

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

# **Kelnatky české křídové pánve**

Diplomová práce

Michal Kubajko



Vedoucí diplomové práce: RNDr. Martin Košťák, PhD.

Praha 2009

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracoval samostatně a souhlasím se zapůjčením práce ke studijním účelům.



Michal Kubajko

### **Poděkování:**

Děkuji především školiteli RNDr. Martinu Košťákovi, PhD. za konstruktivní rady a připomínky.

Dále děkuji rodině a blízkým za psychickou a materiální podporu v průběhu studia.

## Obsah:

1. Úvod .....	1
2. Česká křídlová pánev .....	2
2.1 Stratigrafie a litologie ČKP.....	3
2.1.1 Perucko-korycanské souvrství .....	3
2.1.2 Bělohorské souvrství .....	5
2.1.3 Jizerské souvrství.....	5
2.1.4 Teplické souvrství.....	6
2.1.5 Březenské souvrství .....	7
2.2.6 Merboltické souvrství .....	8
3. Kelnatky .....	9
3.1 Stavba těla .....	9
3.1.1 Noha .....	9
3.1.2 Plášť a plášťová dutina .....	10
3.1.3 Oběhová soustava .....	11
3.1.4 Trávicí a vylučovací soustava .....	11
3.1.5 Potrava .....	13
3.1.6 Nervová soustava .....	14
3.1.7 Ontogeneze .....	14
4. Schránka .....	16
4.1 Protokoncha .....	16
4.2 Teleokoncha.....	17
5. Scaphopoda – systematika .....	20
6. Ekologie recentních kelnatek, batymetrie.....	21
7. Rozšíření ve světě .....	23
8. Fylogeneze .....	25

9. Fosilní záznam .....	28
10. Kelnatky v ČKP .....	32
10.1 Systematická část .....	33
10.2 Stratigrafický rozsah výskytů kelnatek v ČKP .....	43
10.3 Tafonomie .....	45
11. Studium schránky .....	46
11.1 Morfometrie schránek .....	46
11.2 Metodika .....	46
11.3 Výsledky morfometrie .....	47
12. Struktura schránky .....	49
12.1 Metodika .....	49
12.2 Vnitřní stavba schránky .....	49
12.3 Fosilní kelnatky .....	50
13. Analýza schránek .....	51
13.1 Metodika .....	51
13.2 RTG analýza .....	51
13.3 Analýza poměrů stabilních izotopů .....	52
13.3.1 Hmotnostní spektrometrie .....	53
13.3.2 Izotopová analýza kyslíku .....	53
13.3.3 Izotopová analýza uhlíku .....	54
13.4 Paleoteplota .....	55
13.5 Paleosalinita .....	55
14. Závěr .....	57
15. Literatura .....	58
Přílohy: Tabule 1-7 .....	69

Tabulky zdrojových dat

# 1. Úvod

Cílem této práce je shrnutí dosavadních poznatků o kelnatkách české křídové pánve co se týče systematiky, stratigrafického a paleogeografického rozšíření, dále fylogeneze třídy, ontogeneze recentních zástupců, stavby těla a schránky apod. Práce se též zabývá důležitými a dosud nezpracovanými aspekty studia kelnatek, jako je morfometrie zástupců jednotlivých fosilních druhů, RTG analýza schránky, analýza stabilních izotopů a následné úvahy o paleoteplotě, paleosalinitě a batymetrii.

Badatelé, odborná veřejnost či sběratelé v dnešní době ani v minulosti nevěnují a nevěnovali fosilním kelnatkám větší pozornost. Informace o nich jsou jen kusé a nekompletní. Popisy druhů jsou nedostatečné, vyobrazení často nedokonalá nebo chybí úplně (výjimku tvoří jenom několik prací především anglických autorů). Navíc u jedinců z české křídové pánve se přibližně od druhé poloviny devatenáctého století užívá ve většině případů neplatné pojmenování druhů, které bylo badateli stále dokola přepisováno, pouze ojediněle se objevují zmínky o pochybné nomenklatuře (např. Gardner, 1878).

Ontogeneze a popis těla i schránky kelnatek jsou zpracovány na recentních druzích uspokojivě a s velkou pravděpodobností lze stejný model předpokládat i u fosilních zástupců této třídy. Kupříkladu vnitřní stavba schránky se prokazatelně od jury nezměnila a stejnou lze předpokládat i dále do historie vývoje třídy.

Rozdílné názory však panují v otázce fylogeneze kelnatek, kde existuje více teorií na vznik třídy. Úkolem této práce není určit nebo dokázat jedinou možnou či správnou teorii vzniku kelnatek, pouze předložit možné alternativy. Současný stav poznání to zatím ani neumožňuje.

## 2. Česká křídová pánev

Česká křídová pánev (dále ČKP) je sedimentační prostor, pokrývající velkou část severní poloviny Českého masivu. Na severu je omezena tektonicky lužickým zlomem a linií výchozů od Turnova přes severní okolí Jičína, Náchod až k východní hranici v okolí Moravské Třebové a Svitav. Podél labské poruchy zasahují sedimenty křídý až do okolí Meissenu. Západní hranici tvoří krušnohorský zlom. Jižní omezení pánve je většinou atektonické, jedná se především o erozní relikt. Na JZ je pánev částečně omezena sázavským hlubinným zlomem. JV od Kolína vystupují křídové sedimenty podél linie železnohorského zlomu.

Vznik české křídové pánve souvisí s poklesem velké části Českého masivu a následnou mořskou transgresí v cenomanu. Koncem svrchní křídý moře z této oblasti ustupuje. Během tohoto období lze pozorovat několik dílčích transgresí a regresí.

V počátečních stádiích vzniku tvar pánve přibližně kopíroval průběh starších permokarbonských pánví. Pro toto období jsou typické sladkovodní sedimenty. Při procesech alpinského vrásnění byla obnovena subsidence varisky oslabené zóny. Do této klesající oblasti proniklo v cenomanu od SZ moře. Transgrese postupovala v několika fázích do vyšších oblastí poklesávající pánve. Ve spodním coniacu se transgrese zastavila. V santonu začala celá oblast stoupat a zvyšování hladiny a rozšiřování sedimentárního bazénu je vystřídáno regresemi. Moře z tohoto prostoru ustoupilo pravděpodobně koncem spodního santonu. Campanská transgrese, běžná v jiných evropských pánvích, není na našem území doložena. Vysvětlením může být eroze těchto sedimentů nebo fakt, že transgrese do prostoru pánve nepronikla.

Koncem křídý a v terciéru byl prostor pánve postižen saxonskou tektonikou. Vznikly tak zlomy, podél nichž docházelo k pohybům jednotlivých ker. Dnešní odkryté relikt se vyskytují na území, zaujímající plochu zhruba 12 500 km<sup>2</sup> (Misař *et al.*, 1983). Předpokládaná rozloha české křídové pánve i se zakrytými částmi je asi 14 600 km<sup>2</sup> (Chlupáč *et al.*, 2002).

## 2.1 Stratigrafie a litologie ČKP

Výplň pánve tvoří především mořské sedimenty, uložené subhorizontálně až horizontálně, spočívající diskordantně na starším podloží. Jedná se převážně o klastika, časté jsou i sedimenty karbonátové.

Sedimentace v pánvi začala ve spodním cenomanu ukládáním jezerních a říčních usazenin. Na počátku svrchního cenomanu proniklo do oblasti moře, ukládaly se mělkovodní pískovce, slepence a biogenní vápence. Transgrese postupovala v několika fázích, proto jsou cenomanské sedimenty různorodé. Od spodnoturonské transgrese lze prostředí pánve rozdělit na dva základní typy: facii kvádrových pískovců, dotovaných klastickým materiálem z pevniny (hlavně lužický pluton a krystalinikum), a facii vápnitých jílovců a slínovců, které reprezentují oblasti s omezeným přísunem klastik, vzdálené od pobřeží. Časté jsou pozvolné přechody mezi faciem (Chlupáč *et al.*, 2002).

Vrstevní sledy sedimentů v pánvi lze od cenomanu do santonu rozdělit na následující souvrství:

- perucko-korycanské (cenoman),
- bělohorské (spodní – střední turon),
- jizerské (střední - svrchní turon),
- teplické (svrchní turon - spodní coniak),
- březenské (střední coniak - spodní santon),
- merboltické (spodní santon).

### 2.1.1 Perucko-korycanské souvrství

Podle Čecha *et al.*, 1980 je perucko-korycanské souvrství tvořeno dvěma jednotkami – vrstvami peruckými a korycanskými. Oba členy jsou řazeny do jediného souvrství, jelikož nelze přesně určit hranici mezi sladkovodními, brakickými a mořskými sedimenty, mohou do sebe laterálně přecházet. Hranice mezi nimi je diachronní.

Stratotyp pro perucké vrstvy se nachází v silničním zářezu S od obce Peruc. Mocnosti sedimentů peruckých vrstev se v ČKP pohybují v rozmezí od 0 do 30 m, maximální mocnost je v JZ části (až 100 m). Spodní a střední část jednotky lze charakterizovat jako fluviální



a lakustrinní sedimentační cykly. Nejvrchnější část pravděpodobně reprezentuje přechod do brakického prostředí marší nebo lagun.

Na bázi je vyvinuta poloha křemenného slepenec, který přechází do střednězrného pískovce s čočkami prachovců. Následuje červený arkózový pískovec. Ostrou erozí bázi má nasedající písčité slepenec s uhelnatým, jílovitým prachovcem. Dále se ukládal střednězrný jílovito-prachovitý pískovec s četnými rostlinnými zbytky. Následuje středně až hrubozrný jílovitý pískovec s polohami písčitých slepenců. Na něm spočívá tmavě šedý uhelnatý jílovitý prachovec s rostlinnými zbytky a čočkami pískovce. Následuje mocná poloha středně až hrubozrného jílovitého pískovce s několika polohami slepenců. Ve svrchní části je běžné diagonální zvrstvení. Tmavé slídnaté jílovité prachovce s čočkami pískovců, uložené v nejvyšších partiích sledu, obsahují hojné rostlinné zbytky.

Korycanské vrstvy mají svůj stratotyp na východním svahu kopce Hostibejk v Kralupech nad Vltavou. Zároveň se jedná i o typovou lokalitu, jelikož původní již neexistuje (malé lůmky v Korycanech). Mocnosti korycanských vrstev se v ČKP pohybují mezi 20 a 60 m, v severním a severozápadním okraji pánve byla zaznamenána mocnost až 130 metrů. Jsou to sedimenty mělkého otevřeného moře, dokládající polyfázovou cenomanskou transgresi. Charakteristické jsou vytříbené až jílovité křemenné pískovce, místy kaolinické.

Spodní hranice je diachronní. Nejčastěji bývá pokládána na bázi šikmo zvrstvených pískovců, v nichž se vyskytují stopy po hrabání mořských organismů. Někde je kladena na bázi vrstvy s prvními mořskými organismy nebo nejspodnějším výskytem glaukonitu. Místy je vyvinut bazální konglomerát. Výše sedimentovaly slídnaté jílovité pískovce. Ve vyšších částech sledu jsou typické glaukonitické pískovce, často s úlomky mlžů. V některých částech pánve jsou v této úrovni vyvinuty spíše vápnité jílovité prachovce až vápnité jílovce. Nadložní písčité slepenec obsahují příměs glaukonitu. Následují jílovité glaukonitické pískovce, v jejichž spodní části jsou běžná vnitřní jádra schránek mlžů.

Korycanské (a nadložní bělohorské) vrstvy jsou v některých oblastech (Kolínsko, okolí Prahy a Kutné Hory) vyvinuty jako tzv. příbojová facie. Jsou to sedimenty, ukládané příbojovým vlněním na elevacích a v blízkosti skalnatého pobřeží. Jedná se o slepenec s bloky a valouny starších rigidních hornin. Mezerní hmotu tvoří mikritické a bioklastické vápence.

### **2.1.2. Bělohorské souvrství**

Následující bělohorské souvrství je charakteristické pokračujícím prohlubováním prostoru pánve, které vedlo k zaplavování dalších oblastí. Stratotyp hranice perucko-korycanského a bělohorského souvrství byl stanoven v jihozápadní části Opukového lomu u Přední Kopaniny. Typová lokalita na Bílé hoře v Praze byla zničena, dnes se nachází v místě stratotypu.

Charakteristickými horninami jsou převážně mělkovodní mořské opuky, obsahující vysoký podíl jehlic spongií. Místy je v bazálních a svrchních polohách přítomen glaukonit. V severních a západních částech pánve je souvrství vyvinuto jako křemenné (tzv. kvádrové) pískovce. Mocnosti sedimentů se běžně pohybují mezi 30 a 60 metry, maximum 130 m bylo zaznamenáno v blízkosti lužické poruchy. Oproti korycanským vrstvám obsahuje bělohorské souvrství méně písčitých sedimentů. Sedimentace probíhala hlavně ve větší vzdálenosti od pobřeží.

Báze vrstev je ostrá, místy erozivní. Jedná se většinou o světle šedé, vápnité jílovce s glaukonitem a písčitou příměsí. Často se objevují fosfatické hlízky, pyritizace a bioturbace. Na tuto nepřiliš mocnou vrstvu nasedají šedavé okrově skvrnitě slínovce, ve spodních partiích s prachovou příměsí, někdy silicifikované.

Ve svrchních polohách kvádrového pískovce je typická přítomnost glaukonitu. V jižních částech pánve a v okolí Bíliny je bělohorské souvrství reprezentováno příbojovou facií se slepenci, biomikrity a biosparity.

### **2.1.3 Jizerské souvrství**

Pro jizerské souvrství je charakteristická další transgrese. Stratotyp spodní hranice byl stanoven v opuštěném lomu na západním svahu Bílé Horky poblíž Března u Loun. Stratotyp jednotky (lektostatotyp) je definován v zářezu silnice mezi Hrubým Rohozcem a Dolánkami u Turnova. Typovou lokalitou je údolí Jizery mezi Benátkami nad Jizerou a Turnovem.

V okrajových částech zvětšujícího se bazénu se ukládaly mocné sledy kvádrových pískovců. Typickou vlastností kvádrových pískovců je negativní gradace – hrubnutí zrna směrem do nadloží. Opakuje se v několika cyklech. Směrem do centra pánve se zjemňuje zrna, naopak blíže k poklesávající lužické poruše facie hrubne. Pro oblasti vzdálenější od

břežní linie je typická facie vápnných jílovců a opuk. Mocnosti jsou nejmenší v okolí Teplíc (okolo 5 m), SSV směrem mocnost stoupá a ve východních částech pánve dosahuje až 400 m.

Ostrá spodní hranice jednotky je patrná na stratotypu hranice. Ve většině oblastí je litologická změna na hranici bělohorského a jizerského souvrství pozvolná, hranice je vymezena biostratigraficky. Ve východních partiích pánve je spodní hranice určena glaukonitickou vrstvou.

Typický vývoj jednotky začíná šedými skvrnitými vápnnými jílovitými pískovci. Na ně nasedají žlutošedé rezavě skvrnitě vápnné jílovce s drobnými zrnky glaukonitu a příměsí prachovcové složky. Následují žlutošedé slínovce s příměsí drobných zrn glaukonitu. Báze této polohy je obohacena prachovitou složkou. Ve vyšších částech sledu jsou hojné fosílie, zejména mlži. Nadložní žlutohnědé jemnozrné glaukonitické vápnné pískovce jsou silně bioturbované. Na ně nasedají žlutošedé slínovce s jemnými zrny glaukonitu, ve svrchních partiích bohatě fosiliferní, místy s příměsí prachovců. Dále je v centrálních částech pánve vyvinuta tenká poloha glaukonitického vápence s příměsí drobných křemenných zrn. Na ni nasedá žlutošedě zbarvený slínovec s drobnými zrny glaukonitu.

#### **2.1.4 Teplické souvrství**

Jedná se o transgresní sledy většinou jemnozrných sedimentů. V severní a východní části pánve se ukládalo na podloží po krátkém období, kdy nebyl bazén dotován sedimenty. Stratotyp jednotky i spodní hranice se nachází v severní části výchozu u obce Kystra nedaleko Loun. Zde je také typová lokalita. Původní (v Teplících) byla zničena.

Mocnost souvrství je proměnlivá, běžně se pohybuje mezi 30 a 80 m. V okolí Hradce Králové dosahuje 110 m, v jižních a jihozápadních oblastech pánve se mocnost snižuje na první metry až centimetry.

Typickými horninami jsou slínovce. V blízkosti lužického a vnitrosudetského zlomu se ukládaly písky, které dnes tvoří pískovcová skalní města v okolí Turnova a Broumova.

V Poohří jsou časté mělkvodní mikritové vápence.

Sedimentace na podloží následovala po hiátu, báze souvrství je ostrá, erozivní. Spodní část souvrství je tvořena šedými jílovitými vápenci. V nejnižších polohách se nachází tzv. „koprolitová vrstva“ s glaukonitem, fosfatickými nodulemi a fosfatizovanou faunou. V okolí Loun je v blízkosti této úrovně vyvinut horizont tzv. „koštických plošek“, typický

nahromaděnou drobnou faunou. Na jílovité vápence nasedá tenké těleso šedých vápnitých prachovců až slínovců s glaukonitem a křemennými zrnky. Následují tmavě šedé vápnité jílovce. Na ně se ukládal mocný sled šedých až žlutošedých skvrnitých slínovců, které místy přechází až v mikritické vápence. Báze této polohy slínovců bývá ostrá, velmi často bioturbovaná.

Transgresní sledy teplického souvrství sedimentovaly v období svrchního turonu až spodního coniacu. Pánev v té době měla největší rozsah. Od podložního jizerského a nadložního březenského souvrství se liší hlavně mnohem menším podílem hrubších sedimentů.

V nejvyšších polohách teplického souvrství se v osní části pánve ukládaly tzv. „bílé zvonivé opuky inoceramové“. Jsou to vrstvy silicifikovaných prachovitých slínovců, označované jako „rohatecké vrstvy“.

Rohatecké vrstvy (dle Rohatecké výšiny nedaleko Roudnice nad Labem) jsou považovány za samostatný člen. Vyčleňují se ve svrchních polohách teplického souvrství (sp. coniac). Stratotyp a zároveň typová lokalita se nachází západně od Chocně, ve svahu vrchu Sutiny na levém břehu Tiché Orlice. Původní typová lokalita byla v Bohuslavově lomu u Rohatců.

Bází jednotky je první silicifikovaná poloha ve sledu prachovců až slínovců nebo spodní hranice glaukonitických prachovců

Mocnost vrstev se pohybuje od několika centimetrů do cca 40 m. Rohatecké vrstvy jsou vyvinuty téměř v celé pánvi, kromě SSZ a SSV oblastí. Jednotka je charakterizována jako mělkovodní mořské slínovce s hojnými silicifikovanými polohami a lavicemi vápnitých jílovců až biomikritických vápenců. Často jsou vrstvy bioturbované. Sedimenty v západní části pánve obsahují glaukonit.

### **2.1.5 Březenské souvrství**

Březenské souvrství má stratotyp jednotky i spodní hranice vymezen na SSV svahu Březenského vrchu východně od Března u Loun. Je to zároveň typová lokalita.

Mocnosti sedimentů březenského souvrství se pohybují okolo 250 m, facie s pískovci jsou až 460 m mocné. Maximální mocnost (560 m) byla zjištěna v nekompletním sledu na východě pánve.

Litologicky se jedná o mělkovodní mořské vápnitě jílovce a slínovce. Ve spodní části jsou často přítomny pelosideritové konkrece. Směrem k východu a severovýchodu přibývá písčité složka. Vrstvy tak nabývají flyšového charakteru. Složení fauny však není typické pro hlubokovodní prostředí, proto lze tyto považovat spíše za uloženy bouří, tempestity (Valečka, 1984). Při východním a severovýchodním okraji je souvrství vyvinuto v podobě kvádrových pískovců.

Báze jednotky je vymezena svrchní hranicí poslední silicifikované polohy rohateckých vrstev. V SSZ části pánve, kde rohatecké vrstvy nejsou vyvinuty, je hranice vedena ostrým rozhraním mezi jemnozrnnými pískovci teplického souvrství a vápnitými jílovci, slínovci nebo vápnitými jílovitými prachovci, které již patří souvrství březenskému. V západních částech pánve je spodní hranice vymezena nejvyšším výskytem glaukonitického prachovce rohateckých vrstev.

V centru pánve jsou spodní polohy vyvinuty v podobě tmavošedých vápnitých jílovců. Na ně nasedají žlutošedé až tmavě šedé prachovité vápnitě jílovce a slínovce s glaukonitem. Nejvýše spočívají tmavě šedé vápnitě jílovce, ve kterých se nachází polohy pelosideritových konkrecí. Směrem do nadloží a k okrajům pánve přibývá klastický materiál. Tato přechodní facie má většinou ostré spodní hranice pískovcových těles, což naznačuje přítomnost náhlých událostí, kdy byl hrubší materiál z pevniny zanášen i do oblastí vzdálenějších od pobřeží.

Přibývání pískovců ve svrchní části naznačuje změlčování bazénu a postupnou regresi.

### **2.1.6 Merboltické souvrství**

Poslední sedimentární jednotkou ČKP je merboltické souvrství. Jsou to sedimenty ustupujícího moře. Stratotyp jednotky se nachází v opuštěném lomu východně od Merboltic nedaleko Děčína. Zároveň jde i typovou lokalitu. Mocnosti souvrství nepřesahují 150 m.

Báze se nachází nad posledními výskyty vápnitých jílovců nebo prachovců březenského souvrství. Je definována prvním výskytem pískovců.

Souvrství je vyvinuto jako mělkovodní mořské jemno- až střednězrnné jílovité pískovce s příměsí živcových zm. Obsahuje polohy nevápničných prachovitých jílovců a jílovitých prachovců. Vyskytují se v něm i úrovně s jílovitými nodulemi nebo křemennými oblázky.

Merboltické souvrství je zachováno pouze v reliktech pod terciárními vulkanity Českého středohoří.

### 3. Kelnatky

Kelnatky jsou bilaterálně souměrní mořští měkkýši s typickou rourkovitou schránkou. Žijí zahrabány ve dně. Jsou to gonochoristé s nepřímým vývojem.

Název třídy pochází z řeckého *scaphe* – člun, loď a *pous*, gen. *podos* - noha, nohy. Poprvé jej použil Bronn v roce 1862. Český název – kelnatky – je odvozen od tvarové podobnosti schránky se sloním klem.

Kelnatky jsou nejmenší a nejstejnorodější (nejuniformnější) skupinou měkkýšů (Morton, 1959). Třída se dělí na dvě čeledě - Dentaliida a Gadilida a několik řádů (viz níže, kapitola o fylogenezi).

#### 3.1 Stavba těla

Kelnatky mají protáhlé tělo obklopené pláštěm, který vylučuje mírně prohnutou (ve většině případů) trojvrstevnou aragonitovou schránku (tab. 1, fig. G). Tvar schránky je přizpůsoben infaunálnímu způsobu života. Schránka je otevřena na obou koncích. Dorzální strana je konkávní (vydutá), ventrální konvexní (vypuklá). Kelnatky nemají hlavu. Dlouhá svalnatá noha je vysunována z předního ústí schránky. Organismus je ke schránce připevněn dvěma nebo čtyřmi svaly, které se upínají ke stěně rourky přibližně v jejích dvou třetinách (Steiner, 1992a).

##### 3.1.1 Noha

Noha (fig. 1) slouží kelnatkám k pohybu. U dentaliid je velmi svalnatá, silná, s kuželovitým zakončením. Na bázi jsou vyvinuty dva laloky. Všechny podélné svaly jsou spojeny se stěnou nohy. Gadilida mají nohu ukončenu terminálním terčíkem, který je lemován řadami brv. Není tak mocně vyvinuta jako u Dentaliid. Některé podélné svaly jsou spojeny do velkého svalového sinu, který je uvnitř nohy (Steiner, 1992a). Gadilida mohou pohybovat nohou mnohem rychleji než Dentaliida. Zatažení nohy u gadilid probíhá jakousi inverzí, obrácením. U dentaliid se noha stahuje a ohýbá do tvaru písmene „S“. Zatažená noha leží na ventrální straně a vyplňuje přibližně 1/3 plášťové dutiny. Když je noha zatažena ve schránce, plášťová dutina je vpředu uzavřena kromě tenkého centrálního póru. Vlastnosti nohy a tvar

schránky umožňují gadilidům rychlejší zahrabání do substrátu, také do větších hloubek. Zdá se, že jsou i aktivnější a dravější.

Zahrabávání do sedimentu umožňuje právě svalnatá noha, zvláště důležité jsou postranní laloky. Centrálním pórem je nejprve vysunován pevný protáhlý lalok nohy, který se zanořuje do sedimentu. Když je noha úplně vysunuta, je do ní vtlačována hemolymfa, přední část zduří a rozšíří se. Tlakem hemolymfy také dochází k rozvinutí dvou postranních laloků (u Dentaliid), laloky se nafouknou, zbytní a pevně se zapřou do sedimentu. Slouží poté jako kotva. Kelnatka se kontrakcí svalů v noze a odváděním lymfy přitahuje směrem ke špičce nohy. K zanořování do substrátu jí také pomáhají kaptakula, kterými víří sediment v okolí okraje schránky – zvodněním substrátu se schránka lépe protlačuje směrem ke špičce nohy. Navíc kelnatky pohybují schránkou ze strany na stranu a tím se zahrabávání také usnadní. Přední část nohy se poté zúží, lalokovité výběžky se uvolní a jsou přitaženy k noze. Celý proces se tak může znovu opakovat (Morton, 1959).

Morton (1959) pomocí pokusů zjistil, že kelnatka má reflex, umožňující zjistit polohu schránky v prostoru. Obrací se vždy dorzální stranou nahoru. Když je položena horizontálně na povrch substrátu ventrální stranou směřující nahoru, zahrabe se částečně do substrátu a teprve poté se otáčí. Když je zahrabaná do 1/3 v substrátu, pomalými točivými pohyby nohy otočí konkávní stranu schránky nahoru. Během procesu otáčení se celá kelnatka zahrabe. Při této činnosti vytvoří zatočenou stopu.

### 3.1.2 Plášť a plášťová dutina

Plášťová dutina prochází celou délkou schránky (fig. 1). Je tvořena párem laterálních záhybů pláště, které vznikají z dorzální tělní stěny. Ty rostou anteriorně a ventrálně. Žlázatou tkáň, která je schopna vylučovat schránku, obsahují oba okraje pláště. U naprosté většiny kelnatek však vylučuje teleokonchu pouze přední okraj pláště (protokonchu bez výjimky u všech). U některých rodů (např. *Rhabdus*, *Episiphon*) může schránku vylučovat i posteriorní okraj pláště (Reynolds, 1992b). Vzniká tak tence rourovitý útvar - fumarium (Stasek & McWilliams, 1973; Palmer, 1974). V případě potřeby posteriorní okraj pláště schránku rozpouští nebo odlamuje (Reynolds, 1992b).

U všech kelatek tvoří přední okraj pláště epitel, který je v přímém kontaktu se substrátem. U zástupců řádu Gadilida je tento epitel pokryt papilami, které slouží jako receptory. Dentaliida tyto papily vyvinuty nemají a používají k rekognoskaci dna pouze

kaptakula. Uvnitř přední části plášťové dutiny je centrální záhyb, který lemuje vnitřní žlaznatou oblast (Gadilida), zatímco Dentaliida mají vnější žlaznatou oblast a přední plášťový otvor je obklopen řasnatým lemem (Steiner, 1991, Shimek & Steiner, 1997). Zadní plášťový otvor je svalnatý útvar podobný záklopce, sloužící k regulaci průtoku vody. Dentaliida jej mají orientován v laterální rovině, kdežto u Gadilid je dorzoventrální. Gadilida mají vyvinut jakýsi kuželovitý pavilon pokrytý brvami, který se posteriorně rozšiřuje od záklopky (Steiner, 1991). Slouží pravděpodobně ke zjišťování rychlosti proudu vody kolem záklopky a zřejmě i ke kontrole kvality vody.

Kelnatky nemají žábry. K dýchání jim slouží řasnatý epitel na dorzální straně pláště. Potřebný proud vody je zajišťován systémem výkonných brv (Steiner, 1991; Yonge, 1937).

### 3.1.3 Oběhová soustava

Oběhová soustava kelnatek je jednoduchá, otevřená. Nemají vyvinuto srdce. Hemolymfa neproudí v cévách, ale volně se rozlévá mezi orgány (soustava tzv. lakun a sinů). Funkci pumpy plní stažitelná část stěny hemocoelu poblíž řitního otvoru. Ta však nedokáže zajistit koloběh hemolymfy mezi všemi orgány. Na krevní oběh mají mnohem větší vliv rytmické kontrakce a expanze nohy a její periodické plnění hemolymfou a následné odvádění této tělní tekutiny (Morton, 1959).

### 3.1.4 Trávicí a vylučovací soustava

Trávicí soustava (fig. 1) začíná zploštělým zatažitelným nevychlípitelným svalnatým chobotem (proboscis), na jehož přední straně se nachází štěrbinovitý ústní otvor.

Chápavá nitkovitá tykadla (kaptakula) jsou naplněním hemolymfou vysouvána v hustých svazcích z laloků na vnější straně chobotu po obou stranách úst. Mají schopnost výrazně se v délce protáhnout, jsou velmi pružná a ohebná. Kontrakcí podélných svalových vláken (Dentaliida jich mají 8-10, Gadilida 5-7), mohou být velmi rychle zatažena zpět do schránky (Shimek, 1988). Po zatažení spočívají v kompaktním shluku mezi stěnou pláště a proboscis po obou jeho stranách.

Počet kaptakul je u jednotlivých recentních druhů proměnlivý, často se liší i u jedinců stejného druhu (např. 135 na každé straně u *Antalis entalis* – Morton, 1959). Také délka není



stejná. U téhož jedince byly pozorovány delší i kratší kaptakula, pravděpodobně regenerovaná. Každé nitkovité tykadélko je zakončeno zploštělým cibulovitým útvarem, pokrytým množstvím citlivých řasnatých útvarů. Kelnatka jimi prozkoumává zvodnělý sediment při pátrání po potravě. Zároveň slouží i jako lapací orgány dopravující kořist k ústům. Morton (1959) uvádí, že kaptakula nevylučují žádný sekret. Kulovitá zakončení kaptakul změni tvar na jakýsi šálek a vydutí způsobí podtlak, kterým je přidržována schránka foraminifery.

Za proboscis se nachází svalnatá ústní dutina, v jejíž svrchní části je vyvinuta chitinózní čelist (čelistní zub). Kelnatky nemají slinné žlázy. Kromě peristaltiky se na posunování potravy podílí i chitinózní radula. Ta je v porovnání s ostatními měkkýši výrazněji vyvinuta (Morton, 1959). Nese 18 řad jemných zoubků, v každé po pěti. Oporu radule poskytuje chrupavčitý odontofofor. Pohyby raduly zajišťují svaly, připojené k odontofoforu. Radula rozmělnjuje schránky foraminifer a posouvá je dále do jícnu.

Jícen se dále rozšiřuje ve dva jícnové vaky, zřejmě homologického vývoje jako u skupin Polyplacophora a Archaeogastropoda (Morton, 1959). Za těmito vaky se jícen opět narovná v trubici, vystlanou řasinkovým epitelem. Ta vede do pravé části tenkostěnného svalnatého žaludku.

Žaludek má po obou stranách výrazné trávicí vychlípeniny, mezi kterými leží pozůstatek slepého střeva (caecum). Do těchto vakovitých útvarů ústí žlázy, které vylučují trávicí enzymy. Celá žaludeční dutina je vystlána řasnatým epitelem. Na spodní straně žaludku se nachází malý výběžek kutikuly. Je to relikt primitivního orgánu, kterým někteří měkkýši mísí obsah žaludku.

Pomocí peristaltiky a řasnaté rýhy ve stropu žaludku je potrava periodicky posouvána do střeva, které vytváří dvě kličky. Trávicí soustava je zakončena řití. Tou je nestrávený materiál vylučován do plášťové dutiny na břišní straně. Odtud je vymýván proudem vody ven ze schránky.

Vedle análního otvoru jsou vylučovací otvory, které odvádí produkty metabolismu z párových nefridií. Nachází se zde i štěrbinovité otvory (hemální póry), kterými je v nebezpečí při velmi prudkém stažení nohy vytlačována hemolymfa do plášťové dutiny a poté ven z těla.

Odlišnosti v trávicí trubici, především rozdílná silně mineralizovaná radula a počet trávicích žláz podporují teorii o nezávislosti vývoje Dentaliid a Gadilid. Dentaliida mají dvě trávicí žlázy, Gadilida pouze jednu (Shimek & Steiner, 1997).

U Dentaliid je centrální (rachický) zub raduly širší než vyšší, laterální zuby mají úzkou bázi a marginální zuby nemají kýl. U Gadilid je centrální zub vyšší a užší, báze laterálního zubu je širší a kromě čeledi Entalinidae mají marginální zub s kýlem (Steiner 1998; Reynolds & Okusu, 1999). Pohyby raduly jsou u Dentaliid omezené a rozměňování potravy často nedokonalé. Oproti tomu Gadilida rozměňují potravu energičtěji a radula je pohyblivější.

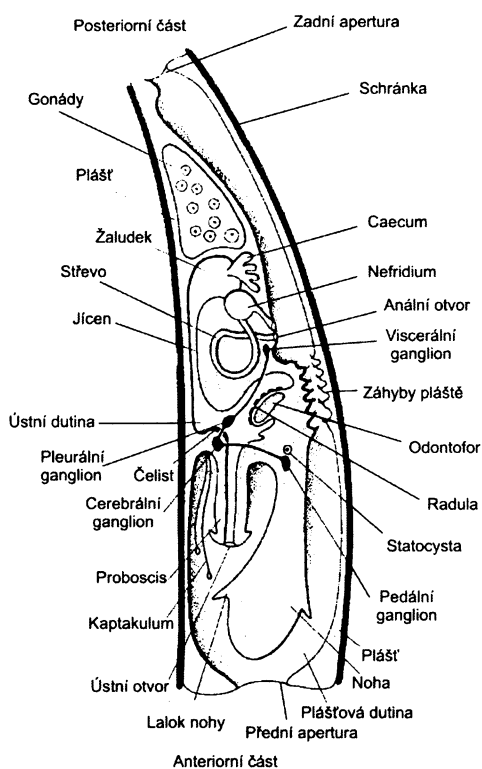


Fig. 1 Podélný řez kelatkou. Upraveno podle Ruppert *et al.* (2004).

### 3.1.5 Potrava

Kelatky víří substrát nožními laloky (pedal lobes) a poté chytají kaptakulami foraminifery, které jsou považovány za hlavní složku jejich potravy. Jsou to téměř výhradní potravní specialisté.

Obsah žaludku recentních druhů sestával navíc z diatom, jednotlivých buněk řas a neidentifikovatelného detritu (organické zbytky), což značí, že vyžirají pouze nejsvrchnější vrstvy sedimentu (Morton, 1959). Clark (1849) uvádí, že někdy jsou součástí potravy také

larvy mlžů a velké rozsivky, zřídka se objevuje i detrit. Kaptakula mohou prosévat potravu jen v částečně zvodnělém substrátu (Dinamani, 1963).

### 3.1.6 Nervová soustava

Nervová soustava (fig. 1) se skládá z párových zauzlin. Kaptakula, ústí schránky a statický orgán jsou inervovány carebrálními ganglii. Ta souvisí na každé straně s pleurálními ganglii, inervujícími plášť. Uvnitř nohy jsou umístěna pedální ganglia, inervující její svalstvo. Bukální ganglia poblíž ústního otvoru inervují radulu (Steiner, 1992a). Před řití je abdominální zauzlina, ze které vedou nervy do zadní část těla. Viscerální zauzliny inervují vnitřní orgány.

Polohu těla zjišťují kelnatky párem statocyst, umístěných v blízkosti pedálních ganglií. Uvnitř statického orgánu jsou zrnka uhličitanu vápenatého (statokonia), která účinkem gravitace působí na citlivé brvy. Na obou koncích pláště jsou dokola rozmístěny jednoduché senzorické receptory (Komárek, 1952).

### 3.1.7 Ontogeneze

Kelnatky jsou gonochoristé s nepřímým vývojem, pohlavní dimorfismus je nezřetelný. – V době rozmnožování pohlavně zralých jedinců jsou gamety přes pravou ledvinu vylučovány do plášťové dutiny a poté vyplavovány ven ze schránky zadní aperturou, kromě *Cadulus subfusiformis* Sars, 1865 a *Pulsellum lofotense* Sars, 1865 (Steiner, 1995). Oplození vajíčka spermií je mimotělní. Zadním ústím vypouští samci spermie a samice zralá vajíčka do otevřeného moře, kde probíhá oplození (Steiner, 1993). Dle Lindberga (1985) se velikost vajíček u kelnatek pohybuje v rozmezí 60 až 200  $\mu\text{m}$ . Dinamani (1964) uvádí rozměry od 0,17 do 0,18 mm, jejich počet přibližně 1000. Mají světle růžovou průhlednou membránu. Obvykle obsahují vajíčka velké množství žloutku. Kelnatky patří do skupiny měkkýšů, mající takzvaný „primitivní“ typ spermií. Jejich velikost je okolo 120  $\mu\text{m}$  (Hou & Maxwell, 1991).

Oplozené vajíčko se stejnoměrně rýhuje, vzniká morula a následně blastula. Několik hodin po oplození se z embrya tvoří gastrula a rychle se vyvíjí v trochoforovou larvu, která se živí žloutkem (lecitotrofní larva). Engesser *et al.*, (1993) uvádí i planktotrofní způsob získávání potravy.

V pozdním stádiu gastruly se začíná vyvíjet žláza, která v počátečním trochoforovém stádiu začíná tvořit první organickou schránku (Kowalevsky, 1883; Lacaze-Duthiers, 1856 - 1858).

V dalším vývoji se tvoří sponkovitá schránka, jejíž přírůstkové linie se k sobě navzájem přibližují (Bandel, 1982). Během metamorfózy se okraje pláště a stále ještě organická schránka ventrálně spojují v rourku. V tomto stádiu vývoje je larva označována jako veliger.

Následně je schránka mineralizována. Po čtyřech až pěti dnech se doposud planktonní larva začíná měnit, stává se z ní bentická. Ihned po metamorfóze se tvoří u některých zástupců fumarium (viz níže, kapitola 4.2 Teleokoncha). S dalším růstem jsou larvální schránka a později i vrcholové části teleokonchy kompletně vstřebány. Tento proces může začít již u schránek o velikosti okolo 1 mm. Protokoncha je endogastrická, prohnutá ventrálně.

Larvální stádium je ukončeno vytvořením první přírůstkové linie bez švu, teleokoncha nemá suturu. Je exogastrická, prohnutá v dorzálním směru.

## 4. Schránka

Schránka (tab. 1, fig. A) je zakřivená (výjimečně rovná či téměř rovná - někteří zástupci čeledí Fustiariidae, Omniglyptidae nebo Rhabdidae) kuželovitá rourka, otevřená na obou koncích. Embryo nemá schránku, tu tvoří až larva a dospělci.

### 4.1 Protokoncha

Larvální schránka se nazývá protokoncha (fig. 2), schránka mladých jedinců i dospělců pak teleokoncha. V recentu existují u kelnatek dva typy protokonchy – dlouhá a krátká (Engesser *et al.*, 1993). Krátká protokoncha (200-290  $\mu\text{m}$ ) je více či méně baňatá, cibulovitá. Krátce před koncem metamorfózy se zužuje. Je typická například pro recentní rody *Gadila*, *Siphonodentalium* (Gadilidae), *Entalinopsis* (Entalinidae) nebo *Baltodentalium* (Baltodentaliidae). Dlouhá protokoncha (360-800  $\mu\text{m}$ ) má prstencovitou anteriorní část, je typická pro recentní rody *Antalis*, *Dentalium* a *Paradentalium* (Dentaliidae). Dva druhy protokonchy indikují rozdíly ve vývojových vzorech schránek. Dlouhá protokoncha s prstenci nemusí nutně patřit všem planktotrofním druhům, ale larvy s tímto typem schránky mají mnohem delší volně plovoucí stádium v porovnání s druhy s krátkou protokonchou.

Schránka se začíná tvořit na dorzální straně, vypadá jako ramena sponky, poté srůstá na ventrální straně. Místo srůstu – šev - se nazývá sutura (fig. 2). Ta může být velmi dobře vyvinuta nebo naopak téměř neznatelná. Schránka v okolí švu je velmi často zvrásněna. Lateralní (boční) části larvální schránky bývají vyduté, nafouklé. Nazývají se genae – z latinského překladu slova tváře. Nejvíce zřetelné jsou, když je sutura hluboká Engeser & Riedel, (1996).

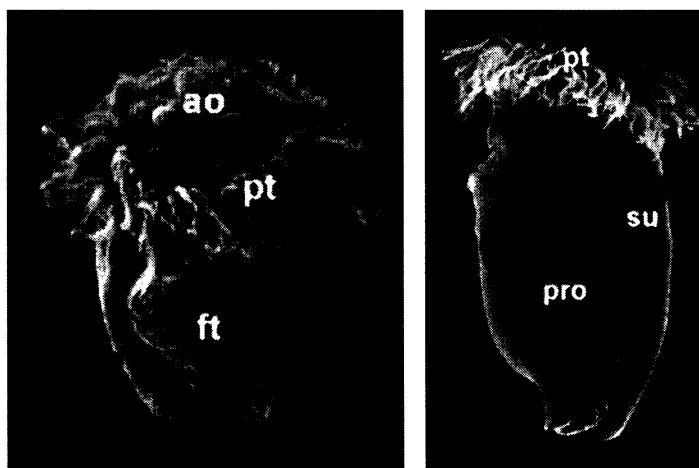


Fig. 2 Larva a juvenilní jedinec *Antalis entalis* Linnaeus, 1758. Ao\* – apikální orgán; pt, pro – protokoncha; ft – noha; su – sutura. Wanninger & Haszprunar (2001).

\* obrvený smyslový orgán trochoforové larvy, který později mizí.

Přední část larvální schránky je slabě či silněji žebrovaná v horizontální rovině, jsou zde vytvořeny jakési prstence - annulace. Povrch protokonchy může být pokryt podlouhlými žebírky – lirae. Jednotlivá žebírka se mohou v zadní části protokonchy rozvojovat. Jejich tloušťka může být variabilní, stejně jako vzdálenost mezi nimi.

Protokoncha končí v místě, kde je zřetelný přechod v silné prstencovité růstové linii, v místě nástupu podélných žebírek nebo výrazných nepravidlostí schránky (Steiner, 1995).

## 4.2 Teleokoncha

Jako teleokoncha je označována schránka nejen dospělých, ale i juvenilních jedinců (fig. 3). V řádu Dentaliida je tvar schránky u všech čeledí velmi podobný, naopak Gadilida vykazují u jednotlivých čeledí větší rozdíly.

Větší apertura je přední (anteriorní), menší - zadní – se nazývá posteriorní nebo apex (tab. 1, figs C, D). Jako břišní (ventrální) část schránky je označována konvexní strana. Přední apertura je místem s největším průměrem schránky (kromě čeledi Gadilidae, kde je nejširší místo asi v jedné třetině schránky nad anteriorní aperturou). Je jí vysunována noha a kaptakula. Zadní apertura slouží k výměně vody v plášťové dutině, vypouštění gamet (u naprosté většiny druhů) a vyplavování exkrementů a zplodin metabolismu. Schránka přirůstá anteriorně v závislosti na rychlosti růstu živočicha.

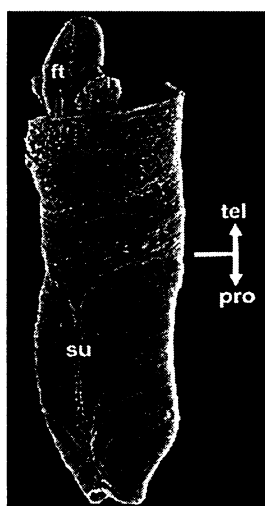


Fig. 3 Mladý jedinec *Antalis entalis* Linnaeus, 1758. Ft – noha; su – sutura; pro – protokoncha; tel – teleokoncha. Wanninger & Hazsprunar (2001).

Zadní ústí schránky může být velice úzké nebo s větším průměrem. Může být obklopeno jen malým lemem nebo mnohem delším rourkovitým ústím, jež se nazývá fumarium (z lat. komín). To však není vyvinuto u všech kelnatek. Fumarium není součástí protokonchy, vytváří se až po metamorfóze. Schránka je v tomto místě velice tenká. U odumřelých jedinců je téměř vždy fumarium ulomeno při transportu schránky po dně. Na obrázku E (tab.1) je patrná vrstva lamelárních krystalů v oblasti apexu u *Antalis vulgaris* Linnaeus, 1766 v místě, kde bylo ulomeno fumarium. Směrem k vnějšímu okraji schránky dochází ke změně, krystaly jsou oblé, hladké a částečně rozpuštěné a mezi těmito oblastmi je zřetelná hranice.

Aby byla zajištěna dostatečná komunikace plášťové dutiny s vnějším prostředím, kelnatky periodicky rozpouští schránku v oblasti posteriorního zakončení (Reynolds, 1992a) a zvětšují tak jeho průměr.

Vnější kutikulární vrstva (periostrakum) není vyvinuta (Steiner, 1995). Povrch schránky může být hladký a lesklý (většina gadilid), příčně i podélně (tab. 1, fig. F) rýhovaný. Podélné rýhy se vyskytují pouze u čeledi Dentaliidae, počet i velikost žeber je u různých druhů rozdílný. Výjimku tvoří některé druhy z čeledi Entalinidae (Gadilida), jež mají povrch schránky také podélně rýhovaný. Tento znak se vyvinul ve třídě Scaphopoda dvakrát nezávisle na sobě. Také příčné prstencovité rýhování vzniklo nezávisle u dvou čeledí – Omniglyptidae a Gadilinae (Reynolds & Steiner, 2008).

Vápník z potravy je uchováván v trávicí žláze (hepatopankreas), odkud je amébocyt ve formě fosforečnanu vápenatého přenášen do přední části pláště. Zde je pak působením enzymu vylučován uhličitan vápenatý, aragonit.

Často lze nalézt zlomené a posléze vyhojené svhránky (tab. 2, fig. A). V tomto místě přirůstají tenké prstence nové schránky (tab. 2, fig. B). Těsně u zlomeného místa se netvoří žebra, vznikají však brzy po obnovení tvorby schránky. Zajímavostí je, že často nepokračují v linii původních žeber a jsou mírně posunuta. Na vnitřní stěně schránky není sutura po vyhojení téměř vidět. Schránka v tomto místě není ztlustělá. Ukázalo se, že není ani náchylnější k dalšímu mechanickému poškození. Schránka se zlomí spíše v jiném místě než ve dřívě vyhojené ruptuře (tab. 4, obr. G).

Deformaci schránky lze vidět i u fosilních kelnatek (tab. 2, fig. C). Většinou je ale nevýrazná kvůli tlakovému zploštění schránky.



## 5. Scaphopoda – systematika

Říše: Animalia Linnaeus, 1758 - živočichové

Kmen: Mollusca Linnaeus, 1758 - měkkýši

Podkmen: Conchifera Gegenbaur, 1878 - schránkovci

Třída: Scaphopoda Bronn, 1862 – kelnatky

Třída Scaphopoda zahrnuje 517 recentních a 816 fosilních druhů (Steiner & Kabat 2004), dělených do dvou řádů – Dentaliida a Gadilida. Ty se dále dělí na deset a tři čeledi (viz níže).

Název třídy Scaphopoda byl poprvé použit v roce 1862 Bronnem, který tak pojmenoval nový řád s jediným podřádem Prosocephala. Dřívější názvy Cirrhobranchiata, zavedl de Blainville (1824), Lateribranchiata Clark (1851), Solenoconques Lacaze–Duthiers (1857). De Koninck (1883) začleňoval Scaphopoda jako podtřidu do třídy Gastropoda.

Řádové zařazení pro tuto třídu nebylo používáno až do roku 1974, kdy Starobogatov navrhl novou klasifikaci. Rozdělil Scaphopoda na dva řády: Dentaliida a Gadilida. V tomtéž roce publikoval rozdělení třídy i Palmer (1974), rozdělil ji na řády Dentaliioidea a Siphonodentaliioidea. Starobogatovovo dělení bylo akceptováno spíše, jednak kvůli kratším názvům, jednak jej publikoval dříve.

Steiner & Kabat (2004) dělí třídu na dva řády: Dentaliida (da Costa, 1776) a Gadilida (Starobogatov, 1974) s dvanácti čeleděmi. Reynolds & Steiner (2008) třídu rozdělují také na dva řády, Dentaliida da Costa, 1776 a Gadilida Starobogatov, 1974, ovšem řád Dentaliida dále člení na 10 čeledí: Anulidentaliidae Chistikov, 1975, Baltodentaliidae Engeser & Riedel, 1992†, Callidentaliidae Chistikov, 1975, Dentaliidae Children, 1834, Fustiariidae Steiner, 1991, Gadiliniidae Chistikov, 1975, Laevidentaliidae Palmer, 1974, Omniglyptidae Chistikov, 1975, Prodentaliidae Starobogatov, 1974† a Rhabdidae Chistikov, 1975. Řád Gadilida člení do dvou podřádů: Entalimorpha Steiner, 1992b a Gadilimorpha Steiner, 1992b. V podřádu Entalimorpha se dále vyčleňuje pouze jediná čeleď Entalinidae Chistikov, 1979. Podřád Gadilimorpha je rozdělen na čeledi Gadilidae Stoliczka, 1868, Pulsellidae Scarabino in Boss, 1982 a Wemersoniellidae Scarabino, 1986.

## 6. Ekologie recentních kelnatek, batymetrie

Jsou to infaunní živočichové, jejichž výskyty jsou známy ze všech oceánů od intertidálu do abyssálu. Navzdory jejich kosmopolitnímu rozšíření jsou hojní pouze lokálně a představují menšinovou komponentu ve většině společenstev mořského dna.

Většinu života tráví zahrabány ve dně, kde hledají potravu. Jsou to potravní specialisté, orientující se na mikrobentos s pevnou schránkou, převážně foraminifery.

Limitujícím faktorem pro jejich výskyt je zejména salinita. Jsou to stenohalinní živočichové a výkyvy salinity snášejí velmi špatně. Naopak velkou toleranci mají ke změnám teploty mořské vody. V recentu je lze najít (místy i velmi hojně) jak v subpolárních oblastech, tak v mořích tropického pásma.

Dalším velmi podstatným činitelem, omezujícím výskyt kelnatek, je kvalita substrátu. Ideálním prostředím jsou písčité nebo jílovitopísčité dna s malým úklonem. Prostředí s hrubými sedimenty neosidluje. Schránky lze najít i na skalnatém podkladu, ale vždy jsou to jedinci redeponovaní vlněním podél pobřeží nebo z větších hloubek.

Nejvíce zástupců této třídy žije v šelfových mořích, zejména v teplých a prosluněných oblastech nedaleko pobřeží. Hlavním důvodem je zřejmě potrava – fotosyntetizující bentické foraminifery, jejichž výskyt je vázán na fotickou zónu. Na kontinentálním svahu nemají kelnatky vhodné podmínky pro život, proto je opět najdeme až na kontinentálním úpatí. Zde jsou mocné sedimenty, do kterých se mohou zavrtat. Hlavní složkou potravy jsou nefotosyntetizující bentické foraminifery, ale také jiné drobné organismy, pohřbené v sedimentu. Existují doklady o jedincích z několikakilometrových hloubek (např. Knudsen, 1964; Emerson, 1952), autoři ovšem neuvádí, zda se jedná o živočichy s měkkými částmi nebo pouze prázdné schránky. V Sundském (Jávském) příkopu v hloubce přes 6900 m pod mořskou hladinou byl v roce 1952 expedicí *Galathea* objeven nový druh – *Siphonodentalium galathea* Knudsen, 1964. Do té doby byl považován za nejhlouběji žijící druh *Dentalium leptoskeles* Watson, 1886, nalezený poprvé v roce 1886 jihovýchodně od australského pobřeží v hloubce 4760 metrů pod hladinou moře (Watson, 1886).

Je otázkou, zda se mohou kelnatky vyskytovat pod ACD (kompenzační hloubka aragonitu). Musely by neustále obnovovat rozpouštějící se část schránky, která je v přímém

kontaktu s vodou. S větší pravděpodobností jsou to schránky, redeponované z mělčích partií proudy nebo turbidity. Tato otázka stále není uspokojivě dořešena.

## 7. Rozšíření ve světě

Kelnatky obývají mořská dna od rovníkového po polární pásma obou polokoulí (fig. 4).

Výskyty jsou plošně omezené, většinou pouze lokální. V Evropě lze kelnatky nalézt zejména ve Středozemním moři, podél západního pobřeží až do Norského, Barentsova, Karského moře a Moře Laptěvů.

V Africe jsou kelnatky rozšířeny zejména u jižního pobřeží u Kapského Města, v pásu po téměř celém východním pobřeží, v Rudém moři a v Guinejském zálivu. Hojně jsou i po celém pobřeží Madagaskaru, na Seychelách, Komorách a Maskarském hřbetu východně od Madagaskaru.

V Asii jsou kelnatky rozšířeny na západním pobřeží Indie, kolem Cejlonu, v Bengálském zálivu, v Jihočínském moři, Indonézii a v Japonském moři.

V Severní Americe na západním pobřeží žijí kelnatky ve vodách Tichého oceánu od Aljašky až po Kalifornský záliv. Hojně jsou i v Mexickém zálivu a Sargasovém moři a na severu v Beufortovo a Baffinovo moři.

Okolo jihoamerického kontinentu jsou kelnatky také hojné, zejména na východním pobřeží Brazílie a Argentiny a na západním pobřeží Peru a Chile.

Velmi hojně se kelnatky vyskytují na západním pobřeží Austrálie, v Korálovém moři, u Nové Giunei a Šalamounových ostrovů, okolo Nové Kaledonie až po Nový Zéland. Žijí i na jižním pobřeží Austrálie a kolem Tasmánie ([www.iobis.org](http://www.iobis.org)).



Fig. 4 Rozšíření recentních kelnatek (bez rozlišení čeledí) ve světě. Mapa z [www.iobis.org](http://www.iobis.org)

## 8. Fylogeneze

Fylogeneze kelňatek stále není uspokojivě vyřešena. Prozatímni morfologické a molekulární analýzy byly provedeny přibližně na polovině známých recentních druhů. Nejvíce se touto problematikou zabývali Steiner (1992b, 1998, 1999), Reynolds (1997), Reynolds & Okusu (1999), Steiner & Kabat (2001, 2004), Steiner & Dreyer (2003), Steiner & Reynolds (2003) a Reynolds & Steiner (2008).

Steiner (1998) vytvořil na základě podobnosti jednotlivých orgánů či částí těla kladogram (fig. 5) příbuznosti jednotlivých čeledí v řádech Dentaliida a Gadilida. Stejnou problematikou se zabývali i Reynolds & Okusu (1999). Kladogram (fig. 6) sestavili z výsledků srovnávání schránek a jednotlivých částí těla.

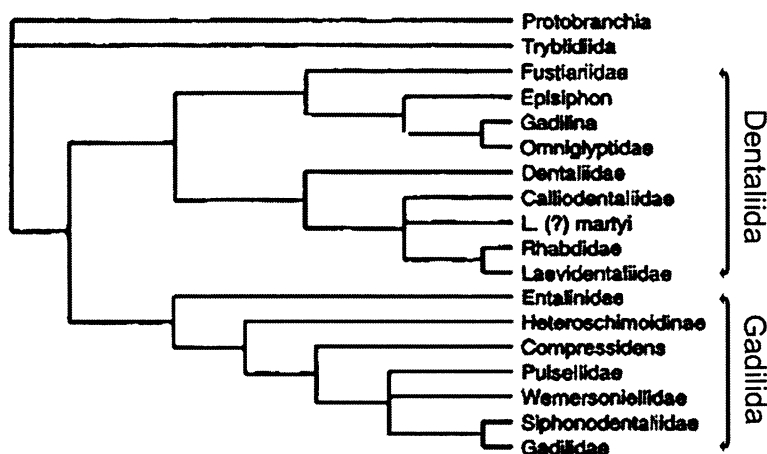


Fig. 5 Vztahy jednotlivých čeledí dentaliid a gadilid. Upraveno podle Steiner (1998).

Runnegar & Pojeta (1974) navrhli model fylogeneze měkkýšů, ve kterém jsou kelňatky odvozeny od ribeirioidních rostkochonchií, konkrétně od ordovického druhu *Pinnocaris lapworthi* Etheridge, 1878. Pojeta a Runnegar (1979) tuto hypotézu podporují i v článku, popisujícím nejstaršího předpokládaného zástupce kelňatek, ordovický druh *Rhytidentalium kentuckyensis* Pojeta & Runnegar, 1979. Runnegar (1996) považuje ribeirioidní rostkochonchie a scaphopoda za sesterské skupiny. Yochelson (1978, 1979) tvrdí, že první praví scaphopodi se vyvinuli v devonu z předka bez schránky, ale později tuto myšlenku sám vyvrací (Yochelson, 1999, 2002) a vznik kelňatek posouvá až do karbonu.

Runnegar & Pojeta (1974) (obr. 7B), Pojeta & Runnegar (1979) a Yochelson (1978, 1979) tvrdí, že Conchifera se dělí na klady Scaphopoda/Bivalvia a Cephalopoda/Gastropoda s monoplacophorami jako výchozí skupinou. Engeser & Riedel (1996) odmítají tuto hypotézu a předkládají myšlenku, že kelnatky se vyvinuly v devonu jako sesterská skupina conocardioidních rostrokonchií, které jsou vývojově pokročilejší než ribeirioidní. Scaphopoda také přeřadili jako řád do třídy Rostroconchia.

Salvini-Plawen (1985) označuje Polyplacophora a Aplacophora jako skupiny, ze kterých se odštěpily jednotlivé klady podkmene Conchifera (fig. 7A).

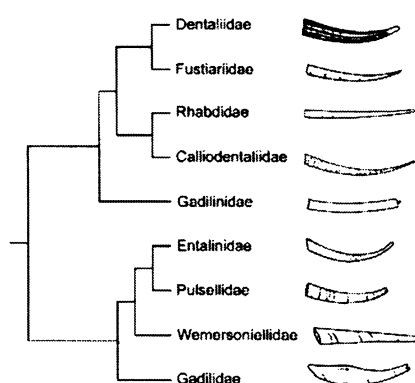


Fig. 6 Vztahy jednotlivých čeledí podle Reynolds & Okusu (1999).

Peel (2004) tvrdí, že *Pinnocaris lapworthi* Etheridge, 1878 - ordovická ribeirioidní rostrokonchie - není předkem scaphopodů, má protokonchu stočenou opačným směrem. Stočení protokonchy je podobné spíše helcionellidním měkkýšům (kambrium až spodní ordovik), zvláště rodům *Eotebenna* Runnegar & Jell, 1976 a *Yochelcionella* Runnegar & Pojeta, 1974 ze spodního a středního kambria. Ovšem první výskyty kelnatek považují např. Yochelson (1999, 2002) a Yochelson & Holland (2004) průkazné až z devonu a karbonu. Mezi těmito nálezy je podle nich velmi dlouhé období bez výskytu jedné či druhé skupiny nebo nějakého přechodného článku, proto zastávají názor, že ani helcionelloidi nejsou přímými předky scaphopodů. Peel (2004) tedy tvrdí, že skutečnými předky jsou conocardioidní rostrokonchie. Jejich protokoncha připomíná schránku helcionellidů a conocardioidi jsou derivováni právě z nich.

Wanninger & Haszpunar (2001) na základě stejného směru stáčení protokonch karbonských conocardioidů a recentního druhu *Antalis entalis* Linnaeus, 1758 publikovali

teorii, že kelnatky se vyvinuly ontogenetickou přeměnou schránky dospělé conocardiidní rostrokonchie v larvální schránku scaphopodů.

V poslední době převládají názory, že kelnatky jsou sesterskou skupinou hlavonožců a plžů (fig. 7C ). Na základě morfologických a molekulárních studií to uvádí Waller (1998), Wanniger & Haszprunar (2001), Steiner & Dreyer (2002, 2003), Passamaneck *et al.* (2004).

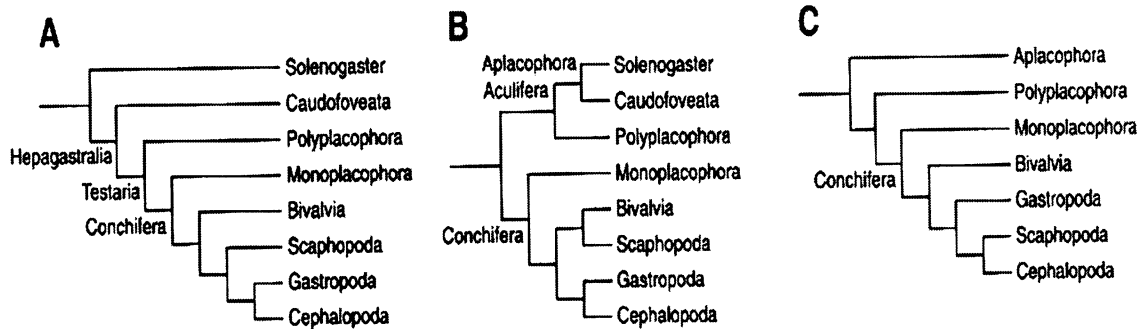


Fig. 7 Porovnání evolučních vztahů tříd měkkýšů podle Boore *et al.* (2004)

Diferenciaci kelnatek ovlivnilo zejména množství potravy – bentických foraminifer. Jejich diverzifikace a rozšíření na přelomu spodního a středního devonu hrály významnou roli ve vývoji kelnatek. Otázka předka stále zůstává nezodpovězena. Lze jej předpokládat dříve než v devonu. Bentické foraminifery jsou ve fosilním záznamu prokázány již od konce spodního kambria (Culver, 1994).



## 9. Fosilní záznam

Souhrn stratigrafického rozsahu výskytu kelnatek sestavili například Ludbrook (1960), Emerson (1962) a Skelton & Benton (1993). Fosílie, považované za nejstarší kelnatky, byly často určeny mylně. Jednalo se o rourky serpulidních polychaetů nebo schránky nautiloidních hlavonožců. Za nejstarší by mohly být považovány ordovické druhy *Plagioglypta iowensis* Bretsky & Birmingham, 1970 a *Rhytidentalium kentuckyensis* Pojeta & Runnegar, 1979, ale stále ještě nebyly s určitostí zařazeny mezi Scaphopoda. To samé platí i pro devonské druhy *Dentalium saturni* Goldfus, 1841 a *Dentalium antiquum* Goldfuss, 1841. Engeser & Riedel (1996) a Yochelson (1999) a Yochelson & Holland, 2004 výše uvedené zástupce za kelnatky vůbec nepovažují a jejich přiřazení ke třídě Scaphopoda považují za mylné. Domnívají se, že nejstarší kelnatky pochází až z karbonu.

Palmer (1979) naznačuje, že mnohé předpokládané fosilní zbytky kelnatek jsou popisovány na nekompletním a špatně zachovaném materiálu. Většina paleozoických vzorků, popisovaných ve starší literatuře, mají ulomeny obě apertury a jsou nedostatečně popsány. Palmer (1979) se k těmto popisům vyjadřuje kriticky a tvrdí, že tyto druhy mohou být považovány za platné jen v málo případech.

Podle Bretskyho a Berminghama (1970), kteří stanovili ordovický rod *Plagioglypta*, jsou starší identifikace paleozoických kelnatek svévolné a mnoho druhů by mělo být řazeno spíše mezi Sedentaria (přisedlí červi).

Yochelson (2004) uvádí, že ze čtyř záznamů o ordovických kelnatkách (*Plagioglypta* Pilsbry in Pilsbry & Sharp, 1898; *Prodentalium* Young, 1942; *Polylophia* Clark, 1925; *Throopella* Greger, 1933) dva popisují mírně se rozšiřující tubulární fosílie a dva malé zahnuté rourky. Anteriorní ani posteriorní konce nejsou zachovány. Interpretuje je jako rourky červů, nikoli jako kelnatky. *Polylophia* – typový druh *Salterella billingsi* Safford, 1869 je podle Yochelsona (1968) pravděpodobně hyolit, nikoli kelnatka. Náležitost rodu *Throopella* ke kelnatkám byla zpochybněna již Emersonem (1962) a Starobogatov (1974) jej definitivně vyřadil z třídy Scaphopoda.

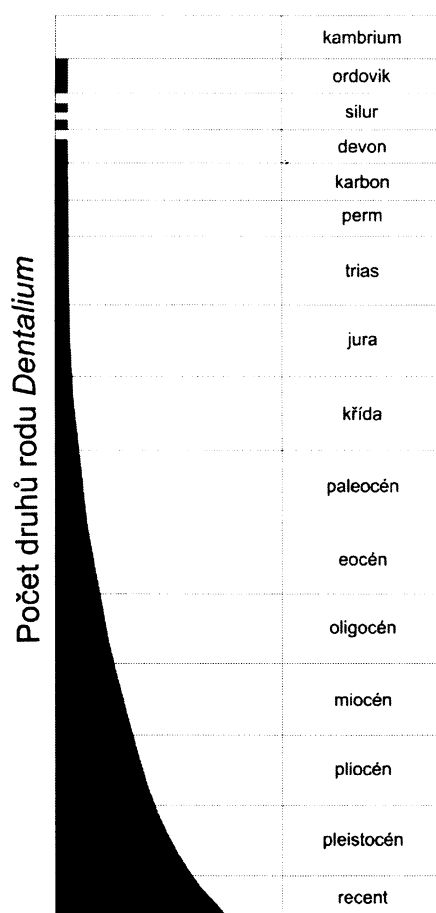


Fig. 8 Počet druhů rodu *Dentalium* v geologické historii. Upraveno podle Ludbrook N. H. (1960).

Emerson (1962) uvádí z celého paleozoika pouze dva rody kelnatek – *Prodentalium* Young, 1942 a *Plagioglypta* Pilsbry & Sharp, 1898 a tvrdí, že se kelnatky objevují ve fosilním záznamu v devonu. Ludbrook (1960) zmiňuje devonský rod *Throopella* Greger, 1933 jako kelnatku, u které není možné bližší systematické zařazení. Emerson (1962) a Starobogatov (1974) tento rod z třídy vyčlenili a zařazují jej mezi *Xenoconchia* (*Monoplacophora*)

Devonské druhy *Dentalium martini* Whitfield, 1882 a *Dentalium antiquum* Goldfuss, 1844 byly Yochelsonem a Goodisonem (1999) na základě variability tvarů schránek (přímé i zakřivené) jednotlivých jedinců redefinovány a označeny jako rourky červů rodu *Coleolus* Hall, 1879. Yochelson (2002) uvádí, že zakřivení schránek *D. martini* a *D. antiquum* je velmi různorodé a vzhledem k relativně konzervativnímu zakřivení naprosté většiny recentních i fosilních kelnatek potvrzuje svou myšlenku, že tyto druhy do třídy *Scaphopoda* nepatří. Dalším důvodem je velmi úzké zakončení schránky, které bylo spíše srostlé a pokud zde opravdu otvor byl (jsou známy pouze vzorky s ulomeným koncem), nestačil by k výměně

vody mezi plášťovou dutinou a okolím. Průměr schránek recentních kelnatek se od anální apertury směrem k orální apertuře rozšiřuje mnohem rychleji než u *D. martini* i *D. antiquum*, což uvádí jako další důkaz, že tyto druhy nenáleží ke kelnatkám. Další devonský druh *Dentalium saturni* Goldfuss, 1841 na základě nedostatečného popisu a vyobrazení Yochelson (2004) označuje jako *nomen nudum*. Výsledkem jeho dalšího bádání bylo zjištění, že holotyp byl ztracen a jedná se tedy o *nomen dubium*.

Ze siluru (ludlow) Aljašky, ostrova Prince z Walesu, jsou nově popisovány druhy *Dentalium hecetaensis* Rohr, Blodgett & Baichtal, 2006 a *Rhytidentalium kentuckyensis* Pojeta & Runnegar, 1979. *Rhytidentalium kentuckyensis* považují tito autoři i za nejstaršího zástupce třídy (Rohr *et al.*, 2006).

Zástupce kelnatek ze svrchního paleozoika popisují Young (1942), Miller (1949), Toomey (1957), Mudge & Yochelson (1962), Yancey (1973), Gentile (1974) a Godefroid *et al.* (2006). Young (1942) stanovil druh *Prodentalium raymondi*, začleňuje do něj i dříve samostatné *Dentalium semicostatum* Girty, 1911. Kues *et al.* (2006) však tvrdí, že *P. raymondi* není kelnatka, ale nautiloidní hlavonožec a do třídy Scaphopoda jej nelze začlenit.. Miller (1949) přeřadil několik druhů k *Dentalium (Antalis) raymondi* a *Prodentalium* považuje za mladší synonymum rodu *Antalis*. Toomey (1957) přiřazuje tyto druhy také k *Antalis*. Yancey (1973) přejmenoval permský druh *Dentalium canna* White, 1874 na *Prodentalium canna* White, 1874.

Gentile (1974) popsal nový druh z pennsylvanu Nového Mexika v USA - *Paleodentalium kansasense* Gentile, 1974. Navrhuje možnou evoluční linii *Prodentalium* – *Dentalium (Paleodentalium)* – *Dentalium (Antalis)*.

Godefroid *et al.* (2006) revidovali spodnokarbonské druhy, popsané de Koninckem (1842-1844) a považují za nejstarší kelnatku druh *Plagioglypta ingens* de Koninck, 1843 z visé Belgie.

Rohr *et al.* (2006) zmiňují paleozoické rody *Dentalium* Linneaus, 1758, *Laevidentalium* Cossmann, 1888, *Plagioglypta* Pilsbry & Sharp, 1897, *Prodentalium* Young, 1942, *Rhytidentalium* Pojeta & Runnegar, 1979, *Calstevenus* Yancey, 1973, *Paleodentalium* Gentile, 1974 a *Quasidentalium* Shimanski, 1974. Yochelson (1999) *Quasidentalium* Shimanski, 1974 za kelnatku nepovažuje.

Dalšími fosilními zástupci ze svrchního paleozoika jsou *Pipadentalium protuberans* Yoo, 1988 a *Scissuradentalium runnegari* Yoo, 1988 z missisippu Austrálie, *Calstevenus arcturus* Yancey, 1973 ze spodního permu Nevady, USA, *Dentalium undulatum* Münster,

1844, známé z triasu Austrálie, *Baltodentalium weitschati* Engeser & Riedel, 1992 nalezené v sedimentech spodní jury v Německu a *Dentalium trigonale* Moore, 1866 z anglické jury. V mesozoiku jsou kelnatky hojné, počet rodů i diverzita druhů se zvyšuje až do recentu (fig. 8).

## 10. Kelnatky v ČKP

V literatuře (Frič, 1879, 1893, 1897, 1898a, 1898b; Weinzettl, 1886, 1910; Reuss, 1844, 1845-1846; Geinitz, 1842, 1843) je z české křídové pánve popisováno (nebo pouze zmiňováno) devět druhů kelnatek a jejich synonyma (dále v textu u popisu jednotlivých druhů):

*Dentalium cidaris* Geinitz, 1850

*Dentalium decussatum* J. Sowerby, 1814

*Dentalium ellipticum* Reuss, 1845

*Dentalium glabrum* Geinitz, 1843

*Dentalium laticostatum* Reuss, 1844

*Dentalium medium* Geinitz, 1842

*Dentalium polygonum* Reuss, 1844

*Dentalium striatissimum* Weinzettl, 1910

*Dentalium strehlense* Geinitz, 1874.

Autor textu zastává názor, že z uvedených taxonů jsou platné pouze druhy *D. laticostatum* a *D. polygonum* (viz diskuze níže). Ostatní taxony jsou buď nesprávně pojmenovány nebo v důsledku rozdílného zachování označeny jako odlišný druh. Důležitým faktem je samozřejmě i nedokonalý popis druhů, jejichž názvy byly dodnes používány, přestože byly již v 19. století redefinovány a popis je platný. *D. cidaris*, popsán Geinitzem, je s velkou pravděpodobností subjektivním synonymem *D. polygonum* (pouze pro ČKP). Platný druh *D. geinitzianum* (viz níže) by měl být používán namísto *D. medium*, *D. michauxianum* (str.) namísto *D. ellipticum* a pravděpodobně i *D. strehlense* (str. ) a *D. decussatum* (str. ). Zástupci druhu *D. striatissimum* jsou pravděpodobně mladí jedinci *D. geinitzianum*. *D. glabrum* by mělo být správně označováno jako *D. ovosectum* (str. ).

## 10.1 Systematická část

Lokality, ze kterých jsou známy výskyty kelnatek v ČKP, jsou pro všechny druhy vyobrazeny v mapě na obrázku 9. Stratigrafický rozsah druhů je vyznačen v tabulce na obrázku 10.

### ***Dentalium decussatum* J. Sowerby, 1814**

- \* 1814 *Dentalium decussatum* J.Sowerby, J. Sowerby: pg. 160, pl. 70, fig. 5.
- \* 1814 *Dentalium ellipticum* J. Sowerby, J. Sowerby: pgs 161, 162, pl. 70, figs 6, 7.
- \* 1827 *Dentalium striatum* Mantell, Mantell: pg. 89, pl. 1, fig. 4.
- \* 1851 *Dentalium bicostale* Ryckholt, Ryckholt: pg. 71, pl. 2, figs 43, 44.
- \* 1852 *Dentalium decussatum* J.Sowerby, D'Orbigny: pgs 190, 196.
- \* 1877 *Dentalium ellipticum* J. Sowerby, Gardner: pg. 59, pl. 3, figs 8, 9.
- \* 1898b *Dentalium decussatum* J. Sowerby, Frič: pg. 10.
- \* 2004 *Dentalium decussatum* J. Sowerby, Steiner & Kabat: pg. 34.

Typová lokalita: Sussex, Velká Británie, svrchní křída, santon.

Popis: Gardner (1878) - schránka je tlustostěnná, mírně zahnutá, postupně se rozšiřující rourka. V průřezu je mírně eliptická. Uvnitř hladká a lesklá, bez rýhování. Vnitřní jádro se postupně zužuje, patrné vtisky úponů svalů. Délka schránky bývá až přes 8 cm. Povrch je pokryt podlouhlými nestejnými oblými žebry. Ta se od apexu táhnou přibližně do 2/3 délky schránky (u vzrostlých jedinců), dále již nejsou vyvinuta. Zhruba 0,5 cm od apexu jsou mezi ně vložena další žebra. V blízkosti místa, kde žebra mizí, jich lze napočítat až 50. V průměru každé třetí žebro, začínající v blízkosti apexu, je výraznější. V blízkosti bodu vymizení se velikost žeber sjednocuje (výraznější se zmenšují). Žebra jsou opakovaně porušována jednak liniemi, ukazujícími přerušování růstu a nepatrnými zduřeními, jednak jsou křížena silnými, nepravidelně rozloženými kruhovými rýhami (striae). Ty mohou být blízko sebe nebo až v trojnásobné vzdálenosti své šířky. Tyto rýhy jsou k sobě blíže, čím více se přibližují anální apertuře. Šířka přední apertury může být až 1,3 cm. Apex je kolmý na rovinu, podélně probíhající schránkou, nemá ostré hrany. Jeho průměr dosahuje tří milimetrů.

Stratigrafie: z ČKP je druh zmiňován pouze Fričem (1898b) z „chlomeckých vrstev“ březenského souvrství.

Výskyt: druh je typický zejména pro sedimenty v Anglii - Gault, Cambridge, Folkestone, Sussex, také znám z okolí Hannoveru v Německu

Poznámky a vztahy: D'Orbigny (1852) sjednocuje *D. decussatum* a *D. ellipticum* do jediného druhu *D. decussatum*. Gardner (1878) jeho myšlenku podporuje a tvrdí, že *D. ellipticum* je „stará a ztluštělá“ forma *D. decussatum*. Mantell (1827) označuje malé jedince *D. decussatum* jako samostatný druh *D. striatum*, na tento omyl upozorňuje Gardner (1877).

Přítomnost tohoto druhu v křídových sedimentech v ČR je diskutabilní a nepodložená hmatatelnými důkazy. Žádný z autorů (viz výše) nepublikoval vyobrazení druhu. V muzejních či soukromých sbírkách nebyl objeven ani jediný exemplář a ani autor žádný nenalezl.

### ***Dentalium geinitzianum* Ryckholt, 1851**

Tab. 2, fig. E

- \* 1842 *Dentalium medium* Geinitz, Geinitz: pg. 74, pl. 18, figs 25, 26.
- \* 1843 *Dentalium glabrum* Geinitz, Geinitz: pg. 11, pl. 1, fig. 27.
- \* 1845 *Dentalium glabrum* Reuss, Reuss: pg. 41, pl. 1, fig. 26.
- \* 1847 *Dentalium nutans* Kner, Kner: pg. 23, pl. 4, fig. 10.
- \* 1851 *Dentalium geinitzianum* Ryckholt, Ryckholt: pg. 70.
- \* 1868 *Dentalium submedium* Gümbel, Gümbel: pg. 73.
- \* 1877 *Dentalium medium* J. Sowerby, Gardner: pg. 59, pl. 3, figs 13, 14.
- \* 1886 *Dentalium medium* J. Sowerby, Weinzettl: pg. 272, fig. 2.
- \* 1893 *Dentalium medium* J. Sowerby, Frič: pg. 91, fig. 100.
- \* 1909 *Dentalium medium* J. Sowerby, Wanderer: pg. 57, pl. 8, fig. 37.
- \* 1878 *Dentalium medium* J. Sowerby, Frič: pg. 112, fig. 62.
- \* 1879 *Dentalium medium* J. Sowerby, Frič: pg. 42.
- \* 1893 *Dentalium medium* J. Sowerby, Frič: pg. 91, fig. 100.
- \* 1898a *Dentalium medium* J. Sowerby, Frič: pg. 18.

\* 1910 *Dentalium striatissimum* Weinzettl, Weinzettl: pg. 5, pl. 1, figs 8, 9.

\* 2004 *Dentalium geinitzianum* Ryckholt, Steiner & Kabat: pg. 46.

Typová lokalita: Tournay, Belgie, svrchní křída, svrchní turon.

Popis: schránka je prohnutá, maximálně 6 až 7cm dlouhá, bilaterálně symetrická rourka s kruhovým průřezem. Je otevřena na obou koncích. Od anální apertury se poměrně rychle rozšiřuje směrem k ústí. Jemné žebrování je přítomno po celé délce schránky. Při ústí širší apertury je zhruba 40 jemných podélných žebírek. Jejich počet směrem k anální apertuře pozvolna klesá na 15 až 18, u velkých jedinců jsou výraznější a je jich ještě méně. Příčné žebrování není vyvinuto. Na lépe zachovaných vzorcích jsou však dobře patrné přírůstkové linie. Širší apertura má vnější průměr až 10mm, je kruhová. Zakončení schránky je rovné, kolmé k rovině, podélně procházející schránkou. Schránka však není „seříznuta“ rovně, ale směrem od vnitřní stěny se postupně ztlušťuje (tab. 2, fig. H). Užší zakončení schránky má vnější průměr pouze 0,5mm a je také kruhové. V blízkosti ústí je schránka až 1,2 mm silná.

Stratigrafie: nálezy uvádí Frič (1879, 1898a) v opukách a slínech od bělohorského až do březenského souvrství (v jílovcích i v pískovcích).

Výskyt: kompletní jedinci se zachovanou schránkou jsou známi např. z březenského souvrství z lokality Březno. V okolí České Kamenice a Lužice u Chomutova lze také nalézt celé exempláře, jsou však zploštělí a nemají zachovanou schránku. Jsou známy i nálezy nestlačených jedinců s kruhovým průřezem (Holice u Pardubic), ale schránky jsou nekompletní, polámané a aragonit byl přeměněn v kalcit, později částečně zatlačený oxidy a hydroxidy železa. Další výskyty jsou u Pardubic (PP Nemošická stráž, Borohrádek, Radim u Luže), v bývalé vápence v Teplicích – Řetenicích, Mělníku, Všetatech u Mělníka, Semicích, Malnicích, Dolních Chabrech, Přerově nad Labem, v okolí Rychnova nad Kněžnou, u Velkého Poříčí (Hronov) i jinde.

Poznámky a vztahy: Steiner a Kabat (2004) uvádí v poznámce u *D. medium* J. Sowerby, 1814, že Geinitz (1850) mylně používal toto jméno pro později popsané *D. geinitzianum* Ryckholt, 1851. Geinitz tedy zavedl nesprávný název *Dentalium medium*. Po něm opakovali chybu i další autoři a správný název druhu - *D. geinitzianum* - se v literatuře vůbec neobjevuje. Weinzettl (1910) uvádí: „Identita našich exemplarů s anglickými od Sowerbyho popsanými jest pochybná, ...“. Zpochybňuje tedy používání názvu *D. medium*, ovšem správné pojmenování neuvádí. Gardner (1878) zmiňuje, že podélná žebra jsou výraznější na konvexní



straně, a to u velké většiny jedinců (pro *D. medium*). Na vzorcích z ČKP nebyl tento znak pozorován ani na jediném zástupci, což také podporuje domněnku o příslušnosti k jinému druhu.

Rýhování je podobné jako u *D. decussatum* (Gardner, 1878 – *D. medium*), ale žebra jsou vyvinuta po celé délce schránky. Liší se od něj i nepřítomností příčných rýh. *D. laticostatum* má menší počet žeber, která jsou také blíže u sebe.

Mezi většími žebry se u příznivě zachovaných jedinců nachází 4-8 drobných žebírek (tab. 2, figs F, G), která zatím nebyla při popisu druhu nikým zmíněna. Nápadná je podobnost s vyobrazením *D. striatissimum* (viz níže) ve Weinzettlově díle (1910, pl. I, fig. 9). Jedná-li se tedy o totožný druh, první výskyty *D. geinitzianum* by se objevily již v korycanských vrstvách a rozšířil se stratigrafický rozsah výskytu druhu.

V literatuře se objevuje i jako *D. striatissimum*. Schránka popisována jen jako mírně prohnutá, velmi pomalu se rozšiřující směrem k orální apertuře. Velikost do 4 cm. Povrch schránky je pokryt četnými a velmi jemnými žebry (Weinzettl, 1910). Výskyt uvádí Weinzettl (1910) pouze z korycanského souvrství z Korycan (typová lokalita), Mlíkojed (Mlékojedy u Litoměřic), špatně zachovalé u Tisé poblíž Ústí nad Labem a Zlosejna (Zlosyň u Mělníka). Geinitz (1842) a Reuss (1845) označili tento druh jako *D. glabrum*. Weinzettl (1910) popisuje, že schránka „prostému oku, zvláště je-li otřelá, hladkou býti se zdá. Tím se vysvětluje omyl Geinitzův i Reussův.“ Ti prý totiž znali pouze materiál od Zlosyňe a Tisé.

Autor této práce se domnívá, že zástupci druhu *D. striatissimum* jsou pouze menší jedinci *D. geinitzianum*. Vyobrazení detailu povrchu schránky ve Weinzettlovi (1910) tuto domněnku podporuje. Frič (1911, pg. 12, fig. 37) pravděpodobně také použil nesprávný název, žebrování by odpovídalo také nejspíše *D. geinitzianum*, ale to uvádí Frič (1879) až v bělohorském souvrství (ovšem jako *D. medium*).

Studováno bylo 14 vzorků z NM označených jako *Dentalium medium* (vzorky 23.13 – 3 kusy, 23.7 – 5 kusů, 4253, 12.18, 23.12, 23.8, 1707/2) nebo *Dentalium glabrum* (3814) 6 vzorků *Dentalium geinitzianum* z bývalé vápenky v Teplicích – Řetenicích (T01 – T06) a 3 z lokality Březno u Loun (BL02 - BL04). Vzorky z Řetenic a Března, sbírané autorem, jsou uloženy na PřF UK.

### ***Dentalium laticostatum* Reuss, 1844**

Tab. 2, fig. D

- \* 1844 *Dentalium laticotatum* Reuss, Reuss: pg. 201.
- \* 1845 *Dentalium laticotatum* Reuss, Reuss: pg. 41, pl. 11, fig. 3.
- \* 1897 *Dentalium laticotatum* Reuss, Frič: pg. 49, fig. 51.
- \* 1898b *Dentalium laticotatum* Reuss, Frič: pg. 10.
- \* 2004 *Dentalium geinitzianum* Ryckholt, Steiner & Kabat: pg. 61.

Typová lokalita: Lužice u Chomutova, okr. Most, Česká republika, svrchní křída, svrchní coniak.

Popis: schránka je masivní, mírně prohnutá. Nese 38-40 podélných žeber, má i málo výrazné žebrování příčné. Žebra jsou v blízkosti přední apertury až 0,7 mm silná, masivní, všechna téměř stejná. Vzdálenost mezi nimi je pouze 0,2 mm, proto se při pohledu z větší dálky schránka jeví jen lehce rýhovaná. Jedinci dosahovali velikosti až okolo 8 cm. Schránka je masivní, silnostěnná, zpočátku rovná, prohýbá se až v druhé třetině směrem od orální apertury.

Stratigrafie: popsáno z chlomeckých vrstev březenského souvrství (Frič, 1898b).

Výskyt: tento druh se vyskytuje pouze sporadicky na lokalitách Chloumek a Vinařice u Dobrovic (okr. Mladá Boleslav), Červená Voda u Králík. Lokalita Lužice byla zničena těžbou hnědého uhlí.

Poznámky a vztahy: nejvíce se podobá *D. geinitzianum*, to má ovšem mezi hlavními žebry několik menších žebírek. Svou velikostí, tvarem a typickým žebrováním je tento druh velmi dobře odlišitelný a téměř nezaměnitelný.

Studovány byly 3 vzorky, uložené ve sbírkách NM, označené 22633/2, 4119 a 4120 (akcesorické č. 36675).

### ***Dentalium michauxianum* Ryckholt, 1851**

- \* 1845 *Dentalium ellipticum* Reuss, Reuss: pg. 41, pl. 11, fig. 20.
- \* 1851 *Dentalium michauxianum* Ryckholt, Ryckholt: pgs 72, 73, pl. 2, figs 47, 48.

- \* 1898a *Dentalium ellipticum* Reuss, Frič: pg. 18.
- \* 1910 *Dentalium strehlense* Geinitz, 1875, Weizettl: pg. 6.
- \* 2004 *Dentalium geinitzianum* Ryckholt, Steiner & Kabat: pg. 68.

Typová lokalita: Liège, Belgie, svrchní křída, svrchní turon.

Stratigrafie: v ČKP Fričem (1898a) uvedena pouze zmínka v březenských vrstvách, bez lokace (ovšem jako *D. ellipticum*).

Výskyt: kromě typové lokality také belgické Montignies-sur-Roc.

Poznámky a vztahy: v české literatuře se vůbec nevyskytuje, autoři jej nejspíše zaměňují za *D. ellipticum*, které Reuss popsal v roce 1845. Jeho určení však nebylo správné a Ryckholt (1851) následně popsal tento druh jako *D. michauxianum* (podle Steinerja a Kabata 2004), platný dodnes. Frič (1898a) uvádí ve svém díle v tabelárním přehledu zkamenělin, nalezených jím v březenských vrstvách, pouze „*D. ellipticum* Sow.“ (Sowerby roku 1814 popsal *D. ellipticum* z Folkestonu ve Velké Británii, což je ovšem jiný druh než zmiňuje Reuss). Navíc chybí vyobrazení i popis a Fričovo *D. ellipticum* nelze uznat za platný druh.

Gardner (1878) je přesvědčen, že *D. ellipticum* je ve skutečnosti dospělá forma *D. decussatum*. Podle Steinerja a Kabata (2004) jde také o mladší synonymum *D. decussatum*. To se ovšem týká pouze jedinců z Velké Británie.

Weinzettl (1910) ve výčtu zkamenělin z Čech zmiňuje výskyty špatně zachovalých jedinců *Dentalium strehlense* Geinitz, 1875 (pg. 179, pl. 30, fig. G.) z Chocně a okolí Chrudimi (Luže a Srbce). Podle něj se jedná o Reussovo *D. ellipticum*, které je ovšem mladším synonymem *D. michauxianum*.

### ***Dentalium ovosectum* Sharp & Pilsbry, 1898**

Tab. 3, fig. C

- \* 1842 *Dentalium glabrum* Geinitz, Geinitz: pg. 74, pl. 18, fig. 28.
- \* 1843 *Dentalium glabrum* Geinitz, Geinitz: pg. 11, pl. 1, fig. 27.
- \* 1886 *Dentalium glabrum* Geinitz, Weinzettl: pg. 272, fig. 5.
- \* 1893 *Dentalium glabrum* Geinitz, Frič: pg. 90, fig. 99.
- \* 1898 *Dentalium ovosectum* Sharp & Pilsbry, Pilsbry & Sharp, pg. 226.

\* 2004 *Dentalium geinitzianum* Ryckholt, Steiner & Kabat: pg. 77.

Typová lokalita: Tisá u Ústí nad Labem, Česká republika, svrchní křída, svrchní turon.

Popis: schránka je mírně prohnutá, pozvolna se rozšiřuje. Orální apertura může mít průměr až 8 mm. Apex u dospělých jedinců dosahuje průměru maximálně 0,75 milimetru. Podélné žebrování na povrchu schránky chybí (tab. 3, fig. D), u lépe zachovaných exemplářů lze hlavně v širší části schránky pozorovat jemné příčné rýhování. Zhruba v polovině šířky se po celé délce schránky táhne výrazná rýha. Jedinci dorůstali délky 7-8 cm.

Stratigrafie: nálezy jsou uváděny z korycanského až březenského souvrství (Frič, 1898a, 1911; Weinzettl, 1910).

Výskyt: relativně hojný druh v okolí Loun (např. vrch Vinice u Koštic, Postoloprty), na lokalitě Březno u Loun (typová lokalita pro *D. glabrum*), zejména v tzv. „gastropodové vrstvě“. Dále v okolí České Kamenice, Chocně, Dneboh u Mnichova Hradiště a Dolního Bousova u Mladé Boleslavi.

Poznámky a vztahy: Geinitz (1842) popsal tento druh jako *D. glabrum*. Je to ovšem mladší homonymum *Dentalium glabrum* Montagu, 1803, což ve skutečnosti není kelnatka, ale plž *Caecum glabrum* Montagu, 1803. Pilsbry & Sharp (1898) publikovali platné jméno *Dentalium ovosectum* Sharp & Pilsbry, 1898. V literatuře se však s tímto názvem nesetkáme, protože byl stále dokola přepisován chybně jako *D. glabrum*.

Jedinci ze všech studovaných vzorků jsou zploštělí, lze ovšem předpokládat kruhový či téměř kruhový průřez schránky. Podélná rýha není u všech jedinců vyvinuta na stejném místě (někdy se objevují i dvě). Může se jednat o tlakovou deformaci schránky.

Některé vzorky z NM (např. vz. č. 17.435 r. 1920, Březno, coll. Benota) jsou mylně učeny jako *D. polygonum* Reuss.

Studovány 4 vzorky *D. glabrum* a *D. polygonum* z NM (3814, 17.435, 8. 97, 8. 98) a 3 nové sběry *D. ovosectum* z Března u Loun (BL05-BL07).

### ***Dentalium polygonum* Reuss, 1844**

Tab. 3, fig. A

\* 1814 *Dentalium striatum* J. Sowerby, J. Sowerby: pg. 160, pl. 70, fig. 4.

- \* 1844 *Dentalium polygonum* Reuss, Reuss: pgs 201, 202.
- \* 1850 *Dentalium cidaris* Geinitz, Geinitz: pgs 144, 145.
- \* 1851 *Dentalium reussianum* Ryckholt, Ryckholt: pgs 70, 71.
- \* 1868 *Dentalium polygonatum* Gümbel, Gümbel: pg. 72.
- \* 1870 *Dentalium decussatum* Römer, Römer: pg. 342, tab. 29, fig. 14.
- \* 1878 *Dentalium cidaris* Geinitz, Frič: pg: 112, fig. 63.
- \* 1886 *Dentalium polygonum* Reuss, Weinzettl: pg. 272, fig. 3.
- \* 1893 *Dentalium polygonum* Reuss, Frič: pg. 93, fig. 101.
- \* 1909 *Dentalium polygonum* Reuss, Wanderer: pg. 57, pl. 8, fig. 38.
- \* 2004 *Dentalium geinitzianum* Ryckholt, Steiner & Kabat: pg. 84.

Typová lokalita: Volenice u Počedělic (Louny), Česká republika, svrchní křída, svrchní turon.

Popis: 14 výrazných žeber se táhne po celé délce mírně prohnuté schránky. Jsou 0,4 mm široká, vzdálená 1 mm jedno od druhého (v nejširší části schránky). Mezi těmito výraznými žebry se nachází 3 až 4 jemnější žebírka (tab. 3, fig. B). U větších jedinců je zejména v přední části schránky vyvinuto velmi jemné, téměř pravidelné příčné žebrování. Weinzettl (1910) uvádí, že žebrování u některých jedinců v blízkosti přední apertury slábne až mizí, autorem však tento jev nebyl pozorován. Maximální délka schránek je 4 cm.

Stratigrafie: popisováno od bělohorského (Weinzettl, 1910) až do březenského souvrství, ovšem Frič (1898a) uvádí první výskyty až v nuculových vrstvách teplického souvrství.

Výskyt: v okolí Loun-Lenešice, Postoloprty, Vršovice, dále známé z Lužice u Bíliny, z Volenic nedaleko Loun. Časté nálezy jsou i na klasické lokalitě Březno.

Poznámky a vztahy: tento druh je díky malému počtu výrazných žeber od dalších snadno odlišitelný a je téměř nezaměnitelný. Schránky bývají často dobře zachovalé, kompletní, zvláště v gastropodových vrstvách březenského souvrství.

V literatuře i sbírkách se velmi často objevují zástupci tohoto druhu pod názvem *Dentalium cidaris* Geinitz, 1849.

Tento druh je popisován z lokalit s písčitymi sedimenty nebo křemitými opukami, ve kterých se nezachovávají schránky. Schránka je mírně prohnutá, pozvolna se rozšiřující. Dosahuje velikosti maximálně 5 centimetrů. Na povrchu nese pouze 12-14 výrazných žebor, táhnoucích se po celé délce schránky. Mezi nimi již žádná drobnější žebírka nejsou. Například Weinzettl (1910) v popisu *D. cidaris* uvádí, že schránka je „táhlá, velmi slabě zahnutá ulita, okrášlena nečetnými střídavě silnějšími a slabšími žebry.“...“Úlomky její podobají se úlomkům ostnů ježovky, odkudž její jméno. Vyskytuje se hojně v různých nalezištích bělohorských a malnických usazenin.“ Také stratigrafický rozsah výskytu od bělohorského přes jizerské až po teplické souvrství (Frič 1879, 1885, 1889) se z větší části kryje s rozsahem výskytu *D. polygonum*.

Výskyt: velmi běžné zejména ve spodních polohách teplického souvrství, například v okolí Lán, ve svrchních polohách teplického souvrství (svrchní turon) v lomu mezi Oldřichovem a Jeníkovem u Teplic (Lahošť), na Lounsku, dále ze Zdenčiny skály u Turnova, Stradouně (okr. Ústí nad Orlicí), Brandýsa nad Orlicí a Mikulovic u Pardubic. V Malnicích u Postoloprta se nachází ve svrchních polohách bělohorského souvrství (nejvyšší spodní turon).

V nečinném lomu Lahošť našel autor ve svrchnoturonských jílovitých sedimentech mezi desítkami zástupců tzv. *D. cidaris* několik jedinců se zachovalými menšími žebírky mezi žebry hlavními (Tab. 3, fig. E). Autor se domnívá, že *D. cidaris*, popsán z ČKP, je ve skutečnosti *D. polygonum*. Jedná se nejspíše pouze o jeden druh s různým zachováním v jílovitých a písčitéjších sedimentech. Také na některých vzorcích z Nemošické stráně (sbírky Národního muzea v Praze) jsou mezi hlavními žebry i pozůstatky menších žebírek (tab. 3, fig. F). Velikostí i počtem hlavních žebor tito jedinci nápadně připomínají *D. polygonum*.

V Malnicích nad Vltavou se v pískovci nachází hůře zachovalé schránky kelnatek, které jsou označeny jako *D. cidaris* (sbírky Národního muzea). Větší počet méně výrazných žebor však odpovídá *D. geinitzianum*.

Studováno 18 vzorků z NM, jeden z Března u Loun (BL01, PřF UK) a 42 z Lahoště.

Nové poznatky ukazují, že v ČKP se nenachází devět, ale pouze šest druhů fosilních kelnatek. Jsou to:

*Dentalium decussatum*

*Dentalium geinitzianum*

*Dentalium laticostatum*

*Dentalium michauxianum*

*Dentalium ovosectum*

*Dentalium polygonum*

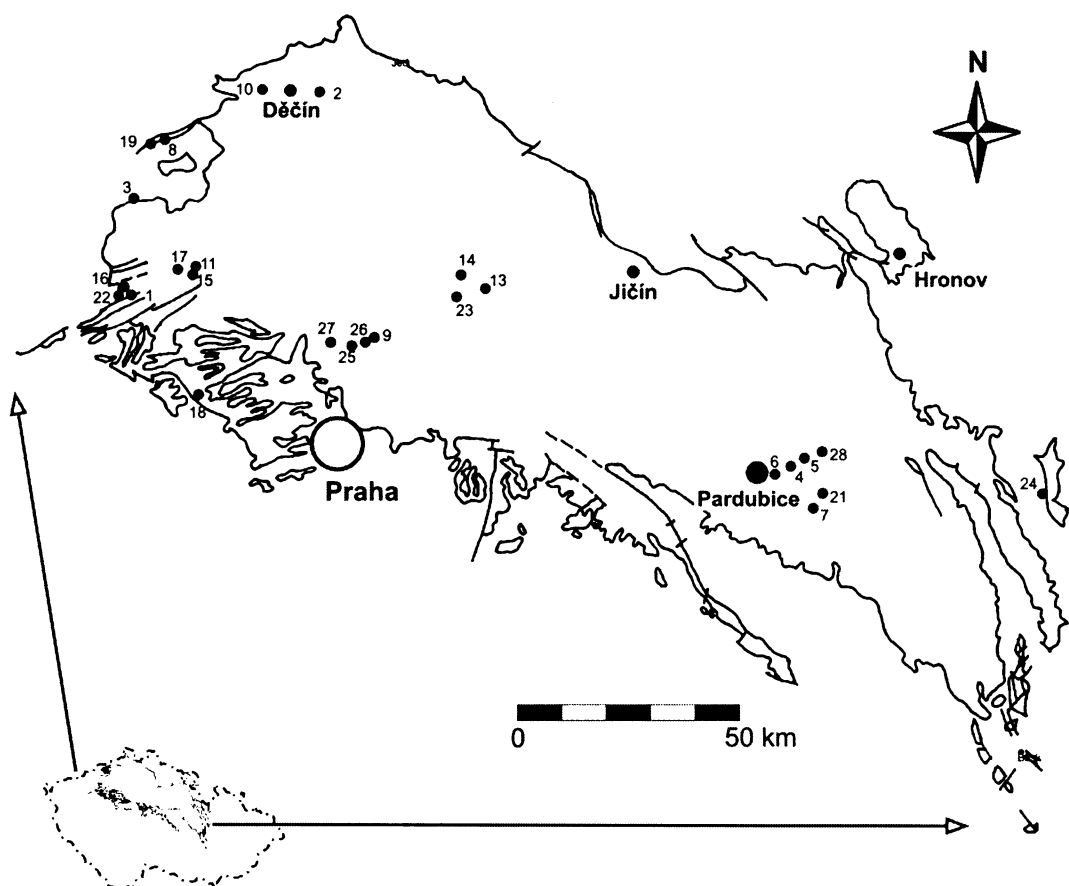


Fig. 9 Schematická mapa české křídové pánve.

Legenda:

- |                       |                    |
|-----------------------|--------------------|
| 1. Březno             | 15. Volenice       |
| 2. Česká Kamenice     | 16. Lenešice       |
| 3. Lužice             | 17. Vršovice       |
| 4. Holice             | 18. Lány           |
| 5. Borohrádek         | 19. Lahošť         |
| 6. PP Nemošická stráň | 20. Zdenčina skála |
| 7. Radim u Luže       | 21. Stradouň       |

- |                     |                         |
|---------------------|-------------------------|
| 8. Řetenice         | 22. Malnice             |
| 9. Všetaty          | 23. Vinařice            |
| 10. Tisá            | 24. Červená voda        |
| 11. Vinice u Koštic | 25. Korycany            |
| 12. Postoloprty     | 26. Mlíkojedy           |
| 13. Dolní Bousov    | 27. Zlosejn             |
| 14. Dneboh          | 28. Rychnov nad Kněžnou |

## 10.2 Stratigrafický rozsah výskytů kelnatek v ČKP

V české křídové pánvi lze fosilní kelnatky objevit již ve svrchní části zóny *Metoicoceras geslinianum* (svrchní cenoman, korycanské vrstvy perucko-korycanského souvrství). V nadloží bělohorském souvrství narůstá diverzita, což je pravděpodobně spojeno s prohlubováním pánve a rozšiřováním mořského areálu. V jizerském a teplickém souvrství se diverzita nemění, ovšem zejména v teplickém souvrství prudce narůstá počet jedinců. Na některých lokalitách jsou kelnatky velmi hojné, avšak zastoupeny pouze jediným druhem. Tento populační nárůst zřejmě souvisí jednak s další transgresí, ale zejména s dlouhodobě stabilním prostředím velké pánve. Klidné moře s dostatkem potravy bylo ideálním prostředím pro život těchto měkkýšů. Největší druhová diverzita byla zjištěna v březenském souvrství středního coniacu. Možným vysvětlením je faciální rozrůznění pánve v důsledku subsidence. Je velice pravděpodobné, že diverzita narostla již v teplickém souvrství a do březenského pouze pokračuje. Tato myšlenka však zatím není potvrzena. Regresní pulzy a změny v pánvi (vylazování okrajů, dynamika prostředí) způsobily, že kelnatky ve svrchní části středního coniacu velmi rychle mizí.



Stupeň	Podstupeň	Amonitová zonace	Inoceramová zonace	Kelnatky	Vrstvy	Lokální biostratigrafie a litostratigrafie	
CENOMAN		SVRCHNÍ	<i>Metoicoceras geslinianum</i>				
			<i>Calycoceras guerangeri</i>				
TURON		SPODNÍ	<i>Mammites nodosoides</i>				
		STŘEDNÍ	<i>Collignoniceras woollgari</i>	<i>Mytiloides hercynicus</i>			
		SVRCHNÍ	<i>Prionocyclus germari</i> <i>Subprionocyclus neptuni</i>	<i>Mytiloides scupini</i> <i>M. labiatoidiformis/ striatoconcentricus</i> <i>I. perplexus</i>			
CONIAC		SPODNÍ	<i>Foresteria petrocoriensis</i>	<i>Cremnoceramus erectus</i> <i>Cremnoceramus waltersdorfensis</i>			
		STŘEDNÍ		<i>Volvicceramus koeneni</i>			
		SVRCHNÍ					
HIÁT							
Březno				<i>D. decussatum</i> <i>D. geinitzianum</i> <i>D. laticostatum</i> <i>D. michauxianum</i> <i>D. ovosectum</i> <i>D. polygonum</i>		Gastropodové vrstvy Radiolariové vrstvy Geodiové vrstvy Nuculové vrstvy	
Úpohlavy						Rhynchonellová vrstva Hudcovské vápence spodní koproliťová vrstva	
Odolená Voda						<i>M. geslinianum</i> Zone Jedn. C Jedn. E Jedn. F	
						Perucko-korycanské Bělohorské Malnické	

Fig. 10 Tabulka stratigrafického rozsahu výskytů kelmatek v křídových sedimentech ČKP. Upraveno podle Košťák *etal.* (2004).

### 10.3 Tafonomie

Schránky se v životní pozici nachází v sedimentech velmi vzácně. Příčinou jsou pravděpodobně biotické i abiotické faktory. Jde zejména o rozplavování sedimentu vlněním nebo proudem a následný transport schránek do hlubších partií pánve nebo naopak směrem k pobřeží (v mesozoiku zřejmě fungoval tento proces stejně jako v recentu). Biotickými faktory jsou zejména organismy, které prožíráním substrátu mění jeho stavbu (červi, mlži) a tím i uložení schránek kelnatek. Zajímavý způsob transportu prázdných schránek po mořském dně je zapříčiněn poustevníčky, kteří se do nich schovávají. Schránka ovšem musí ležet na povrchu substrátu (tedy odkrytá vlněním nebo jiným živočichem). U recentních kelnatek se na některých schránkách objevují kruhové útvary (tab. 4, fig. H), vzniklé navrtáním predátorem (plži *Euspira*, *Natica*). Na fosilním materiálu z ČKP nebyl tento jev prozatím pozorován.

Fosilní kelnatky jsou v české křídové pánvi zachovány v sedimentech písčitých, jílovitopísčitých i jílovitých. Obecně lze říci, že čím má hornina vyšší obsah jílovité složky, tím je vyšší pravděpodobnost zachování schránky nebo alespoň detailů povrchu. Většinou je to však na úkor zachování původního kruhového průřezu. Téměř všechny schránky bývají částečně nebo i silně zploštělé.

Naopak jedinci nalézání v pískovcích mají zachován původní tvar, ale schránka je rozpuštěna a zachovává se pouze hladké vnitřní jádro. Takové exempláře lze určit jen obtížně. Pro morfomerickou analýzu však postačují.

V jílovitopísčitých horninách bývá schránka také rozpuštěna, ovšem nezřídka se více či méně zachovávají i struktury povrchů - žebrování. Pro studium jsou v takových případech důležité zvláště negativy fosílií.

V sedimentech s vysokým podílem jílové složky (a za příznivých podmínek) nedochází k rozpouštění schránek vodnými roztoky. Ojedinele se zachovávají i nerekrystalované schránky, které pravděpodobně nebyly vystaveny vyššímu tlaku a aragonit si uchoval svou strukturu.

## 11. Studium schránky

### 11.1 Morfometrie schránek

Schránky většiny kelnatek jsou dlouhé 3 – 6 cm. Nejkratší schránky tvoří recentní zástupce gadilid *Cadulus mayori* Henderson, 1920 ze západního pobřeží Floridy, jehož dospělí jedinci měří maximálně pouhé 4 milimetry (Henderson, 1920). Opakem jsou až 15 cm dlouhé schránky recentního druhu *Dentalium vernedei* Sowerby, 1860 z Japonska a Filipín (Qi Zhongyang & Ma Xiutong, 1989). V literatuře jsou popisováni i větší, fosilní jedinci. Miller (1949) publikoval zprávu o nález 25,2 cm dlouhé schránky *Dentalium (Antalis) raymondi*, (= *Prodentalium raymondi* Young, 1942 - pozn. aut.) z pennsylvanu Texasu. Waagen (1880) zmiňuje ve své práci 22,2 cm dlouhé *Dentalium (Plagyoglypta) herculeum* de Koninck, 1863 ze svrchního permu Indie. Enderle (1900) popisuje 246 mm dlouhého jedince téhož druhu z permu Turecka. De Koninck (1883) věří, že *Dentalium (Plagyoglypta) ingens*, 1843 z visé Belgie dosahovalo délky 20, možná dokonce 30 cm.

### 11.2 Metodika

Měřením schránek se zabývali pouze Palmer (1975), Sarkar (1967) a Steiner (1999). Engeser & Riedel (1996) se zabývali měřením protokonch recentních kelnatek. Sarkarova metoda je podle názoru autora nepoužitelná, není dostatečně popsán způsob a metodika měření.

Morfometrickou analýzu křídových kelnatek z ČKP zatím nikdo neprováděl a zřejmě platí totéž o fosilních kelnatkách obecně.

Byly proměřeny a porovnávány schránky nejhojnějších středomořských druhů recentních kelnatek - *A. dentalis* a *A. vulgaris*, fosilních *D. polygonum*, *D. ovosectum*, *D. geinitzianum* a *D. polygonum* – „*cidaris*“ (vysvětlení viz kapitola o systematice). Z 248 nasbíraných recentních zástupců druhu *A. vulgaris* bylo vybráno 52 jedinců, ze 189 zástupců *A. dentalis* vybráno 42. Dále byly měřeny parametry schránek 11 zástupců *D. polygonum*, 14 zástupců *D. „cidaris“*, 6 jedinců *D. ovosectum* a 7 jedinců druhu *D. geinitzianum*.

Měřenými parametry byly délka schránky a průměr orální apertury. Délka schránky byla zjišťována po přiložení kelnatky konkávní stranou kolmo na podložku. Délkou schránky se

rozumí vzdálenost mezi dvěma dotykovými body. Měření je vnější průměr apertury v nejširším místě, kolmo na myšlenou křivku, probíhající podélně středem schránky.

Do grafu je pak vynesena závislost těchto dvou veličin. Ve druhém grafu pro každý druh je poté zaznamenán vztah délky a průměru, děleného délkou. Z nich lze zjišťovat „rychlost“ rozšiřování schránky.

### 11.3 Výsledky morfometrie

Měření délky schránky a vnějšího průměru orální apertury ukázalo, že závislost délky schránky a jejího průměru v přední (nejširší) části je téměř lineární, zejména u druhu *Antalis dentalis*. U *Antalis vulgaris* je v určitém stádiu růstu mezi jedinci stejné velikosti větší rozdíl v průměru apertur, to ovšem může být způsobeno zlomením schránky nebo odchylkou při měření.

Z grafů (tab. 5, figs 1C, 1D) je také patrné, že schránka *A. vulgaris* se rozšiřuje mnohem rychleji než u *A. dentalis* (Tab. 5, figs 1A, 1B), zejména u vzrostlejších jedinců. U malých zástupců obou druhů jsou poměry velice podobné. Hodnoty průměrů, dělených délkou se u *A. dentalis* pohybují v rozmezí od 0,2 u malých do 0,1 u velkých jedinců. Tento poměr se u druhu *A. vulgaris* pohybuje v rozmezí od 0,26 do 0,16. U jedinců s délkami schránek přibližně mezi 15 a 25 milimetry byl zaznamenán větší rozptyl. Větší vzdálenost bodů od pomyslné křivky, procházející grafem, může být způsobena měřením schránky zlomené v oblasti apexu nebo jeho nepřesností a zaokrouhlováním čísel.

Pokud je schránka zlomena v přední části, poměry měřených hodnot jsou téměř stejné jako u kompletních schránek. Zlomené a posléze „vyhojené“ schránky mají také stejné poměry jako schránky neporušené. Problém ovšem nastává, pokud je kelnatka zlomena v zadní části (posmrtně) a chybí jí větší kus. Potom se poměry liší a tato měření je nepoužitelné.

Tabule 5 znázorňuje grafy závislostí celkové délky schránky a průměru přední apertury recentních druhů *A. dentalis* (fig. A) a *A. vulgaris* (fig. C). Na tabuli 6 jsou zobrazeny grafy závislostí stejných parametrů u fosilních *D. polygonum* (fig. A) a *D. polygonum* - „*cidaris*“ (fig. C), na tabuli 7 grafy *D. ovosectum* (fig. A), *D. geinitzianum* (fig. C).

V grafech (B, D) na tabulích 5, 6, 7 jsou zobrazeny poměry průměrů apertur dělené délkou a výsledky jsou vztaženy k celkové délce schránky. Zde je dobře vidět, že s rostoucí

délkou jedince se zmenšuje poměr apertura/délka vzhledem k celkové délce. Znamená to, že malí jedinci mají vzhledem k celkové délce těla větší apertury než jedinci velcí. Platí to jak u recentních tak u fosilních druhů. Křivky se však od sebe liší, mají jiná minima i maxima, a to také může být jedním ze znaků, použitelných pro odlišení druhů.

Například vzorky, určované jako původně samostatný druh *D. cidaris*, mají po proměření parametrů schránek velice podobné grafy jako *D. polygonum*. Tento fakt spolu s nálezy drobnějších žeber (viz Poznámky a vztahy u *D. polygonum* – kapitola 5. Systematika) vedou autora této práce k závěru, že se jedná pouze o jediný druh s různým zachováním.

U fosilních kelnatek by tato metoda mohla pomoci určovat jedince, kteří nemají zachované typické znaky na povrchu schránky. Tím by se daly odlišit i jednotlivé druhy nebo naopak dokázat, že dva druhy jsou ve skutečnosti pouze jeden. Problém spočívá v tom, že velmi často chybí fosiliím právě nejužší část schránky a bývají tlakově deformované (průměr lze ale dopočítat).

## 12. Struktura schránky

Vnitřní stavbu schránky jako první popisoval McCoy (1855) u fosilního druhu *Plagioglypta ingens* de Koninck, 1843 z karbonu Anglie. Označuje ji za stejnou jako mají dnešní malí zástupci dentaliid, ale vyobrazení v díle chybí. Couvreur (1929) studoval strukturu tří recentních kelnatek (non vidi). Fantinet (1959) studoval několik pliocenních druhů z Tunisu. Haas (1972) se ve své práci zabývá mimo jiné stavbou schránky recentního druhu *Fissidentalium venedie* Sowerby, 1860 a *Dentalium rectum* Gmelin, 1788 z pliocénu Sicílie. Engeser & Riedel (1992) publikovali ve své práci struktury schránek jurských druhů *Prodentalium bandeli* Engeser & Riedel, 1992 a *Progadilina subtrigonalis* Richardson, 1906.

### 12.1 Metodika

Struktura schránky byla pozorována pomocí řádkovacího elektronového mikroskopu JEOL JSM-6380 na Přírodovědecké fakultě UK. Byly zkoumány křídové druhy *Dentalium polygonum* (tab. 3, fig. A) a *Dentalium ovosectum* (tab. 3, fig. C) z lokality Březno. Jinde se nepodařilo nalézt vzorky se zachovalou aragonitovou schránkou. Pro srovnání struktur schránky byly použity recentní druhy *Antalis vulgaris* Linnaeus, 1766 (tab. 1, fig. A) a *Antalis dentalis* da Costa, 1778 (Tab. 1, fig. B) ze Středozemního moře.

### 12.2 Vnitřní stavba schránky

Vnitřní strukturu schránky lze rozdělit na tři části – vnitřní (tab. 4, fig. F) a vnější (tab. 4, fig. E) prizmatickou vrstvu, mezi kterými se nachází mnohem mocnější vrstva zkříženě lamelárních krystalů aragonitu. Střední vrstva (tab. 4, fig. C) zkříženě lamelárního aragonitu je u různých druhů různě silná. I jedinci stejného druhu v různých stádiích vývoje mají různě silnou tuto vrstvu. Prostřední část s lamelárními krystaly je vždy nejsilnější, většinou zabírá zhruba 80% z celkové tloušťky schránky (např. u *A. vulgaris* - tab. 1, fig. G - až 95%). Pod i nad ní se nachází tenké vrstvy jemně prizmatických krystalů aragonitu (tab. 4, fig. D), které jsou orientovány kolmo na vnitřní lamelární vrstvu. U různých druhů jsou i tyto vrstvy různě silné. Totéž platí i pro zástupce stejného druhu v různých stádiích růstu a dokonce i pro různé partie schránky konkrétního jedince.

### 12.3 Fosilní kelnatky

Na obrázku H (tab. 3) je příčný lom schránkou *D. polygonum*, obrázek B (tab. 4) zobrazuje tutéž strukturu u *D. ovosectum*. Stavba schránky je velice podobná strukturám příčně zlomených *A. dentalis* i *A. vulgaris* (tab. 1, figs G, H) i jurským *P. bandeli* a *P. subtrigonalis* (Engeser & Riedel, 1992).

Obrázek A (tab.4) a G (tab. 3) znázorňuje podélně zlomenou schránku *D. ovosectum*. I když není zachována ideálně, lze sledovat podobnost s recentním *A. vulgaris* (tab. 4, fig. E.). Stejně jako recentní druhy mají i křídové nejmocnější střední zkříženě lamelární vrstvu a vnější i vnitřní prizmatické vrstvy jsou mnohem tenčí, uložené kolmo k podélné ose schránky.

Po srovnání struktur jednotlivých jedinců lze tvrdit, že minimálně od pliensbachu se vnitřní stavba schránky nezměnila. Tento konzervativní model lze předpokládat i dále do historie. Prozatím však neexistují doklady pro toto tvrzení.

Výzkum schránek spodnopaleozoických druhů by mohl přinést cenné informace, týkající se příbuznosti jednotlivých čeledí a zdá se, že je to jediná možná metoda k řešení problému vzniku kelnatek a jejich přímého předka.

## 13. Analýza schránek

Interpretace dat, získaných analýzou izotopického složení schránek fosilních kelnatkek, nám umožňují zjistit bližší informace o prostředí, ve kterém tyto organismy žily. Výsledky jsou porovnány s daty, získanými analýzami schránek recentních zástupců. Na základě této korelace lze vyvodit závěry, vedoucí k objasnění otázky paleoteploty a paleosalinity moře, které ve svrchní křídě zaplavovalo oblasti dnešních severních Čech.

### 13.1 Metodika

Analyzovány byly schránky tří jedinců – fosilního druhu *D. polygonum* a dvou recentních zástupců, *A. dentalis* a *A. vulgaris*.

*D. polygonum* pochází z lokality Březno u Loun. Vzorek byl odebrán z „gastropodových vrstev“ březenského souvrství (střední coniak). Pro studium struktur schránky jsou vhodné pouze jedinci ze sedimentů s vysokým obsahem jílovité složky. Za příznivých podmínek je zachována původní struktura schránky a chemismus krystalů. V sedimentech ČKP se takto zachované schránky kelnatek nachází jen zřídka.

Schránka recentního druhu *A. dentalis* pochází z Bali na Krétě z hloubky přibližně šest metrů. Přesnou hloubku, ve které živočich žil, nelze určit, rozdíl však nebude veliký.

*A. vulgaris* je z chorvatského Pakoštanu, schránka byla nalezena v hloubce zhruba tři metry pod hladinou. Tvar dna v této oblasti umožňuje redepozici na velké vzdálenosti působením vlnění, ale vertikální transport zřejmě nebyl nijak výrazný, maximálně první desítky metrů.

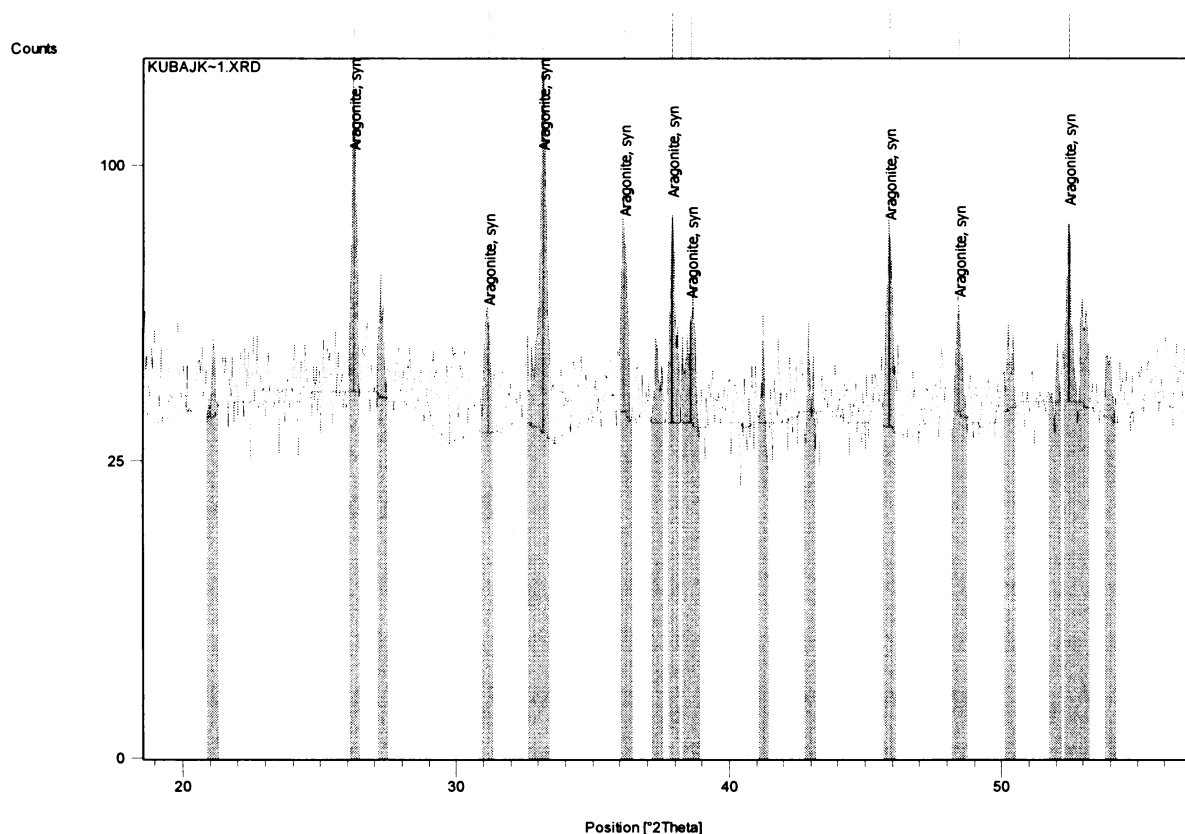
U schránek byly pomocí hmotnostní spektrometrie (viz níže) zjišťovány poměry stabilních izotopů kyslíku a uhlíku. U fosilního vzorku bylo nejprve nutné zjistit pomocí RTG, zda je schránka složena z aragonitu.

Analyzované vzorky jsou uloženy na Přírodovědecké fakultě UK.



## 13.2 RTG analýza

Složení schránky bylo analyzováno v laboratoři Ústavu geochemie, mineralogie a nerostných zdrojů Přírodovědecké fakulty univerzity Karlovy. RTG analýza prokázala, že schránka *D. polygonum* z Března u Loun je složena z aragonitu (fig. 11) a je tedy vhodná pro studium izotopů kyslíku a uhlíku.



Ref. Code	Compound Name	Score	Total Lines	Scale Factor	SemiQuant [%]
00-005-0453	Aragonite, syn	41	21	0.775	-

Pos. [°2Th.]	d-spacing [Å]	Height [cts]	Rel. Int. [%]	FWHM [°2Th.]	Matched	Matched by
26.2548	3.39445	85.52	77.42	0.1476	Yes	00-005-0453
31.1916	2.86754	23.95	21.68	0.2952	Yes	00-005-0453
33.1838	2.69981	110.47	100.00	0.1968	Yes	00-005-0453
36.1678	2.48362	44.37	40.16	0.2460	Yes	00-005-0453
37.9203	2.37277	52.16	47.22	0.1968	Yes	00-005-0453
38.6088	2.33202	23.86	21.59	0.2952	Yes	00-005-0453
45.9018	1.97705	46.39	41.99	0.1476	Yes	00-005-0453
48.4620	1.87843	22.20	20.10	0.2952	Yes	00-005-0453
52.4896	1.74194	45.68	41.35	0.1800	Yes	00-005-0453

Fig. 11 Výsledek RTG analýzy schránky *D. polygonum* z Března u Loun. Pos – pozice píku, matched – souhlasí s matched by – číslo záznamu typového minerálu.

### 13.3 Analýza poměrů stabilních izotopů

Analýza izotopů uhlíku a kyslíku byla provedena v Laboratoři stabilních izotopů České geologické služby. Základní metodou pro studium izotopů je hmotnostní spektrometrie.

#### 13.3.1 Hmotnostní spektrometrie

Pro měření hmotnostním spektrometrem je třeba rozložit karbonát ve vakuu působením 100% kyseliny fosforečné při teplotách 25°C – 75°C. Vzniklý oxid uhličitý obsahuje pouze 2/3 kyslíku z původního karbonátu, ale rozdíly mezi hodnotami  $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_2}$  a  $\delta^{18}\text{O}_{\text{CaCO}_3}$  se liší podle typu karbonátu a pro jednotlivé formy  $\text{CaCO}_3$  jsou známé. Oxid uhličitý je následně ionizován a vzniklé ionty se následně „dělí“ pomocí elektromagnetického pole. Částice s různým nábojem mají různou trajektorii průletu magnetickým polem. Dráha nabitých částic se v magnetickém poli zakřivuje přímo úměrně jeho intenzitě a ionty lze takto odlišit.

#### 13.3.2 Izotopová analýza kyslíku

Izotopická analýza kyslíku ve vodě se provádí nepřímo přepočtem z hodnot, získaných analýzou karbonátů schránek či okolního sedimentu, které se porovnávají se známým izotopickým složením standardu. Mezinárodním standardem pro kyslík je V-SMOW (původně SMOW- Standard Mean Ocean Water), připravený uměle, protože mořská voda nemá ve všech místech stejné složení. Pro kyslík z karbonátů je standardem PDB (podle křídového belemnita *Belemnitella americana* z Pee Dee formace v Karolíně, USA). Převádění hodnot  $\delta^{18}\text{O}$  vůči standardu PDB na hodnoty  $\delta^{18}\text{O}$  vůči standardu SMOW se provádí podle rovnice:

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{SMOW}} = 1,03086 * \delta^{18}\text{O}_{\text{PDB}} + 30,86\text{‰}.$$

Průměrné hodnoty  $\delta^{18}\text{O}$  mořské vody v Tethydě uvádí Zachos *et al.*, (1994) v rozmezí od -1‰ do -0,5‰ (SMOW) a salinitu 34‰. V dnešní době se hodnoty  $\delta^{18}\text{O}$  mořské vody pohybují mezi -1‰ a + 0,5‰ (většinou blízké 0‰), průměrná salinita je 35‰ (Hladíková, 1988). Zvyšováním odparu dochází ke zvyšování salinity mořské vody a roste hodnota  $\delta^{18}\text{O}$  (snáze se odpařují molekuly vody s lehčím izotopem kyslíku  $^{16}\text{O}$ ). Naopak snižování  $\delta^{18}\text{O}$  je

způsobeno vyslazováním v blízkosti ústí řek. Hodnoty  $\delta^{18}\text{O}$  nižší než  $-1\text{‰}$  odpovídají stavu, kdy jsou na Zemi roztáty všechny ledovce. V dobách zalednění dosahovaly tyto hodnoty až  $1,8\text{‰}$  (Hladíková, 1988).

### 13.3.3 Izotopová analýza uhlíku

Izotopická analýza uhlíku se provádí současně s analýzou kyslíku. Standardem, k němuž se vztahují výsledky měření, je PDB (případně V-PDB), jehož hodnota  $\delta^{13}\text{C} = 0$  a  $\delta^{18}\text{O} = 0$ . Kladné hodnoty  $\delta$  značí nabohacení vzorku těžším izotopem  $^{18}\text{O}$ , záporné izotopem  $^{16}\text{O}$  (Hudson, 1977).

Hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  mořských karbonátových sedimentů se pohybují v rozmezí od  $-1\text{‰}$  do  $+3\text{‰}$  (Hladíková, 1988). Veizer (1983) uvádí hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  pro křídové karbonatické horniny  $+1,05$  až  $+1,27\text{‰}$ . Zvýšený obsah izotopu  $^{13}\text{C}$  ve schránkách považuje Jarvis *et al.* (1988) za následek přednostního „vychytávání“ izotopu  $^{12}\text{C}$  z vody fotosyntetizujícím fytoplanktonem. Bentické organismy pak ukládají do svých schránek především izotop  $^{13}\text{C}$ . Izotopy uhlíku jsou také interpretovány jako indikátory paleobatymetrie (Duplessy, 1972). Uhlíčitany mělkovodních organismů mají vyšší obsahy izotopu  $^{13}\text{C}$  než je tomu u hlubokovodních živočichů. Recentní mělkovodní vápence vykazují hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  v rozmezí od  $+2$  do  $+4$  při hodnotách  $\delta^{18}\text{O}$  od  $-1$  do  $+1$  (Millimann, 1974). Do tohoto intervalu spadá vzorek recentního druhu *Antalis entalis* z Kréty (FIG. 12, tab. II.), vzorek z Chorvatska se mu velmi blíží. Hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  fosilního druhu *D. polygonum* leží také v blízkosti tohoto intervalu. To naznačuje, že sedimentační prostředí na lokalitě Březno bylo relativně mělkovodní.

Výsledky analýz schránek fosilní kelnatky *Dentalim polygonum* z Března u Loun jsou uvedeny v tabulce I.(fig. 12), recentních zástupců druhu *Antalis dentalis* (1) Bali, Kréta) a *Antalis vulgaris* (2) Pakoštane, Chorvatsko) v tabulce II (fig. 12).

vzorek	minerál	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ PDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ PDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ SMOW)
kelnatka schránka	aragonit	3,26	-1,15	29,72
kelnatka okolí		1,79	-2,96	27,86

Tab. I.

kelnatka recent	minerál	$\delta^{13}\text{C}$ (‰ PDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ PDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ SMOW)
1	aragonit	2,94	0,08	30,99
2	aragonit	1,86	1,63	32,59
2 op	aragonit	1,91	1,52	32,47

Tab. II

Fig. 12. Tabulky s výsledky geochemických analýz. Hodnoty  $\delta^{18}\text{O}$  a  $\delta^{13}\text{C}$  jsou vztaženy ke standardu SMOW a jsou určeny přepočtem změřených hodnot proti standardu PDB.

## 13.4 Paleoteplota

Paleoteploty se zjišťují z izotopického složení kyslíku v mořských karbonátech podle následující rovnice (Hladíková, 1988):

$$t(^{\circ}\text{C}) = 16,9 - 4,2 (\delta - A) + 0,13 (\delta - A)^2$$

kde  $\delta$  je izotopické složení kyslíku  $\text{CO}_2$ , uvolněného z karbonátu pomocí kyseliny fosforečné, vůči standardu PDB a  $A$  je izotopické složení kyslíku vody vůči standardu SMOW.

Pro analýzy izotopů a následné interpretace je důležité, aby měly studované karbonáty zachované izotopické složení. K izotopické výměně uhlíku a kyslíku mezi již vzniklými karbonáty nedochází, pokud nejsou dlouhodobě vystaveny působení vysokých teplot. Ke změně izotopického složení kyslíku nebo uhlíku může dojít pouze při rekrystalizaci karbonátu, kdy dochází k rozpouštění a atomy kyslíku z hydrogenuhličitanu se rychle dostanou do rovnováhy s atomy kyslíku z vody. Rozsah izotopické výměny je odvislý od složení vody, její teploty a množství.

Vypočtená paleoteplota pro křídový vzorek je 29,72 $^{\circ}\text{C}$  (schránka) a 27,86 $^{\circ}\text{C}$  (hornina). U recentních kelnatek byla z aragonitu schránky vypočtena teplota v rozmezí 31 $^{\circ}\text{C}$  – 32,5 $^{\circ}\text{C}$ .

## 13.5 Paleosalinita

Keith a Weber (1964) vytvořili rovnici, která pomocí hodnot  $\delta^{13}\text{C}$  a  $\delta^{18}\text{O}$  řeší otázku vzniku karbonátů fosilií a hornin ve sladkovodním nebo mořském prostředí:

$$Z = 2,048 (\delta^{13}\text{C} + 50) + 0,498 (\delta^{18}\text{O} + 50)$$

Pokud je hodnota  $Z$  vyšší než 120, jedná se o marinní prostředí, hodnoty nižší než 120 indikují vznik karbonátů ve sladkých vodách (Cuna *et al.*, 2001).

Pro představu, u recentních kelnatek (fig. 12, tab. II.) vychází pro *Antalis dentalis*  $Z = 133,36$  a u *Antalis vulgaris* 132,02, což potvrzuje platnost rovnice (vzorky odebrány z moře). Pro schránku *D. polygonum* (Fig. 12, tab. I.) z Března byla vypočtena hodnota  $Z = 133,4$  a okolní horniny 129,48. Jedná se tedy také o karbonáty, vzniklé v moři.

Podobnost výsledků hodnot  $Z$  recentních druhů a fosilního jedince může být interpretována tak, že v Tethydě panovaly přibližně stejné podmínky jako v dnešním Středozezemním moři. Potvrzení této teorie však vyžaduje více analýz a rozsáhlejší výzkum.

Steuber (1999) uvádí průměrné hodnoty  $\delta^{18}\text{O}$  vod oceánu Tethys v rozmezí od -1‰ PDB do -5‰ PDB (SMOW) při salinitě 34‰. Snižování salinity (vyslazování) je provázeno poklesem hodnot  $\delta^{18}\text{O}$  i  $\delta^{13}\text{C}$ , mořská voda se obohacuje izotopem  $^{16}\text{O}$  z řek.

Salinita Středozezemního moře stoupá od západu k východu, hodnoty se pohybují v rozmezí od 36‰ do 39,5‰ ([www.wikipedia.org](http://www.wikipedia.org)). Do tohoto rozmezí spadají i hodnoty  $Z$  pro recentní vzorky (viz výše), kdy vzorek z Kréty, ležící východněji, má vyšší  $Z$  a tedy i salinita je zde vyšší (zhruba 38‰). Hodnota  $Z$  fosilní kelnatky naznačuje, že salinita mořské vody v jejím okolí byla také okolo 38‰. Nižší  $Z$  okolní horniny by však znamenalo nižší salinitu. Průměrem je salinita zhruba okolo 35‰, což by bylo podobné dnešnímu průměru, ale z jednoho vzorku nelze výsledek takto generalizovat.

## 14. Závěr

Revizí sběrů a literatury bylo zjištěno, že z původních devíti druhů kelnatek, popsáných z ČKP, jsou platné názvy pouze tři (*Dentalium decussatum* J. Sowerby, 1814, *Dentalium laticostatum* Reuss, 1844 a *Dentalium polygonum* Reuss, 1844). *Dentalium cidaris* Geinitz, 1849 je mladším synonymem *Dentalium polygonum* Reuss, 1844. *Dentalium glabrum* Geinitz, 1843 je ve skutečnosti *Dentalium ovosectum* Sharp & Pilsbry, 1898. Platný název pro nesprávně pojmenovaný druh *Dentalium ellipticum* Reuss, 1845, je *Dentalium decussatum* J. Sowerby, 1814. *Dentalium medium* Geinitz, 1842, je neplatný název pro *Dentalium geinitzianum* Ryckholt, 1851. *Dentalium strehlense* Geinitz, 1875 je nesprávný název pro *Dentalium michauxianum* Ryckholt, 1851. *D. striatissimum* jsou pouze menší jedinci *D. geinitzianum* Ryckholt, 1851.

Přítomnost fosilních kelnatek byla zjištěna v křídových sedimentech ČKP od svrchního cenomanu do středního coniacu. Od cenomanu také narůstá diverzita, maxima dosahuje v coniacu. Ve svrchní části coniacu kelnatky mizí a v mladších sedimentech české křídý se již nevyskytují.

Velkým přínosem pro studium křídových kelnatek jsou zjištěné morfometrické závislosti parametrů schránky. Ukázalo se, že pomocí této metody lze od sebe odlišit zástupce jednotlivých druhů. To může do budoucna pomoci při určování hůře zachovalých vzorků.

Mikroskopie schránek dvou fosilních jedinců a porovnání s recentními druhy prokázalo, že stavba a struktura schránky se prokazatelně nezměnila za posledních zhruba devadesát milionů let.

## 15. Literatura

- Bandel, K. 1982. Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäusebeiconchiferen Mollusken. *Facies*, 7: 1-198.
- Blainville, H. M. D., de 1824. Mollusques, Mollusca. (Malacoz.). *Dictionaire des Sciences naturelles*, 32: 1-392.
- Boore, J. L., Medina, M., Rosenberg, L. A. 2004. Complete Sequences of the Highly Rearranged Molluscan Mitochondrial Genomes of the Scaphopod *Graptacme eborea* and the Bivalve *Mytilus edulis*. *Molecular Biology and Evolution*, 21 (8): 1492-1503.
- Bretsky, P. W., & Bermingham, J. J. 1970. Ecology of the Paleozoic scaphopod genus *Plagioglypta* with special reference to the Ordovician of eastern Iowa. *Journal of Paleontology*, 44 (5): 908-924.
- Bronn, H. G. 1862. Klassen und Ordnungen der Weichthiere (Malacozoa) Wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild, Kopftragende Weichthiere (Malacozoa, Cephalopora). Leipzig and Heidelberg, 2, 3.
- Clark, W. 1849. On the animal of *Dentalium tarentinum*. *Annals and Magazine of Natural History*, 2 (4): 321-330.
- Clark, W. 1851. On the classification of the British marine testaceous Mollusca. *Annals and Magazine of the Natural History*, 2 (7): 469-481.
- Couvreur, M. 1929. Structure microscopique du test de quelques Scaphopodes. *Annales de l'Institut Océanographique*, 7: 199-214.
- Culver, S. J. 1994. Early Cambrian foraminifera from the southwestern Tauodeni Basin, West Africa. *Journal of Foraminiferal Research*, 24 (3): 191-202.
- Cuna, S., Pop, D. & Hosu, A. 2001. Carbon and oxygen isotope ratios in Rona limestone, Romania. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Geologia*, 46 (1): 139-151.
- Čech, S., Klein, V., Kříž, J., Valečka, J. 1980. Revision of the Upper Cretaceous stratigraphy of the Bohemian Basin. *Věstník Ústředního ústavu geologického*, 55 (5): 277-295.
- Dinamani, P. 1963. Feeding in *Dentalium*. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 35: 1-35.
- Dinamani, P. 1964. Burrowing Behavior of *Dentalium*. *Biological Bulletin*, 126, (1): 28-32.

- Drescher, J. 1863. Ueber die Kreidebildungen der Gegend von Löwenberg, Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft, 15: 340.
- Duplessy, J. C. 1972. La Geochemie des isotopes du carbone dans la mer. Paris University doctoral dissertation: 1-196.
- Emerson W. K. 1952 .The Scaphopod mollusks collected by the first Johnson-Smithsonian Deep-Sea Expedition. Smithsonian Miscellaneous Collections 117 (6): 1-14, pl. 1.
- Emerson, W. K. 1962. A Classification of the Scaphopod Mollusks. Journal of Paleontology, 36 (3): 461-482.
- Enderle, J. 1900. Über eine anthracolitische Fauna von Balia Maaden in Klienasiens. Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns orientis, 13: 49-109.
- Engeser, T. & Riedel, F. 1992. Scaphopods from Middle Liassic erratic boulders of northern Germany; with a review on Liassic Scaphopoda. Scripta Geologica, 99: 35-56.
- Engeser, T., Riedel, F. 1996. The evolution of the Scaphopoda and its implications for the systematics of the Rostroconchia (Mollusca). Mitteilungen der Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Hamburg, 79:117–138.
- Engeser, T. S., Riedel, F., Bandel, K. 1993. Early ontogenetic shells of Recent and fossil Scaphopoda. Scripta Geologica, Special Issue, 2: 83-100.
- Fantinet, D. 1959. Contribution à l'étude des scaphopodes fossiles de l'Afrique du Nord. Service de la Carte géologique de l'Algérie, 1: 1-112.
- Frič, A. 1878. Studien im Gebeite der Böhmischen Kreideformation. Die Weissenberger und Malnitzer Schichten, 112.
- Frič, A. 1879. Studie v oboru Křídového útvaru v Čechách. Palaeontologické prozkoumání jednotlivých vrstev. II. Bělohorské a malnické vrstvy. – Archiv pro přírodovědecký výzkum Čech, Praha, 1-99.
- Frič, A. 1885. Studie v oboru Křídového útvaru v Čechách. Palaeontologické prozkoumání jednotlivých vrstev. III. Jizerské vrstvy. Arch. přírodověd. Výzk. Čech, 5 (2), 129 str., Praha.



- Frič, A. 1889. Studie v oboru Křídového útvaru v Čechách. Palaeontologické prozkoumání jednotlivých vrstev . IV. Teplické vrstvy. Archiv pro přírodovědecký výzkum Čech, 7, 2 113 str., Praha.
- Frič, A. 1893. Studien im Gebeite der Böhmischen Kreideformation. Palaeontologische Untersuchungen der einzelnen Schichten, 5. Priesener Schichten, 90, 91.
- Frič, A. 1897. Studien im Gebeite der Böhmischen Kreideformation. Palaeontologische Untersuchungen der einzelnen Schichten, 6. Die Chlomeker Schichten, 49.
- Frič, A. 1898a. Studie v oboru Křídového útvaru v Čechách. Palaeontologické prozkoumání jednotlivých vrstev. V. Březenské vrstvy. Archiv pro přírodovědecký výzkum Čech, 9: 1, 134 str., Praha.
- Frič, A. 1898b. Studie v oboru Křídového útvaru v Čechách. Palaeontologické prozkoumání jednotlivých vrstev. VI. Chlomecké vrstvy. Archiv pro přírodovědecký výzkum Čech, 10, 4, 84 str., Praha.
- Frič, A. 1911. Studie v oboru Křídového útvaru v Čechách. Palaentologický výzkum jednotlivých vrstev. Doplněk k 1. dílu Archivu I. Sekce II. Ilustrovaný seznam zkamenělin cenomanních vrstev korycanských. str.
- Gardner, J. S. 1878. On the Cretaceous Dentaliidae. Quarterly Journal of the Geological Society, 34 (1-4): 56–65.
- Geinitz, H. B., von 1842. Charakteristik der Schichten und Petrefacten des sächsisch-böhmischen Kreidegebirges, 74, 116.
- Geinitz, H. B., von 1843. Die Versteinerungen von Kieslingswalda und Nachtrag zur Charakteristik der Schichten und Petrefacten des sächsisch-böhmischen Kreidegebirges, 23.
- Geinitz, H. B., von 1849-1850. Das Quadersandsteingebire oder Kreidegebirge in Deutschland. Freiberg, Craz und Gerlach, 292.
- Geinitz, H. B, von 1874. Das Eibthaltgebirge in Sachsen. Paleontographica 20: 181, 319.
- Gentile, R. J., 1974. A new species of *Dentalium* from the Pennsylvanian of Eastern Kansas. Journal of Paleontology, 48 (6): 1213-1216.
- Godefroid, J., Mottequin, B., Yochelson, E. L. 2006. Restudy of the Lower Carboniferous Scaphopoda described by de Koninck (1843, 1883). Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre, 76: 137-163.

- Gümbel, 1868. Beitrage zur Foraminiferenfauna der nordalpinen. Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, 2: 950.
- Haas, W. 1972. Micro- and Ultrastructure of Recent and Fossil Scaphopoda. 24th International Geological Congress, Section 7: 15-19.
- Hladíková, J. 1988. Základy geochemie stabilních izotopů lehkých prvků. Skripta UJEP, Brno. 95 pp.
- Hou, S. T., Maxwell, W. L. 1991. Ultrastructural studies of spermatogenesis in *Antalis entalis* (Scaphopoda, Mollusca). Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences, 333 (1266): 101-110.
- Hudson, J. D. 1977. Stable isotopes and limestone lithification. Journal of the Geological Society of London, 133: 637-660.
- Chlupáč, I., Brzobohatý, R., Kovanda, J., Stráník, Z. 2002. Geologická minulost České republiky. Academia, 436 pp.
- Jarvis, L., Carson, G. A., Cooper, M. K., Hart, M. B., Leary, P. N., Tocher, B. A., Horne, D., Rosenfeld, A. 1988. Microfossil assemblages and the Cenomanian-Turonian (Late Cretaceous) oceanic anoxic event. Cretaceous Research, 9: 3-103.
- Keith, M. L., Weber, J. N. (1964). Carbon and oxygen isotope composition of selected limestone and fossils. Geochimica et Cosmochimica Acta, 28: 1787-1816.
- Kner, R. 1850. Versteinerungen des Kreidemergels von Lemberg und seiner Umgebung. Naturwissenschaftliche Abhandlungen, 3 (2): 1-42.
- Knudsen, J. 1964. Scaphopoda and Gastropoda from depths exceeding 6000 meters. Galathea Report, 7: 125-136.
- Komárek, J. 1952. Zoologie bezobratlých, Scaphopoda (Solenocoencha), 480-482.
- Koninck, L. G. de 1842-1844. Descriptions des animaux fossiles, qui se trouvent dans le terrain carbonifère de Belgique. 655 pp.
- Koninck, L. G. de 1863. Descriptions of some fossils from India, discovered by Dr. A. Fleming, of Edinburgh. Geological Society of London Quarterly Journal, 19: 1-19.
- Koninck, L. G. de 1883. Faune du Calcaire Carbonifère de la Belgique. Quatrième partie. Gastéropodes (suite et fin). Annales du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, série paléontologique, 8: 1-240.

- Košťák, M., Čech, S., Ekrt, B., Mazuch, M., Wiese, F., Voigt, S., Wood, C. J., 2004. Belemnites of the Bohemian Cretaceous Basin in a global context. *Acta Geologica Polonica* 54, 4, 511-533.
- Kowalewsky, M. A. 1883. Étude sur l'embryogenie du dentale. *Annales du Musee d'Histoire naturelle de Marseille, Zoologie*, 1, 7: 1-46.
- Kues, B. S., Mapes, R. H., Yochelson, E. L. 2006. Nautiloid - scaphopod homeomorphy in the late Palaeozoic of the United States. *Lethaia*, 39: 91-93.
- Lacaze-Duthiers, F. J. H. de, 1856-58. Histoire de l'organisation et du developpement du dentale. *Annales de Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale*, 6: 225-281 (1856); 7: 5-51, 171-228 (1857); 8: 18-44 (1858).
- Lindberg, D. 1985. Aplacophorans, Monoplacophorans, Polyplacophorans, Scaphopods: The Lesser Classes. In: Bottjer, D. J., Hickman C. S. & Ward, P. D. (eds), *Mollusks Notes for a Short Course*. University of Tennessee, Department of Geological Sciences, *Studies in Geology*, 13: 230-247.
- Ludbrook, N. H. 1960. Scaphopoda. In: Moore, R. C., (ed.), *Treatise on invertebrate paleontology*. Part I, Mollusca, 1: 137-141.
- Mantell, G. 1827. Illustrations of the geology of Sussex. A general view of the geological relations of the southeastern part of England, with figures and descriptions of the fossils of Tilgate Forest, 89.
- McCoy, F. 1855. Systematic description of the British Palaeozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge. 7th Ord. Dentalina. In: Sedgwick, A. (ed.), *Synopsis of the classification of the British Palaeozoic rocks*, 418-429.
- Miller, A. K. 1949. A Giant Scaphopod from the Pennsylvanian of Texas. *Journal of Paleontology*, 23 (4): 387-391.
- Millimann, J. D. 1974. *Marine carbonate*. Springer, Berlin Heidelberg, New York, 375 pp.
- Mísař, Z., Dudek, A., Havlena, V., Weiss, J. 1983. *Geologie ČSSR I.. Český masív*. Státní pedagogické nakladatelství Praha, 333 pp.
- Morton, J. E. 1959. The habits and feeding organs of *Dentalium entalis*. - *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 38: 225-228.

- Mudge, M. R., Yochelson, E. L. 1962. Stratigraphy and paleontology of the uppermost Pennsylvanian and lowermost Permian rocks in Kansas. Geological Survey Professional Paper 323: 1–213.
- Müller, J. 1851. Monographie der Petrefacten der Aachener Kreideformation. Zweite Abtheilung, 5.
- Müller, J. 1859. Monographie der Petrefakten der Aachener Kreideformation. Supplementheft, 41.
- Orbigny, A. C. D. D' 1850-1852. Prodrome de Paléontologie Stratigraphique Universelle des Animaux Mollusques et Rayonnés Faisant Suite au Cours Élémentaire de Paléontologie et de Géologie Stratigraphiques, 190, 196 (1852).
- Palmer, C. P. 1974. A supraspecific classification of the scaphopod Mollusca. *Veliger*, 17: 115-123.
- Palmer, C. P., 1975. A new Jurassic Scaphopod from the Oxford Clay of Buckinghamshire. *Palaeontology*, 18: 377-383.
- Palmer, C. P. 1979. Papers for students 17. An introduction to the Scaphopoda, The Conchological Society of Great Britain and Ireland, 1-11.
- Passamanek, Y. J., Schander, C., Halanych, K. M. 2004. Investigation of molluscan phylogeny using large-subunit and small-subunit nuclear rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32 (1): 25–38.
- Peel, J. S. 2004. *Pinnocaris* and the origin of scaphopods. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49 (4): 543–550.
- Pilsbry, H. A. & Sharp, B. 1897-1898. Scaphopoda, in *Manual of Conchology*, 17. Conchological Section, Academy of Natural Sciences, 145-280.
- Pojeta, J., Jr., Runnegar, B. 1979. *Rhytidentalium kentuckyensis*. *Journal of Paleontology*, 53 (3): 530-541.
- Qi Zhongyang & Ma Xiutong 1989. A study of the family Dentaliidae (Molusca) found in China. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 7 (2), 112-122.
- Reuss, A. E., von 1844. Geognostische Skizze aus Böhmen. Band 2, Die Kreidegebilde des westlichen Böhmens, ein monographischer Versuch. Nebst Bemerkungen über die Braunkohlenlager jenseits der Elbe und eine Uebersicht der fossilen Fischreste Böhmens, 6: 201, 202.

- Reuss, A. E., von 1845-1846. Die Versteinerungen der Böhmisches Kreideformation, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1: 41, 45, 58 (1845).
- Reynolds, P. D. 1992a. Distribution and ultrastructure of ciliated sensory receptors in the posterior mantle epithelium of *Dentalium rectius* Mollusca, Scaphopoda. *Acta Zoologica*, 73: 263-270.
- Reynolds, P. D. 1992b. Mantle-mediated shell decollation increases posterior aperture size in *Dentalium rectius*, Scaphopoda: Dentaliida. *Veliger*, 35: 26–35.
- Reynolds, P. D. 1997. The phylogeny and classification of Scaphopoda (Mollusca): an assessment of current resolution and cladistic reanalysis. *Zoologica Scripta*, 26, (1): 13-21.
- Reynolds, P. D., Okusu, A. 1999. Phylogenetic relationships among families in the Class Scaphopoda Phylum Mollusca. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 126: 131-154.
- Reynolds, P. D., Steiner, G. 2008. Scaphopoda. In: Ponder, W. F., Lindberg, D. R. (eds), *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*, University of California Press, 143-161.
- Rohr, D. M., Blodget, R. B., Baichtal, J. 2006. Scaphopoda from the Alexander Terrane, Southeast Alaska-The first occurrence of Scaphopoda in the Silurian. *Paleoworld*, 15: 211-215.
- Römer, F. A., 1870. *Geologie von Oberschlesien: Eine Erläuterung zu der im Auftrage des Königl. Preuss. Handels-Ministeriums von dem Verfasser bearbeiteten geologischen Karte von Oberschlesien in 12 Sektionen*, 321-342.
- Runnegar, B. 1996. Early evolution of the Mollusca: the fossil record. In: J. Taylor (ed.), *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*, Oxford University Press, 77–87.
- Runnegar, B., Pojeta, J., Jr. 1974. Molluscan phylogeny: the paleontological viewpoint. *Science*, 186: 311–317.
- Ruppert, E.E., Fox, R.S., Barnes, R.D. 2004. *Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach*. Seventh Edition, 403-406.
- Ryckholt, P. de 1851. *Mémoires couronnés et Mémoires des Savants étrangers de l'Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique. Mélanges Paléontologiques*, 24: 1-176.

- Salvini-Plawen, L. V. 1985. Early Evolution and the primitive groups. In: E. R. Trueman & M. R. Clark (eds), Evolution. Academic Press, Orlando: 59-150.
- Sarkar, S.S.1967.Coiling in Scaphopoda.  
[www.new.dli.ernet.in/rawdataupload/upload/insa/INSA\\_1/20005b75\\_17.pdf](http://www.new.dli.ernet.in/rawdataupload/upload/insa/INSA_1/20005b75_17.pdf) 15.2.2008
- Shimek, R., L. 1988. The functional morphology of scaphopod captacula. Veliger, 30: 213 - 221.
- Shimek, R. L., Steiner, G. 1997. Scaphopoda. In: F.W. Harrison and A. J. Kohn (eds), Microscopic Anatomy of Invertebrates, 6. Mollusca II., 719-781.
- Skelton, P. W., Benton, M. J. 1993. Mollusca: Rostroconchia, Scaphopoda and Bivalvia. In: Benton, M. J. (ed.), The Fossil Record, 237–263.
- Sowerby, J. 1814. The Mineral Conchology of Great Britain; or Coloured Figures and Descriptions of Those Remains of Testaceous Animals or Shells, which have been Preserved in Various Times and Depths in the Earth, 1: 159-162.
- Starobogatov, Y. I. 1974. Xenoconchians and their bearing on the phylogeny and systematics of some molluscan classes. Paleontological Journal, 8: 1-13.
- Stasek, C. R., McWilliams, W. R. 1973. The comparative morphology and evolution of the molluscan mantle edge. Veliger, 16: 1 – 19.
- Steiner, G. 1991. Observations on the anatomy of the scaphopod mantle and the description of a new family, the Fustiaridae. American Malacological Bulletin, 9: 1-20.
- Steiner, G. 1992a. The organisation of the pedal musculature and its connection to the dorsoventral musculature in Scaphopoda. Molluscan Studies, 58: 181-197.
- Steiner, G. 1992b. Phylogeny and classification of Scaphopoda. Journal of Molluscan Studies, 58: 385-400.
- Steiner, G., 1993. Spawning behavior of *Pulsellum lofotense* (M. Sars) and *Cadulus subfusiformis* (M. Sars) (Scaphopoda, Mollusca). Sarsia, 78: 31 – 33.
- Steiner, G. 1995. Larval and juvenile shells of four North Atlantic scaphopod species. American Malacological Bulletin, 11: 87 – 98.
- Steiner, G. 1998. Point of View Phylogeny of Scaphopoda (Mollusca) in the light of new anatomical data on the Gadiliniidae and some Problematica, and a reply to Reynolds. Zoologica Scripta, 27 (1): 73-82.

- Steiner, G. 1999. A new genus and species of the family Annulidaliidae Scaphopoda: Dentiida and its systematic implications. *Journal of Molluscan studies*, 65: 151 - 161.
- Steiner, G., Dreyer, H. 2002. Scaphopoda and Cephalopoda are sister taxa – an evolutionary scenario. Abstract for the American Malacological Society Annual Meeting, Charleston, SC.
- Steiner, G., Dreyer, H. 2003. Molecular phylogeny of Scaphopoda (Mollusca) inferred from 18S rDNA sequences: support for a Scaphopoda – Cephalopoda clade. *Zoologica Scripta*, 32: 343–356.
- Steiner, G., Kabat, A. R. 2001. Catalogue of supraspecific taxa of Scaphopoda (Mollusca). *Zoosystema*, 23 (3) : 433-460.
- Steiner, G., Kabat, A. R. 2004. Catalog of species-group names of Recent and fossil Scaphopoda (Mollusca). *Zoosystema*, 26 (4) : 549-726.
- Steiner, G. & Reynolds, P. D. 2003. Molecular systematics of the Scaphopoda. In: Lydeard, C. & Lindberg, D. R. (eds), *Molecular Systematics and Phylogeography of Mollusks*. Washington, DC. Smithsonian Institution Press, 123-139.
- Steuber, T. 1999. Isotopic and chemical intra-shell variations in low-Mg calcite. *International Journal of Earth Sciences*, 88: 551-570.
- Stoliczka, F. 1868. Cretaceous Fauna of Southern India. II: Gastropoda (Prosocephala). *Palaentologica Indica*, being figures and description of the organic remains procured during the progress of the Geological Survey of India. *Memoirs of the Geological Survey of India*, 5 (13): 498.
- Toomey, D. F. 1957. Giant scaphopod fragments from the lower Strawn (Pennsylvanian) of north-central Texas. *Journal of Paleontology*, 31: 458-461.
- Valečka, J. 1984. Storm surge versus turbidite origin of the Coniacian to Santonian sediments in the eastern part of the Bohemian Cretaceous Basin. *Geologische Rundschau*, 113: 651-682.
- Veizer, J. 1983. Trace elements and isotopes in sedimentary carbonates. In: Reeder R. (ed.), *Carbonate Mineralogy and Chemistry, Reviews in Mineralogy*, 11: 265-299.

- Waagen, W. 1880. Salt-Range fossils; Productus limestone fossils; Pisces-Cephalopoda, supplement, Gasteropoda. *Memoirs of the Geological Survey of India, Paleontologica Indica*, 13 (1): 73-183.
- Waller, T. R. 1998. Origin of the molluscan class Bivalvia and a phylogeny of major groups. In: Johnston, P. A & Haggart, J. W (eds), *Bivalves: An eon of evolution-palaeobiological studies honoring Norman D. Newell*. University of Calgary Press: 1-47.
- Wanninger, A.& Haszprunar, G. 2001. The expression of an engrailed protein during embryonic shell formation of the tusk-shell, *Antalis entalis* (Mollusca, Scaphopoda). *Evolution & Development*, 3 (5): 312-321.
- Watson, R. B. 1886. Report on the Scaphopoda and Gastropoda collected by the H. M. S. Challenger. *Challenger Reports*, 15: 1-756.
- Weinzetl, V. 1886. *Vesmír*, 15. Praha, 272.
- Weinzetl, V. 1910. Gastropoda českého křídového útvaru. *Palaeontographica Bohemiae*, 8: 3-7.
- Yancey, T. E. 1973. Reassignment of *Dentalium canna* White, 1874, to *Prodentalium*. *Journal of Paleontology*, 48 (6): 1213-1216.
- Yochelson, E. L. 1968. Stenothecoida, a proposed new class of Cambrian Mollusca. *Lethaia*, 2 (1): 49-62
- Yochelson, E. L. 1978. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient mollusks. *Malacologia*, 17: 165–191.
- Yochelson, E. L. 1979. Early radiation of Mollusca and mollusc-like groups. In: House, M.R. (ed.), *The origin of Major Invertebrate Groups*. Systematics Association, Special Volume, 12: 323–358. Academic Press, London.
- Yochelson, E. L. 1999. Scaphopoda. In: Savazzi, E. (ed.), *Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton*, John Wiley and Sons, Chichester, 363–377.
- Yochelson, E. L. 2002. Restudy and reassignment of *Dentalium antiquum* Goldfuss, 1841 Middle Devonian. *Palaentologische Zeitschrift*, 76: 297–304.
- Yochelson, E. L., Goodison, R. 1999. Devonian *Dentalium martini* Whitfield, 1882 is not a mollusk but a worm. *Journal of Paleontology*, 73 (4): 634-640.



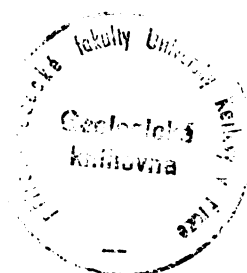
Yochelson, E. L., Holland, C., H. 2004. *Dentalium saturni* Goldfuss, 1841 Eifelian. Mollusca. Complex issues from a simple fossil. *Palaentologische Zeitschrift*, 78 (1): 97-102.

Yonge, C. M. 1937. Circulation of water in the mantle cavity of *Dentalium entalis*. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 22: 333 - 337.

Young, J. A. Jr 1942. Pennsylvanian Scaphopoda and Cephalopoda from New Mexico. *Journal of Paleontology*, 16 (1): 120-125.

Zachos, J., Stott, L. and Lohmann, K. 1994. Evolution of early Cenozoic marine temperature. *Paleocenography*, 9: 353-387.

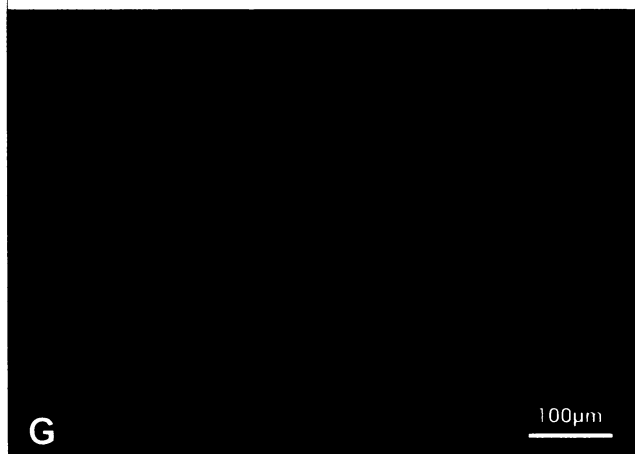
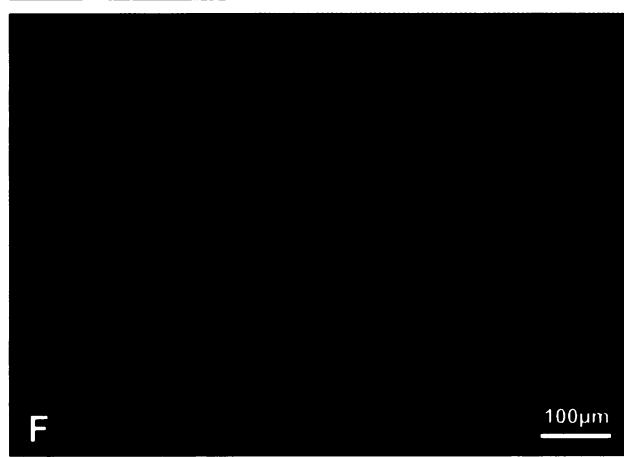
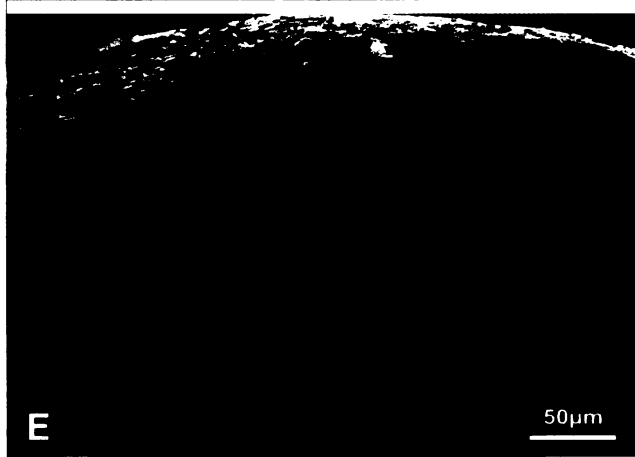
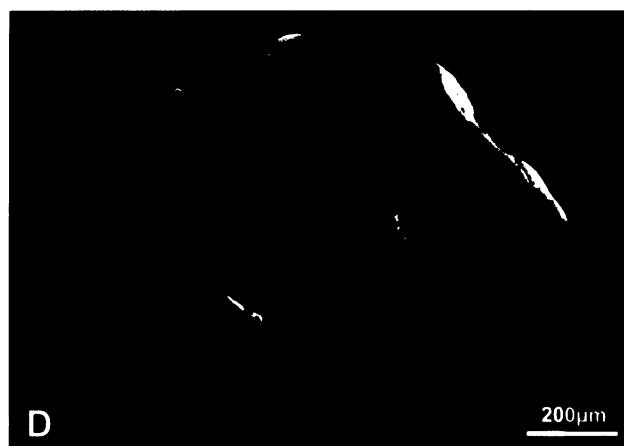
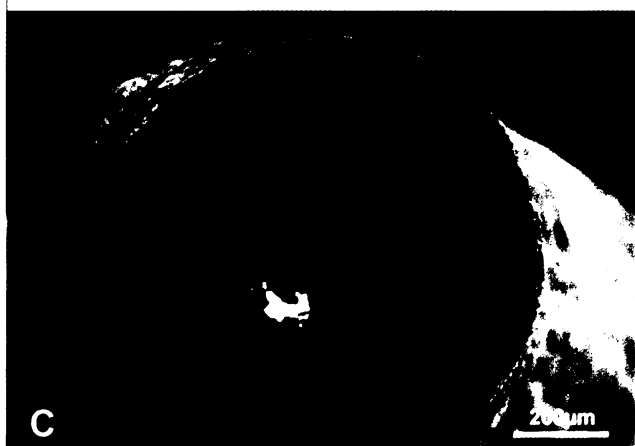
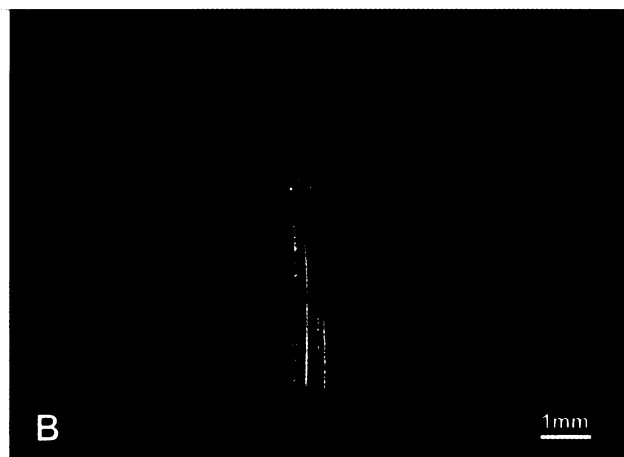
[www.wikipedia.org](http://www.wikipedia.org) 16.5.2009



## **Přílohy**

## Fototabule 1

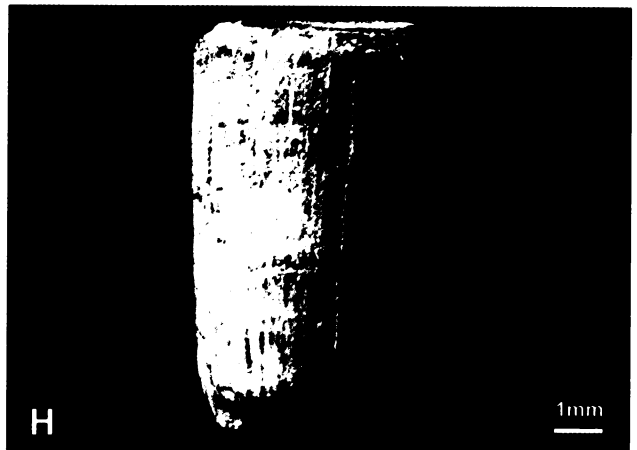
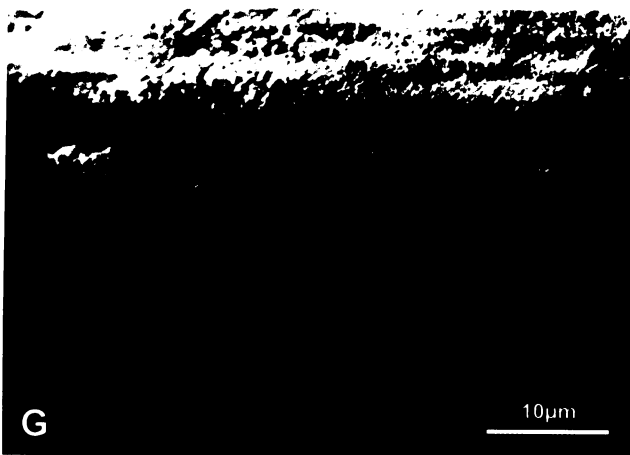
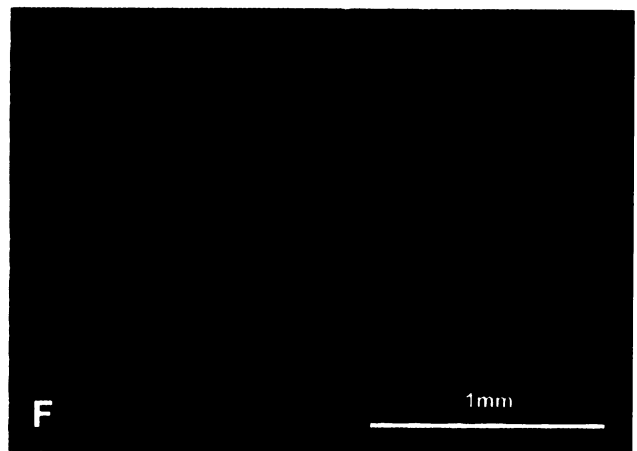
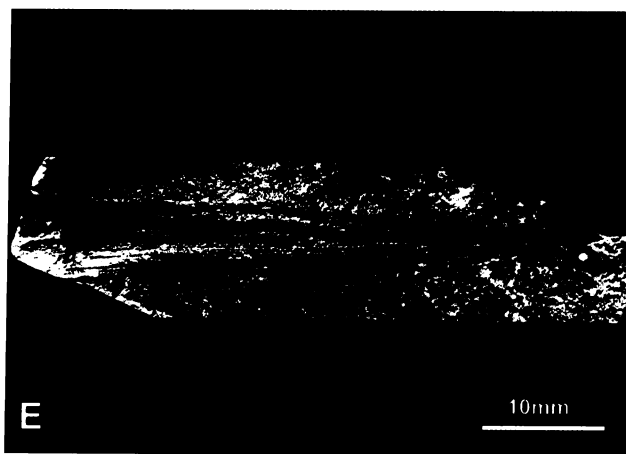
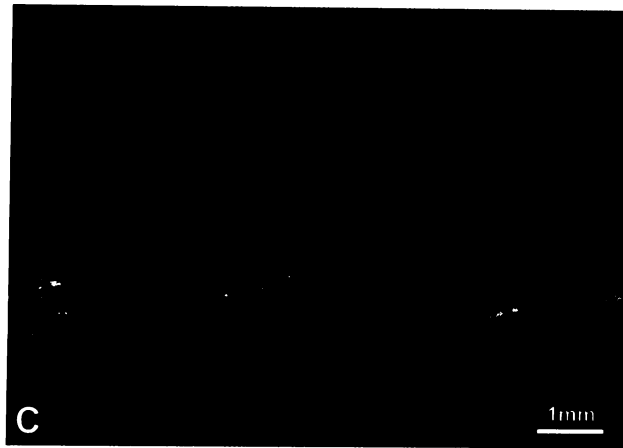
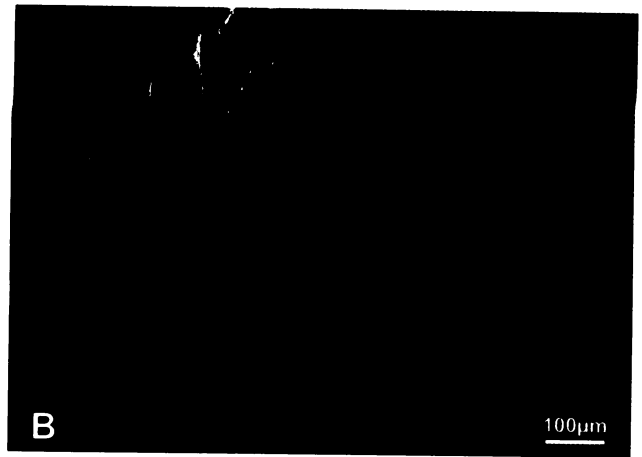
- A – *Antalis vulgaris* Linnaeus, 1766. Pakoštane, Chorvatsko. Recent. Vz. P012.
- B - *Antalis dentalis* da Costa, 1778. Bali, Kréta. Recent. Vz. B132.
- C – *Antalis vulgaris* Linnaeus, 1766. Apex. Pakoštane, Chorvatsko. Recent. Vz. P009.
- D – *Antalis dentalis* da Costa, 1778. Apex. Bali, Kréta. Recent. Vz. B027.
- E - *Antalis vulgaris* Linnaeus, 1766. Detail apexu s ulomeným fumariem. Pakoštane, Chorvatsko. Recent. Vz. P009.
- F – *Antalis dentalis* da Costa, 1778. Detail žeber. Bali, Kréta. Recent. Vz. B062.
- G – *Antalis vulgaris* Linnaeus, 1766. Příčný řez ve 2/3 schránky. Pakoštane, Chorvatsko. Recent. Vz. P007.
- H – *Antalis vulgaris* Linnaeus, 1766. Zkříženě lamelární vnitřní prizmatická vrstva mladého jedince. Pakoštane, Chorvatsko. Recent. Vz. P002.



Tabule 1

## Fototabule 2

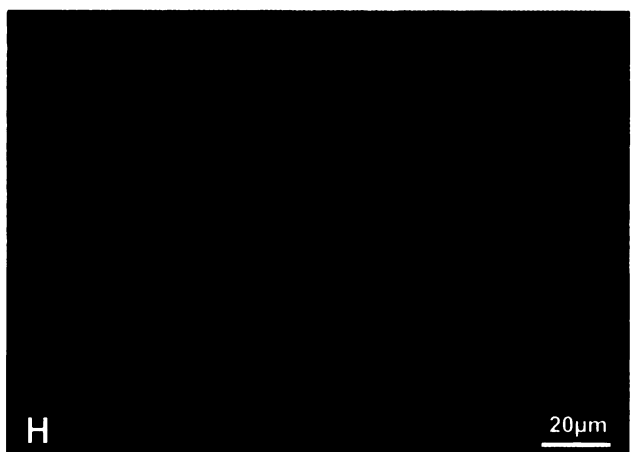
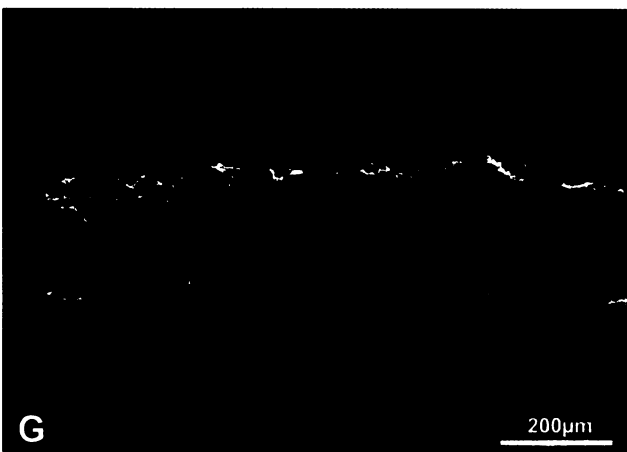
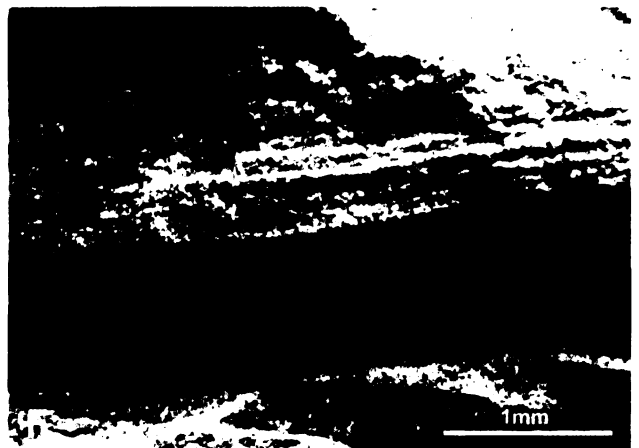
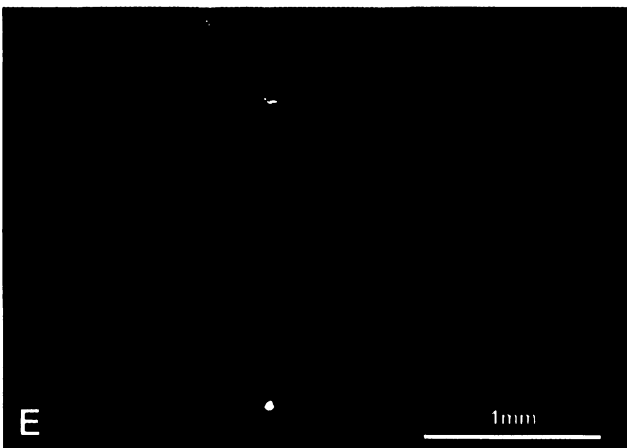
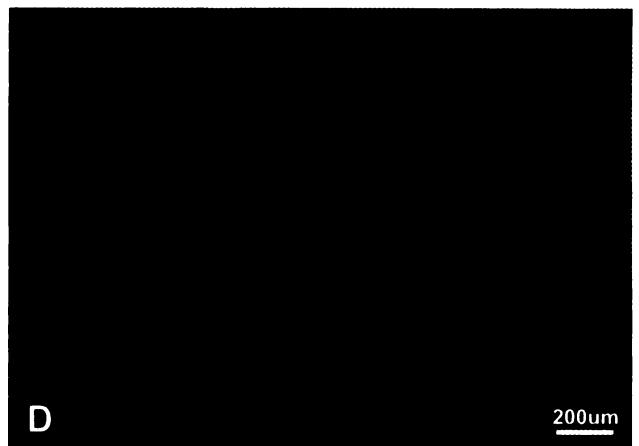
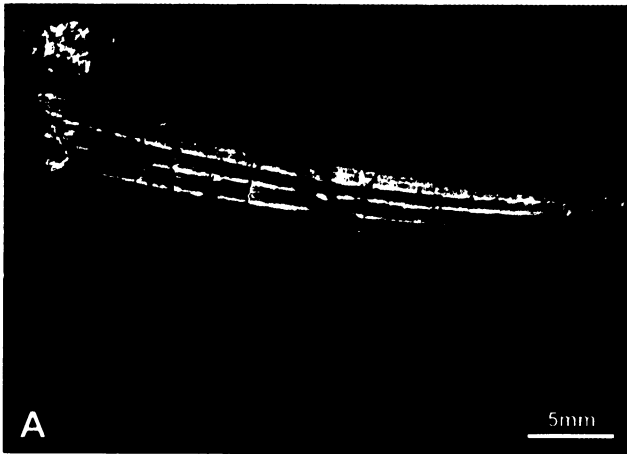
- A – *Antalis dentalis* da Costa, 1778. Vyhojení schránky. Bali, Kréta. Recent. Vz. B013.
- B – *Antalis dentalis* da Costa, 1778. Detail vyhojené schránky s růstovými liniemi. Bali, Kréta. Recent. Vz. B013.
- C – *Dentalium laticostatum* Reuss, 1844. Vyhojení schránky. Červená Voda u Králík. Svrchní křída, střední coniak. Vz. 22633/2 (NM).
- D – *Dentalium laticostatum* Reuss, 1844. Kompletní jedinec. Červená Voda u Králík. Svrchní křída, střední coniak. . Vz. 22633/2 (NM).
- E – *Dentalium geinitzianum* Ryckholt, 1851. Téměř kompletní jedinec. Lužice. Svrchní křída, střední coniak. Vz. v.23.12 (NM).
- F – *Dentalium geinitzianum* Ryckholt, 1851. Detail povrchu schránky. Březno u Loun. Svrchní křída, střední coniak. Vz. BL02.
- G – *Dentalium geinitzianum* Ryckholt, 1851. Detail žebrování. Březno u Loun. Svrchní křída, střední coniak. Vz. BL02.
- H – *Dentalium geinitzianum* Ryckholt, 1851. Přední část schránky. Holice. Svrchní křída, střední coniak. Vz. 1704/2 (NM).



**Tabule 2**

### Fototabule 3

- A – *Dentalium polygonum* Reuss, 1844. Téměř kompletní jedinec. Březno u Loun. Svrchní křída, střední coniak. Vz. 36675 (NM).
- B – *Dentalium polygonum* Reuss, 1844. Detail žebrování povrchu schránky. Březno u Loun. Svrchní křída, střední coniak. Vz. v.23 (NM).
- C – *Dentalium ovosectum* Sharp & Pilsbry, 1898. Dva jedinci. Březno u Loun. Svrchní křída, střední coniak. Vz. 2296 (NM).
- D – *Dentalium ovosectum* Sharp & Pilsbry, 1898. Detail povrchu schránky. Březno u Loun, Svrchní křída, střední coniak. Vz. BL06.
- E – *Dentalium polygonum* Reuss, 1844 – „*cidaris*“. Detail povrchu schránky. Lahošť. Svrchní křída, svrchní turon. Vz. O32.
- F - *Dentalium polygonum* Reuss, 1844 – „*cidaris*“. Detail povrchu schránky. Lány u Dašic. Svrchní křída, svrchní turon. Vz. 102/2 (NM).
- G – *Dentalium ovosectum* Sharp & Pilsbry, 1898. Zkříženě lamelární a vnější prizmatická vrsva, podélný řez schránkou. Březno u Loun. Svrchní křída, střední coniak. Vz. BL06.
- H – *Dentalium polygonum* Reuss, 1844. Příčný řez schránkou. Březno u Loun. Svrchní křída, střední coniak. Vz. BL01.

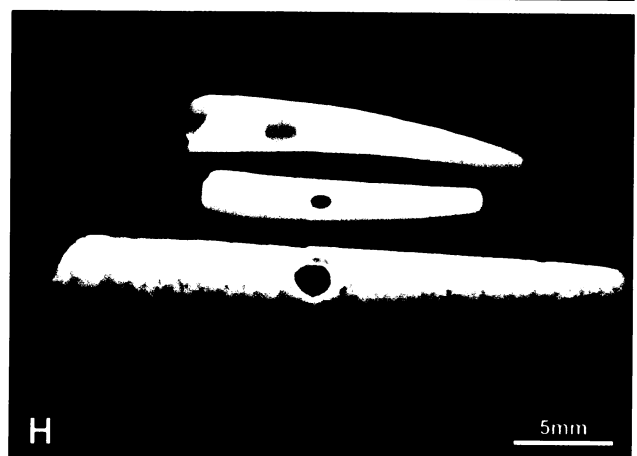
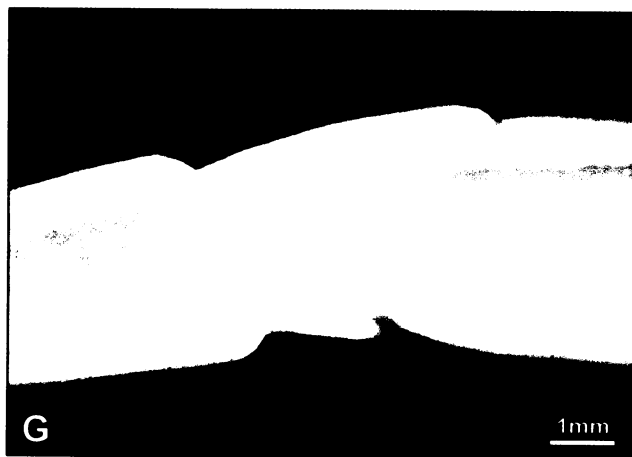
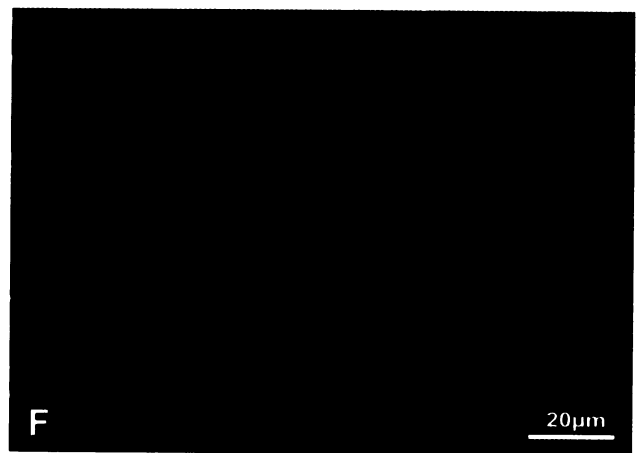
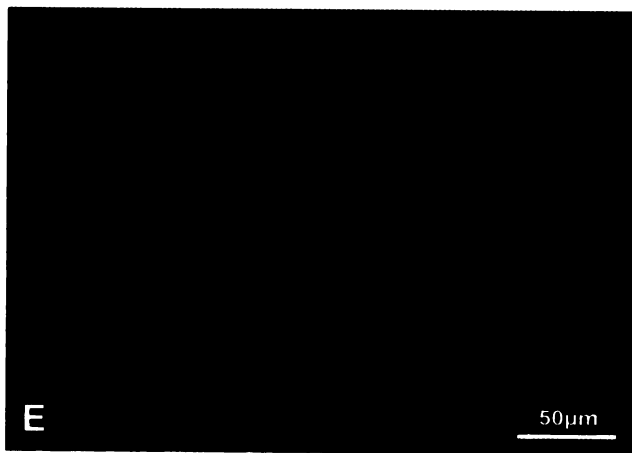
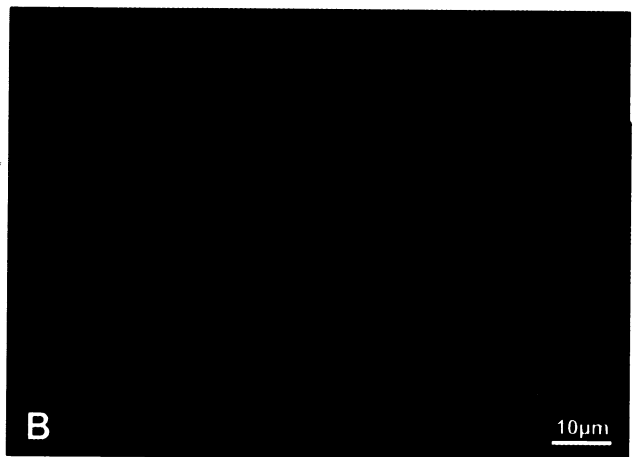
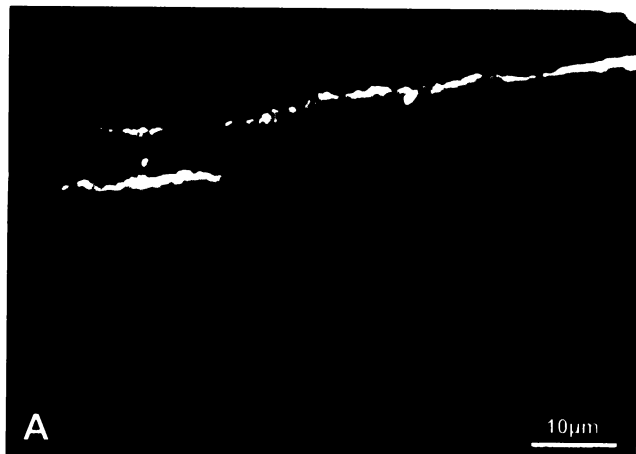


**Tabule 3**



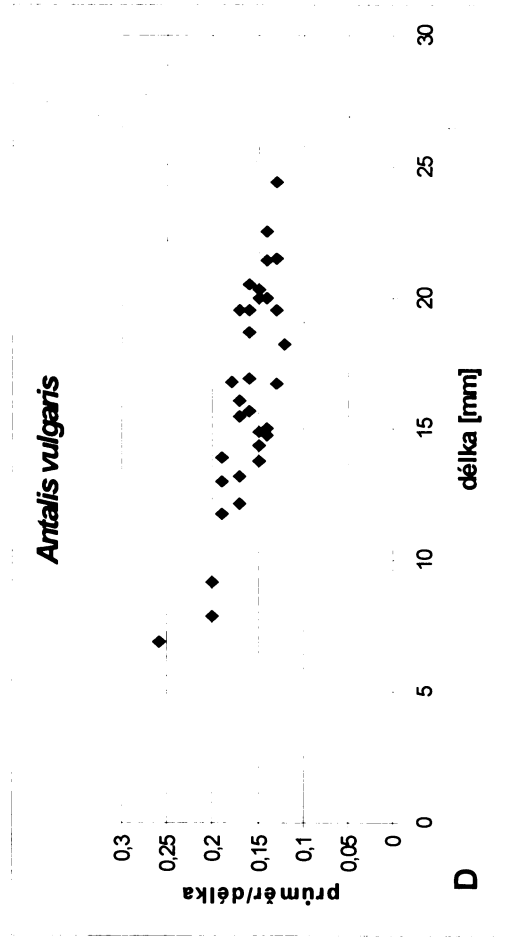
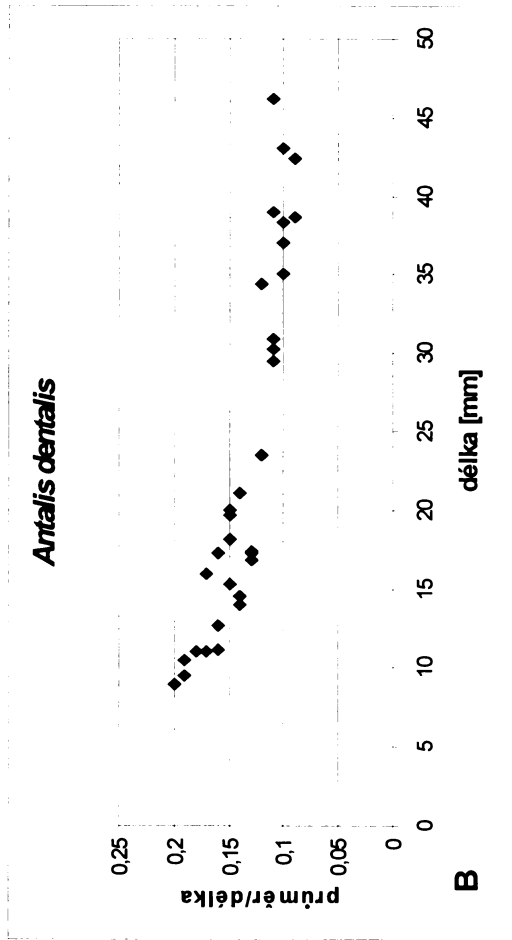
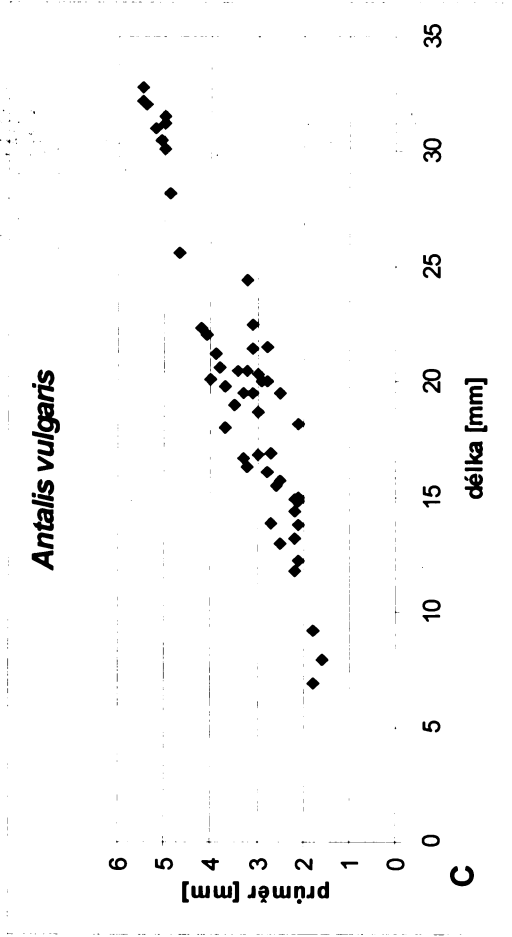
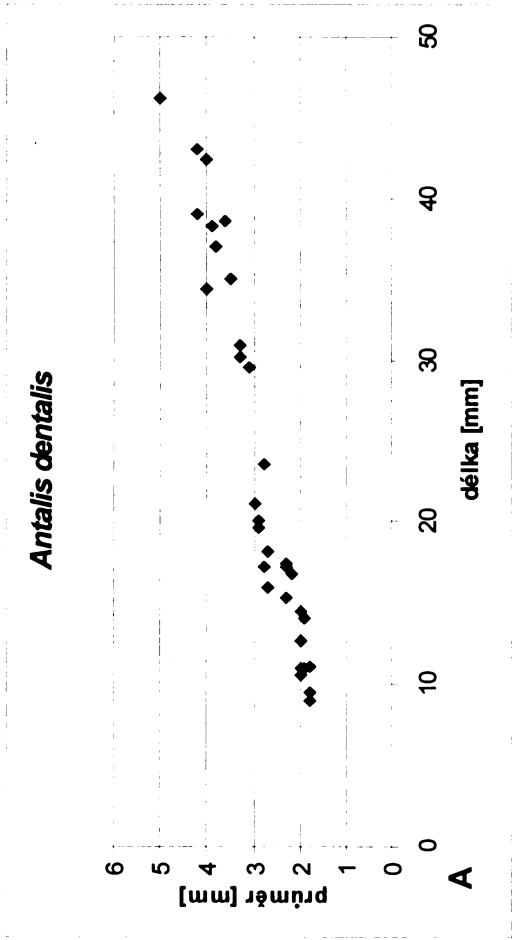
## Fototabule 4

- A – *Dentalium geinitzianum* Ryckholt, 1851. Podélný řez schránkou, vnitřní zkříženě lamelární a vnější prizmatická vrstva. Březno u Loun. Svrchní křída, střední coniak. Vz. BL02.
- B – *Dentalium ovosectum* Sharp & Pilsbry, 1898. Příčný řez schránkou, střední zkříženě lamelární a vnější prizmatická vrstva. Březno u Loun. Svrchní křída, střední coniak. Vz. BL06.
- C – *Antalis vulgaris* Linnaeus, 1766. Příčný řez. Zkříženě lamelární a vnitřní prizmatická vrstva. Pakoštane, Chorvatsko. Recent. Vz. P007.
- D – *Antalis vulgaris* Linnaeus, 1766. Detail vnitřní prizmatické vrstvy. Pakoštane, Chorvatsko. Recent. Vz. P007 .
- E – *Antalis vulgaris* Linnaeus, 1766. Podélný řez schránkou, vnější prizmatická a střední lamelární vrstva. Pakoštane, Chorvatsko. Recent. Vz. P018.
- F – *Antalis vulgaris* Linnaeus, 1766. Detail střední, zkříženě lamelární a vnitřní prizmatické vrstvy. Podélný řez. Pakoštane, Chorvatsko. Recent. Vz. P018.
- G – *Antalis dentalis* da Costa, 1778. Podélný řez vyhojenou schránkou. Bali, Kréta. Recent. Vz. B046.
- H – *Antalis dentalis* da Costa, 1778 - dva jedinci nahoře, *Antalis vulgaris* Linnaeus, 1766-dole. Schránky s navrtanou stěnou. Bali, Kréta. Recent. Vzorky B011, B067, B101.

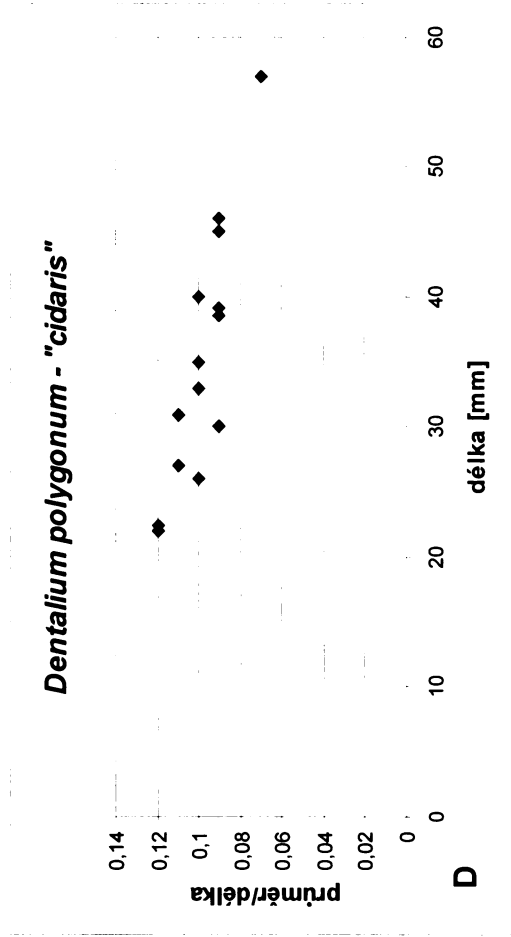
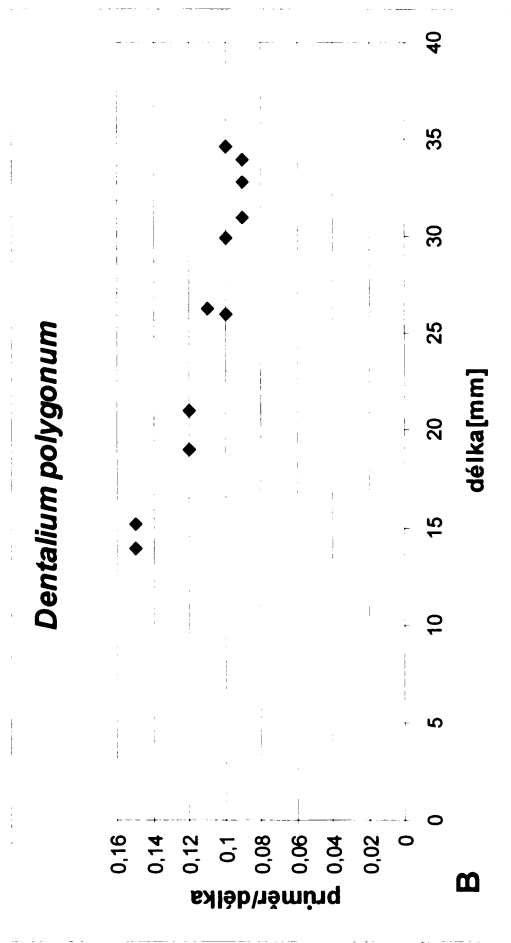
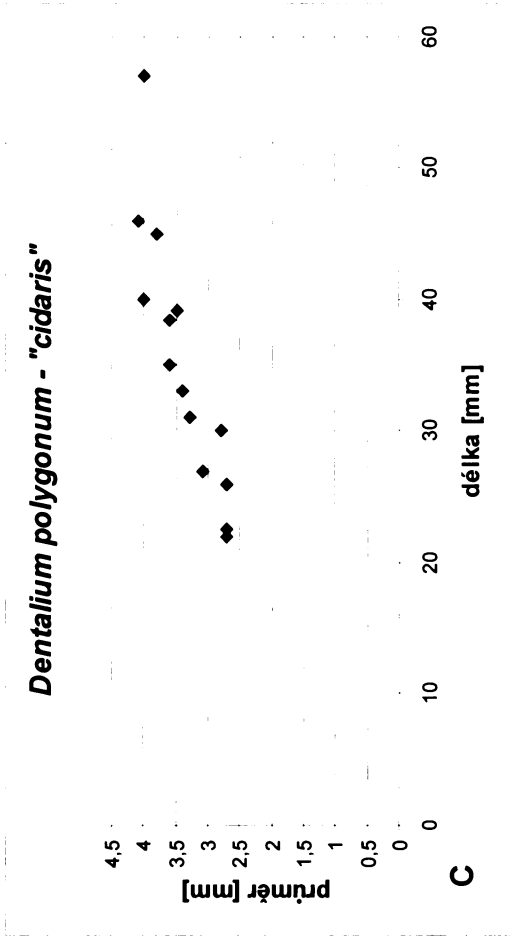
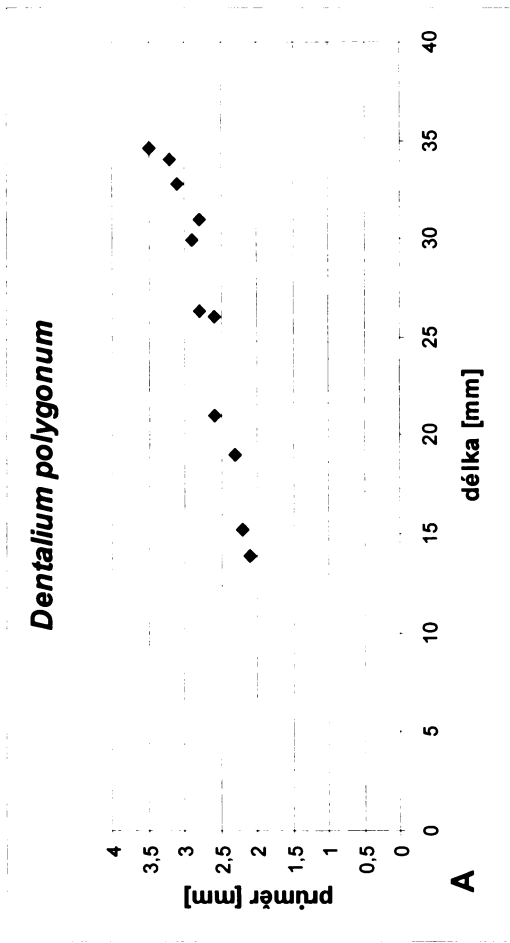


**Tabule 4**

Obr. 1

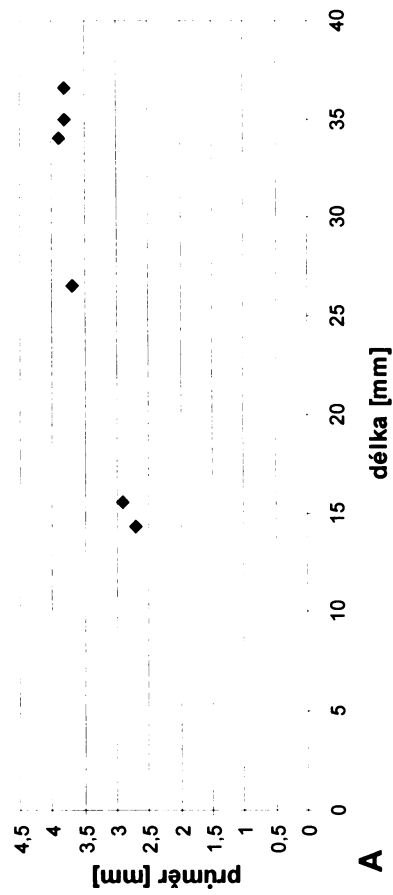


Obr. 2

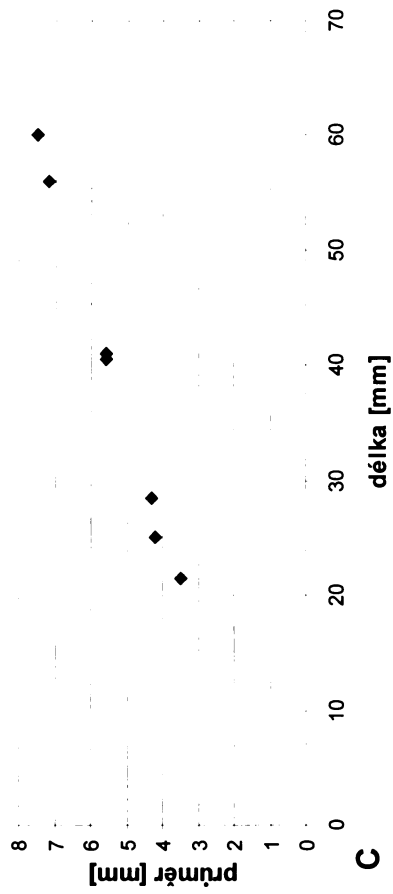


Obr. 3

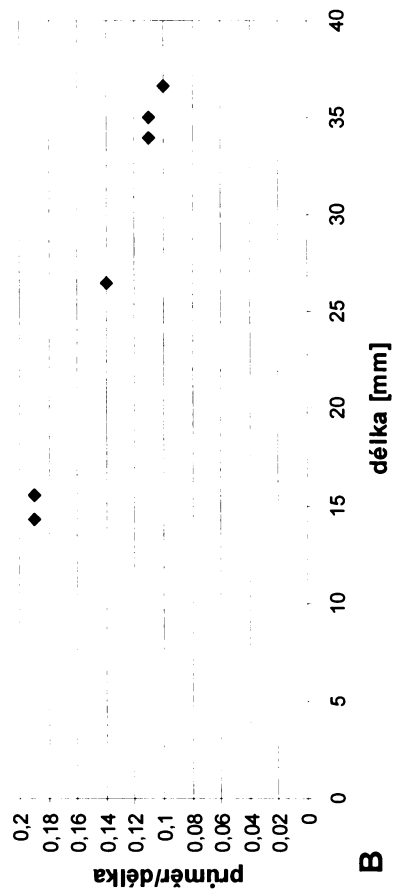
*Dentalium ovosectum*



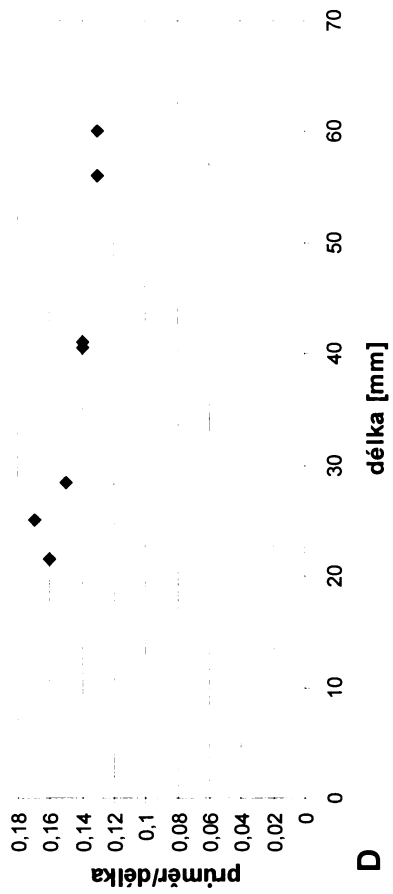
*Dentalium geinitzianum*



*Dentalium ovosectum*



*Dentalium geinitzianum*



*Antalis vulgaris*

Číslo	l	d	d/l
1	18,2	2,1	0,12
2	13,9	2,7	0,19
3	16,7	3,3	0,13
4	13,2	2,2	0,17
5	15,7	2,5	0,16
6	18,7	3	0,16
7	16,1	2,8	0,17
8	6,9	1,8	0,26
9	7,9	1,6	0,2
10	9,2	1,8	0,2
11	13,8	2,1	0,15
12	15	2,1	0,14
13	12,2	2,1	0,17
14	14,4	2,2	0,15
15	14,9	2,2	0,15
16	11,8	2,2	0,19
17	13	2,5	0,19
18	20	2,8	0,14
19	15,5	2,6	0,17
20	19,5	2,5	0,13
21	21,5	2,8	0,13
22	20	2,9	0,15
23	20,3	3	0,15
24	22,5	3,1	0,14
25	16,9	2,7	0,16
26	19,5	3,1	0,16
27	20,5	3,2	0,16
28	16,8	3	0,18
29	24,4	3,2	0,13
30	14,8	2,1	0,14
31	21,4	3,1	0,14
32	19,5	3,3	0,17
33	19	3,5	0,18
34	18	3,7	0,21
35	20,6	3,8	0,18
36	20,5	3,4	0,17
37	20,1	4	0,2
38	22	4,1	0,19
39	21,2	3,9	0,18
40	22,3	4,2	0,19
41	16,3	3,2	0,2
42	19,8	3,7	0,19
43	32	5,4	0,17
44	32,8	5,5	0,17
45	31,2	5	0,16
46	28,2	4,9	0,17
47	30,1	5	0,17
48	32,2	5,5	0,17
49	30,5	5,1	0,17
50	31,5	5	0,16
51	31	5,2	0,17
52	25,6	4,7	0,18

*Antalis dentalis*

Číslo	l	d	d/l
1	17,4	2,3	0,13
2	17,2	2,3	0,13
3	21,1	3	0,14
4	16,8	2,2	0,13
5	20	2,9	0,15
6	17,2	2,8	0,16
7	21,1	3	0,14
8	19,6	2,9	0,15
9	18,1	2,7	0,15
10	15,9	2,7	0,17
11	14	1,9	0,14
12	14,5	2	0,14
13	9	1,8	0,2
14	11,1	1,8	0,16
15	12,7	2	0,16
16	11	2	0,18
17	10,5	2	0,19
18	15,3	2,3	0,15
19	9,5	1,8	0,19
20	11	1,9	0,17
21	46,2	4,6	0,1
22	39	4,2	0,11
23	38,6	3,8	0,1
24	43	4,2	0,1
25	42,4	4,1	0,1
26	34,4	4	0,12
27	35	3,5	0,1
28	23,5	2,8	0,12
29	29,5	3,1	0,11
30	37	3,8	0,1
31	38,3	3,9	0,1
32	30,2	3,3	0,11
33	30,9	3,3	0,11
34	39	4,2	0,11
35	25,5	3	0,12
36	34,6	4	0,12
37	32,6	3,9	0,12
38	32,6	3,2	0,1
39	33,8	3,9	0,12
40	29,7	3,3	0,11
41	22,1	3	0,14
42	26	3,2	0,12

*Dentalium polygonum*

Číslo	l	d	d/l
1	29,9	2,9	0,1
2	32,8	3,1	0,09
3	15,2	2,2	0,15
4	34	3,2	0,09
5	21	2,6	0,12
6	34,6	3,5	0,1
7	26,3	2,8	0,11
8	13,9	2,1	0,15
9	26	2,6	0,1
10	31	2,8	0,09
11	19	2,3	0,12

*Dentalium polygonum* -"cidaris"

Číslo	l	d	d/l
1	22,5	2,7	0,12
2	39,2	3,5	0,09
3	22	2,7	0,12
4	40	4	0,1
5	35	3,6	0,1
6	30	2,8	0,09
7	46	4,1	0,09
8	31	3,3	0,11
9	45	3,8	0,09
10	33	3,4	0,1
11	27	3,1	0,11
12	57	4	0,07
13	26	2,7	0,1
14	38,5	3,6	0,09

*Dentalium ovosectum*

Číslo	l	d	d/l
1	35	3,8	0,11
2	26,5	3,7	0,14
3	14,3	2,7	0,19
4	15,5	2,9	0,19
5	36,6	3,8	0,1
6	34	3,9	0,11

*Dentalium geinitzianum*

Číslo	l	d	d/l
1	56	7,2	0,13
2	28,5	4,3	0,15
3	40,5	5,6	0,14
4	25	4,2	0,17
5	60	7,5	0,13
6	21,5	3,5	0,16
7	41	5,6	0,14

l - délka schránky [mm]

d- průměr přední apertury [mm]

l/d - podíl průměr apertury/délka schránky