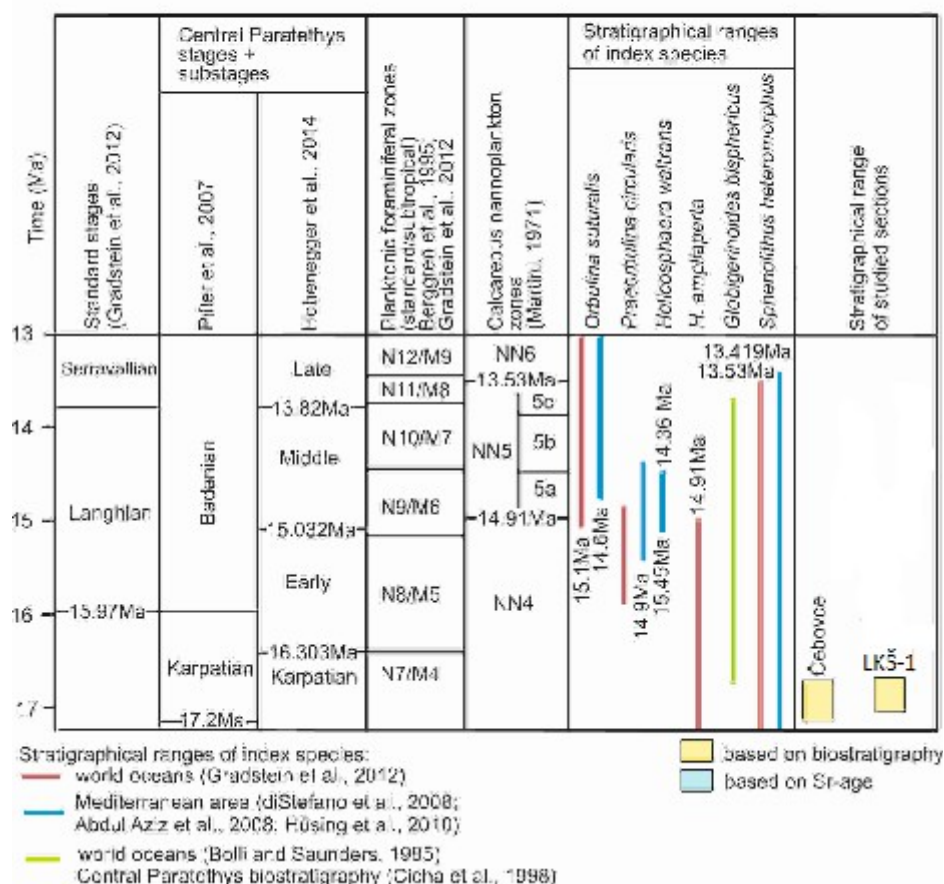
Sedimenty, které se nacházejí v obou lokalitách, jsou především vápnitě šlíry. Zmíněné lokality se nacházejí v Jihoslovenské pánvi, což je součástí oblasti zvané Centrální Paratethyda. Konkrétně se lokalita LKŠ-1 nachází jihozápadně od města Lučenec, poblíž vsi Hámor. LKŠ-1 již leží blízko slovensko-maďarské hranice. Čebovce jsou od lokality LKŠ-1 vzdáleny přibližně 20 km a obě leží poblíž města Velký Krtíš (LKŠ-1 leží od Velkého Krtíše východně, zhruba 15 km daleko, Čebovce leží asi 5 km od Velkého Krtíše, směrem na jihozápad). V mé práci zkoumám vzorky rodu *Globigerina*.

V době karpátu, kdy se na území Slovenska nacházelo moře, mohlo dojít k náhlým environmentálním změnám, které by mohly zodpovídat za kumerforemnost (jíž se v mé práci zabývám) některých jedinců, kteří v té době v dané lokalitě žili. Právě vyslovenou hypotézu (že environmentální změny nejspíš zapříčinily tvorbu kumerforemních schránek) se pokusím zdůvodnit.

Pro zjištění environmentálních podmínek je klíčová analýza stabilních izotopů obsažených ve schránkách. Při provádění analýzy izotopového složení je důležité porovnávat kumerforemní jedince s normálně vyvinutými. Pokud se provádí analýza pouze u planktonních druhů, zjistíme ekologickou situaci daného období pouze pro povrchovou mořskou vodu (pochopitelně pro hloubku, ve které se zkoumané společenstvo vyskytovalo, pokud bychom chtěli zjistit výsledky pro celý vodní sloupec, musíme k analýze vybrat zástupce všech vrstev vodního sloupce). Jestliže použijeme při analýze izotopového složení také bentos, výsledky se budou týkat mořského dna (není tedy možné porovnávat kumerforemní planktonické zástupce s bentózními normálně vyvinutými zástupci).

Pro mou práci jsou klíčové výsledky z měření izotopového složení schránek, vlastní pozorování pod binokulární lupou a elektronovým mikroskopem, snímky z mikroCT a 3D snímky.

Figure 1_nanno



Obr. č. 12: Stratigrafická tabulka geologických časů. Porovnává čas, geologický čas a společenstvo, které se v dané době vyvíjelo. V mém případě vzorky spadají do období karpatu, kdy se vyvíjel druh *Globigerinoides* a vzorky pocházejí z lokalit LKŠ-1 a Čebovice (v tabulce označeny v posledním sloupci) (Holcová, nepublikovaná data).

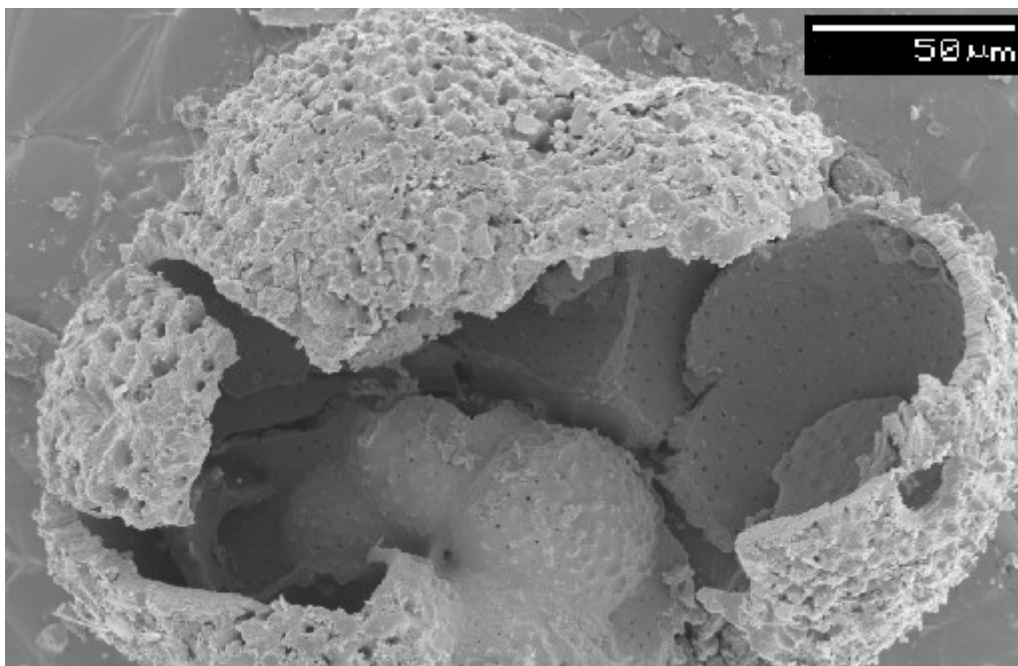
4.3. Metodika výzkumu

Když jsem začala docházet na Přírodovědeckou fakultu, byly již vzorky sebrány a připraveny ke zkoumání (sebrané sedimenty byly vyplaveny sítem s oky o velikosti 0,063 mm, částičky které prošly sítem dále nazýváme výplav). Do mých rukou se dostalo několik zkumavek s výplavem. Každá zkumavka pocházela z jiné lokality. Do Petriho misek jsem si vždy nasypala část nějakého výplavu a nejprve jsem jej jen pozorovala pod binokulární lupou. Vzhledem k tomu, že jsem s binokulární lupou pracovala poprvé v životě, trvalo nějakou dobu, než jsem se naučila správně zaostřovat a také se do ní správně dívat.

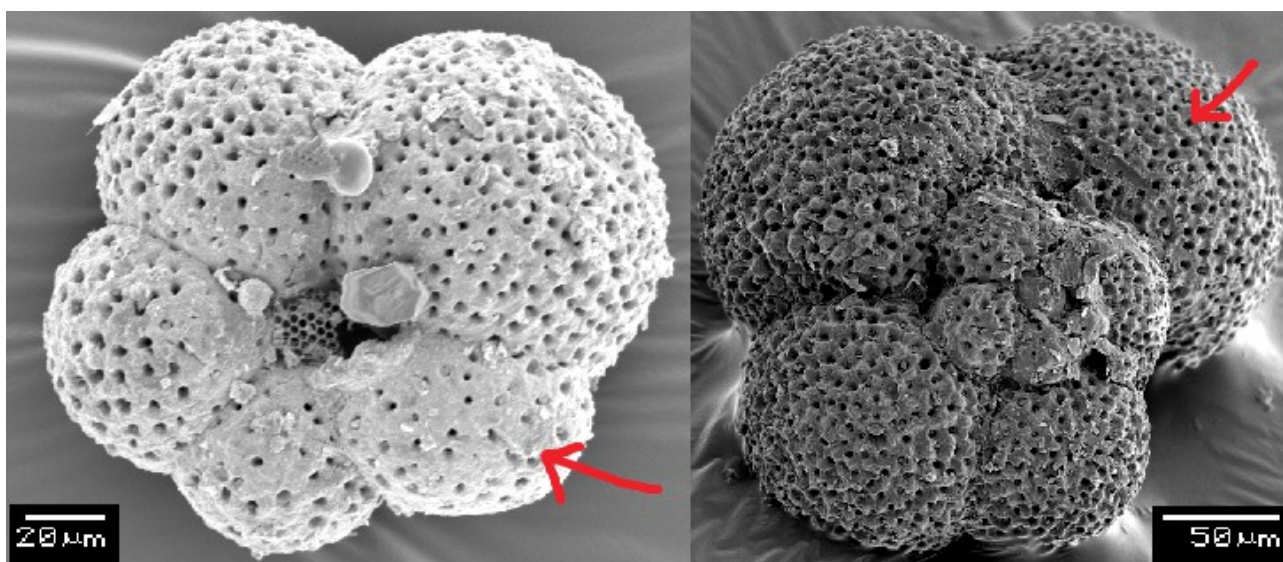
Mým prvním úkolem bylo vybrat několik jedinců z výplavu a nalepit je na hliníkový nosič tvaru mince. Snažila jsem se vybírat především jedince se schránkou s pěti komůrkami (*Globigerina quinqueloba*). U pětikomůrkových schránek byla totiž zpozorována zmíněná malformace schránky. Vlastně omylem jsem vybrala také několik jedinců se čtyřmi komůrkami (*Globigerina bulloides*) v závitě a zjistila jsem, že i u tohoto druhu je malformace přítomna. Vyhledávala jsem jak normální schránky tak i malformované. Použila jsem nosič, na který jsem nalepila čtvereček oboustranné lepicí pásky o velikosti odpovídající velikosti nosiče. Z výplavu jsem jednotlivé jedince vybírala jehlou. Jehlu jsem přiblížila k vybrané schránce, která se díky opačnému elektrickému náboji přitiskla k jehle a já jsem ji mohla nalepit na lepicí pásku. Ne vždy však jehla nesla opačný náboj než schránka. V takových případech schránka po přiblížení jehly doslova odskočila. Aby se změnil náboj jehly, většinou pomohlo, když jsem jehlu otřela o vlasy. Při nalepování na lepicí pásku jsem se snažila, aby byla zhruba polovina schránek ústím vzhůru a druhá polovina směřovala ústím dolů. Nejprve jsem schránky vybírala přímo z výplavu, což bylo snadné v případě lokality LKŠ-1. Jedinci z lokality Čebovce však byli o poznání menší a jejich zastoupení ve výplavu bylo výrazně nižší než v případě LKŠ-1. Zvolila jsem tedy metodu flotování (plavení). Výplav jsem přesypala do kádinky a přidala jsem do něj trochu vody. Výplav se usadil na dně, jen prázdné schránky zůstaly plavat na hladině, jelikož nebyly vyplněny jiným minerálem či sedimentem a jejich hustota tak byla menší než hustota vody. Flotování mi zajistilo, že jsem vybrala jen prázdné schránky, jelikož vyplněné není možné použít při izotopové analýze. Vodu jsem opatrně slila do Petriho misek a nechala několik dní ležet, aby voda vyschla. V miskách pak již zbyl jen prach a schránky, které tudíž bylo mnohem snazší vybrat a nalepit. Na papír jsem si rozkreslila, jak jsou schránky zhruba rozmístěny a jednotlivé schránky jsem očíslovala. Polepené nosiče byly určeny k pozlacení. Byl na ně nastříkán roztok s vysokým obsahem zlata. Poté již byly nosiče připraveny na vložení do elektronového mikroskopu.

SEM (rastrovací elektronová mikroskopie) Hitachi S-3700N, snímky jsem pořizovala pomocí detektoru SE v high vacuu (tlak byl tedy nižší než 1Pa). Urychlovací napětí 10000V, proud emise 32000nA, pracovní vzdálenost 10,4mm (Holcová, 2013).

Zde jsem všechny schránky nafotila a z nejpovedenějších fotografií jsem vytvořila tabule. Některé schránky jsem ještě následně rozbila. Jehlou jsem se snažila propíchnout poslední komůrky, aby se dal pořídit snímek vnitřní stěny schránky (viz. obr. č. 13). Po rozbití před vložení do elektronového mikroskopu se však musely nosiče opět pozlatit. Jedna z tabulí je tvořena snímky s detaily na vnitřní stěny schránek. Jednotlivé fotografie jsem pak pojmenovala podle očíslování na papíře. Obr. č. 14 ukazuje rozdíl mezi kumerforemní a normálně vyvinutou schránkou. Jedná se o foraminiferu rodu *Globigerina* s pěti komůrkami v závitě.



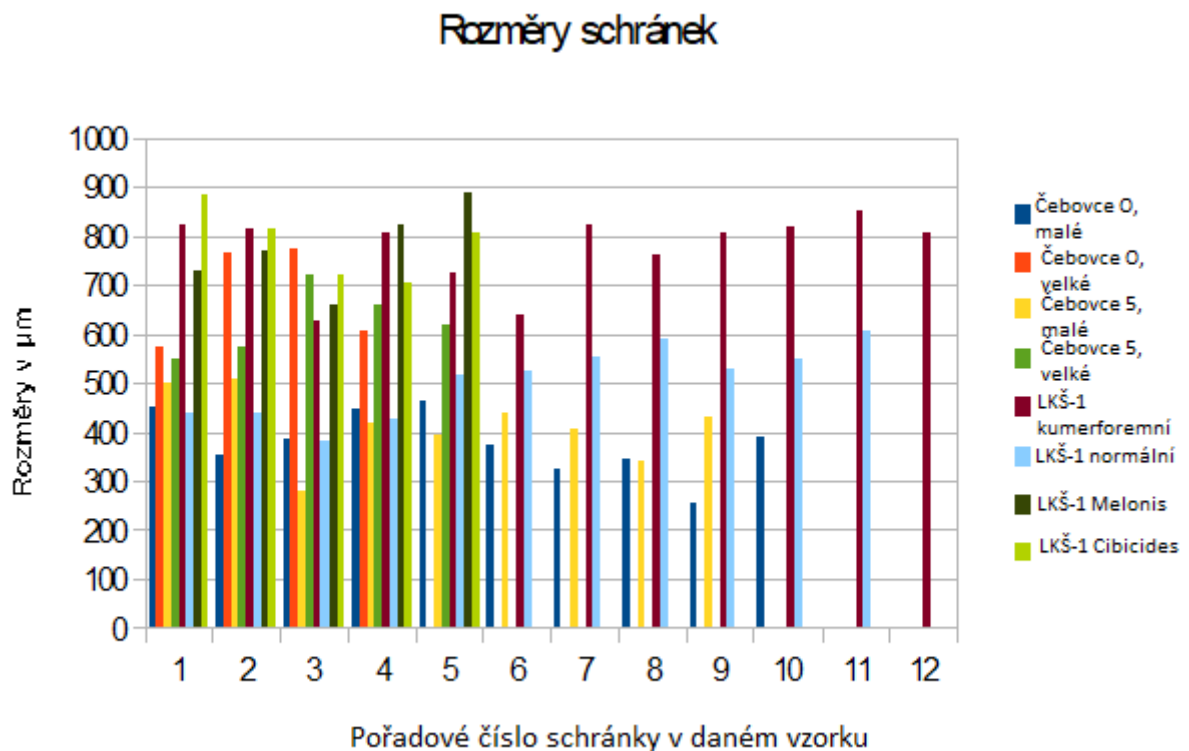
Obr. č. 13: Detail vnitřku schránky, vinutí komůrek (elektronový mikroskop, orig.).



Obr. č. 14: Porovnání kumerforemní schránky (vlevo) a schránky bez malformace (vpravo). Červené šipky ukazují na poslední komůrku. V případě kumerforemní schránky je menší než předposlední. U běžně vyvinuté je poslední komůrka největší (elektronový mikroskop, orig.).

Dalším úkolem pak bylo vyfotografovat schránky přímo z binokulární lupy. Použitý mikroskop (Olympus s projekčním zařízením) umožňoval sledovat pozorovaný objekt na obrazovce PC, přímo vyfotit a jednotlivé schránky bylo možné okamžitě změřit. Komůrka se měřila od nejvzdálenějšího bodu poslední komůrky od středu. Počítačová funkce zde nakreslila tečnu. Rovnoběžně s touto tečnou byla vykreslena další tečna, která se dotýkala schránky v nejvzdálenějším bodě od první tečny. Naměřené délky jsem následně zanesla do tabulky pro

přehledné porovnání. Při fotografování v tomto případě nebyl důležitý ostrý obraz, kde je možné rozpoznat jednotlivé komůrky schránky. Důležité bylo, aby byl jasný obrys schránky, což bylo podstatné pro správné změření délky schránky. Pro fotografování pod binokulární lupou jsem již schránky nelepila na mince. Pouze jsem schránky vybrala do speciálních komůrek, které se používají na zkoumání předmětů pod mikroskopem. Pro fotografování jsem vybrala zkoumané planktonní druhy. Současně jsem ale také vyfotografovala i některé bentózní druhy. Graf č. 1 porovnává velikosti schránek zkoumaných foraminifer na základě měření pomocí PC propojeného s binokulární lupou. Jelikož se vzorky velikostně lišily, lišil se také počet schránek. Pro analýzu izotopů bylo zapotřebí mít pro každý vzorek objemově přibližně stejné množství. Můžeme si všimnout, že největší jsou foraminifery *Cibicides* a *Melonis*. Ostatní jsou *Globigerina*. Velikostně jsou také rozděleny na menší a větší. Rozdělila jsem je také z toho důvodu, že jejich velikost může značit rozdílné izotopové složení. Velikostně jsem rozdělila pouze vzorky z Čebovců. Foraminifery *Globigerina* z LKŠ-1 byly velikostně vyrovnané. Všimnout si ale můžeme velikostního rozdílu mezi normálně vyvinutými a kumerforemními jedinci z LKŠ-1. Kumerforemní foraminifery jsou oproti normálně vyvinutým až o polovinu větší. Rozměry jsou uvedeny v mikrometrech.



Graf č. 1: Porovnání rozměrů schránek foraminifer. Osa x značí pořadové číslo schránky v daném vzorku a osa y udává délku schránky v mikrometrech. Barvy rozlišují jednotlivé vzorky. Pokud není uveden druh, jedná se o rod *Globigerina* (Graf: Eliška Rajmonová).

Popsané úkoly spočívaly především v pozorování z vnějšku. Snímky z elektronového mikroskopu mi umožnily zjistit, ve kterém ontogenetickém stádiu dochází k malformaci schránky. Měření délky schránek mi umožnilo porovnání velikostí schránek nejen mezi lokalitami ale také mezi druhy. Bentózní druhy byly zpravidla větší než planktonní.

Komůrky se vzorky vyfotografovanými pod binokulární lupou byly následně určeny pro výzkum pomocí mikroCT. Obrázky z mikroCT se dají ještě dále pozorovat a upravovat v programech pro 3D úpravu obrázků. Dokážeme si tak vyobrazit foraminiferu v jednotlivých ontogenických stádiích a jsme schopni podívat se i dovnitř schránky. Do podobné úpravy jsem se ale nepouštěla.

Z výplavu jsem také vybrala několik velmi pěkných jedinců, kteří byli posláni na 3D snímání. Funguje na principu rozlišování částí hmoty s rozdílnou hustotou pomocí odstínů šedé. 3D mikro-tomografie, vzorky byly umístěny na rotační stolek, který se pohybuje automaticky ve třech osách. Pro zaznamenání průchodu záření byl použit čip Medipix 2 (bitová hloubka 14 bitů na jednu akvizici). Senzor detekuje záření 1000 μm vrstvou křemíku. Snímky jsou zvětšeny 40-45 násobně (Holcová, 2013).

Velmi podstatné pro nalezení příčiny malformace schránek bylo zkoumání izotopového složení. Zde jsem zkoumala vícero druhů. Planktonní i bentózní. Vždy stejný počet schránek od každého druhu jsem přenášela do zkumavek. Dále už jsem jen čekala na výsledky. Do zkumavky byla přidána kyselina, která schránky rozpustila. Poté se zkoumal poměr lehčích a těžších izotopů kyslíku a uhlíku. Izotopy se porovnávají se standardy současného moře a se standardy původního moře. Mně byla následně zaslána tabulka, která porovnává hodnoty standardů s hodnotami schránek. Čísla (hodnoty) vyjadřují rozdíl, kterým se liší izotopové složení schránky od standardu a proto mohou být hodnoty kladné i záporné. Každá zkumavka s jedním druhem byla podrobena měření celkem šestkrát. Průměrná hodnota výsledků je pro mě nejdůležitější. Průměry hodnot jsem použila pro vytvoření bodového grafu, kde každý bod představuje jednu zkumavku. U většiny druhů jsem použila jednu zkumavku a u zkoumaného rodu *Globigerina* jsem rozlišovala lokalitu, velikost a pochopitelně i malformaci. Pro jeden druh jsem měla tedy několik zkumavek. Mým cílem bylo porovnat malformované a normální jedince.

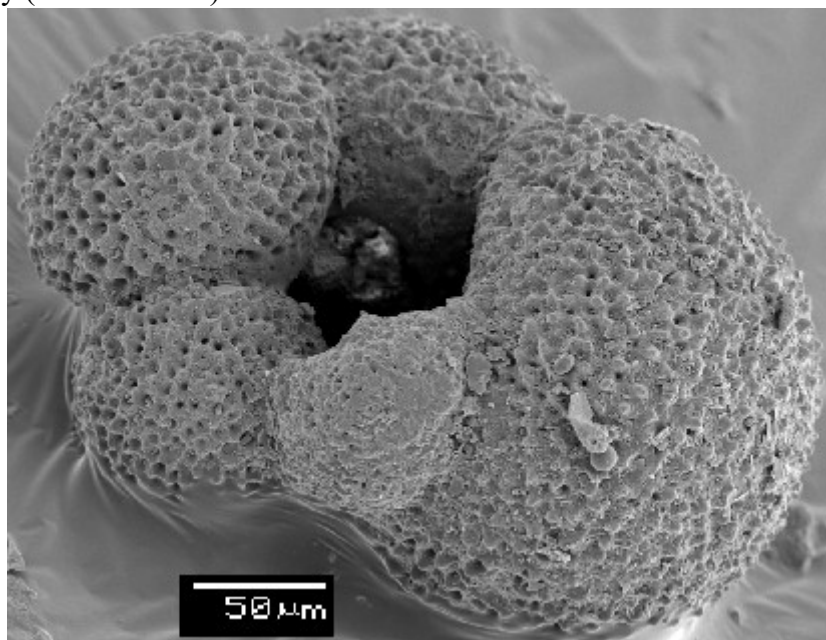
Metodu izotopového datování lze použít pouze v případě, že schránka není vyplněna jinou horninou či minerálem. V tom případě bychom totiž zkoumali složení horniny, která schránku vyplňuje. Důležité také je, aby hornina nebyla rekrystalizována v průběhu diageze. Schránky by se přeměnily s okolním sedimentem a ztratily by původní strukturu. Při metamorfóze se také mění minerální složení sedimentu.

V případě našich vzorků ale bylo možné analýzu izotopového složení provést, protože

vybrané schránky nebyly vyplněny jiným minerálem či horninou a sedimenty, ve kterých se schránky vyskytovaly, nebyly postihnuty diagenézí. Ověřila jsem si to při pozorování na elektronovém mikroskopu. Povrch schránek byl hladký a nejevil známky rekrystalizace.

4.4. Výsledky

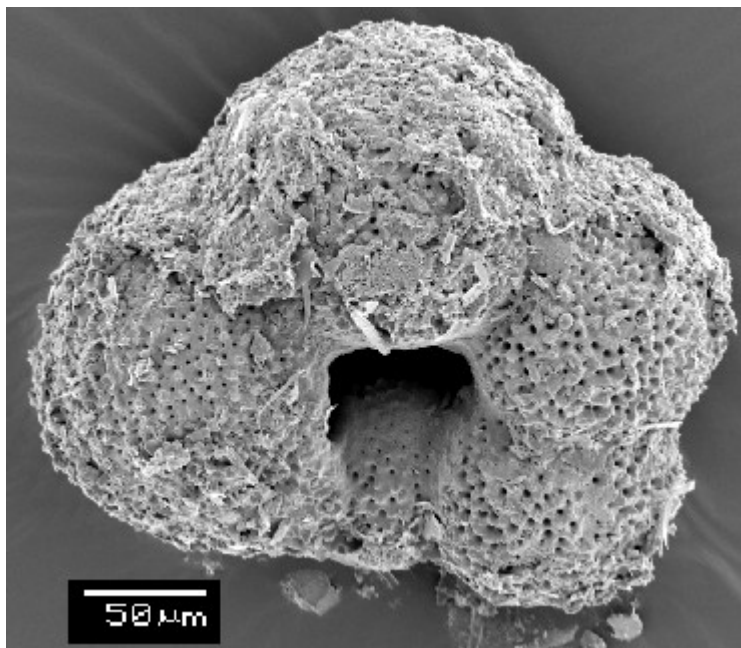
S prvními vzorky jsem pracovala pod elektronovým mikroskopem, kde jsem pořizovala fotografie. Díky fotografiím jsem si mohla podrobně prohlížet a porovnávat malformované i normální schránky s pěti a čtyřmi komůrkami v závitě. Zkoumala jsem otázku, zda k malformaci dochází vždy ve stejném ontogenetickém stádiu. Díky zmíněným fotografiím z elektronového mikroskopu jsem došla k závěru, že kumerforemní komůrka bývá ve většině případů poslední komůrka schránky (viz. obr. č. 15).



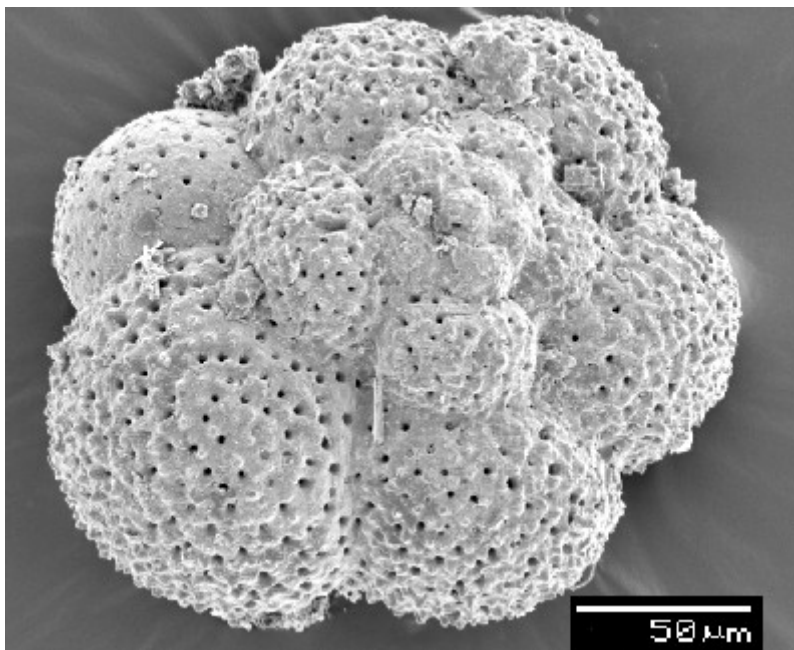
Obr. č. 15: Foraminifera si vytvoří kumerforemní pouze poslední komůrku, zde si původně čtyřkomůrková foraminifera do závitě postavila ještě pátou komůrku (*Globigerina bulloides*) (elektronový mikroskop, orig.).

Není to však pravidlem, jelikož u jiných pětikomůrkových jedinců jsem vyzorovala, že již předposlední komůrka je kumerforemní a poslední je pak ještě menší než předposlední (viz. obr. č. 16). Případně si může jedinec přidat do závitě o komůrku navíc. Kumerforemní komůrka může mít také docela jinou skulpturu, někdy může do závitě se správným počtem komůrek přidat jedinec o komůrku navíc a vytvoří tak nový typ kumerforemní schránky (viz. obr. č. 17). Vyslovuji tedy závěr, že malformace nevzniká v určitém stádiu ontogeneze. Přitom uvažuji, že normální, schránka

bez malformace, je definovaná jako postupně přirůstající komůrky, které jsou svým objemem vždy větší než schránka předchozí. V mé práci se zabývám jedním typem malformace a sice kumerforemností. Kumerforemnost znamená, že objem nově narostlé komůrky je menší než objem komůrky předchozí.



Obr. č. 16: Příklad kumerforemní schránky, kdy jsou kumerforemní již poslední dvě komůrky (*Globigerina quinqueloba*) (elektronový mikroskop, orig.)



Obr. č. 17: Foraminifera *Globigerina quinqueloba* má běžně pět komůrek v závitě. Tato si ale vytvořila v šestou komůrku do závitě. Poslední komůrka je menší než předchozí a má odlišnou skolpturu. Není spinózní (nená ostny) a je pravidelnější než ostatní komůrky (elektronový mikroskop, orig.).

Ontogenetickou fází, při které vzniká kumerforemní schránka, tedy dle mých podkladů určit nelze. U kumerforemních schránek s pěti komůrkami je kumerforemní poslední komůrka popřípadě poslední dvě komůrky. U čtyřkomůrkových schránek je přítomna malformace pouze u poslední schránky. Kumerforemní jedinci se čtyřkomůrkovou schránkou si dokonce poslední kumerforemní komůrku postaví více do prostoru. Poslední komůrka se v jejich případě vymyká běžnému schématu čtyřkomůrkové schránky, ale naopak si schránku jedinec postaví podobně jako pětikomůrkový jedinec. Dalším výsledkem tedy je, že mezi druhy (ale i u jednoho druhu) se kumerforemnost sama o sobě liší. Stavba schránek foraminifer je rozdílná i když porovnáváme vzorky z lokalit Čebovce a LKŠ-1. Schránky foraminifer z lokality LKŠ-1 jsou o poznání větší než foraminifery z Čebovců.

Poslední otázka, kterou je třeba zodpovědět, se ptá, jestli kumerforemnost zaznamenáváme pouze u jednoho druhu, či u vícero druhů. Já jsem se svým pozorováním zaměřila konkrétně na rod *Globigerina*. Původně bylo mým záměrem sledovat pouze pětikomůrkové jedince, ale během práce jsem se začala zabývat i čtyřkomůrkovými jedinci, při pročítání literatury jsem zjistila, že kumerforemností se zabývalo již vícero autorů (př. Olsson, 1973). Přičemž kumerforemnost byla zaznamenána u více druhů. Z pozorování pod binokulární lupou a ze snímků z elektronového mikroskopu jsem zjistila, že kumerforemní schránky si tvoří pětikomůrkové i čtyřkomůrkové foraminifery rodu *Globigerina*. Výsledek tedy zní, že kumerforemnost není fenoménem jediného druhu.



Graf č. 2: Graf ukazuje, jak se liší zastoupení těžších izotopů kyslíku a uhlíku ve schránkách foraminifer od standardu. Každý bod grafu představuje jednu zkumavku s několika vzorky určitého

druhu foraminifer. Červená čísla u jednotlivých bodů souhlasí s číslováním zkumavek, slouží pro lepší orientaci v grafu. Čísla 5, 13, 14 a 26 označují zkumavky obsahující kumerforemní schránky. Ve všech čtyřech případech se jednalo o zástupce rodu *Globigerina* s pěti komůrkami v závitě (Graf: Eliška Rajmonová).

Výsledky z geochemického výzkumu nám mohly ukázat, zda je kumerforemnost schránek důsledkem změn ekologických podmínek. Klíčovým ukazatelem je pro mě graf č.2. Kumerforemní jedinci (v grafu označení čísla 5, 13, 14 a 26) na grafu leží poměrně blízko osy y. Osa y znázorňuje standardní množství izotopu ^{18}O ve vodě. Kumerforemní schránky se tudíž od standardního množství izotopu ^{18}O obsaženého v mořské vodě příliš nelišily. Největší rozdíl obsahu těžšího izotopu kyslíku ve schránce od standardu (schránky s vyšším obsahem izotopu ^{18}O v porovnání se standardem) se objevuje u foraminifery (8), *Globigerinoides* (24) a *Cibicides* (16, 19, 22, 25) (*Globigerinoides* je, stejně jako *Globigerina*, planktonní druh, ovšem žije v létě spíše v teplejší povrchové vodě, zatímco *Globigerina* žije na jaře a na podzim (Hemleben et al. 1998)). Vyšší obsah těžšího izotopu kyslíku v mořské vodě by mohl znamenat vysoký výpar vody, tudíž i teplejší klima. Stejně tak by ale mohl značit chladnější období, kdy docházelo k nabývání objemu ledovců (při růstu ledovců si led ukládá lehčí izotop a těžší zůstává ve vodě). S takovýmto případem (velkého zalednění, tudíž studené vody) ovšem počítáme pouze v okrajových oblastech oceánů. V prostředí Paratethydy se teplota mění na podle aktuálního výparu a přítoku sladké vody. V kombinaci s vyšším obsahem těžšího izotopu uhlíku, jenž značí vyšší produktivitu moře pro planktonní druhy, ale pro bentické druhy značí nižší produktivitu, bych přikláněla k první možnosti. Tedy, že moře bylo vystaveno většímu teplu, tudíž i vyššímu výparu. V teplejším období bývá produktivita moře nižší (v polárních oblastech je moře bohatší na plankton, umožňuje tak život velkým kytovcům, naopak kolem rovníku je moře chudé na plankton). Vzhledem k tomu, že body číslo 8, 16, 19, 22, 24 a 25 leží v grafu v prvním kvadrantu, znamená to, že byly vystaveny popsané situaci, tedy vyšší produktivita moře (pro planktonní druhy 8 a 24) v kombinaci s vysokým výparem (výpar převažoval nad přítokem). 16, 19, 22, 25 jsou bentické druhy, pro ně výskyt v prvním kvadrantu značí malé množství fyto-detritu na dně, tudíž i nižší primární produktivitu. Pro plankton znamená vyšší obsah těžšího izotopu uhlíku velké množství fytoplanktonu, který se nachází v horních vrstvách vodního sloupce. Fytoplankton spotřebovává lehčí izotop uhlíku na fotosyntézu, planktonní foraminifery tudíž ke stavbě své schránky využívají zbylý těžší izotop uhlíku. Oproti planktonu, bentické foraminifery postrádají na dně moří dostatek živin. Díky popsáním indiciím tvrdím, že vyšší teplota, vyšší salinita a vyšší primární produktivita moře s tvorbou kumerforemních schránek nesouvisí nijak zásadně.

Vzorky číslo 2 a 3, pětikomůrkové foraminifery rodu *Globigerina*, ukazují, že moře bylo za jejich života průměrně až vysoce produktivní (jedná se o planktonní druhy). Oproti standardu však obsahují mnohem menší množství izotopu ^{18}O . Tato kombinace by tedy mohla ilustrovat moře bohaté na živiny, pravděpodobně nepříliš teplé. Pravděpodobně bude dost naředěné vodou z říčního přítoku (přítok převažoval nad výparem). Salinita moře bude tedy nízká. Nicméně ani nízká salinita pravděpodobně nebude klíčovým podnětem k vytvoření kumerforemní schránky.

Dalším extrémním případem jsou vzorky 1 a 4 (planktonní), které se pohybovaly v moři méně produktivním s nízkou salinitou a také nejspíš nižší teplotou. Všechny tyto faktory (nízká salinita, nízká teplota, nízká produktivita) dohromady tvoří extrémně stresovou situaci, o které jsem původně předpokládala, že by mohla být příčinou vzniku kumerforemních schránek. I v tomto bodě svou domněnku musím ale vyvrátit.

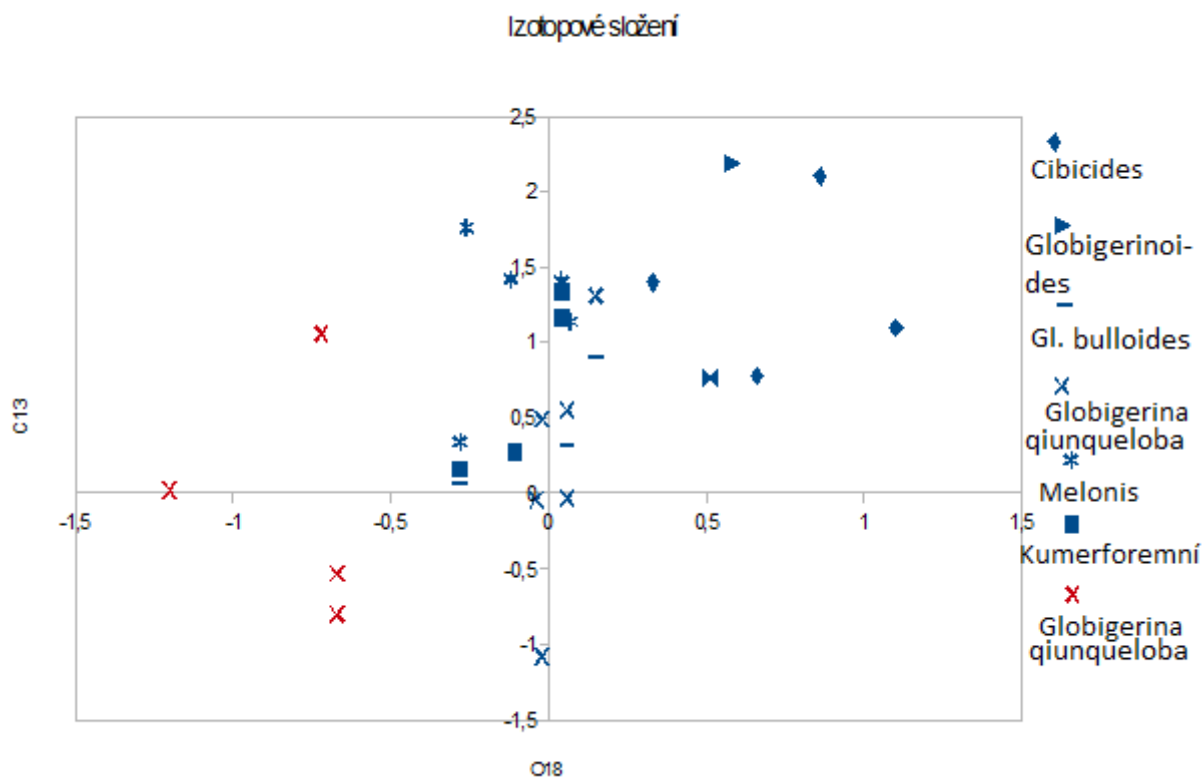
Ve čtvrtém kvadrantu (významně daleko od obou os) neleží žádný bod. Chladné moře s nízkou produktivitou tedy nezasáhlo žádné zkoumané jedince (pro lepší orientaci mezi vzorky, *graf č. 3*). Jak jsem již zmínila, studená moře mají zpravidla vyšší primární produktivitu, proto pro planktonní druhy nemůže tato situace nastat. Kombinace chladného moře s nízkou salinitou a nízkou primární produktivitou je vlastní pouze bentosu, který žije jako infauna. Jedince takového typu jsem však neanalyzovala.

Planktonní druh *Globigerina* byl vystaven případu vysoké produktivity moře, tedy velké množství fytoplanktonu. Zkoumaný bentos zaznamenal oproti planktonu malé množství fytodetritu, který pro ně znamená zdroj lehčího izotopu. Zatímco bentos demonstruje situaci na dně moře, plankton popisuje povrchovou vodu. Situace na dně, jak můžeme vidět, může být odlišná od situace výše ve vodním sloupci, přesto že zkoumáme jedince stejného stáří.

Všichni zkoumaní kumerforemní jedinci leží v grafu poměrně blízko osy y. Salinita, teplota, výpar či srážky se tedy nevzdalovaly standardním hodnotám. Body představující kumerforemní jedince se sice významně neliší v obsahu izotopu ^{18}O , zato vidíme rozdíl v obsahu izotopu ^{13}C (osa x). Všechny vzorky mají oproti standardu kladnou hodnotu. Moře tedy bylo vždy oproti standardu produktivnější. Již jen záleží na míře. Vyšší produktivita a téměř standardní salinita a teplota moře jsou faktory, které naše kumerforemní vzorky spojují. V podobných podmínkách se ovšem pohybují i ostatní vzorky, které však nejsou kumerforemní.

Díky metodě izotopového měření mohu vyslovit výsledek, že environmentální podmínky jako teplota, salinita, produktivita moře či jiné faktory, které podmiňují množství těžších izotopů kyslíku a uhlíku ve vodě, na tvorbu kumerforemních schránek u zkoumaných vzorků vliv nemají. Naše kumerforemní vzorky, podle výsledků z geochemické laboratoře, nebyly vystaveny stresovým situacím, které by měly být příčinou vzniku kumerforemních schránek. Mohu také vyloučit

možnost, že by kumerforemnost způsobily příznivé podmínky. Je vysoce nepravděpodobné, že by právě vyšší produktivita moře způsobila u některých jedinců kumerforemnost a u většiny by ji nezpůsobila.



Graf č. 3: K jednotlivým druhům foraminifer je přiřazena individuální ikona. Červené vzorky spadají do lokality Čebovce, modré ikony lokalita LKŠ-1. Graf umožňuje porovnat bentózní (*Melonis* a *Cibicides*) a planktonní foraminifery (*Globigerina* a *Globigerinoides*) (Graf: Eliška Rajmonová).

Díky výše popsaným indiciím se přikláním k teorii, kterou jsem již zmínila v kapitole o růstu schránky. Olsson (1973) vyslovuje názor, že problém nastává již v definici pojmu kumerforemnost. Jelikož samotná kumerforemnost může mít mnoho podob. Souhlasím s jeho tvrzením, že jedinec si vytvoří kumerforemní schránku v případě, že je již fyzicky vyčerpan a cítí, že v následujícím stádiu ontogeneze svůj objem nezvětší o tolik, jako jiní jedinci. Podle mého se jedná o čistě individuální příčiny, proč by měl jedinec v posledních stádiích změnit tempo růstu. Předpokládám, že kumerforemní jedince můžeme považovat za slabší jedince ve společenstvu. Jejich určitý handicap se pravděpodobně projeví ve zpomalení růstu cytoplazmy. Handicap může mít například za následek, že si jedinec není schopný zajistit dostatečný příjem potravy. Zatímco normálně vyvinutí jedinci v každém stádiu ontogeneze vyrostou o větší kus než v předchozím

stádiu, kumerforemní jedinci (většinou v posledním stádiu ontogeneze) si vytvoří poslední komůrku menší než předchozí. Pokud by kumerforemnost skutečně byla důsledkem individuálních příčin, odpovídaly by tomu také výsledky grafu.

5. Diskuse

S jinými autory jsem porovnávala především výsledky, které se týkaly otázky příčiny vzniku kumerforemní schránky. Já tvrdím, že se jedná o individuální aspekty, které mohou na každého jedince působit rozdílně. Olsson (1973) se svou teorií té mé velmi podobá.

Nakonec jsem vyslovila závěr, že environmentální faktory jako salinita, teplota či produktivita moře (klíčové ekologické nároky, na jejichž změnu se foraminifery velmi špatně adaptují) nejsou příčinou vzniku kumerforemních schránek. Nicméně by to mohl být důsledek nedostatku potravy. Výsledky grafů nám ale ukázaly, že moře, ve kterém žili zkoumaní jedinci, by nemělo poskytovat tento stresový faktor (kumerforemní foraminifery se na grafu pohybují v části, která značí vyšší primární produkci pro planktonní druhy, tedy více potravy pro heterotrofní foraminifery). Nabízí se možnost, že jedinec zkrátka nebyl schopný potravu získat. S myšlenkou nedostatku potravy, jako možné příčiny vzniku kumerforemní schránky, se shodují s Bergrem (1969), který vyslovuje podobnou myšlenku. Berger (1969) dále říká, že foraminifery jsou pro nás vodítkem k poznání environmentálního stavu moře v určitém období. Vyslovenou větu jsem již našla u několika dalších autorů, př. Scheiner (2013). Autoři tím myslí fakt, že foraminifery si ukládají množství těžších a lehčích izotopů kyslíku a uhlíku ve stejném poměru, v jakém jsou obsaženy v moři. Díky tomuto zjištění jsem mohla použít metodu izotopového složení, díky které jsem mohla stanovit nějaké výsledky.

Pro otázku příčiny vzniku kumerforemních schránek jsem porovnávala mnoho zdrojů, jelikož se autoři ve svých výsledcích liší. Pro zbylé otázky pro mě byly klíčové mé vlastní poznatky. Vzhledem k tomu, že jsem sama vyzorovala kumerforemnost u více než jen jednoho druhu foraminifer a jelikož se u jedinců forma malformace lišila, mohla jsem stanovit výsledky.

6. Závěr

Závěrem celé práce bych ráda zhodnotila své výsledky a porovnávala je s původními hypotézami, které jsem již částečně vyslovila v úvodu. Na začátku své práce jsem si stanovila za cíl najít odpovědi na tři otázky. První otázka se zabývala ontogenetickým stádiem, kdy vzniká kumerforemní schránka. Má hypotéza byla, že se u jedinců bude stádium ontogeneze lišit. Svou

domněnku jsem si jen potvrdila svým pozorováním.

Domnívala jsem se, že období, kdy dojde k vytvoření kumerforemní schránky, je individuální, což bylo potvrzeno. Stejně tak individuální a tím i nepředvídatelné jako stádium vzniku kumerforemní schránky se ale zdá být i příčina vzniku kumerforemní schránky. Po příčině vzniku se ptala otázka druhá. Než jsem získala výsledky z geochemické laboratoře, byla jsem přesvědčená, že příčinou budou nepříznivé podmínky, které panovaly v moři za života zkoumaných foraminifer. Předpokládala jsem, že stavba schránky musí být ovlivněna především klíčovými ekologickými nároky foraminifer. V případě planktonních foraminifer, kterými jsem se předně zabývala je to tedy salinita a teplota moře. Má teorie byla ale vyvrácena, jakmile jsem zpracovala data z geochemické laboratoře. Graf jasně ukazuje, že environmentální změny v ekosystému neměly za důsledek stavbu kumerforemní schránky u některých jedinců. Tím pádem jsem musela svou hypotézu vyvrátit a konečně mohu vyslovit, že kumerforemní schránky byly vybudovány v důsledku změn, které jsou ovšem individuální. Jestliže se u každého jedince liší příčiny vzniku kumerforemních schránek, je logické, že i stádium ontogeneze, kdy k ní dojde, je individuální (biologické příčiny nejsou závislé na fyzikálně-chemických vlastnostech prostředí). Pro mou práci považuji za nejdůležitější poznatek právě vyslovené zjištění týkající se příčin vzniku kumerforemních schránek.

Stejně jak jsem předpokládala, tak se mi i potvrdila myšlenka, že kumerforemnost bude problematikou více druhů, nikoliv pouze jednoho. Třetí otázka, která se ptá, jestli se kumerforemnost objevuje pouze u jednoho druhu, či jestli je druhů víc, tedy byla zodpovězena, přičemž jsem si současně dokázala svou hypotézu.

7. Zdroje

<http://geologie.vsb.cz/paleontologie/paleontologie/zoopaleontologie/foraminifera.htm> (22.10.2017)

<http://www.gweb.cz/clanky/clanek-24/> (14.10.2017)

<http://www.slovník-cizích-slov.cz/axopodia.html> (15.10.2017)

<http://galenus.cz/clanky/biochemie/biochemie-bunka-peroxizomy> (15.10.2017)

Mišík, M., Chlupáč, I., Cicha I. - Stratigrafická a historická geológia. Bratislava: Slovenské pedagogické nakladateľstvo, 1985, 570 str. ISBN 67-261-85

Houdková, Markéta – Návrh expozice mikrofosílií pro Chlupáčovo muzeum Země a její využití ve výuce. Praha: 2017, str. 2-10 (Závěrečná práce)

Scheiner, Filip – Foraminifery a jejich potenciál pro paleoekologickou a biostratigrafickou interpretaci. Praha: 2013, str. 2-33 (Bakalářská práce)

Hašková, Barbora – Foraminifery české křídly. Praha: 2010, str. 5-18 (Bakalářská práce)

Vaněčková, Anna – Foraminifery spodního devonu pražské pánve. Praha: 2010, str. 6-15 (Bakalářská práce)

Poštulková, Anna – Paleoekologie mořských sedimentů spodního bádenu lokality Židlochovice na základě fomaninifer. Praha: 2010, str. 8-10 (práce SOČ)

Holcová, Magdalena – Možnosti moderních zobrazovacích metod ve studiu postmortálních procesů u dírkovců (Foraminifera). Praha: 2013, str. 20-21 (práce SOČ)

McConnell, D., Steer, D., Knight, C., Owens, K., Park, L. - The Good Earth: Introduction to Earth Science. New York: The McGraw-Hill, 2008, str. 368-369 ISBN 978-0-07-301847-8

Schiebel, R., Hemleben, Ch. - Plantic Foraminifers in the Modern Ocean. Berlin Heidelberg: Springer, 2017, str. 15, 20, 21, 23, 50, 52, 53, 178, 179 ISBN 978-662-50297-6

Olsson, Richard K. - What Is a Kummerform Foraminifer? Journal of paleontology 1973, str. 327-329

Berger, Wolfgang H. - Kummerform Foraminifera as Clues to Oceanic Environments. Scripps Inst. Oceanography, La Jolla, Calif, 1969

Šutovská, Katarína, Kantor, Ján – Oxygen and carbon isotopic analysis Karpatian foraminifera from LKŠ-1 borehole (Southern Slovakian basin). Košice: Mineralia Slovaca 1992, str. 209-217

Obrázky:

Obr. č. 1-4, 13-17 Foto: Eliška Rajmonová

Obr. č. 5 Kováč, M., Hudáčková, N., Halásová, E., Kováčová, M., Holcová, K., Oszczypko-Clowes, M., Báldi, K., Less, G., Nagymarosy, A., Ruman, A., Klučiar, T., Jamrich, M. - The Central Paratethys palaeocenography: a water circulation model based on microfossil proxies, climate, and changes of depositional environment. AGEOS: 2017, str. 88

Obr. č. 6 Mišík, M., Chlupáč, I., Cicha I. - Stratigrafická a historická geológia. Bratislava: Slovenské pedagogické nakladateľstvo, 1985, str. 450 ISBN 67-261-85

Obr. č. 7 <http://i32.tinypic.com/11goop2.jpg> (12. 3. 2018)

Obr. č. 8 <https://en.wikipedia.org/wiki/Upwelling#/media/File:Upwelling-labels-en.svg> (12.3. 2018)

Obr. č. 9 <https://mapy.cz/zakladni?x=19.5253929&y=48.2121772&z=11&source=area&id=29304> (13. 3. 2018)

Obr. č. 10, 11 Hudáčková, nepublikovaná data

Obr. č. 12 Holcová, Katarína, nepublikovaná data (13. 3. 2018)

Graf č. 1-3 Grafy: Eliška Rajmonová