

## Zgornjebadenijska diatomejska paleoekologija zahodnega dela Centralne Paratetide

### Upper Badenian diatom paleoecology of the western part of Central Paratethys

Aleksander HORVAT

Katedra za geologijo in paleontologijo, Aškerčeva 2, SI – 1000 Ljubljana, Slovenija, e-mail: aleksander.horvat@ff.uni-lj.si

**Ključne besede:** diatomeje, paleoekologija, badenij, paleogeografija, Krški bazen, Slovenija, Centralna Paratetida

**Key words:** diatoms, paleoecology, Middle Miocene, Badenian, paleogeography, Krško basin, Slovenia, Central Paratethys

#### Kratka vsebina

V zahodnem delu Centralne Paratetide, na prostoru Slovenije, nastopajo zgornjebadenijske diatomeje le v Krškem bazenu. Diatomejska paleoekologija zgornjebadenijskih plasti kaže, da so se te odlagale v morskem litoralu, v topli do zmerno topli vodi, kjer globina vode ni presegla 100 metrov, s slanostjo nad 30 ‰. Pogostnost trajnih spor in vrste *Thalassionema nitzschioides* v zgornjebadenijskih sedimentih kaže na povišano bioprodukcijo in povezavo s centri obalnega "upwellinga" ter s tem na povezavo Centralne Paratetide z Mediteranom preko "slovenskega koridorja" do konca badenija.

#### Abstract

In the western part of Central Paratethys, on the territory of Slovenia, the Upper Badenian diatoms occur only in the Krško basin. The diatom paleoecology of the Upper Badenian beds suggests their deposition in the marine littoral, in warm to moderately warm water of depth less than 100 meters and of salinity above 30 ‰.

The frequency of resting spores and of species *Thalassionema nitzschioides* in the Upper Badenian sediments indicates an increased bioproduction and connection with centers of the littoral upwelling, and by this also the connection of Central Paratethys with the Mediterranean via the "Transtethyan corridor" up to the end of Badenian.

#### Uvod

Diatomeje imajo kot primarni producenti ter zaradi svoje občutljivosti na spremembe v okolju, velik potencial za študij paleoekologije in paleoceanografije, tako odprtih kot obalnih morij. Količina diatomej v površinskih sedimentih oceanskih in obalnih področij je pozitivno korelirana s primarno

produkcijo, količino neorganskega fosforja in tokovi (Maynard, 1976; Schuette & Schrader, 1981).

Kljub dokaj široki razprostranjenosti badenijskih sedimentov v Sloveniji sem odkril diatomeje le v Krškem bazenu v najdiščih okolice Šentjerneja in Šmarjete (sl. 1). Razlog temu je lahko prav v paleoekologiji in različni geodinamiki posameznih slovenskih

miocenskih sedimentacijskih bazenov. Iz novjših oceanografskih študij je znan pojav, da v vodnem stolpcu na visoko produktivnih območjih skeletov diatomej pod 300 metrov globine ni več. Po literaturnih podatkih lahko sklepamo, da slovenski miocenski sedimentacijski bazeni niso predstavljali enotnega, med sabo povezanega prostora, kar je razvidno iz časovno različnega pojavljanja morskih sedimentov. Sedimentacija je bila vezana na ozke sedimentacijske prostore (jarke) z različno dinamiko ekstenzijskega pogrezanja. Morska sedimentacija v sedimentacijskih bazenih, ki ležijo severno od Krškega, se v glavnem pojavi v začetku badenija (ali celo v karpatiju) in doseže paleobatimetrijo večjo od 500 m. V Krškem bazenu se morska sedimentacija začne šele v zgornjem badeniju z znatno manjšo paleobatimetrijo, ki ne presega 150 m (Rižnar et al. 2002; Horvat 2003b). Hkrati predstavljata omenjeni najdišči najzahodnejše pojave zgornjebadenijskih diatomej v Centralni Paratetidi.

Za detajlne podatke o sistematski paleontologiji in stratigrafiji najdišč, ki so predmet pričujoče razprave glej Horvat (2003a).

### Osnove diatomejske paleoekološke analize

Za rodove in vrste diatomej je značilna njihova izredna občutljivost na ekološke spremembe, predvsem na spremembe v slanosti vode in količini nutrientov, kar nam omogoča dobro spremljanje paleoekološkega razvoja posameznih sedimentacijskih bazenov. V poglavju so predstavljeni parametri, ki sem jih uporabljal pri interpretaciji diatomejske paleoekologije Krškega bazena.

Glavni problem pri študiju fosilnih diatomej in njihove paleoekologije predstavlja slaba ohranjenost diatomej v določenih sedimentarnih okoljih. Diatomeje so v okoljih s slabim dotokom hranil nekonkurenčne v primerjavi z ostalimi primarnimi producenti. To velja tako za razpoložljivost glavnih nutrientov, kot sta dušik in fosfor. Njihov razvoj lahko onemogoča tudi odsotnost slednih elementov, kot je npr. železo (Behrenfeld et al., 1996; Coale et al., 1996; Frost 1996; Hutchins & Bruland, 1998; Kolber et al., 1994; Toggweiler, 1999). Drugi razlog slabe zastopanosti diatomej v sedi-

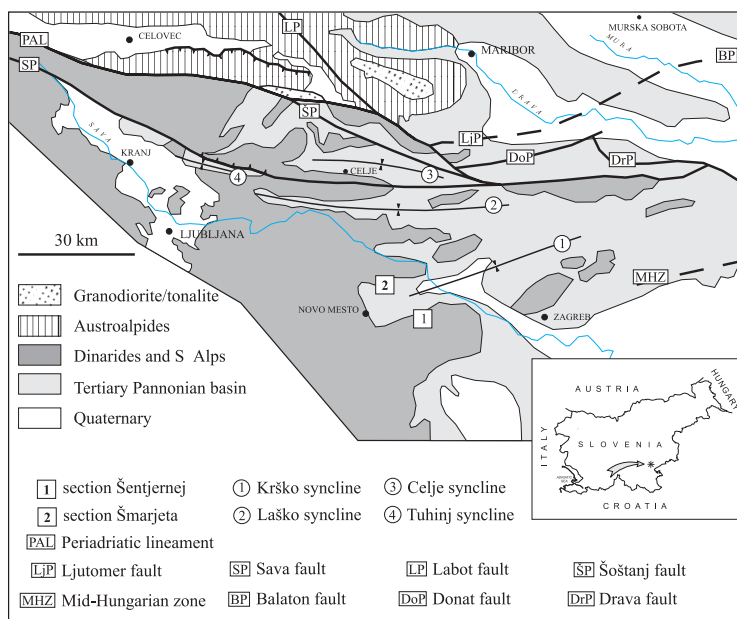
mentih je nenasičenost morske vode in pornih vod v sedimentih s kremenico (Tréguer et al., 1995), kjer zaradi tega pride do pospešenega raztapljanja frustul, zlasti pri visokih pH vrednostih, ki so značilne za karbonatne sedimente.

Klasična metoda študija paleoekologije s pomočjo diatomej sestoji iz analize fosilnih združb in avtekoloških parametrov danes živčih rodov in vrst diatomej. Avtekološke parametre za rodove sem povzel v glavnem po: Hustedt (1930, 1959, 1966), Hendey (1964), Round et al. (1990), Vos & de Wolf (1993 a,b) in de Wolf (1982). Namen paleoekoloških raziskav je bil spremljanje sprememb v morskem okolju zahodnega dela Centralne Paratetide v badeniju in sarmatiju. Najpogosteje uporabljena ekološka parametra za študij evstatičnih nihanj sta klasificiranje diatomej na osnovi slanosti in načina življenja.

Za klasifikacijo organizmov po slanosti sem uporabil nekoliko modificiran Hustedt-ov (1957) halobijski sistem. Ta je v literaturi široko uporabljen in avtekološki podatki o slanosti za vrste se v glavnem nanašajo na ta sistem. Z ozirom na v vodi raztopljeno količino soli sem tako ločil štiri ekološke skupine:

polihalobno: >30 % raztopljene soli v vodi  
mezohalobno: 5–30 % raztopljene soli v vodi  
oligohalobno: 0,2–5 % raztopljene soli v vodi  
halofobno: < 0,2 % raztopljene soli v vodi.

Polihalobna skupina združuje izključno morske rodove, ki ne tolerirajo znižane slanosti. Mezohalobna skupina združuje morsko-brakične rodove in vrste. To so tiste, ki običajno živijo v brakični vodi, vendar so še vedno vezane na morsko okolje. Oligohalobna skupina združuje brakično-sladkovodne rodove in vrste, ki ne tolerirajo več morskih razmer. Živijo lahko tako v brakični kot v sladki vodi. Pri oligohalobni skupini sem, za razliko od Hustedt-a, zgornjo mejo slanosti dvignil na 5 ‰. Tako sem zajel še vrste značilne za estuarje, katerih biološka meja slanosti je 2–5 ‰ (Admiraal, 1984; Vos & de Wolf, 1993a). Halofobna skupina združuje rodove in vrste, ki so izključno sladkovodne in ne tolerirajo nobenega povišanja slanosti. To so v glavnem kontinentalne oblike, ki živijo v tekočih vodah in jezerih. Nekateri evrihalini in na slanost neobčutljivi rodovi presegajo razpon posamezne skupi-



Slika 1. Geotektonski položaj zgornjebadenijskih diatomejskih profilov v Sloveniji (prirejeno po Tomljenović & Csontos, 2001 in Placer, 1999)

Figure 1. Geotectonic position of the Upper Badenian diatom sections in Slovenia (after Tomljenović & Csontos, 2001 and Placer, 1999)

ne. Takšne primere sem uvrstil v določeno skupino z ozirom na združbo, v kateri jih najdemo.

Glede na način življenja sem v vzorcih ugotovljene rodove diatomej klasificiral na dva načina. V prvem sem jih ločil z ozirom na način življenja, v drugem z ozirom na globino vode, na katero so za časa življenja vezani. Po načinu življenja sem ločil dve skupini: planktonsko in bentoško. V plankton sem uvrstil rodove, ki živijo kot pravi plankton in rodove, ki predstavljajo tihoplankton (npr. *Paralia*), se pravi, da živijo planktonsko, del življenja pa lahko preživijo tudi kot bentos. Bentos sem razdelil v tri ločene skupine. V epilitsko skupino sem uvrstil rodove, ki živijo na sedimentu. Ta bentoška skupina je bolj neodvisna od globine vode in tolerira globljo vodo, saj je večina rodov mobilnih. V epifitsko skupino sem uvrstil rodove, ki živijo pritrjeni na makrofite. Ta bentoška skupina je bolj odvisna od globine vode, saj so organizmi vezani na biološke zahteve makrofitov, hkrati pa so ti rodovi v glavnem nemobilni. Predstavniki te skupine običajno živijo v plitvejši vodi kot epiliti. V aerofitsko skupino sem uvrstil rodove, ki so prilagojeni na občasno življenje na zraku in so samo občasno potopljani.

Veliko rodov diatomej živi planktonsko, vendar na litoral in za časa življenja niso vezani na globlje predele morij tako, kot obi-

čajno asociramo plankton. Zato sem kot paleoekološki parameter uporabil tudi razmerje med litoralnimi in pelagialnimi rodovi.

Razen sprememb v okolju nam diatomeje indicirajo tudi druge paleoceanografske parametre. Nekatere, predvsem planktonske vrste diatomej, povezujemo s povišano produktivnostjo. Najbolj značilna tovrstni parameter je količina trajnih spor (resting spores) rodu *Chaetoceros*.

Tudi pojav velikega števila trajnih spor v sedimentih je povezan z območji visoke sezone primarne produkcije (Crosta et al., 1997; Maynard, 1976; Nave et al., 2001; Sancetta, 1999). Običajno je cvetenje trajnih spor vezano na sistem obalnega »upwellinga«. Trajne spore tvorijo v glavnem centrične morske vrste diatomej in le redke penatne vrste (Round et al., 1990). Trajne spore najpogosteje tvorijo diatomeje rodu *Chaetoceros*. To so centrične, planktonske in kolonijske oblike diatomej. Pogoste so tako v globljevodnih sedimentih, blizu obalnih področij, kot v obrobni morjih. Vedno so vezane na področja z visoko količino hranil. Približno tretjina vrst rodu tvori trajne spore, ki imajo robustno silificirane sklete, ki se morfološko razlikujejo od vegetativnih celic. Vloga trajnih spor je povezana z letnimi cikli, saj nobena opazovana vrsta ni preživela več kot dve leti (Hargraves & French, 1983). Tvorbo spor inducirajo številni zunanji fak-

torji. V glavnem je to razpoložljivost različnih nutrientov (N, P, Fe, Si), temperatura, jakost svetlobe in pH. Pri skoraj vseh vrstah, ki tvorijo trajne spore, je osiromašenje z dušikom najpomembnejši, ali celo edini faktor, ki inducira tvorbo trajnih spor (Hargraves & French, 1983; Round et al. 1990, Saccetta, 1999). Trajne spore imajo velik fosilizacijski potencial v primerjavi z drugimi diatomejami, so močno silificirane, zaradi tega hitreje potonejo in so krajši čas izpostavljene raztapljanju (Smetacek, 1985; Crosta et al., 1997), kar poveča njihovo relativno abundanco v sedimentu.

Problem paleontoloških študij predstavlja običajno tudi ločevanje med avtohtonimi in alohtonimi vrstami. Kot alohtone vrste ne razumem zgolj tiste, ki so bile presedimentirane iz starejših sedimentov. V paleoekološkem smislu so alohtone vrste tiste, ki so s pomočjo valov ali tokov prinesene od drugje in nam dopolnjujejo informacije o širšem okolju in njihovimi medsebojnimi povezavami. Avtohtone vrste so tiste, ki so živele neposredno na mestu sedimentacije in nam posredujejo podatke o lokalnem okolju. Pri paleoekoloških študijah zaprtih bazenov, npr. jezer, je ta problem zanemarljiv, medtem ko pri paleoekoloških študijah obalnih litoralnih področij lahko količina alohtonih vrst preseže količino avtohtonih. Ohranjenost, oziroma fragmentacija frustul, ni najboljši pokazatelj avtohtonosti diatomej, saj na ohranjenost razen transporta vpliva še cela vrsta drugih faktorjev: raztapljanje v naravnem in sedimentacijskem okolju (Mikkelsen, 1980; Tréguer et al., 1995), diagenaza (Andrews, 1972; Beyens & Denys, 1982), preparacija (Beyens & Denys, 1982) in predacija (Kawamura & Hirano, 1992; Whitehead & McMinn, 1997). Simonson (1969 cf. Vos & de Wolf, 1993a) meni, da so samo bentoške vrste primerne za paleoekološke rekonstrukcije, saj so planktonske že po definiciji alohtone. Beyens in Denys (1982) sta skušala rešiti problem avtohtonosti in alohtonosti v obalnih področjih z upoštevanjem odvisnosti bentoških oblik od slanosti. Tako smatrata halobno skupino, kateri pripada najvišji odstotek bentoških organizmov, optimalno, ostale skupine pa štejeta med t.i. sosednje skupine. Optimalna in sosednje skupine skupaj predstavljajo avtohtono komponento. Pri takšni analizi so v celoti izpuščene evrihaline vrste in epifiti, ki lahko

skupaj z ostalimi predstavljajo uporabne informacije o sedimentnem okolju.

Omenjeni načini paleoekoloških analiz se mi zdijo primerni zgolj za študij evstatične dinamike, zanemarjajo pa druge ekološke parametre v sedimentacijskem bazenu (npr. povezave z odprtim morjem in sosednjimi biogeografskimi območji, razpoložljivost nutrientov, smer tokov). V ta namen se pri interpretaciji nisem opiral zgolj na bentos, ampak sem skušal smiselno upoštevati, zajeti in povezati vse paleoekološke diatomske skupine skupaj z ostalimi geološkimi faktori.

### Metode

Za izdelavo preparatov je bila uporabljena nekoliko modificirana standardna metoda (Schradler & Fenner, 1976), ki je največ v uporabi in se je z ozirom na opremljenost laboratorija izkazala za optimalno.

Vzorci so bili posušeni na sobno vlažnost. Za nadaljnjo obdelavo je bilo odtehtano 2 g vzorca. Vzorci so bili raztapljani s 36%  $H_2O_2$  24 ur in nato sprani z destilirano vodo. Če so vzorci vsebovali karbonat so bili raztapljani z 12% HCl, dokler se ni raztopil celoten karbonat. Če so vzorci vsebovali veliko drobnorznoto frakcije, je bila le-ta ločena s kuhanjem v vodni kopeli. Vzorci so bili kuhani 2 uri v 0,1N  $C_2Na_2O_4$ . Suspenzija v kateri je bila glinasta frakcija je bila previdno odlita. Nato so bili vzorci sprani z destilirano vodo do nevtralnosti suspenzije. Očiščeni vzorci so bili prelit s 50 ml destilirane vode in shranjeni v epruvetah.

Za pripravo trajnih preparatov je bilo 2 ml homogenizirane suspenzije odpipetirane na objetno steklo. Preparati so bili prekriti s krovnim steklom velikosti 18x18 mm. Iz vsakega vzorca so bili narejeni trije podvzorci, ki so bili odpipetirani po različnih časih in na različnih globinah. Kot fiksativ je bil uporabljen kanadski balzam ( $n = 1,54$ ) in Entellan ( $n = 1,49-1,50$ ).

Za kvantitativne analize relativne abundance (tab. 1), ki so bile uporabljene za relativna razmerja posameznih ekoloških skupin diatomej, je bilo prešteti prvih 500 valv v vsakem vzorcu, oziroma podvzorcu. Osebniki so bili štet vzdolž prečnic po osi x in y, v skladu z navodili Schradler & Gerson-

de-ja (1978), pri 1000-kratni povečavi. Šteje se bile samo cele valve ali njihovi odlomki tako, da je bil nedvoumno jasen njihov taksonomski položaj in da so odlomki pripadali samo enemu osebku. Pri centričnem tipu diatomej so bile upoštevane samo valve, ki so bile ohranjene več kot polovico, pri penatnem tipu pa so bile upoštevane valve samo, če je bil ohranjen centralni del na obeh strani centralnega polja ali samo polovica valve do centralnega polja.

### Rezultati in diskusija

Rezultati kvantitativne paleoekološke analize so prikazani na sliki 2. Relativna pogostnost rodov v analiziranih vzorcih in njihovi ekološki parametri so podani v tabeli 1.

V vzorcih iz badenija Krškega bazena prevladujejo polihalobne oblike diatomej (sl. 2), saj je delež ostalih skupin le 2,1% (1,9% mezohalobov, 0,2% oligohalobov). Prevladujejo planktonske vrste, delež epifitov znaša 4,3%, epifitov pa 8%. Med planktonom prevladujejo trajne spore (24 %) in predstavniki rodu *Thalassionema* z vrsto *T. nitzschoides* (27 %). Vrsta *T. nitzschoides* je kozmopolitska, planktonska, izrazito evritermna vrsta, saj jo najdemo v vodah od 3,6 do 30 °C (Tappan, 1980). Vrsto običajno povezujejo s procesi obalnega »upwellinga«, to je z dotokom s hrano bogatih, hladnejših spodnjih plasti vode. Običajno se pojavlja vstran od centrov »upwellinga« (Sancetta, 1982; Mikkelsen, 1984; Barron, 1986; Bárcena & Abrantes, 1998; Bárcena et al., 2001). Burckle (1984) povezuje vrsto *T. nitzschoides* s konami največjega transporta hladnih vod z visoko vsebnostjo hranil. Prav tako je z območji visoke sezonske primarne produkcije in procesi obalnega »upwellinga« povezana v sedimentih tudi razporeditev spor diatomej (resting spores) (Maynard, 1976; Schuette & Schrader, 1981; Abrantes, 1991; Crosta et al., 1997; Sancetta, 1999; Nave et al., 2001; Booth et al., 2002). V centrih »upwellinga« prevladujejo vrste *Chaetoceros* spp. in *T. nitzschoides* (De Vries & Schrader, 1981). Zmanjšanje količine trajnih spor in vrste *T. nitzschoides* v združbi kaže na nižjo produktivnost in manjšo količino hranil (Abrantes, 1991). Tudi pojav velikega števila trajnih spor v sedimentih je povezan z

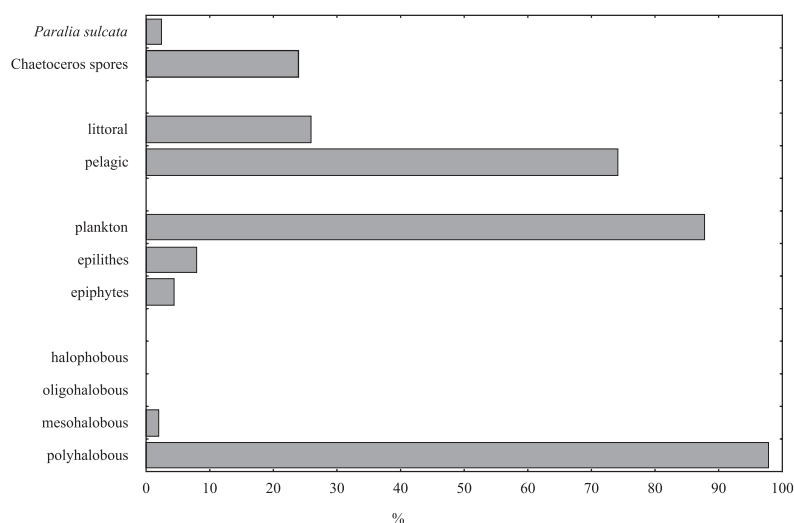
Tabela 1. Relativna pogostnost in ekološki parametri diatomejskih rodov v Krškem bazenu.

ph – polihaloben, mh – mesohaloben, oh – oligohaloben, hf – halofoben, pe – pelagičen, ne – neritski, pl – plankton, l – litoral, ep – epilit, ef – epifit, et – evtrofen

Table 1. Relative abundance and ecological parameters of the diatom genera from Krško basin.

ph – polyhalobous, mh – mesohalobous, oh – oligohalobous, hf – halophobous, pe – pelagic, ne – neritic, pl – plankton, l – littoral, ep – epilithic, ef – epiphytic, et – eutrophic

| Rod                   | %    | Ekologija          |
|-----------------------|------|--------------------|
| <i>Achnanthes</i>     | 0,0  | ef, mh-oh, et      |
| <i>Actinocyclus</i>   | 1,7  | pl – ef, l, ph,    |
| <i>Actinoptychus</i>  | 8,3  | pl, ne, ph,        |
| <i>Amphora</i>        | 0,0  | ef-ep-es, l, ph-mh |
| <i>Anaulus</i>        | 0,0  | pl – ef, ph        |
| <i>Asterolampra</i>   | 0,5  | pl, ph             |
| <i>Auricula</i>       | 0,0  | be – es, ph,       |
| <i>Biddulphia</i>     | 0,7  | pl-l, ph           |
| <i>Chaetoceros</i>    | 1,2  | pl, ph             |
| <i>Cocconeis</i>      | 0,2  | ef, l, ph – oh     |
| <i>Coscinodiscus</i>  | 12,2 | pl, ph, pl-ne      |
| <i>Cyclotella</i>     | 0,0  | pl, oh – hf        |
| <i>Cymatosira</i>     | 0,2  | pl-l, ph           |
| <i>Cymbella</i>       | 0,0  | ef, hf             |
| <i>Delphineis</i>     | 1,2  | pl, ph, l          |
| <i>Denticulopsis</i>  | 1,5  | pl, ph, pe         |
| <i>Diatomella</i>     | 0,0  | ef, hf             |
| <i>Dictyoneis</i>     | 0,0  | ep, ph             |
| <i>Dimerogramma</i>   | 1,7  | ep, l, ph          |
| <i>Dimidiata</i>      | 0,0  | ph                 |
| <i>Diploneis</i>      | 1,2  | ep, ph             |
| <i>Fragilaria</i>     | 0,0  | be, oh – hf        |
| <i>Fragilaria</i>     | 0,0  | be, oh – hf        |
| <i>Grammatophora</i>  | 1,7  | ef, ph             |
| <i>Glyphodesmis</i>   | 0,0  | ep, ph             |
| <i>Hemiaulus</i>      | 0,0  | pl, ph             |
| <i>Hyalodiscus</i>    | 0,0  | ef, ph             |
| <i>Mastogloia</i>     | 0,0  | ef, ph – oh        |
| <i>Melosira</i>       | 0,0  | hf, pl             |
| <i>Navicula</i>       | 1,9  | ep, ph – oh        |
| <i>Nitzschia</i>      | 0,0  | ep – pl, ph – mh   |
| <i>Opephora</i>       | 0,0  | ef, ph             |
| <i>Paralia</i>        | 2,4  | pl – be, ph        |
| <i>Pinnularia</i>     | 0,0  | ep, ph – oh        |
| <i>Plagiogramma</i>   | 1,0  | be, ph             |
| <i>Pleurosigma</i>    | 0,0  | ep, ph – mh        |
| <i>Podosira</i>       | 0,0  | be, ph             |
| <i>Rhaphoneis</i>     | 2,2  | ep – l, ph         |
| <i>Rhopalodia</i>     | 0,0  | ef, oh – ph        |
| <i>Stephanodiscus</i> | 0,0  | pl, hf             |
| <i>Surirella</i>      | 0,0  | ep, oh – ph        |
| <i>Thalassionema</i>  | 27,0 | pl, ph, l-pe       |
| <i>trajne spore</i>   | 24,0 | pl                 |
| <i>Triceratium</i>    | 4,6  | pl, ph, l          |
| <i>Tabularia</i>      | 0,0  | be, ph – mh        |
| <i>Thalassiosira</i>  | 1,0  | pl, ph             |
| <i>Stephanopyxis</i>  | 1,7  | pl, ph             |
| <i>Synedra</i>        | 0,0  | ef, ph – hf        |



Slika 2. Paleoekološki parametri zgornjebadenijskih diatomej v Krškem bazenu

Figure 2. Paleoecological parameters for the Upper Badenian diatoms from Krško basin

območji visoke sezone primarne produkcije (Crosta et al., 1997; Maynard, 1976; Nave et al., 2001; Sancetta, 1999).

Razen trajnih spor in vrste *T. nitzschoides* največji delež v badenijski združbi pripada stenohalnim rodovom *Coscinodiscus*, *Triceratium*, *Actinopterychus* in *Actinocyclus*. Predstavniki rodu *Coscinodiscus* so tipični morski prebivalci, ki ne tolerirajo znižane slanosti in živijo večino časa v pelagialu kot plankton. Predstavniki rodu *Triceratium* so morski organizmi, ki živijo v litoralu in pogosto tvorijo trakaste kolonije, ki lahko živijo pritrjeno ali kot plankton. Prav tako je tipičen morski rod *Actinopterychus*, ki poseljuje običajno prostore blizu obalam, neredko pa lahko živi tudi kot plankton. Tudi predstavniki rodu *Actinocyclus* so izključno morski organizmi, ki živijo kot plankton v pelagialu ali v bližini obal. Večina omenjene flore je značilna za tropska in subtropska morja: *Actinocyclus ehrenbergii*, *Coscinodiscus nodulifer*, *C. perforatus*, *C. curvatulus*, *C. marginatus*, *C. lineatus*, *C. nitidus*, *Stephanopyxis turris* (Barron, 1973; Koizumi, 1986; Hajós, 1972; De Séve, 1999). Izjema je vrsta *C. oculus-iridis*, ki je značilna za hladno vodo (De Séve, 1999). Vrste *Thalassiosira eccentrica*, *Rhaphoneis nitida* in *Actinocyclus senarius* pa kažejo na zmereno toplo vodo (Hajós, 1972; Sancetta, 1978). Kljub planktonskemu načinu življenja pa so recentni predstavniki teh rodov vezani na bližino obale in so najpogostejši na litoralu.

Razen omenjenih rodov preseže delež 2% še vrsta *Paralia sulcata*. To je kozmopolit-ska vrsta, ki najpogosteje nastopa v plitvi vodi, ki je obogatena s hranljivimi snovmi in je indikator visoke litoralne bioprodukcije (Andrews, 1987; Abrantes, 1988; Bárcena et al., 2001E Bárcena & Abrantes, 1998; Schrader et al., 1993; Stabell, 1983, 1986). Vrsta *P. sulcata* je označena kot bentoška vrsta (Round et al., 1990), vendar so novejša raziskave pokazale, da prav tako predstavlja pomembno komponento fitoplanktona (Hobson & McQuoid, 1997). Kot fitoplankton jo najdemo v vseh globinah med 0 in 175 m (Zong, 1997). *P. sulcata* najbolje uspeva pri nizki jakosti svetlobe, pri povišani količini nutrientov in temperaturi najmanj 7 °C (Conver, 1956 cf. Zong, 1997) ter pri optimalni slanosti 28 ‰ (Hajós, 1986). Količina valv vrste *P. sulcata* v sedimentih upade z znižanjem morske gladine, saj se na ta račun zmanjša prostor litorala in s tem optimalni pogoji za naselitev vrste. Nasprotno pa povečanje relativnega deleža vrste *P. sulcata* sovpada s poplavljanjem takšnih območij (McQuoid & Hobson, 1998).

Druga skupina badenijskih diatomej, ki je podrejena prvi, pripada bentosu. Njen delež ne presega 10% (sl. 2). To so predstavniki rodov: *Rhaphoneis*, *Denticulopsis*, *Dimerogramma*, *Grammatophora*, *Delphineis* in *Navicula*. Recentni predstavniki teh rodov, predvsem *Rhaphoneis*, *Dimerogramma* in *Grammatophora* so pogosti v litoralu današ-

njih, nekoliko toplejših morij (Hustedt, 1959). Predstavniki rodu *Delphineis* so uspevali v plitvem morju (Andrews, 1977), so pa tudi indikatorji obalnega dvigovanja hladnih, s hranilnimi snovmi bogatih vod (Schuette & Schrader, 1981; Andrews, 1987). Bentoške litoralne vrste so zaradi procesov fotosinteze vezane na plitva litoralna območja, pod 100 metrov pa je njihov delež zelo majhen (Abbott & Andrews, 1979).

Posebno skupino predstavljata vrsti *Denticulopsis lauta* in *D. hustedti*, ki naj bi živeli v planktonu hladnih voda (Schrader, 1973; Barron, 1973; Koizumi, 1986). Delež obeh vrst v naših vodah ne presega 2%. Vrsti *D. lauta* in *D. hustedti* naj bi prišli v srednje in majhne geografske širine v srednjem miocenu, kar naj bi sovpadalo z obsežno ohladitvijo v srednjem miocenu (Baldauf & Barron, 1982; Barron & Keller, 1983; Barron, 1986; Barron & Baldauf, 1989; Flower & Kennett, 1994).

Razmerje med litalnimi in pelagialnimi rodovi je bolj nejasno, saj lahko nekateri rodovi (npr. *Coscinodiscus* in *Thalassionema*) po različnih literarnih podatkih živijo tako v litoralu kot v pelagialu.

V badenijskih vzorcih ne najdemo oligohalobnih in halofobnih vrst diatomej. Prav tako je nizek delež mezohalobov (sl. 2), kar kaže na prave morske razmere v sedimentacijskem bazenu z normalno slanostjo in omejenim dotokom s kopnega.

Da gre za izključno morsko okolje, kaže tudi prisotnost in diverzitet silikoflagelatorov in ebridijskih (Horvat, 2003a, b), ki ne prenesejo slanosti manjše od 20 ‰ (Tappan, 1980). Ebridijski so vezani na s hranili bogate hladne vode (Lipps, 1979). Na morsko okolje in povezavo s pelagialom kaže tudi kalcitni nanoplankton. Najbolj pogosta nanoplanktonska vrsta v raziskanih vzorcih je *Coccolithus pelagicus* in naj bi predstavljala element hladnih voda (Sachs & Skinner, 1973; Sancetta, 1978). Znižanje njene količine v združbi naj bi sovpadalo s povišanjem temperature. Prav tako kot trajne spore in vrsta *Thalassionema nitzschioides* je tudi nanoplanktonska vrsta *C. pelagicus* pogosta v sistemu »upwellinga«, v območjih, kjer je površinska voda v glavnem subtropskega izvora. Vrsta *C. pelagicus* zavzema določeno ekološko nišo med obalnimi turbulentnimi dvigajočimi se masami, kjer pre-

vladujejo diatomeje in od obale oddaljenimi, stratificiranimi in bolj slanimi vodami, kjer prevladujejo druge vrste nanoplanktona (Cachão & Moita, 2000).

Tudi nekatere foraminiferne združbe kažejo povečano bioprodukcijo oziroma visoko količino organskega ogljika v sedimentih. Populacijski vzorci razširjenosti recentnih uvigerin so pozitivno korelirani z vsebnostjo organske snovi v sedimentu (Van der Zwaan et al., 1986). Uvigerine najraje posejajo drobnozrnate, muljaste sedimente. Ker je organski ogljik negativno koreliran z velikostjo sedimentnih zrn, so poselitveni vzorci uvigerin odvisni zgolj od količine organske snovi v sedimentu. Prav vrste iz skupine *U. bononiensis* so najboljše adaptirane na količino organske snovi (Van der Zwaan et al., 1986). Raziskave v mediteranskem prostoru prav tako potrjujejo povedano. V miocenu so uvigerine vezane predvsem na laminirane sedimente bogate z organsko snovjo (Borsetti et al., 1986). Pierau (1958) omenja iz srednjega dela badenijskih (tortonijskih) plasti na severnem delu Krškega polja podvrsto *U. bononiensis compressa*. Vrsta *U. bononiensis* živi na šelfu v globinah 40–150 m, pri temperaturi 14–18 °C in dokaj nizki vsebnosti kisika (2–5 ml/l) (Lutze, 1986).

Podobne paleoekološke parametre nakazujejo tudi geokemične preiskave badenijskih sedimentnih kamnin ter izotopska sestava kisika in ogljika lupin mehkužcev iz Šentjerneja. Vrednosti  $\delta^{18}\text{O}$  so zelo visoke (+31,5 ‰), kar je značilno za morsko vodo brez kakršnega koli vpliva sladke vode. Z ozirom na visoko vrednost  $\delta^{13}\text{C}$  (+0,5 do –3,0 ‰) lahko sklepamo, da v sedimentacijski bazen ni bilo dotoka terigenega materiala (Herlec, 1989). Na nizko stopnjo dotoka terigenega materiala kaže tudi razmerje  $\text{TiO}_2/\text{Al}_2\text{O}_3$  in vsebnost železa (Horvat, 2003b).

## Zaključki

Na osnovi povedanega lahko zaključimo, da so se zgornjebadenijski sedimenti Krškega bazena odlagali v morskem litoralu, v topli do zmerno topli vodi, kjer globina vode ni presegla 100 metrov, s slanostjo nad 30 ‰. Pogostnost trajnih spor in vrste *Thalassionema nitzschioides* v zgornjebadenijskih sedimentih kaže na povišano bioprodukcijo

in povezavo s centri obalnega »upwellinga«, ki je povzročila občasne dotoki hladne, s hranilnimi snovmi bogatejše vode, ki je povzročila visoko primarno produkcijo. Morsko okolje lahko povežemo z globalno transgresijo oziroma zgornjebadenijskim evstatičnim maksimumom (Haq et al., 1987) HS TB2.4 (Horvat, 2003a, b). Dotoke s hranili bogate hladne vode lahko povežemo s srednejmiocensko cirkulacijo in izmenjavo toplih Tetidinih vodnih mas s hladnimi Pacifiškimi (Flower & Kennett, 1994) ter topografijo Betiške ožine, ki je ob mešanju toplih proto-Mediterskih in hladnih Atlantskih vodnih mas povzročila intenzivne procese »upwellinga« (Bustillo & López García, 1996).

Paleoekološka analiza zgornjebadenijskih diatomej kaže na dobro povezavo slovenskega prostora s centri »upwellinga«, ki so bili v srednjem miocenu locirani ob atlantski obali ob Gibraltarju (Kiessling et al., 1999) oziroma na zahodnem delu Mediterana (Bustillo & López García, 1996) kot posledica mešanja toplih proto-Mediterskih in hladnih Atlantskih vodnih mas ter s tem povezavo Centralne Paratetide z Mediteranom preko »slovenskega koridorja« vse do konca badenija (Horvat & Mikuž, 2003).

### Zahvala

Za kritični pregled članka in koristne pripombe se zahvaljujem dr. Špeli Goričan. Za angleški prevod gre zahvala prof. dr. Simonu Pircu.

### Upper Badenian diatom paleoecology of the western part of Central Paratethys

In spite of the rather wide distribution of the Badenian sedimentary rocks in Slovenia I found Badenian diatoms only in the Krško basin, in localities in the surroundings of Šentjernej and Šmarjeta (fig. 1). The reason for this might be just in paleoecology and varying geodynamics of the individual Slovenian Miocene sedimentary basins. More recent oceanographic studies established that in high productivity areas no diatom skeletons occur below depths of 300 meters. In the Krško basin marine deposition did not start before the Upper Badenian that

had a paleobathymetry less than 150 m (Rižnar et al., 2002; Horvat, 2002b). At the same time the mentioned localities represent the westernmost occurrences of the Upper Badenian diatoms in Central Paratethys. For more details on systematic paleontology and stratigraphy of localities that are dealt in the present paper see Horvat (2003a).

The results of quantitative paleoecologic analysis are shown in figure 2. Relative frequencies of genera in the examined samples and their ecological parameters are listed in table 1.

In samples from the Badenian of the Krško basin predominate polyhalobous diatoms (fig. 2), the proportion of the remaining groups being only 2,1% (1,9% mesohalobous, 0,2% oligohalobous). Prevail planktonic species, the proportion of epiphytes is 4,3%, and of epilithes 8%. Among plankton predominate the resting spores (24 %) and species *Thalassionema nitzschioides* (27 %). The species *T. nitzschioides* is cosmopolitan, planktonic, and essentially eurythermal, since found in waters of 3.6 to 30 °C (Tappan, 1980). The species is usually associated with processes of littoral upwelling. The species commonly occurs away from upwelling centers (Sancetta, 1982; Mikkelsen, 1984; Barron, 1986; Bárcena & Abrantes, 1998; Bárcena et al., 2001). Burckle (1984) associates the species *T. nitzschioides* with zones of maximum transport of cool waters with high nutrients content. Likewise associated with areas of high seasonal primary production and littoral upwelling processes is also the distribution of resting spores (Maynard, 1976; Schuette & Schrader, 1981; Abrantes, 1991; Crosta et al., 1997; Sancetta, 1999; Nave et al., 2001; Booth et al., 2002). In centers of upwelling prevail the species *Chaetoceros* spp. and *T. nitzschioides* (De Vries & Schrader, 1981). The decrease of amounts of resting spores and of species *T. nitzschioides* in a given assemblage is an indication of lower productivity and reduced supply of nutrients (Abrantes, 1991). Also the appearance of large amounts of resting spores in sediments is connected with areas of high seasonal primary production (Crosta et al., 1997; Maynard, 1976; Nave et al., 2001; Sancetta, 1999).

The most represented next to resting spores and species *T. nitzschioides* are in the Upper Badenian assemblage the stenohaline

genera *Coscinodiscus*, *Triceratium*, *Actinopterychus*, and *Actinocyclus*. Representatives of the genus *Coscinodiscus* are typical marine inhabitants that do not tolerate decrease in salinity and that most of the time live in pelagial as plankton. Representatives of genus *Triceratium* are marine organisms that live in littoral, often forming ribbon-like colonies that can live either fixed to ground or as plankton. Likewise typical is the marine genus *Actinopterychus* that usually colonizes the near-shore areas, but it quite often also lives as plankton. Representatives of genus *Actinocyclus* are as well exclusively marine organisms that live as plankton in the pelagial or near shores. Most of the mentioned flora is characteristic for tropic and subtropic seas: *Actinocyclus ehrenbergii*, *Coscinodiscus nodulifer*, *C. perforatus*, *C. curvatulus*, *C. marginatus*, *C. lineatus*, *C. nitidus*, *Stephanopyxis turris* (Barron, 1973; Koizumi, 1986; Hajós, 1972; De Séve, 1999). An exception is the species *C. oculus-iridis* that is typical for cool water (De Séve, 1999). The species *Thalassiosira eccentrica*, *Rhaphoneis nitida* and *Actinocyclus senarius* indicate, however, moderately warm water (Hajós, 1972; Sancetta, 1978). In spite of the planktonic way of life the recent representatives of these genera are tied to proximity of shore, and are found most frequently in littoral.

Besides the mentioned genera the 2% frequency is exceeded also by species *Paralia sulcata*. This is a cosmopolitan species most frequently occurring in shallow water enriched with nutrients, and it is an indicator of high littoral bioproduction (Andrews, 1987; Abrantes, 1988; Bárcena et al., 2001; Bárcena & Abrantes, 1998; Schrader et al., 1993; Stabell, 1983, 1986). The species *P. sulcata* has been qualified as a benthic species (Round et al., 1990), but according to more recent research it represents an important component of the phytoplankton as well (Hobson & McQuoid, 1997). It is found as phytoplankton at all depths between 0 and 175 m (Zong, 1997). *P. sulcata* thrives best in environments of low light intensity, increased amount of nutrients, at temperatures of at least 7 °C (Conver, 1956 cf. Zong, 1997), and of optimal salinity of 28 ‰ (Hajós, 1986). The amount of valves of species *P. sulcata* in sediments decreases with the dropping of the sea level, since this leads

to narrowing of the area of littoral with optimal conditions for colonization of the species. In contrast, the increase of relative proportion of the species *P. sulcata* coincides with the flooding of such areas (McQuoid & Hobson, 1998).

The second group of the Upper Badenian diatoms, less abundant than the previous one, belongs to benthos. Its frequency does not surpass 10% (fig. 2). Within it occur representatives of genera *Rhaphoneis*, *Denticulopsis*, *Dimerogramma*, *Grammatophora*, *Delphineis*, and *Navicula*. The recent representatives of these genera, especially *Rhaphoneis*, *Dimerogramma* and *Grammatophora*, are frequent in the littoral of recent somewhat warmer seas (Hustedt, 1959). Representatives of genus *Delphineis* thrived in shallow sea (Andrews, 1977), and they are also indicators of littoral upwelling of cool, nutrient rich waters (Schuette & Schrader, 1981; Andrews, 1987). Owing to processes of photosynthesis, the benthic littoral species are associated with shallow littoral regions, and below 100 meters their presence is very small (Abbott & Andrews, 1979).

A special group is formed by species *Denticulopsis lauta* and *D. hustedti* that should live in plankton of cool waters (Schrader, 1973; Barron, 1973; Koizumi, 1986). The proportion of both species in our samples attains at most 2%. The species *D. lauta* in *D. hustedti* should have come to middle and low geographic latitudes in the Middle Miocene which should coincide with the widespread cooling during Middle Miocene (Baldauf & Barron, 1982; Barron & Keller, 1983; Barron, 1986; Barron & Baldauf, 1989; Flower & Kennett, 1994).

The ratio between the littoral and pelagial genera is rather unclear, since according to various literature sources certain genera (e.g., *Coscinodiscus* and *Thalassionema*) can live in either littoral or pelagial.

In the Upper Badenian samples no oligohalobous nor halophobous diatoms can be found. Likewise low is the share of mesohalobous (fig. 2), an indication of the real sea conditions in the sedimentary basin of normal salinity and limited terrigenous influx.

On the basis of this discussion it can be concluded that the Upper Badenian beds of the Krško basin were deposited in the littoral in warm to moderately warm water of the depth not exceeding 100 meters, and with

salinity above 30 ‰. High presence of the resting spores and the species *Thalassionema nitzschioides* in the Upper Badenian sediments is an indication of increased bioproduction and of connection to centers of littoral upwelling that enabled temporary supplies of cool, nutrient richer water leading to high primary production. The marine environment can be associated with the global transgression, respectively with the Upper Badenian eustatic maximum HS TB2.4 (Haq et al., 1987; Horvat, 2003a, b). The supplies of nutrient rich cool water may be linked with the Middle Miocene circulation and exchange of warm Tethyan water masses with the cool Pacific ones (Flower & Kennett, 1994), and with topography of the Betic straight that caused at mixing of warm proto-Mediterranean and cool Atlantic water masses intensive upwelling processes (Bustillo & López García, 1996).

The paleoecologic analysis of the Upper Badenian diatoms indicates a good connection of the Slovenian region with the centers of upwelling that were located in Middle Miocene along the Atlantic shore at Gibraltar (Kiessling et al., 1999), respectively in the western part of the Mediterranean (Bustillo & López García, 1996) as a result of mixing of warm proto-Mediterranean and cool Atlantic water masses, and with this a connection of the Central Paratethys with Mediterranean across the »Slovenian (Transtethyan) corridor« up to the end of Badenian (Horvat & Mikuž, 2003).

## Literatura – References

- Abbott, W. H. & Andrews, G. W. 1979: Middle Miocene marine diatoms from the Hawthorn Trough, South Carolina and Georgia. – *Micropaleontology*, 25, 225–271, pls. 1–8, New York.
- Abrantes, F. 1988: Diatom productivity peak and increased circulation during latest Quaternary: Alboran Basin (Western Mediterranean). – *Marine Micropaleontology*, 13, 79–96, Amsterdam.
- Abrantes, F. 1991: Increased upwelling off Portugal during the last glaciation: Diatom evidence. – *Marine Micropaleontology*, 17, 285–310, Amsterdam.
- Admiraal, 1984: The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms. – *Progr. Phycol. Res.*, 3, 262–322.
- Andrews, G. W. 1972: Some fallacies of quantitative diatom paleontology. – *Nova Hedwigia*, Beih. 39, 285–295, Braunschweig.
- Andrews, G. W. 1977: Morphology and Stratigraphic Significance of the *Delphineis*, a New Marine Diatom Genus. – *Nova Hedwigia*, Beih. 54, 243–260, pls. 1–4, Vaduz.
- Andrews, G. W. 1987: Miocene Marine Diatoms from the Kirkwood Formation, Atlantic County, New Jersey. – *U. S. Geol. Surv. Bull.*, 1769, 1–14, pls. 1–3, Denver.
- Baldauf, J. G. & Barron, J. A. 1982: Diatom biostratigraphy and paleoecology of the type section of the Lousian Stage, Central California. – *Micropaleontology*, 28, 59–84, pls. 1–7, New York.
- Bárcena, M. A. & Abrantes, F. 1998: Evidence of a high productivity area off the coast of Málaga from studies of diatoms in surface sediments. – *Marine Micropaleontology*, 35, 91–103, Amsterdam.
- Bárcena, M. A., Cacho, I., Abrantes, F., Sierro, F. J., Grimalt, J. O. & Flores, J. A. 2001: Paleoproductivity variations related to climatic conditions in the Alboran Sea (Western Mediterranean) during the last glacial-interglacial transition: the diatom record. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 167, 337–357, Amsterdam.
- Barron, J. A. 1973: Late Miocene – Early Pliocene paleotemperatures for California from marine diatom evidence. – *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 14, 277–291, Amsterdam.
- Barron, J. A. 1986: Response of Equatorial Pacific Diatoms to Polar Cooling During the Middle Miocene. (In: Picard, M. ed., *Proceedings of the Eight International Diatom Symposium*, 1984.) – *Koeltz Sci. Books*, 591–600, Koenigstein.
- Barron, J. A. & Keller, G. 1983: Paleotemperature oscillations in the Middle and Late Miocene of the Northeastern Pacific. – *Micropaleontology*, 29, 150–181, New York.
- Barron, J. A. & Baldauf, J. G. 1989: Tertiary Cooling Steps and Paleoproductivity as Reflected by Diatoms and Biosiliceous Sediments. (In: Berger, W. et al. ed., *Productivity of the Oceans: Present and Past.*) – John Wiley & Sons, 341–354, New York – London.
- Behrenfeld, M. J., Bale, A. J., Kolber, Z. S., Aiken, J. & Falkowski, P. G. 1996: Confirmation of iron limitation of phytoplankton photosynthesis in the equatorial Pacific Ocean. – *Nature*, 383, 508–511, London.
- Beyens, L. & Denys, L. 1982: Problems in diatom analysis of deposits: allochthonous valves and fragmentation. – *Geol. Mijnbouw*, 61, 159–162, Haarlem.
- Booth, B. C., Laraouche, P., Bélanger, S., Klein, B., Amiel, D. & Mei, Z.-P. 2002: Dynamics of *Chaetoceros socialis* blooms in the North Water. – *Deep-Sea Research II*, 49, 5003–5025, Amsterdam.
- Borsetti, A. M., Iaccarino, S., Jorissen, F. J., Poignant, A., Sztrakos, K., Van der Zwaan, G. J. & Verhallen, P. J. J. M. 1986: The Neogene development of *Uvigerina* in the Mediterranean. – *Utrecht Micropaleontol. Bull.*, 35, 183–235, Utrecht.
- Burckle, L. 1984: Diatom distribution and paleoceanographic reconstruction in the southern ocean: present and last glacial maximum. – *Marine Micropaleontology*, 9, 241–261, Amsterdam.
- Bustillo, A. & López García, J. 1997: Age, distribution and composition of Miocene diatom bearing sediments in the Guadalquivir basin, Spain. – *Geobios*, 30, 335–350, Villeurbanne.

- Cachão, M. & Moita, M. T. 2000: *Coccolithus pelagicus*, a productivity proxy related to moderate fronts off Western Iberia. – *Marine Micropaleontology*, 39, 131–155, Amsterdam.
- Coale, K. H., Johnson, K. S., Fitzwater, S. E., Gordon, R. M., Tanner, S., Chavez, F. P., Ferioli, L., Sakamoto, C., Rogers, P., Millero, F., Steinberg, P., Nightingale, P., Cooper, D., Cochlan, W. P., Landry, M. R., Constantinou, J., Rollwagen, G., Travnica, A. & Kudela, R. 1996: A massive phytoplankton bloom induced by an ecosystem-scale iron fertilization experiment in the equatorial Pacific Ocean. – *Nature*, 383, 495–501, London.
- Crosta, X., Pichon, J.-J. & Labracherie, M. 1997: Distribution of *Chaetoceros* resting spores in modern peri-Antarctic sediments. – *Marine Micropaleontology*, 29, 283–299, Amsterdam.
- De Séve, M. A. 1999: Transfer function between surface sediment diatom assemblages and sea-surface temperature and salinity of the Labrador Sea. – *Marine Micropaleontology*, 36, 249–267, Amsterdam.
- De Vries, T. J. & Schrader, H. 1981: Variation of upwelling/oceanic conditions during the latest Pleistocene through Holocene off the central Peruvian coast: a diatom record. – *Marine Micropaleontology*, 6, 157–167, Amsterdam.
- De Wolf, H. 1982: Methods of coding of ecological data from diatoms for computer utilization. – *Meded. rijks. geol. dienst.*, 36, 95–98, Haarlem.
- Flower, B. P. & Kennett, J. P. 1994: The middle Miocene climate transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and the global carbon cycling. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 108, 537–555, Amsterdam.
- Frost, B. W. 1996: Phytoplankton bloom on iron rations. – *Nature*, 383, 475–476, London.
- Hajós, M. 1972: The Mediterranean diatoms. (In: Ryan, W. B. F. et al. ed., *Initial Reports Deep Sea Drilling Project*, 13) – U.S. Gov. Print. Off., 944–969, Washington.
- Hajós, M. 1986: Stratigraphy of Hungary's Miocene diatomaceous earth deposits. – *Fasc. Inst. Geol. Hungariae, Series Paleontologica*, 49, 1–339, pls. 1–61, Budapestini.
- Haq, B. U., Hardenbol, J. & Vail, P. R. 1987: Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. – *Science*, 235, 1156–1167, Washington.
- Hargraves, P. E. & French, F. W. 1983: Diatom resting spores: significance and strategies. (In: G. A. Frayxell ed.: *Survival Strategies of the Algae*). – Cambridge Uni. Press., 49–68, Cambridge.
- Hendey, N. I. 1964, An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V. Bacillariophyceae (Diatoms). – *Fishery Invest. Ser.*, 4, 1–317, pls. 1–45, London.
- Herlec, U. 1989: Izotopske paleoekološke raziskave oligocenskih plasti iz Bohinja. 214 str., Ljubljana. (Diplomska naloga. Knjižnica Katedre za geologijo in paleontologijo.)
- Hobson, L. A. & McQuoid, M. R. 1997: A 91-year record of seasonal and interannual variability of diatoms from laminated sediments in Saanich Inlet, British Columbia. – *L. Plankt. Res.*, 19, 173–194, London.
- Horvat, A. 2003a: Badenijske kremenice alge (Bacillariophyta) zahodnega dela Centralne Paratetide. – *Razpr. 4. razr. SAZU*, 44, 5–55, Ljubljana.
- Horvat, A. 2003b: Paleontologija, biostratigrafija in paleoekologija miocenskih diatomej (Bacillariophyta) Slovenije. – Doktorska disertacija, Univerza v Ljubljani, 246 str., Ljubljana.
- Horvat, A. & Mikuž, V. 2003: Zgornjebadenijska paleogeografija Centralne Paratetide. – *Geološki zbornik*, 17, 53–56, Ljubljana.
- Hustedt, F. 1930: Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Teil I. (In: Rabenhorst, L., *Kryptogamen Flora*, Bd. 7). – Akad. Verlags., 1–920, Fig. 1–542, Leipzig.
- Hustedt, F. 1957: Die Diatomeenflora des Flusssystem der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen. – *Anh. Naturwiss. Ver. Bremen*, 34, 181–440, Bremen.
- Hustedt, F. 1959: Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Teil II. (In: Rabenhorst, L., *Kryptogamen Flora*, Bd. 7). – Akad. Verlags., 1–845, Fig. 543–1179, Leipzig.
- Hustedt, F. 1966: Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Teil III. (In: Rabenhorst, L., *Kryptogamen Flora*, Bd. 7). – Akad. Verlags., 1–816, Fig. 1180–1788, Leipzig.
- Hutchins, D. A. & Bruland, K. W. 1998: Iron-limited diatom growth and Si:N uptake ratios in a coastal upwelling regime. – *Nature*, 393, 561–564, London.
- Kawamura, T. & Hirano, R. 1992: Seasonal changes in benthic diatom communities colonising glass slides in Aburatsubo bay, Japan. – *Diatom Research*, 7, 227–239, Bristol.
- Kiessling, W., Flügel, E. & Golonka, J. 1999: Paleoreef maps: Evaluation of a comprehensive database on Phanerozoic reefs. – *AAPG Bull.*, 83, 1552–1587.
- Koizumi, I. 1986: Pliocene and Pleistocene diatom datum levels related with paleoceanography in the Northwest Pacific. – *Marine Micropaleontology*, 10, 309–325, Amsterdam.
- Kolber, Z. S., Barber, R. T., Coale, K. H., Fitzwater, S. E., Greene, R. M., Johnson, K. S., Lindley, S. & Falkowski, P. 1994: Iron limitation phytoplankton photosynthesis in the equatorial Pacific ocean. – *Nature*, 371, 145–149, London.
- Lipps, J. H. 1979: Ebridians. (In: R. W. Fairbridge & D. Jablonski eds.: *The encyclopedia of paleontology*). – 276, Dowden, Hutchinson & Ross Inc., Stroudsburg.
- Lutze, G. F. 1986: *Uvigerina* species of the eastern North Atlantic. – *Utrecht Micropaleontol. Bull.*, 35, 21–46, Utrecht.
- Maynard, N. G. 1976: Relationship between diatoms in surface sediments of the Atlantic ocean and physical oceanography of overlying waters. – *Paleobiology*, 2, 99–121, Lawrence.
- McQuoid, M. R. & Hobson, L. A. 1998: Assessment of palaeoenvironmental conditions on southern Vancouver Island, British Columbia, Canada, using the marine tychoplankton *Paralia sulcata*. – *Diatom Research*, 13, 311–321, Bristol.
- Mikkelsen, N. 1980: Experimental Dissolution of Pliocene Diatoms. – *Nova Hedwigia*, 33, 893–911, Braunschweig.
- Mikkelsen, N. 1984: Diatoms in the Zaire Deep Sea Fan and Pleistocene paleoclimatic trends in the Angola Basin and West Equatorial Africa. – *Netherlands Jour. Sea Research*, 17, 280–292.
- Nave, S., Freitas, P. & Abrantes, F. 2001: Coastal upwelling in the Canary Island region: spatial variability reflected by the surface sedi-

ment diatom record. – *Marine Micropaleontology*, 42, 1–23, Amsterdam.

Pierau, H. 1958: Zur Stratigraphie und Tektonik jungtertiärer Ablagerungen im Nordwestlichen Krško polje in Slowenien. – *Geologija*, 4, 111–148, Ljubljana.

Placer, L. 1999: Contribution to the macro-tectonic subdivision of the border region between Southern Alps and External Dinarides. *Geologija* 41 (1998), 223–255, Ljubljana.

Rižnar, I., Miletić, D., Verbič, T. & Horvat, A. 2002: Srednjemiocenske kamnine severnega pobočja Gorjancev med Čatežem in Kostanjevico. – *Geologija*, 45, 531–536, Ljubljana.

Round, F. E., Crawford, R. M. & Mann, D. G. 1990: The diatoms. Biology and morphology of the genera. – Cambridge Uni. Press, 747 pp., Cambridge.

Sachs, J. B. & Skinner, H. C. 1973: Calcareous Nannofossils and Late Pliocene – Early Pleistocene biostratigraphy Louisiana Continental Shelf. – *Tulane Stud. Geol. Paleontol.*, 10, 113–162, New Orleans.

Sancetta, C. 1978: Neogene Pacific microfossils and paleoceanography. – *Marine Micropaleontology*, 3, 347–376, Amsterdam.

Sancetta, C. 1982: Distribution of diatom species in surface sediments of the Bering and Okhotsk Seas. – *Micropaleontology*, 28, 221–257, pls. 1–6, New York.

Sancetta, C. 1999: Diatoms and marine paleoceanography. (In: E. F. Stoermer & J. P. Smol eds.: *The diatoms: Applications for the environmental and earth sciences*). – Cambridge Uni. Press, 374–386, Cambridge.

Schrader, H. J. 1973: Stratigraphic distribution of marine species of the diatom *Denticula* in Neogene North Pacific sediments. – *Micropaleontology*, 19, 417–430, pl. 1, New York.

Schrader, H.-J. & Fenner, J. 1976: Norwegian sea Cenozoic diatom biostratigraphy and taxonomy. Part I: Norwegian sea Cenozoic diatom biostratigraphy. (In: M. Talwani et al. eds.: *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project 38*). – U.S. Gov. Print. Off., 921–1099, Washington.

Schrader, H.-J. & Gersonde, R. 1978: Diatoms and silicoflagellates. (In: Zachariasse, W. J. et al. eds: *Micropaleontological counting methods and techniques – an exercise on an eight meters section of the Lower Pliocene of Capo Rossello, Sicily*). – *Utrecht Micropaleont. Bull.*, 17, 129–176, Utrecht.

Schrader, H., Isrenn, K., Swaberg, N., Paetzel, M. & Saethre, T. 1993: Early Holo-

cene diatom pulse in the Norwegian Sea and its paleoceanographic significance. – *Diatom Research*, 8, 17–130, Bristol.

Schuetz, G. & Scharder, H. J. 1981: Diatom taphocoenoses in the coastal upwelling area off South West Africa. – *Marine Micropaleontology*, 6, 131–155, Amsterdam.

Smetacek, V. S. 1985: Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. – *Marine Biology*, 84, 239–251, New York.

Stabell, B. 1983: Diatoms in core GIK 15530-4 from the Skagerrak. (In: Aasheim ed.: *Rapport fra Diatomésymposium i Bergen mai 1983*) – *Bot. Rapp.*, 33, 57–70, Begren.

Stabell, B. 1986: A diatom maximum horizon in Upper Quaternary deposits. – *Geologische Rundschau*, 75, 175–184, Stuttgart.

Tappan, H. 1980: *The Paleobiology of Plant Protists*. – W. H. Freeman & Co., 1–1028, San Francisco.

Toggweiler, J. R. 1999: An ultimate limiting nutrient. – *Nature*, 400, 511–512, London.

Tomljenović, B. & Csontos, L. 2001: Neogene – Quaternary structures in the border between Alps, Dinarides and Pannonian basin. – *Int. J. Earth Sci.*, 90, 560–578, Stuttgart.

Tréguer, P., Nelson, D. M., Van Bennekom, A. J., DeMaster, D. J., Leynaert, A. & Quéguiner, B. 1995: The silica balance in the World Ocean: A reestimate. – *Science*, 268, 375–379, Washington.

Van der Zwaan, G. J., Jorissen, F. J., Verhallen, P. J. J. M. & Von Daniels, C. H. 1986: *Uvigerina* from the Atlantic, Paratethys and Mediterranean. – *Utrecht Micropaleontol. Bull.*, 35, 7–20, Utrecht.

Vos, P. C. & de Wolf, H. 1993a: Diatoms as a tool for reconstructing sedimentary environments in coastal wetlands; methodological aspects. – *Hydrobiologia*, 269/270, 285–296, Dordrecht.

Vos, P. C. & de Wolf, H. 1993b: Reconstruction of sedimentary environments in Holocene coastal deposits of the southwest Netherlands; the Poortvliet boring, a case study of palaeoenvironmental diatom research. – *Hydrobiologia*, 269/270, 297–306, Dordrecht.

Whitehead, J. M. & McMinn, A. 1997: Paleodepth determination from Antarctic benthic diatom assemblages. – *Marine Micropaleontology*, 29, 301–318, Amsterdam.

Zong, Y. 1997: Implications of *Paralia sulcata* abundance in Scottish isolation basins. – *Diatom Research*, 12, 125–150, Bristol.