

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE**

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Praktická geobiologie



Martina Pecharová

# **GIGANTISMUS U HMYZU A DALŠÍCH ČLENOVCŮ BĚHEM PALEOZOIKA**

Gigantism of Paleozoic insects and other arthropods

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Jakub Prokop, Ph.D.

Praha, 2011

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 31. 05. 2011

Martina Pecharová

## **Gigantismus u hmyzu a dalších členovců během paleozoika**

### **Abstrakt**

Gigantismus u hmyzu a jiných členovců byl v geologické historii nejvíce patrný v pozdním paleozoiku. Vysvětlením tohoto jevu se mimo jiné zabývá také hypotéza limitace kyslíkem. Gigantismus karbonského hmyzu měl pravděpodobně přímou souvislost s vyšší koncentrací kyslíku v atmosféře, protože efektivita hmyzího tracheálního systému a v návaznosti i možnost dorůst velkých rozměrů, jsou závislé na obsahu dostupného kyslíku. Dalším faktem, který hypotézu podporuje, je vymření a nebo změna gigantických forem koncem permu, kdy koncentrace atmosférického kyslíku prudce poklesla.

V této práci jsou dále popsány ekologické vztahy členovců pozdního paleozoika, které nepochybně souvisí s evolucí gigantických forem. Gigantismus v tomto období tak vznikl souhrou několika faktorů souvisejících až s globálními cykly prvků. V další části jsou představeni gigantičtí zástupci paleozoických skupin hmyzu i jiných členovců. Poslední část je věnována popisu fyziologických experimentů souvisejících s daným tématem.

**klíčová slova:** gigantismus, pozdní paleozoikum, Arthropoda, Chelicerata, Myriapoda, Insecta, hyperoxie, hypoxie

## **Gigantism of Paleozoic winged insects and other arthropods**

### **Abstract**

Gigantism of insects and other arthropods was rather common in Late Paleozoic. Hypothesis of the oxygen limitation is one the probable explanations caused the phenomenon. Carboniferous insect gigantism was probably directly caused by the higher level of atmospheric oxygen due to direct effectiveness on the tracheal system. Therefore the possibility to grow to large sizes is clearly dependent on the amount of available oxygen. Another fact supporting the hypothesis is the extinction or the change of the giant insect forms at the end of the Permian, when the level of atmospheric oxygen suddenly decreased.

This thesis also describes the ecological relationships of the Late Paleozoic arthropods, which is clearly connected to the evolution of giant forms. Gigantism during this period was thus developed by the interplay of several factors related to the global elements cycles. Another part covers major groups and representatives of Palaeozoic gigantic insects and other arthropods. The final part is devoted to describing the physiological experiments related to this topic.

**keywords:** gigantism, Late Paleozoic, Arthropoda, Chelicerata, Myriapoda, Insecta, hyperoxia, hypoxia

# Obsah

|  |           |
|--|-----------|
| <b>1 Úvod</b> .....  | <b>2</b>  |
| <b>2 Paleoekologie a složení atmosféry</b> .....   | <b>4</b>  |
| 2.1 Složení atmosféry a gigantismus.....   | 4         |
| 2.1.1 Příčiny zvýšené koncentrace kyslíku v atmosféře koncem paleozoika.....   | 4         |
| 2.1.2 Amplituda koncentrace kyslíku v průběhu fanerozoika.....   | 5         |
| 2.1.3 Vliv geochemických cyklů C a S na koncentraci kyslíku.....   | 6         |
| 2.1.4 Vymření gigantických forem členovců .....  | 7         |
| 2.1.5 Gigantismus v karbonu.....   | 8         |
| 2.2 Paleoekologie bezobratlých živočichů ve svrchním karbonu .....   | 9         |
| <b>3 Systematická část</b> .....   | <b>13</b> |
| 3.1 Myriapoda: Diplopoda: Arthropleurida .....   | 13        |
| 3.2 Hexapoda.....  | 14        |
| 3.2.1 Palaeodictyoptera .....  | 14        |
| 3.2.2 Ephemeroptera .....  | 17        |
| 3.2.3 Odonoptera .....   | 17        |
| 3.3 Chelicerata.....   | 19        |
| 3.3.1 Euryptera.....   | 19        |
| 3.4 Trilobitomorpha .....  | 20        |
| <b>4 Fyziologie hmyzu a experimenty</b> .....  | <b>21</b> |
| 4.1 Fyziologie tracheální soustavy hmyzu .....   | 21        |
| 4.2 Experimenty .....  | 22        |
| 4.2.1 Klok a Harrison (2009) Hypoxie atmosféry jako omezující faktor selekce k velkému rozměru těla u hmyzu ( <i>Drosophila melanogaster</i> ) .....   | 23        |
| 4.2.2 Harrison a Lighton (1998) Metabolismus při letu vážky citlivý na změny koncentrace kyslíku ve vzduchu ( <i>Erythemis simplicicollis</i> ) .....  | 25        |
| 4.2.3 Kaiser a kol. (2007) Investice do stavby tracheální soustavy rostoucí s velikostí brouků podporuje hypotézu limitace velkého rozměru hmyzu koncentrací kyslíku v atmosféře (Tenebrionidae) ..... | 26        |
| <b>5 Závěr</b> .....   | <b>28</b> |
| <b>6 Poděkování</b> .....  | <b>29</b> |
| <b>7 Seznam použité literatury</b> .....   | <b>30</b> |

# 1 Úvod

Velikost těla je jedním z důležitých atributů charakterizujících druh a pravděpodobně také nejlépe pozorovatelným znakem. Gigantismus byl pozorován téměř v každé taxonomické skupině od bakterie až po dinosaury a díky nápadnosti tohoto jevu bylo vytvořeno mnoho pravidel, která by ho vysvětlila a popsala (např. Copeho pravidlo, Bergmanovo pravidlo, Renschovo pravidlo, ostrovní gigantismus) (Gould a McFadden, 2004).

Evoluční proces směřující k zvětšování rozměrů těla organismů obecně převládá nad tendencí ke zmenšování tělesných rozměrů, a je běžně uváděný jako gigantismus (Cope, 1887). Formálně je však termín gigantismus definován jako „být mnohem větší než je normální nebo růst mnohem rychleji, často ve spojení s polyploidií“ nebo jako „dědičná porucha žláz u živočichů“ (Lincoln a kol., 2001). V prvotní biologické a paleontologické literatuře je termín gigantismus všeobecně aplikován na jedince, druhy i celé linie, a je vysvětlován jako výsledek mnoha faktorů, od klimatických faktorů přes predaci až po parazitismus (McKinney, 1986).

Gigantismus je dvojího typu, zaprvé je to autapomorfický gigantismus, kdy zvětšení těla lze pozorovat jen v rámci jedné vývojové větve kladu a zadruhé je to gigantismus fyletický, známý též jako Copeho pravidlo, kdy se gigantismus objevuje v rámci celé linie. Copeho pravidlo popisuje tendenci organismů ke zvětšování těla během evoluce, ale přestože je známé již dlouho, není ještě zcela prozkoumáno (Benton, 2002). Některé studie prováděné na mnoha taxonech ho podporují, jiné vyvracejí. Jedna nedávná studie podotýká, že předchozí analýzy byly prováděny na příliš vysokých taxonomických úrovních, nepředstavují proto dostatečné vysvětlení tohoto pravidla (Alroy, 1998). Copeho pravidlo bylo vysvětlováno také jako uměle vytvořená statistická tendence k zvyšování rozmanitosti velikosti těla v rámci kladu s předchůdcem malého rozměru (Gould, 1997). Aby Copeho pravidlo fungovalo, musí velký rozměr těla zvyšovat fitness. Kingsolver a Pfennig (2004) zkoumali sílu selekce k většímu rozměru těla ve srovnání s mnoha dalšími znaky, a došli ve své studii k závěru, že je gigantismus u velké většiny zkoumaných živočichů i rostlin spojen s větší hodnotou fitness, z makroevolučního hlediska tak lze tento trend pozorovat.

## **Efekty velkého vzrůstu**

Zvětšování vzrůstu těla má zřejmě za následek mnoho selekčních výhod pro organismus, ale také představuje nové problémy (Schmidt-Nielsen, 1984). Aby Copeho pravidlo mělo nějaký účinek, musí výhody převážit tyto nevýhody. Ve skutečnosti se užitek a náklady týkají různých úrovní: malé zvětšení těla může zvýhodnit druh v mezidruhové kompetici, ale aby byl druh gigantismem zvýhodněn celkově, je potřeba mnoho generací, a konečná výhoda může být v tomto případě krátkodobá. Zde jsou předkládány argumenty vysvětlující výhody i nevýhody velkého vzrůstu (Benton, 2002; Schmidt-Nielsen, 1984).

### **Výhody:**

- větší schopnost bránit se před predací (někdy může velký vzrůst schopnost obrany naopak snižovat)
- zvýšení úspěšnosti predace
- větší spektrum potravy
- zvýšení úspěšnosti v pohlavním a vnitrodruhovém výběru
- zvýšení úspěšnosti v mezidruhovém výběru
- prodloužení délky života
- vyšší inteligence (větší mozek)
- při extrémně velkém vzrůstu může dojít až k eliminování ztrát tepla (např. sauropodní dinosauři a tuňáci)
- zvyšuje pravděpodobnost přežití v nepříznivých obdobích a odolnost ke klimatickým změnám a extrémům

### **Nevýhody:**

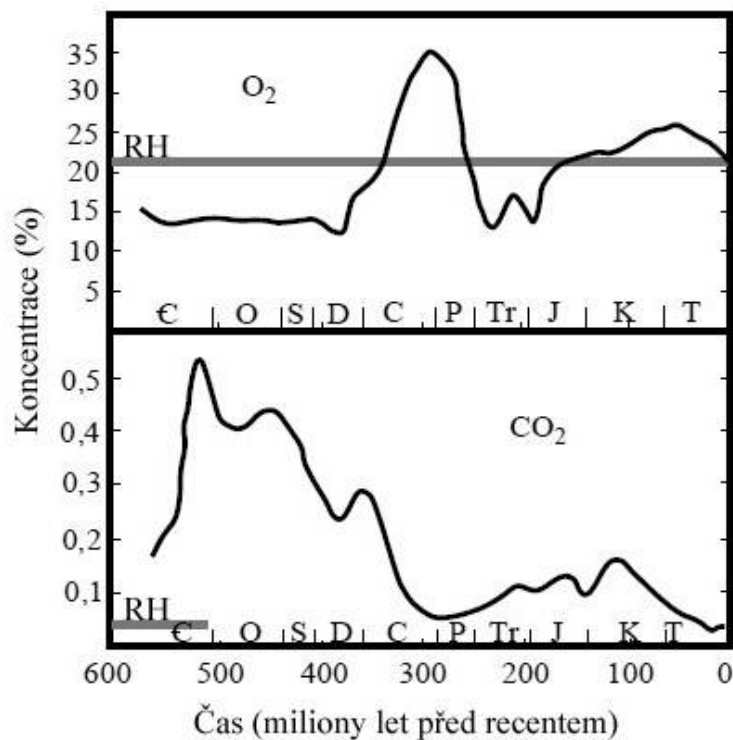
- prodlužuje délku vývoje (prenatální i postnatální fázi)
- zvyšuje požadavky na množství potravy, vody, atd.
- zvětšuje náchylnost k vymření: delší generační doba snižuje rychlost evoluce a následkem toho se snižuje schopnost přizpůsobit se náhlým změnám
- snižuje plodnost: přechod od r-strategie ke K-strategii má za následek snížení produkce potomstva, při vyšší investici rodičů

## 2 Paleoekologie a složení atmosféry

### 2.1 Složení atmosféry a gigantismus

#### 2.1.1 Příčiny zvýšené koncentrace kyslíku v atmosféře koncem paleozoika

Geofyzikální analýzy naznačují, že nárůst koncentrace kyslíku v atmosféře v pozdním paleozoiku začal již v pozdním devonu a pokračoval až do pozdního karbonu (Dudley, 2000). Prudký nárůst koncentrace kyslíku byl způsoben rozvojem a rozšířením velkých cévnatých terestrických rostlin v devonu, a tento rozvoj také vedl celosvětově k většímu ukládání organického materiálu. To bylo umožněno díky vzniku nového zdroje organického materiálu odolného proti mikrobiálnímu rozkladu, ligninu, který byl ukládán jak v uhlotvorných močálech na pevnině, tak i v oceánech, kam se materiál transportoval řekami (Berner a kol., 2003). Výsledkem tohoto procesu jsou dnes černouhelné sloje.



**Obr. 1. Průběh změny koncentrace atmosférického kyslíku a oxidu uhličitého ve fanerozoiku.** RH, recentní hodnota konc. plynu v atmosféře (20,9 % O<sub>2</sub>; 0,036 % CO<sub>2</sub>); Ć, kambrium; O, ordovik; S, silur; D, devon; C, karbon; P, perm; Tr, trias; J, jura; K, křída; T, terciér (Dudley, 1998).

Nerovnováha mezi volným a uloženým uhlíkem spolu s rozsáhlým uvolněním kyslíku diverzifikujícími stromovitými rostlinami podstatně změnila koncentrace oxidu uhličitého a kyslíku v atmosféře. Koncentrace oxidu uhličitého po většinu devonu a karbonu byla

pravděpodobně mnohem vyšší, než současných 0,036 %, přičemž je patrné přibližně desetinásobné snížení od středního do pozdního paleozoika (Berner, 1990, 1994; Mora a kol., 1996; Retallack, 1997; viz obr. 1). Pokles tohoto skleníkového plynu v pozdním paleozoiku také patrně souvisí s podstatným snížením teploty zemského povrchu (Berner, 1994).

Současně s tímto snížením koncentrace oxidu uhličitého se mohla koncentrace kyslíku v atmosféře pozdního paleozoika zvýšit až na 35 %, což je pozoruhodná hodnota ve srovnání s 20,9 % kyslíku v současné atmosféře (Berner a Canfield, 1989; viz obr. 1). Ke zvýšení parciálního tlaku kyslíku mohlo dojít jen díky stálosti parciálního tlaku dusíku (Dudley, 1998). Tyto dva plyny tvoří téměř 99 % objemu atmosféry, a dusík je mnohem méně reaktivní než kyslík, proto jeho koncentrace pravděpodobně zůstala stejná od doby, kdy dosáhla dnešní hodnoty. Na rozdíl od dusíku je kyslík poměrně reaktivní a tak se jeho koncentrace mohla zvýšit a způsobit zvýšení atmosférického tlaku (Beerling, 2007).

Variabilní parciální tlak kyslíku a konstantní parciální tlak dusíku během fanerozoika dále naznačují, že se fyzikální vlastnosti (hustota vzduchu, viskozita, tepelná vodivost a difuzivita) podstatně lišily během pozdního paleozoika a v menší míře pak v průběhu křídly a třetihor (Graham a kol., 1995). Hyperdenzní atmosféra mohla díky větší aerodynamické síle podpořit vznik letu hmyzu a později i jiných živočichů (Dudley, 1998).

### **2.1.2 Amplituda koncentrace kyslíku v průběhu fanerozoika**

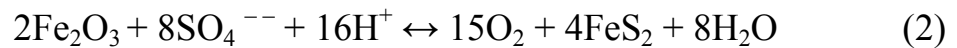
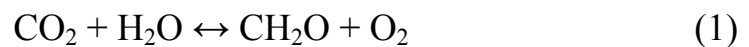
Koncentrace kyslíku v atmosféře nemohla narůstat nekonečně, jinak by frekvence lesních požárů byla natolik vysoká, že by život rostlin nebyl možný, koncentrace nad 35 % představuje přibližnou prahovou hodnotu pro samovznícení biosféry (Watson a kol., 1978; Kump, 1989; Berner, 1999). Na druhou stranu nemohla v průběhu fanerozoika poklesnout pod takovou koncentraci, kdy by vzplanutí bylo nemožné. Důkazem paleopožárů je fosilní dřevěné uhlí (fuzinit), které známe ze všech období, kdy stromy obývaly pevninu. Spodní limit koncentrace O<sub>2</sub>, při kterém se může uhlí vytvářet byl stanoven na cca 15% O<sub>2</sub>, ale horní limit je sporný. Nalezení velkého množství fosilních rostlin permokarbonu, které vykazovaly vyšší odolnost proti vznícení podporuje hypotézu, že hladina O<sub>2</sub> v tomto období byla výrazně vyšší (Berner, 1999).

Modelování i empirické výsledky dokazují velký pokles koncentrace kyslíku, který trval od pozdního karbonu do raného triasu, a jehož minimální hodnota byla 15 % (Makowski a kol., 1989; Wignall a Twitchett, 1996; Isozaki, 1997). Berner a Canfield (1989) uvádějí další, ale zřejmě menší puls v koncentraci atmosférického kyslíku, který probíhal od střední jury, a pokračoval přes křídly až téměř do konce třetihor (viz obr. 1). Ačkoli zvýšení

koncentrace kyslíku nebylo tak výrazné jako v pozdním paleozoiku, tento druhý nárůst představuje vzhledem k současné koncentraci kyslíku její významné zvýšení během křídý a terciéru. Kromě toho jsou koncentrace oxidu uhličitého a kyslíku ve vodě vázané na jejich koncentraci v atmosféře, z čehož vyplývá, že jsou koncentrací těchto dvou plynů v atmosféře ovlivněny prakticky všechny ekosystémy (Richards, 1965).

### 2.1.3 Vliv geochemických cyklů C a S na koncentraci kyslíku

Koncentrace kyslíku v atmosféře je hlavně ovládána dlouhodobými (několik milionů let trvajících) geochemickými cykly uhlíku a síry. Globální cykly C a S probíhají takto (Ebelmen, 1845):



**Reakce 1**, zleva doprava, představuje fotosyntézu (s odečtenou respirací), organická hmota ( $\text{CH}_2\text{O}$ ) je poté uložena do sedimentu. Zprava doleva představuje tato reakce dva procesy: **(a)** oxidace starého sedimentovaného organického materiálu vystaveného zvětráváním na kontinentech **(b)** součet několika reakcí zahrnující termální rozklad organického materiálu skrze diagenézi, metamorfózu a magmatismus s výslednými redukovanými sloučeninami obsahující uhlík; tyto sloučeniny jsou na zemském povrchu oxidovány atmosférickým nebo oceánickým  $\text{O}_2$  na  $\text{CO}_2$ .

**Reakce 2**, zprava doleva, představuje oxidaci pyritu během zvětrávání na kontinentech (redukováná organická síra je pro jednoduchost shrnuta jako pyrit) a souhrn termálního rozkladu pyritu a oxidace, jejichž produkty jsou redukované síru obsahující plyny, vznikající při metamorfóze a magmatismu. Zleva doprava je reakce 2 souhrnem několika reakcí: **(a)** fotosyntéza a počáteční fáze uložení organického materiálu (reakce 1); **(b)** prvotní diagenetická redukce síranů bakteriemi a produkce  $\text{H}_2\text{S}$ , s organickým materiálem sloužícím jako redukční činidlo; **(c)** srážení pyritu reakcí  $\text{H}_2\text{S}$  s  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  (Berner a kol., 2003).

## **Model koncentrace kyslíku v atmosféře v průběhu fanerozoika**

Modelování koncentrace kyslíku v atmosféře je založeno na kvantifikaci množství organického uhlíku a síry (pyrit) v sedimentárních horninách, a dále na vypočítání rovnováhy v cyklech, založené na isotopickém složení uhlíku a síry v oceánech, které lze zjistit ze sedimentárních hornin.

První metodou se odhaduje míra ukládání organického uhlíku a pyritu (organických sloučenin síry) do sedimentů (Berner a Canfield, 1989). Zjišťuje se na základě průměrné koncentrace organického uhlíku a síry (pyritu) v sedimentárních horninách (funkce času) a původní globální sedimentační rychlosti..

Další metoda využívá poznatků získaných pomocí poměrů izotopů C a S v sedimentárních horninách. Změny poměrů izotopů  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  a  $^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$  v oceánech jsou zaznamenány izotopickým složením  $\text{CaCO}_3$  a  $\text{CaSO}_4$  v sedimentech a lze z nich vyvodit, že zvýšené množství ukládaného organického materiálu a pyritu se projeví ve větším vyjmutí lehčích izotopů z cyklu a mořské sedimenty jsou pak obohaceny  $^{13}\text{C}$  a  $^{34}\text{S}$ . Pokud jsou sedimenty naopak o tyto izotopy obohaceny, ukazuje to na rozklad organického materiálu a pyritu (Berner a kol., 2003).

### **2.1.4 Vymření gigantických forem členovců**

Rovněž v souladu s hypotézou omezení oxidativního metabolismu difuzí je ubývání obřích suchozemských členovců současně s klesající koncentrací kyslíku na konci permu (Graham a kol. 1995; viz obr. 1). Většina hmyzích taxonů, které dosáhly mimořádně velkých tělesných rozměrů v průběhu karbonu, nepřežila vymírání na konci permu (Carpenter, 1992). Rozsáhlé vymírání na konci permu, které postihlo terestrické i mořské skupiny, bylo částečně připsáno anoxickým podmínkám, přestože k tomuto vymírání mohly přispět i další biotické a abiotické faktory (Berner, 1989; Gruszczynski a kol., 1989; Hallam, 1991; Wignall a Hallam, 1992, 1993; Knoll a kol., 1996; Erwin, 1992, 1994). Zmizení obřích suchozemských členovců s dýchacím systémem limitovaným difuzí koreluje s důsledky atmosférické hypoxie, kde omezení dýchací soustavy těchto členovců vedlo k postupnému zmenšování rozměru jejich těl (Graham a kol., 1995).

### 2.1.5 Gigantismus v karbonu

Gigantismus byl nejvíce patrný mezi rozmanitým hmyzem karbonu (Carpenter, 1992). První nález fosílie gigantického hmyzu oznámil v roce 1893 paleontolog Charles Brongniart. Byla to obří vážka *Meganeura monyi* Brongniart, 1893 s rozpětím křídel 63 cm. Následovaly další nálezy, například obří jepice s rozpětím křídel téměř 50 cm.

Gigantismus v karbonu byl však rozšířen nejen u hmyzu, ale i u ostatních živočichů a dokonce i rostlin. Mnohé rostliny, které dnes dosahují menšího vzrůstu, bývaly obrovské. Například plavuně dosahovaly vzrůstu přes 30 m (např. *Lepidodendron*), přesličky s výškou 15 m (např. *Calamites*) se pak tyčily nad kapradinovým podrostem. Takové prostředí poskytovalo spoustu úkrytů a potravy pro hmyz, pavouky a mnohonožky dosahujících také gigantických rozměrů (Beerling, 2007).

## **2.2 Paleoekologie bezobratlých živočichů ve svrchním karbonu (westphal–stephan, před 313–299 mil. lety)**

Záznam terestrických bezobratlých z karbonu ukazuje široké spektrum strategií. Téměř všechny informace pocházejí z rašelinných močálů rovníkových nížinných oblastí (Wootton, 1981; Durden, 1984). Většina poznatků týkajících se členovců pochází z nalezišť s mimořádným způsobem zachování, jako je Mazon Creek (pozdní westphal, Illinois) nebo Commetry a Montceau-les-Mines (stephan, Francie). Způsob zachování na těchto nalezištích umožňuje studovat diverzitu a detailní anatomii. Dále se fosílie členovců nacházejí v břidlicích vzniklých nad uhelnými slojemi nebo přímo v uhlí (Jarzembovski, 1987; Bartram a kol., 1987). Naleziště tohoto typu však nejsou příliš bohatá, na druhou stranu nám dávají důležitou informaci o rozšíření. K nejčastěji nacházeným fosiliím patří stonožkovci (Myriapoda), pavoukovci (Arachnida) a hmyz (Insecta), zejména švábi (Blattodea). Největší diverzita byla zaznamenána na nalezišti Mazon Creek, které je zároveň nejintenzivněji studovaným nalezištěm. Ekologické vztahy byly zrekonstruovány na základě funkční analýzy ústního ústrojí u žijících příbuzných druhů a způsobu poškození rostlin.

### **Detritofágové**

Velká primární produkce ve westphalu a stephanu se propojila s potravním řetězcem živočichů skrze detritofágy. Mezi nejčastější terestrické členovce patřily mnohonožky (Diplopoda) včetně gigantických Arthropleurida. Mnohonožky pravděpodobně měly stejnou ekologickou úlohu jako dnes, v zalesněných oblastech požíraly detrit a přispívaly k tvorbě půdy. V záznamu z pozdního karbonu nalézáme mnohonožky válcovitého tvaru, které se zahrabávaly a prolézaly měkkým substrátem, jiné formy měly dorsoventrálně zploštělé tělo (Hoffman, 1969; Rolfe, 1985). Otrněné válcovité i ploché mnohonožky byly v pozdním karbonu pravděpodobně hojnější než dnes, a některé byly příliš velké na to, aby se schovaly v opadu (Hannibal a Feldman, 1981). Poškozené trny naznačují, že mnohonožky byly napadány obojživelníky a plazy, z nichž někteří polykali kořist vcelku (Rolfe, 1985).

Ve střevech gigantických Arthropleurida byly nalezeny zbytky dřeva, ale i zbytky výživnějšího materiálu. Dosud není znám důvod proč vyhynuly, pravděpodobně se to stalo díky kombinaci narušení životního prostředí s kompeticí o potravu a s rozvojem jejich predátorů. Přesto velcí Myriapoda žijí v tropických a mírných oblastech i dnes.

V rámci Hexapoda nacházíme několik důležitých detritofágních skupin. Z hmyzu jsou to hlavně švábi (Blattodea), kteří byli během karbonu nejvíce rozšířenými a početnými členovci (Wootton 1981; Scott a Taylor, 1983).

### **Fytofágové**

V pozdním karbonu byla herbivorie již velmi rozvinuta. Vzestup herbivorie mohl být nepřímo spojen s vývojem křídel u hmyzu na začátku karbonu. Létající hmyz se už nemusel skrývat, a mohl využít nové, dříve nedostupné zdroje (Durden, 1984). Tato herbivorie podpořila propojení primární produkce rostlin s potravním řetězcem živočichů, a silněji provázala vztahy mezi společenstvy živočichů a rostlin.

Paleopterní řády Megasecoptera a Palaeodictyoptera zahrnovaly rozmanité formy s rozpětím křídel od 9 mm do 43 cm. Křídla dospělců byla permanentně rozevřená horizontálně. Toto uspořádání ovlivňovalo schopnost sedět na vegetaci při silném větru, znesnadňovalo lezení, omezovalo let nad nezalesněnými oblastmi a snižovalo počet případných úkrytů (Carpenter, 1971). Tito živočichové zřejmě dávali přednost řídké vegetaci zastřešené nepříliš hustými korunami, taková prostředí se nacházela v místech kde dominovaly kaprad'orosty a stromovité kapradiny. Larvy i dospělci mnoha druhů byly vybaveni krunýřem nebo trny, tyto struktury pravděpodobně chránily živočicha před predací.

Ústní ústrojí u řádů Megasecoptera a Palaeodictyoptera bylo přizpůsobeno k propichování a sání rostlin, někteří Palaeodictyoptera měli cibariální pumpu. Tento hmyz tak mohl drápky poškodit generativní orgány rostlin a nasát spory nebo pyl, spory byly nalezeny ve střevech větších jedinců několika druhů (Kukalová-Peck, 1983). Vyvrtné díry v semenech a megasporách naznačují predaci sajícím hmyzem (Sharov, 1973a; Scott a Taylor, 1983). Pravděpodobně také mohli sát mízu z vegetativních pletiv, ale s větší pravděpodobností sály spíše ze semen než z floemu listů a stonku (Scott a Taylor, 1983). Vegetativní orgány nížinných rostlin pozdního karbonu byly jistě nevhodným cílem herbivorie (tlustá kůra, málo nebo příliš rozptýlený floem), ale generativní orgány představovaly snadno přístupnou potravu (megaspory, semena, mikrospory nebo pyl). Larvy těchto řádů byly také okřídlené a terestrické, podle všeho také herbivorní a převážně se živily na generativních orgánech (Kukalová-Peck, 1978; Shear a Kukalová-Peck, 1990).

V rámci Neoptera byly v tomto období herbivorní Protorthoptera a několik dalších příbuzných skupin v rámci Hemiptera a Orthoptera (Burnham, 1983; Rasnitsyn, 1980; Sharov, 1968). Hemiptera byli obecně v karbonu hojní a diverzifikovaní, s mnoha různými ústními ústrojími, od kousacích a sacích s vyklenutým postclypeem až po ty

s trojúhelníkovitými nebo prodlouženými stylety. Protorthoptera měli kousací ústní ústrojí, někteří zástupci měli dravé nohy podobné loupeživým nohám kudlanek (Carpenter, 1971). Moderní ekomorfy Orthoptera byly již v permokarbonu. Stejně jako u dnešních zástupců byly zadní nohy přizpůsobené ke skákání a ústní ústrojí kousacího typu, které naznačuje herbivorii.

## **Predátoři**

Draví klepítkatci a hmyz byli v období westphalu a stephanu celkem hojní a diverzifikovaní. Některé formy pravděpodobně kompetovaly s Tetrapoda o zdroje a pozdní karbon tak mohl být přechodným obdobím ve vztazích mezi predátory ze skupiny členovců a tetrapodů. Štíři a pavoukovci ze skupiny Chelicerata byli hlavními terestrickými predátory. Fragments kutikuly štírů byly ve velkém množství nalezeny v britském uhlí, což ukazuje na výskyt štírů v prostředí rašelinných močálů (Bartram a kol., 1987; Kjellesvig-Waering, 1986). Draví Arachnida byly v tomto období zastoupeny Trigonotarbida (Aphantomartidae, velké, obrněné formy s redukovánými očima) a blízkými příbuznými slepými Anthracomartidae, obě čeledi postrádaly snovací i jedové žlázy (Richardson a Johnson, 1971). Všichni pavouci pozdního karbonu patří do podřádu Mesothelae. Byly to malé formy podobné jejich dnešním potomkům. Jejich dnešní příbuzní stavějí doupata vyztužená hedvábím. K dalším pavoukům pozdního karbonu patří Phalangotarbida, skupina predátorů podobných pavoukům s pasivním způsobem lovu, dále pak Uropygi a Amblypygi, také pasivní lovci a Opiliones a Solpugida, což byly naopak aktivní lovci. Ricinulei byli během karbonu větší a diverzifikovanější predátoři než dnes (Selden, 1986).

Významnými hmyzími predátory byli v tomto období vážky skupiny Protodonata (= Meganisoptera). Fosilie Protodonata jsou celkem běžné, protože tyto vážky často navštěvovaly okraje jezer a měly vodní larvy. Protodonata v karbonu často dosahovali velkých rozměrů až do rozpětí křídel 63 cm, kterých dosahovaly formy ze stephanu (permská *Meganeuropsis permiana* Carpenter, 1939 dosahovala rozpětí křídel až 71 cm) (Carpenter, 1960). Nicméně jsou známy i formy s rozpětím křídel jen 30 mm (Wootton, 1981). Nohy velkých druhů byly proporcionálně robustnější než nohy dnešních vážek, využívaly je k lovu velkého hmyzu za letu. Ephemeroptera jsou v pozdním karbonu vzácní, ale známe gigantické formy s rozpětím křídel do 47 cm z nalezišť v ČR a Illinois (Kukalová-Peck, 1985). Dospělci se od dnešních zástupců lišili přítomností funkčního kousacího ústního ústrojí. Jejich vodní larvy se mohly živit malými vodními obratlovci.

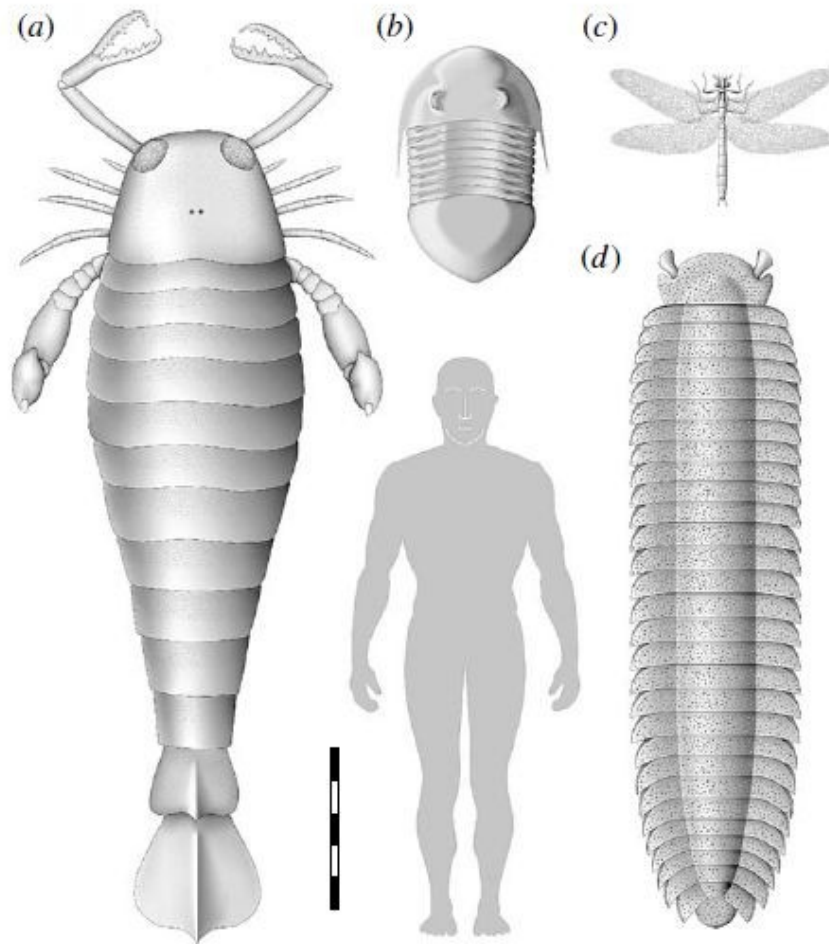
Spektrum paleozoických dravých členovců se poměrně lišilo od současného. Byla zde tendence k větším rozměrům těla a druhová diverzita byla menší. Většina pavoukoců běhala

nebo byla pasivními predátory, pravděpodobně neexistovaly formy budující sítě. Draví členovci se mohli živit malými tetrapody nebo fytofágními a detritofágními členovci, jejichž početnost i diverzita byla vysoká. Fytofágní formy v pozdním karbonu početně převyšovaly formy dravé.

### 3 Systematická část

#### 3.1 Myriapoda: Diplopoda: Arthropleurida

Tito vymřelí živočichové patří mezi největší známé terestrické členovce. Maximální délka zástupců rodu *Arthropleura* byla odhadnuta na přibližně 2 m a jsou tak velmi pravděpodobně největší suchozemští členovci, kteří kdy existovali (Hahn a kol., 1986). Arthropleurida měli přibližně 30 tergítů, rozdělené podélnými rýhami na tři oddíly. Některé tělní segmenty nesly dva páry končetin (Briggs a kol., 1984; Briggs a Almond, 1994). U báze nohou měli růžicovité útvary. Fosilní zbytky Arthropleurida a jejich ichnofosílie jsou známy z mnoha lokalit v Severní Americe a Evropě (Briggs a kol., 1984).



**Obr. 3. Vymřelí gigantičtí členovci paleozoika ve srovnání s průměrně vysokým člověkem;** (a) eurypterid *Jaekelopterus rhenaniae*, raný devon, Německo; (b) trilobit *Isotelus rex*, pozdní ordovik, Manitoba, Kanada; (c) praváčka *Meganeura monyi*, pozdní karbon, Francie; (d) mnohonožka *Arthropleura armata*, pozdní karbon, Evropa. Měřítko, 50 cm (Braddy a kol., 2008)

Kraus a Brauckman (2003) a Kraus (2005) zařazují *Arthropleura* do třídy Diplopoda (podtřída Penicillata). Naopak Wilson a Shear (2000) zařazují *Arthropleuridea* (zahrnující skupiny *Arthropleurida*, *Eoarthropleurida* a *Microdecemplicida*) jako sesterskou linii ostatním chilognátním Diplopoda (Shear a Edgecombe, 2010).

Richardson (1956) jako první důkladně popsal jedince náležící do rodu *Arthropleura* ze sideritových konkréci naleziště Mazon Creek (Illinois, USA). Nález byl později popsán jako nový druh, *Arthropleura cristata* Richardson, 1959. Tento velký druh charakterizují řady malých a větších ostnů na dorzální straně těla. Většina vzorků pocházejících z naleziště Mazon Creek jsou pouze izolované fragmenty končetin a růžicovité útvary (nacházejí se blízko báze končetin, jsou to nepravidelné podlouhlé destičky dohromady skládající strukturu podobnou květu). Dalším známým druhem je např. *Arthropleura armata* Jordan a Meyer, 1854 (viz obr. 3). Dorsoventrálně zploštělé tělo zástupců rodu *Arthropleura* a zbytky plavuní zachovaných v jejich trávicím traktu nasvědčovaly životu ve svrchních vrstvách lesního opadu (Rolfé, 1980, 1985). Nicméně jejich zachované stopy (ichnofosílie) naznačují, že se byli schopni pohybovat i kolem písčiny ploch (Rolfé, 1985; Briggs a kol., 1984). Na základě předpokladu, že kutikula gigantických zástupců rodu *Arthropleura* byla velmi tenká, vznikla představa možného vodního nebo obojživelného způsobu života (Kraus a Brauckman, 2003). Kraus (2005) později navrhuje, že všechny doposud známé fosílie patřící k rodu *Arthropleura* by mohly být exuvie, což by vysvětlilo tenkost kutikuly. Mnoho ichnofosílií připsaných k rodu *Arthropleura* jsou známé z Evropy a Severní Ameriky (Briggs a kol., 1979, 1984; Martino a Greb, 2009). Z těchto fosilních stop lze vyčíst, že se tento živočich pohyboval na určitou vzdálenost po povrchu mokrého sedimentu a zanechával pouze stopy distální části nohou. Další studium ukázalo silnou sklerotizaci kutikuly na základě relativně velké hloubky stop *Arthropleura* (Lucas a kol., 2005).

## 3.2 Hexapoda

### 3.2.1 Palaeodictyoptera

Palaeodictyoptera byla skupina paleopterního hmyzu, která zahrnovala okolo 50 % všech známých druhů hmyzu svrchního paleozoika (Grimaldi a Engel, 2005). Rozmanitost forem byla nápadná, po vymření na konci permu zaujaly jejich místo nové mesozoické neopterní druhy. Palaeodictyoptera zahrnovaly většinou fytofágní druhy, které se vyskytovaly od svrchního karbonu do středního až pozdního triasu, přičemž poslední výskyt zástupce nadřádu Palaeodictyoptera byl zaznamenán teprve nedávno. Jedná se o druh *Liquia reliquia*

Béthoux, Voigt, Schneider, 2010 z lokality Dzaylyaucho (Madygen, Kyrgyzstán) a z období pozdního středního až raného svrchního triasu (Béthoux a kol., 2010).

Mnozí zástupci skupiny Palaeodictyoptera (Palaeodictyoptera a Eubleptoptera) byli nápadní přítomností paranotálních výběžků na prothoraxu, jejichž nervatura se podobala žilnatině křídel. Tyto výběžky pravděpodobně nesloužily k letu, nebyly k tělu připojeny jako funkční křídla. Další charakteristický rys tohoto nadřádu byla hypognátní hlava nesoucí bodavě-sací ústní ústrojí s pěti stylety. Sosák *Monsteropterum moravicum* Kukalová-Peck, 1972 (Palaeodictyoptera) dosahoval délky až 20 cm a byl složen ze dvou mandibulárních a dvou maxilárních styletů a jednoho hypofaryngeálního styletu, v klidu byly stylety uloženy v labiální prohlubni (Kukalová-Peck, 1972, 1985). Toto ústní ústrojí se velmi podobalo ústnímu ústrojí dnes známému u zástupců ze skupiny Hemiptera. Palaeodictyoptera se také vyznačovali dlouhými mnohočládkovými cerkami hustě pokrytými setami. Končetiny byly jednoduché, v porovnání s mohutným tělem dosti krátké, tarsi byly pětičládkové (u Diaphanopteroidea redukováné na tři články). Tykadla byla obvykle dlouhá nitkovitá, ale u skupiny Megaseoptera byla podstatně zkrácena. Kladélko bylo krátké a opatřené zoubky, což naznačuje kladení vajíček do rostlinných pletiv (Grimaldi a Engel, 2005).

Larvy Palaeodictyoptera byly zřejmě terestrické (Carpenter a Richardson, 1968). Palaeodictyoptera pravděpodobně nejsou bazální skupinou křídlatého hmyzu (Pterygota), ale jsou spíše specializovanou linií. Jsou jediným nadřádem, který kompletně vymřel. Skupina je také první velkou linií fytofágního hmyzu. Palaeodictyoptera se dělí na dvě skupiny, jejichž příbuznost není zcela vyjasněna. Řád Palaeodictyoptera má plesiomorfnní znaky, a proto by mohl být parafyletický ke zbývajícím skupinám nadřádu. Podobně Eubleptoptera ze skupiny Megaseoptera by mohli být parafylem ke zbývajícím taxonům (Eumegaseoptera, Protohymenoptera, Dicliptera a Diaphanopteroidea)(Grimaldi a Engel, 2005). Palaeodictyoptera je jediným řádem v rámci Palaeodictyoptera, kde se setkáváme s gigantickými druhy.

## **Řád Palaeodictyoptera**

Skupina Palaeodictyoptera je pravděpodobně parafyletická k ostatním řádům v rámci Palaeodictyopterida. Řád lze charakterizovat velkými paranotálními výběžky připomínajícími malá křídla, dále pak dobře vyvinutým archediktyonem na křídlech a typicky širším, trojúhelníkovitým zadním křídlem se zvětšeným análním polem. Všechny tyto znaky jsou plesiomorfni, Palaeodictyoptera nemají pokročilejší znaky, které by naznačovaly příbuznost s ostatními liniemi Palaeodictyopterida. Křídla některých druhů Palaeodictyoptera měly často složité barevné vzory (např. *Dunbaria fascipennis* Tillyard, 1924), které mohly sloužit k rozrušení obrysu těla, jako aposematické zbarvení nebo jako komunikace při námluvách a páření. Tento hmyz mohl dosahovat gigantických rozměrů s rozpětím křídel kolem 55 cm. Řád Palaeodictyoptera zahrnoval jedny z největších hmyzích druhů, větší druhy nacházíme pouze ve skupině Protodonata. V ekosystémech pozdního karbonu nebo raného permu bychom mohli potkat mnoho druhů tohoto řádu, které nasávaly rostlinné šťávy z listů a šištic. Palaeodictyoptera (např. *Delitzschala bitterfeldensis* Brauckmann a Schneider, 1996) jsou také jedni z prvních zástupců křídlatého hmyzu (Pterygota). Nálezy pocházejí z období přelomu mezi spodním a svrchním karbonem, z nalezišť v Evropě (Německo, ČR) a Severní Americe (Brauckmann a kol., 1996, Nelson a Tidwell, 1987; Prokop a kol., 2005).

## **Řád Dicliptera**

Tato skupina obsahuje Diathemoptera a Permothemistida. Pro obě je charakteristická ztráta zadních křídel nebo jejich částečná redukce, dále pak nemají výběžky na prothoraxu a hustou síť příčných žilek (archediktyon) (Grimaldi a Engel, 2005).

## **Řád Megasecoptera**

Zástupci Megasecoptera nedosahovali takových rozměrů jako Palaeodictyoptera, ale na rozdíl od nich neměli vyvinut archediktyon. Jejich zvláštností jsou řapíkatá křídla, která pravděpodobně umožňovala zvláštní způsob letu (Wootton a Kukalová-Peck, 2000). Některé taxony měly charakteristický srpovitý tvar křídla a pronotum s trny (např. *Mischoptera nigra* (Brongniart, 1893)). Jejich larvy byly pravděpodobně terestrické podobně jako larvy řádu Palaeodictyoptera, nebyly u nich nalezeny žádné adaptace pro život ve vodě jako např. tracheální žábry.

## **Řád Diaphanopteroidea**

Diaphanopteroidea byl hmyz dorůstající středních až velkých rozměrů. Jsou nalézáni poměrně vzácně v nejstarších vrstvách, které obsahují křídlatý hmyz (Kukalová-Peck, 1992). Vyznačují se tříčlánkovými tarsi a úplnou ztrátou archedictyonu, ale jejich nejpozoruhodnějším znakem je schopnost složit křídla střechovitě nad abdomen. Tato schopnost se vyvinula pravděpodobně konvergentně ke způsobu skládání křídel u Neoptera (Carpenter, 1947; Carpenter a Richardson, 1971; Sharov, 1973b; Kukalová-Peck, 1974). Typ ústního ústrojí a struktura křidelní žilnatiny jsou velmi podobné zástupcům z řádu Megaseoptera, což naznačuje příslušnost k Palaeodictyoptera spíše než k Neoptera. Diaphanopteroidea navíc postrádají třetí axiliární sklerit, který u Neoptera umožňuje skládání křídel. Mechanismus skládání křídel u Diaphanopteroidea využívá odlišné uspořádání artikulačních skleritů než u ostatních Palaeodictyoptera (Kukalová-Peck, 1974, 1992).

### **3.2.2 Ephemeroptera**

Ephemeroptera (jepice) je starobylý paleopterní řád hmyzu, který má dnes jako jediný ve svém vývoji v rámci Hemimetabola stadium zvané subimago (má již funkční křídla a svléká se jednou). Dnešní zástupci mají na rozdíl od paleozoických zástupců redukovaný zadní pár křídel a také ústní ústrojí, které je nefunkční. Jepice jsou nejčastěji řazeny jako bazální linie v rámci křídlatého hmyzu (Pterygota) nebo jako sesterská skupina k vážkám v rámci Palaeoptera. Během pozdního karbonu se objevují dvě hlavní linie (čeledi Syntonopteridae a Bojophlebiidae), u kterých se taktéž setkáváme s druhy dosahujícími značných rozměrů (Prokop a kol., 2010).

#### **Čeď Bojophlebiidae (Kukalová-Peck, 1985)**

Tato čeď obsahuje pouze jeden monotypický rod *Bojophlebia prokopi* Kukalová-Peck, 1985 z karbonu středních Čech a je dalším příkladem gigantického hmyzu pozdního paleozoika, dosahuje rozpětí křídel přibližně 47 cm (Kukalová-Peck, 1985).

### **3.2.3 Odonoptera**

Skupina Odonoptera je podobně jako jepice uvažována za jednu z bazálních linií v rámci Pterygota. Odonoptera zahrnuje tři řády: Geroptera, Meganisoptera (= Protodonata) a Odonata. Bazální Geroptera a Protodonata se vyskytují nejdříve v pozdním karbonu a Geroptera se tak řadí mezi nejstarší skupiny křídlatého hmyzu (Brauckmann a kol., 1996). V rámci této skupiny nacházíme gigantické druhy, které patří do řádu Protodonata.

## **Řád Geroptera**

Řád zahrnuje jedinou čeleď primitivních vážek Eugeopteridae, z období začátku pozdního karbonu (ranný Bashkirian = Namurian) z Argentiny (Riek a Kukalová-Peck, 1984). Zástupci řádu připomínají Palaeodictyoptera a také mají křídlovité výběžky na prothoraxu, ale na rozdíl od Palaeodictyoptera nemají vyvinutý archedictyon. Způsob života jejich nymf není dosud znám.

## **Holodonata**

Skupina Holodonata spojuje dva řády, Protodonata (= Meganisoptera) a Odonata. Jejich křídla jsou dlouhá a štíhlá. Většina znaků, charakterizující tuto skupinu, se nachází na křídle. Zajímavý znak je také sklon thoraxu směrem dozadu, který je minimální u permských zástupců Protodonata a velmi zřetelný u Odonata, zvláště pak u motýlic (Zygoptera).

## **Řád Meganisoptera (= Protodonata)**

Meganisoptera je vymřelá skupina ze svrního paleozoika. Vážky (Epirocta) se rozšířily až poté, co skupina Protodonata vyhynula. Zástupci řádu Meganisoptera dosahovali obřích rozměrů. Největší vážkou z této skupiny a hmyzem vůbec, který kdy existoval, byl *Meganeuropsis permiana* Carpenter, 1939, ze spodního permu lokalit Elmo (Kansas) a Midco (Oklahoma, USA). Tento hmyz dosahoval rozpětí křídel přibližně 710 mm a byl velmi pravděpodobně predátorem, stejně jako všechny současně žijící larvy i dospělci Odonata. Většina fosilií Protodonata jsou pouze křídla, ale mezi nemnohými nálezy částí těl jsou velké, ozubené mandibuly, velké složené oči a silné ostnité nohy, stejně jako u Odonata – všechno nasvědčuje tomu, že byli predátory vzduchu. Díky jejich gigantické velikosti lze předpokládat, že lovili ostatní hmyz a malé obratlovce. Poměrně nedávno byla popsána i larva náležící do skupiny Meganisoptera (*Dragonympha sroka* Kukalová-Peck, 2009). Tato mladá larva má, stejně jako dnešní larvy vážek, labium přeměněné v masku. Na rozdíl od larev Odonata mohly larvy Protodonata zvednout křídla nad tělo (základy křídel u larev Protodonata byly mnohem větší než u dnešních vážek), což je považováno za adaptaci k semiakvatickému způsobu života (Kukalová-Peck, 2009). Protodonata na rozdíl od Odonata nemají na křídle pterostigma, nodus ani diskoidální pole, dále se liší dobře vyvinutým ovipozitorem u samic a samci nemají sekundární genitálie (Bechly a kol., 2001). Protodonata vládli obloze v paleozoiku od svrchního karbonu do svrchního permu, kdy z fosilního záznamu vymizeli po velkém permském vymírání (před 247 mil. lety). Zatímco Protodonata

vyhynuli, skupina Odonoptera jako celek tuto katastrofu přežila (včetně pravých Odonata z permu).

## **Řád Odonata**

Tento řád zahrnuje všechny dnes žijící vážky (podřád Epiprocta) a šidélka (podřád Zygoptera). Nejstarším a již vyhynulým podřádem je Protanisoptera, který se objevil začátkem permu. Řád Odonata charakterizuje vývoj mnoha ojedinelých struktur na křídle, jako jsou pterostigma, nodus a arculus. Dále mají redukovaná terga thoraxu, který je charakteristicky skloněn směrem dozadu (Rehn, 2003).

## **3.3 Chelicerata**

### **3.3.1 Eurypterida**

Eurypteridi (řád Eurypterida) jsou vymřelou skupinou vodních členovců, kteří se objevili na konci ordoviku a vyhynuli při velkém vymírání na konci permu. Gigantismus se vyskytoval u obou podřádů (Eurypterina, Stylonurina) řádu Eurypterida, přičemž zástupci bazálních taxonů obou podřádů byli relativně malí a odvozené skupiny měly tendenci k zvětšování rozměrů těla. Přestože zástupci obou podřádů obývali dosti rozdílná prostředí, můžeme na obou pozorovat Copeho pravidlo neboli fyletický gigantismus (Gould a MacFadden, 2004).

### **Podřád Eurypterina**

V rámci tohoto podřádu se gigantismus vyskytoval u čeledi Pterygotidae. Zástupci této čeledi patřili mezi nektonické predátory, a byli schopni se vydávat na otevřené moře. Vyskytovali se jen 40 mil. let, přesto dosáhli velké druhové diverzity a podstoupili rychlou přeměnu do gigantických forem, což ukazuje na silný selekční tlak. Je možné, že se gigantismus u Pterygotidae vyvinul při kompetici s velkými a rychlými predátory z řad obratlovců. Mohli dosahovat velikosti až 2,5 m (*Jaekelopterus rhenaniae*, (Jaekel, 1914) viz obr. 3) díky lehkému krunýři (neměli mineralizovanou kutikulu) a vodnímu způsobu života (Braddy a kol. 2008).

### **Podřád Stylonurina**

Gigantičtí zástupci tohoto podřádu náleželi do čeledi Hibbertopteridae. Obývali sladkovodní prostředí a živili se u dna. Vyskytovali se od pozdního devonu až do velkého vymírání na konci permu, což je cca 140 mil. let. Čeleď zahrnuje relativně málo morfologicky velmi podobných druhů, což by mohlo znamenat, že žili ve stabilním prostředí. Gigantismus v rámci

podřádu Stylonurina nemůže být vysvětlován kompeticí s obratlovci, protože zde neexistovalo jasné překrytí nik jako v případě Pterygotidae a obratlovců (Dunlop a kol., 2002). Rolfe (1985) navrhl, že zvětšování těla byl způsob, jak přežít suché období (ukládaly se červené pískovce). Další možností je gigantismus jako prostředek ke zvládnutí osmoregulace ve sladkovodním prostředí (Lamsdell a kol. 2009). Hibbertopteridae také vykazují několik adaptací pro přežití na souši. Faktory umožňující obojživelný způsob života zahrnují určité mechanické vlastnosti exoskeletu a limitaci velikosti těla dýchací soustavou, což platí zvláště pro suchozemské druhy.

### 3.4 Trilobitomorpha

#### Trilobita

Trilobiti jsou velká skupina vymřelých mořských členovců, která se vyskytovala během celého paleozoika. Lze je charakterizovat nápadným kalcifikovaným dorsálním exoskeletem, který je složen z mnoha skleritů (Foote a Sepkoski, 1999). Trilobiti se také velmi lišili ve velikosti, dospělci dosahovali délek od 1 mm až po více než 700 mm (Kaesler, 1997). Přesto jen málo taxonů dosahovalo délky těla více než 300 mm. Největším dosud popsáným trilobitem je *Isotelus rex* Rudkin, Young, Elias a Dobrzanski, 2003, patřící do řádu Asaphida a dosahující délky 720 mm (viz obr. 3). Byl nalezen ve vrstvách svrchního ordoviku (Cincinnatian, Richmondian) v severní části provincie Manitoba (Kanada). Velký rozměr těla v tomto případě není příkladem polárního gigantismu a nemůže být spojován s nízkou teplotou vody, holotyp *Isotelus rex* byl totiž nalezen ve vápencích uložených v teplém mělkovodním prostředí.

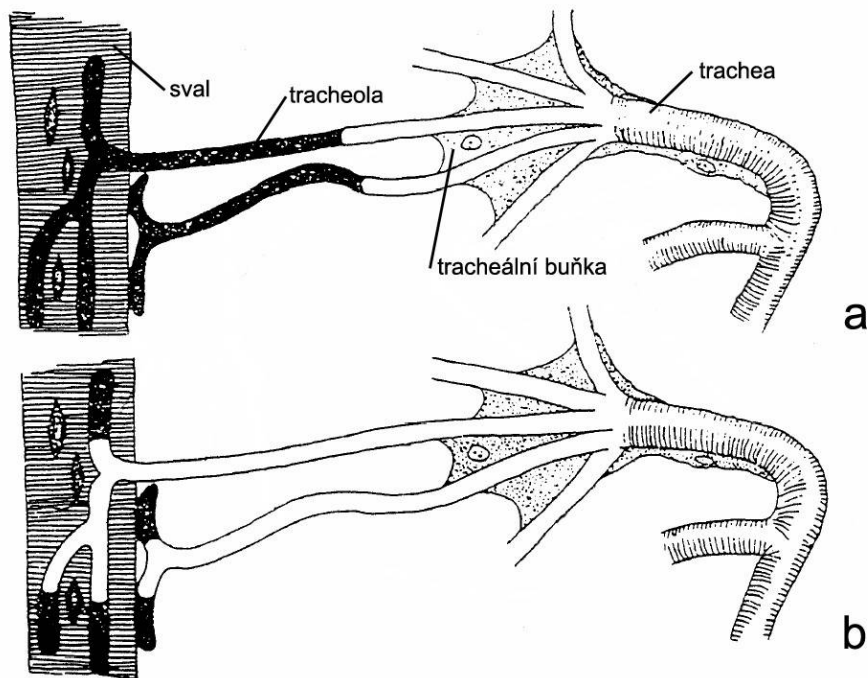
Je možné, že tento trilobit mohl dorůst gigantických rozměrů díky rychlejšímu metabolismu, teplému prostředí, velkému množství potravy a snadněji dostupnějšímu  $\text{CaCO}_3$  (v tomto období byla koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře kolem 0,4 %, dnešní hodnota 0,03 %) (Rudkin a kol., 2003).

## 4 Fyziologie hmyzu a experimenty

### 4.1 Fyziologie tracheální soustavy hmyzu

#### Mechanismus výměny plynů v tracheálním systému u hmyzu

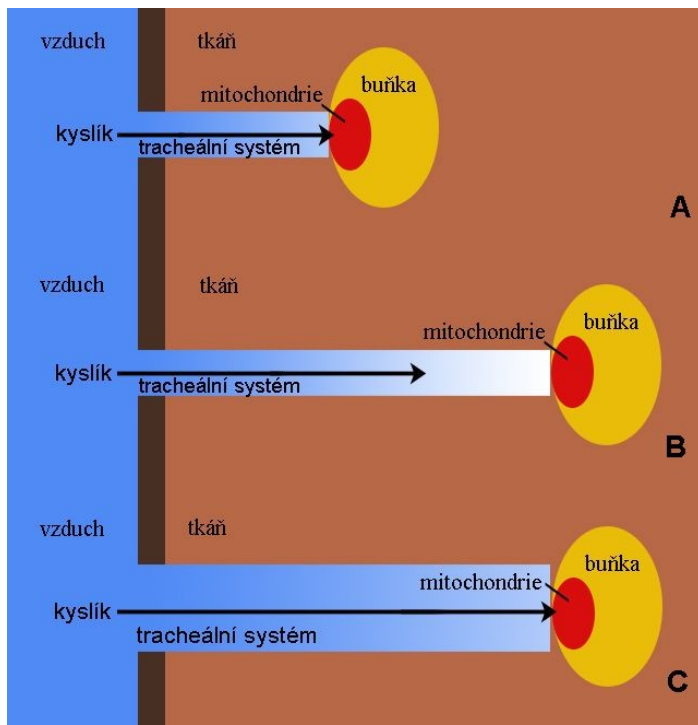
Kyslík difunduje ve vzduchu 100 000krát rychleji než ve vodě či tkáních, takže pro vstup kyslíku do svalové tkáně hmyzu (viz obr. 4) je limitující spíše cesta z konečků tracheol do mitochondrií tkáně než ze stigmat do tracheol. Oxid uhličitý, který je vydechován tracheálním systémem ven, je ve vodě více rozpustný, proto jsou limitující difúzní možnosti dány kyslíkem. Difúze je tak hlavním limitujícím faktorem velikosti tkání, obzvláště u létacích svalů, které mají velkou spotřebu kyslíku. Druhotně se tento fakt promítne i do maximální velikost hmyzího těla (Kodrík, 2004). Zvýšení koncentrace kyslíku v atmosféře na 35 % během pozdního paleozoika v kombinaci s konstantní koncentrací dusíku zvýšila schopnost difúze kyslíku přibližně o 67 % a měla tak nepochybně podstatný vliv na funkci dýchacího systému nejen u hmyzu (Dudley, 1998).



**Obr. 4. Schéma osvětlující přívod kyslíku do svalů;** bíle jsou vyznačeny části obsahující vzduch, černě pak konce tracheol obsahující seriózní tekutinu, které jsou přímo spojené se svalem; a) stav klidu, sloupec vzduchu je daleko od svalové tkáně; b) stav v činnosti, unavující se sval do sebe vtahuje z konců tracheol tekutinu, která je absorbována do té míry, že vzduch se dostává přímo do styku s unaveným svalem, který nyní potřebuje oxidaci a je svalem přímo osmoticky odebírán z konečků tracheol (Kodrík, 2004).

## 4.2 Experimenty

Účelem tracheálního systému hmyzu je zajistit rovnováhu mezi dodávaným a spotřebovaným kyslíkem. Schopnost přivádět kyslík tracheálním systémem až do mitochondrie se nazývá konduktance. Je to funkce plochy příčného řezu a délky trachejí, čím je větší plocha příčného řezu, tím je konduktance větší, a čím je delší trachea, tím je konduktance menší (viz obr. 5).



**Obr. 5. Znárodnění vstupu vzdušného kyslíku do tkáně hmyzu.**  
**A.** Situace u malého hmyzu, trachea má malou plochu příčného řezu, ale je krátká a proto mitochondrii stačí zásobovat kyslíkem.

**B.** Takto by vypadala situace u velkého hmyzu, kdyby tracheje rostly jen do délky. Konduktance by klesla a kyslík by byl spotřebován tkání, která by byla blíž spirakul a do vzdálenější tkáně by se žádný nedostal.

**C.** Velký hmyz vyrovnává rovnováhu mezi dodaným a spotřebovaným kyslíkem zvýšením konduktance tracheálního systému. To je zajištěno zvětšením plochy příčného řezu tracheje a nebo přidáním více tenkých trachejí (Harrison, 2007).

Na obrázku 5. C je patrné zvětšení tracheálního systému na úkor ostatních tkání. Prostor, který může tracheální systém zabírat je tak životně důležitými tkáněmi omezen, a tím je omezena i velikost těla (Harrison, 2007).

#### 4.2.1 Hypoxie atmosféry jako omezující faktor selekce k velkému rozměru těla u hmyzu (*Drosophila melanogaster*) (Klok a Harrison, 2009)

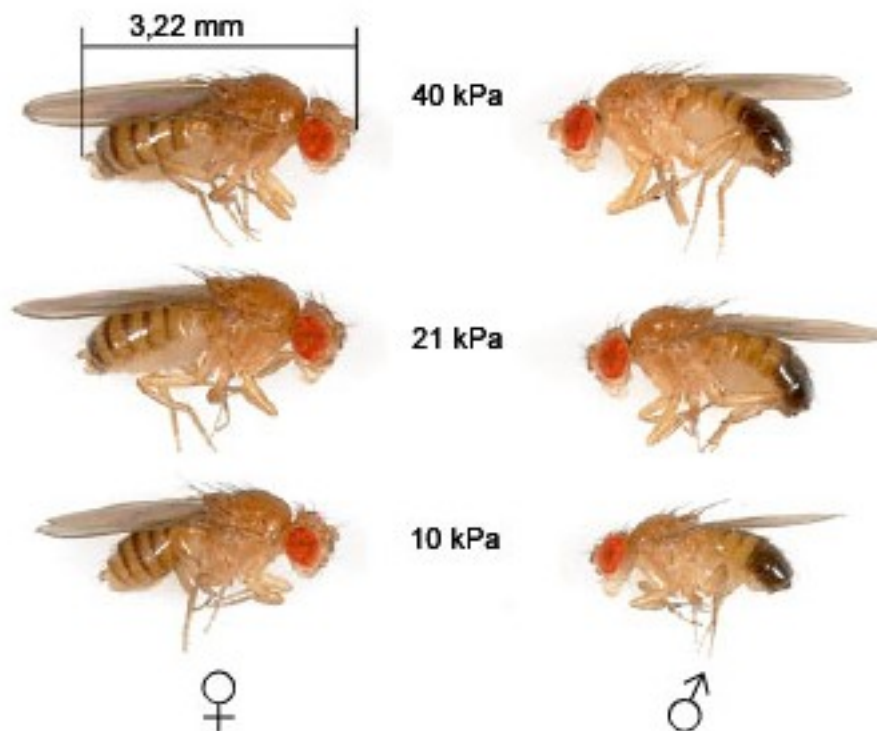
Korelace mezi kolísáním kyslíku ve fanerozoiku a velikostí těla hmyzu nasvědčuje tomu, že vyšší hladina kyslíku podporuje evoluci většího rozměru těla u hmyzu.

Pro testování této hypotézy byla vybrána octomilka *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Diptera), která byla chována při třech různých atmosférických parciálních tlacích kyslíku ( $aPO_2$ ). Velikost těla much se zvýšila o 15 % během 11 generací při selektování většího rozměru těla ve 21 a 40 kPa  $aPO_2$ . Nicméně při 10 kPa  $aPO_2$  byla velikost silně redukována. Počínaje dvanáctou generací byly mouchy vráceny do normální koncentrace kyslíku. Všechny mouchy byly podobné, dosahovaly větších rozměrů oproti počáteční generaci, což prokazuje, že selekce k většímu rozměru těla má velký genetický vliv na velikost, který je zároveň nezávislý na parciálním tlaku kyslíku.

Výsledky experimentu nepodporují hypotézu, že atmosférická hyperoxie umožňovala vývoj většího hmyzu v životním prostředí silně selektující velikost, protože hyperoxické prostředí neumožnilo octomilkám dosáhnout větší velikosti těla v porovnání s normální koncentrací kyslíku. Celkově vzato je plastická fenotypová reakce velikosti těla *D. melanogaster* při 40 kPa  $aPO_2$  relativně malá (3-6 %) (Frazier a kol., 2001) a není překvapující, že selekce může překonat tuto malou plasticitu. Je možné, že výsledek by byl jiný při méně extrémní úrovni hyperoxie. Čtyřicet kPa  $aPO_2$  se nachází v blízkosti nejvyšší úrovně kyslíku, kdy je chov *D. melanogaster* ještě úspěšný (Kloek, 1979), a proto může oxidační stres při této vysoké koncentraci působit proti pozitivním účinkům hyperoxie na velikost těla. Nicméně bylo také prokázáno, že hmyz může ovládat otvory spirakul a tím omezit potenciální škodlivý účinek nadměrné koncentrace kyslíku (Hetz a Bradley, 2005). Také by se mělo brát v úvahu, že *D. melanogaster* je velmi malý hmyz a je možné, že interakce mezi velikostí těla a zásobením kyslíkem se může lišit u mnohonásobně většího hmyzu jako byl gigantický paleopterní hmyz v paleozoiku. Korelace mezi zvýšeným parciálním tlakem kyslíku a gigantismem hmyzu během této éry (Berner, 2006; Berner a kol., 2007), stejně jako důkaz zvýšení velikosti těla hmyzu chovaného při hyperoxii (Harrison a kol., 2006) poskytují podporu hypotézy, že atmosférická hyperoxie přispěla k vývoji gigantismu. Na druhou stranu tato studie přesvědčivě ukazuje, že hypoxie může omezit velikost hmyzu, i když působí silná selekce k velkému rozměru těla. Nemůžeme vyloučit možnost, že s větším počtem jedinců i generací by mouchy žijící v hypoxii mohly dosáhnout velikosti mouchy chované při normálním parciálním tlaku kyslíku. Nicméně trendy

v experimentech naznačují opak, kdy by větší populace a delší čas zvětšily rozdíly vyvolané rozdílným parciálním tlakem kyslíku.

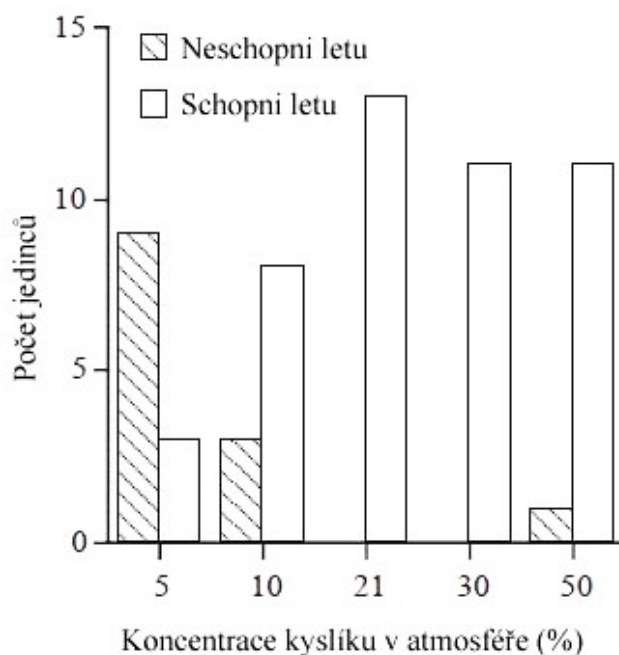
Výsledek tohoto experimentu ukazuje silné zmenšení velikosti těla u malého hmyzu selektovaného k velkému rozměru těla (při 10 kPa  $aPO_2$ , viz. obr. 6), což jasně podporuje hypotézu, že snížení parciálního tlaku kyslíku by mohlo vysvětlit vyhynutí gigantických paleopterních druhů hmyzu během období postupně se snižujících koncentrací kyslíku kolem hranice permu a triasu (Berner, 2006).



**Obr. 6. Vybraní jedinci *Drosophila melanogaster* z populací, které byly selektované k větším rozměrům při třech různých atmosférických parciálních tlacích kyslíku.** Mouchy chované při 21 a 40 kPa byly podobně velké, ale mouchy chované při 10 kPa dosahovali velikostí mnohem menších, přestože byly po 11 generaci selektované pro velké rozměry těla (Klok a Harrison, 2009)

#### 4.2.2 Metabolismus při letu vážky citlivý na změny koncentrace kyslíku ve vzduchu (*Erythemis simplicicollis*) (Harrison a Lighton, 1998)

Letový metabolismus hmyzu je zcela aerobní, naopak klidový metabolismus je na koncentraci kyslíku v atmosféře naprosto nezávislý, což svědčí o velké rezervě v kapacitě tracheálního systému, z které se čerpá kyslík během letu.



**Obr. 7.** Vliv koncentrace kyslíku ve vzduchu na schopnost létat u vážky *Erythemis simplicicollis*.

Testováno bylo 13 jedinců. (Harrison a Lighton, 1998)

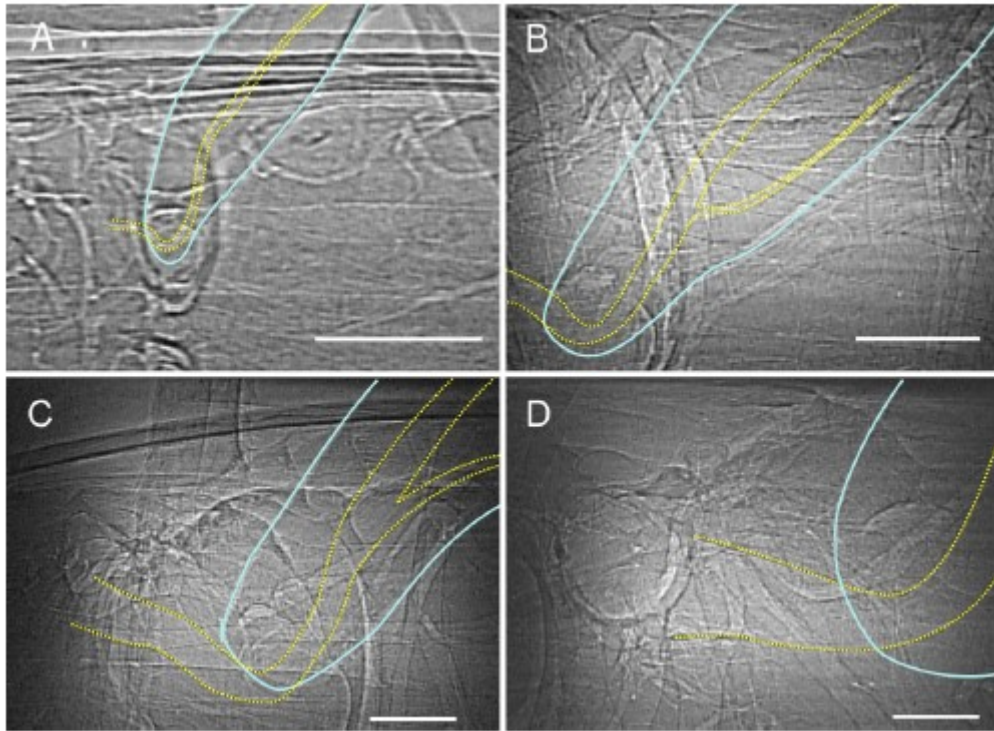
V tomto experimentu byla pozorována závislost schopnosti vzlétnout a metabolismu za letu na koncentraci kyslíku v atmosféře u vážky - *Erythemis simplicicollis* (Say, 1839) (z čeledi Libellulidae) pomocí průběžného respirometrického měření množství vydechovaného CO<sub>2</sub>. Koncentrace kyslíku v atmosféře nad 10 % neovlivnila schopnost vzlétnout (viz obr. 7). Naproti tomu rychlost letového metabolismu byla koncentrací kyslíku ovlivněna. Při letu v hypoxické směsi (5 kPa nebo 10 kPa kyslíku) pokleslo množství vydechovaného CO<sub>2</sub> a zvýšilo se v hyperoxickém prostředí (30 kPa nebo 50 kPa kyslíku), což naznačuje, že koncentrace kyslíku ovlivňuje parciální tlak kyslíku v letových svalech a ráznost letu. Jedná se o první údaje, které ukazují limitaci letového metabolismu kyslíkem u volně létajícího hmyzu. Nízký limit koncentrace kyslíku v atmosféře, kdy je ještě možné dodávat potřebné množství kyslíku pro funkci létacích svalů vážky koreluje s předchozí hypotézou, že hyperoxie atmosféry usnadnila gigantismus u prvohorních Protodonata.

#### **4.2.3 Investice do stavby tracheální soustavy rostoucí s velikostí brouků podporuje hypotézu limitace velkého rozměru hmyzu koncentrací kyslíku v atmosféře (Tenebrionidae) (Kaiser a kol., 2007)**

V tomto experimentu byly porovnávány čtyři různě velké druhy brouků potemníků (čeleď Tenebrionidae). Pozornost byla zaměřena na tracheální systém, kde největší rozdíly ve velikosti byly objeveny v trachejích vedoucí vzduch do nohou. Nejmenší druh potemníka měl poměr tloušťky trachejí v nohách ku tloušťce nohy nejmenší. Naopak největší druh měl tento poměr podstatně větší (viz obr. 8). Tyto trendy naznačují, že dostatek místa pro tracheje v nohách je hlavním limitujícím faktorem maximální velikosti současných brouků. Protože velikost tracheálního systému se může zmenšit při dodávání většího množství kyslíku, mohla hyperoxie v pozdním paleozoiku podpořit vývoj gigantických forem tím, že umožnila končetinám dorůst větších rozměrů do té velikosti, než začaly být tracheje v končetinách limitovány prostorem.

#### **Závěry:**

Bylo zjištěno, že u současných brouků zabírá tracheální soustava relativně hodně místa (při normální koncentraci kyslíku ve vzduchu). To by mohlo vysvětlit existenci gigantického hmyzu při zvýšeném parciálním tlaku kyslíku v paleozoiku. Hyperoxická atmosféra mohla pozměnit poměry v tracheálním systému dvěma způsoby: zaprvé, hmyz mohl dorůst větších rozměrů s delšími tělními přívěsky díky tomu, že větší koncentrace kyslíku usnadňuje výměnu plynů; zadruhé, větší parciální tlak kyslíku mohl přispět k vývoji tenčích trachejí. U současného hmyzu byla pozorována redukce trachejí, když byl odchován v hyperoxickém prostředí (Henry a Harrison, 2004; Jarecki a kol., 1999). Větší množství dodávaného kyslíku a menší náklady na výstavbu trachejí by měly hmyzu umožnit vyrůst do gigantických rozměrů.



**Obr. 8. Rentgenové snímky nohou metathoraxu a částí hrudi čtyř druhů potěmniků.** Obrázky jsou seřazeny dle zvyšujícího se rozměru těla brouků a jsou to dorzoventrální pohledy s přední částí těla nalevo. Druhý segment nohy (femur) je vyznačen plnou modrou čarou a do nohy vedoucí trachea je vyznačena tečkovanou žlutou čarou. Investice do tracheje v noze prudce narůstá s velikostí těla. (Měřítka, 250  $\mu$ m) (Kaiser a kol., 2007)

## 5 Závěr

Korelace zvýšené koncentrace kyslíku v atmosféře s výskytem gigantických forem hmyzu koncem paleozoika naznačuje, že velikost hmyzího těla byla značně omezena právě koncentrací kyslíku. Obsah kyslíku v atmosféře by mohl ovlivnit maximální velikost hmyzu, kdyby byla výměna plynů náročnější pro větší hmyz, a to vzhledem k negativnímu vlivu velikosti těla na výměnu plynů difuzí. Velký hmyz je zřejmě schopen tento vliv překonat využitím proudění pro dodání kyslíku od spirakul až k povrchu tkáně. Například velcí vrubounovití brouci mají v thoraxu vzdušné vaky, které jim pomáhají zásobit létací svaly kyslíkem (Miller, 1966). Z toho vyplývá, že velký hmyz není bezpodmínečně více limitován dostupností kyslíku. Je možné, že větší koncentrace kyslíku v atmosféře umožňuje vznik větších buněk, stejně jako má výskyt v chladnějším podnebí za následek větší buňky a větší rozměr těla (French a kol., 1998).

Pokles koncentrace kyslíku v atmosféře během permu pravděpodobně přispěl k vymření nebo změně několika taxonů, které se rozšířily v období hyperoxické atmosféry, ale nebyl primární příčinou velkého vymírání na konci permu, kdy vymřelo až 96 % všech druhů.

Omezení velikosti těla koncentrací kyslíku bylo patrné také u obojživelníků, u kterých má kožní dýchání velký podíl na výměně plynů. Z doby zvýšené koncentrace kyslíku tak známe obojživelníky dlouhé přes 2 m.

Gigantismus hmyzu byl pravděpodobně umožněn zvýšenou koncentrací kyslíku v atmosféře, ale primární příčinou byl selekční tlak. Ostatní faktory souvisejí především s paleoekologií období hyperoxické atmosféry. Pro tento závěr svědčí i fakt, že z období pozdního paleozoika jsou známy také malé formy, často blízce příbuzné formám gigantickým (např. Protodonata).

## **6 Poděkování**

Na závěr bych ráda poděkovala svému školiteli RNDr. Jakubovi Prokopovi Ph.D. za užitečné rady a pomoc při shánění literatury, dále pak Ondřejovi Klášterkovi za pomoc se závěrečnou jazykovou úpravou a Kláře Čížkové za pomoc s překladem.

## 7 Seznam použité literatury

- Alroy, J.** (1998) Cope's Rule and the dynamics of body mass evolution in North American fossil mammals. *Science* 280: 731–734.
- Bartram, K. M., Jeram, A. J., Selden, P. A.** (1987) Arthropod cuticles in coal. *Journal of the Geological Society* 144: 513–517.
- Berling, D.** (2007) *The Emerald Planet : How Plants Changed Earth's History*. United States : Oxford University Press. Oxygen and the lost world of giants, s. 35–60.
- Bechly, G., Brauckmann, C., Zessin, W., Gröning, E.** (2001) New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany). - *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 39: 209–226.
- Benton, M. J.** (2002) Cope's Rule. In *Encyclopedia of Evolution* (Pagel, M. ed.), pp. 185–186, Oxford University Press
- Berner, R. A.** (1989) Drying, O<sub>2</sub> and mass extinction. *Nature* 340: 603–604.
- Berner, R. A.** (1990) Atmospheric carbon dioxide levels over Phanerozoic time. *Science* 249: 1382–1386.
- Berner, R. A.** (1994) GEOCARB II: a revised model of atmospheric CO<sub>2</sub> over Phanerozoic time. *American Journal of Science* 294: 56–91.
- Berner, R. A.** (1999) Atmospheric oxygen over Phanerozoic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 10955–10957.
- Berner, R. A.** (2006) GEOCARBSULF: A combined model for Phanerozoic atmospheric O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub>. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 70: 5653–5664.
- Berner, R. A., Beerling, D., Dudley, R., Robinson, J. M., Wildman, R. A., Jr.** (2003) Phanerozoic atmospheric oxygen. *Annual review of earth and planetary sciences* 31: 105–134.
- Berner, R. A., Canfield, D. E.** (1989) A new model for atmospheric oxygen over Phanerozoic time. *American Journal of Science* 289: 333–361.
- Berner, R. A., VandenBrooks, J. M., Ward, P. D.** (2007) Evolution–Oxygen and evolution. *Science* 316: 557–558.
- Béthoux, O., Voigt, S., Schneider, J. W.** (2010) A Triassic palaeodictyopteran from Kyrgyzstan. *Palaeodiversity* 3: 9–13.
- Braddy, S. J., Poschmann, M., Tetlie, O. E.** (2008) Giant claw reveals the largest ever arthropod. *Biology Letters* 4: 106–109.
- Brauckmann, C., Brauckmann, B., Gröning, E.** (1996) The stratigraphical position of the oldest known Pterygota (Insecta, Carboniferous, Namurian). *Annales de la Société géologique de Belgique* 117: 47–56.
- Briggs, D. E. G., Rolfe, W. D. I., Brannan, J.** (1979) A giant myriapod trail from the Namurian of Arran, Scotland. *Palaeontology* 22: 273–291.
- Briggs, D. E. G., Plint, A.G., Pickerill, R. K.** (1984) Arthropleura trails from the Westphalian of eastern Canada. *Palaeontology* 27: 843–855.
- Briggs, D. E. G., Almond, J. E.** (1994) The arthropleurids from the Stephanian (Late Carboniferous) of Montceau-les-Mines (Massif Central, France), pp. 127–135. In C. Poplin and D. Heyler (eds.), *Quand le Massif Central était sous l'équateur: un écosystème Carbonifère à Montceau-les-Mines*. Mémoires de la Section des Sciences 12. Éditions du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Paris.
- Burnham, L.** (1983) Studies on Upper Carboniferous insects: 1. Geraridae (Order Protorthoptera). *Psyche* 90: 1–57.

- Carpenter, F. M.** (1947) Lower Permian insects from Oklahoma. Part 1. Introduction and the orders Megasecoptera, Protodonata, and Odonata. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 76: 25–54.
- Carpenter, F. M.** (1960) Studies on North America Carboniferous insects: 1. The Protodonata. *Psyche* 67: 98–110.
- Carpenter, F. M.** (1971) Adaptations among Palaeozoic insects. *Proceedings of the North American Palaeontological Convention* (1969) 1: 1236–1251.
- Carpenter, F. M.** (1992) Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4, vols 3, 4 (Hexapoda). Lawrence: University of Kansas Press.
- Carpenter, F. M., Richardson, E. S., Jr.** (1968) Megasecopterous nymphs in Pennsylvanian concretions from Illinois. *Psyche* 75: 295–309.
- Carpenter, F. M., Richardson, E. S., Jr.** (1971) Additional insects in Pennsylvanian concretions from Illinois. *Psyche* 78: 268–295.
- Cope, E. D.** (1887) The origin of the fittest: essays on evolution. New York: D. Appleton. 467p.
- Dudley, R.** (1998) Atmospheric oxygen, giant Paleozoic insects and the evolution of aerial locomotor performance. *Journal of Experimental Biology* 201: 1043–1050.
- Dudley, R.** (2000) The evolutionary physiology of animal flight : Paleobiological and present perspectives. *Annual Review of Physiology* 62: 135–155.
- Dunlop, J. A., Braddy, S. J., Tetlie, O. E.** (2002) The Early Devonian eurypterid *Grossopterus overathi* (Gross 1933) from Overath, Germany. *Mitt. Mus. Naturkde. Berlin, Geowissenschaften Reihe* 5: 93–104.
- Durden, C. J.** (1984) Carboniferous and Permian entomology of western North America. Ninth International Congress of Carboniferous Stratigraphy and Geology, C. R. 2: 81–89.
- Ebelmen, J. J.** (1845) Sur les produits de la decomposition des especes minerales de la famille des silicates. *Annual Review Mines* 12: 627–654.
- Erwin, D. H.** (1992) The Great Paleozoic Crisis: Life and Death in the Permian. New York: Columbia University Press.
- Erwin, D. H.** (1994) The Permo-Triassic extinction. *Nature* 367: 231–236.
- Foote, M., Sepkoski, J. J., Jr.** (1999) Absolute measures of the completeness of the fossil record. *Nature* 398:415–417.
- Frazier, M. R., Woods, H. A., Harrison, J. F.** (2001) Interactive effects of rearing temperature and oxygen on the development of *Drosophila melanogaster*. *Physiological and Biochemical Zoology* 74: 641–650.
- French, V., Feast, M., Partridge, L.** (1998) Body size and cell size in *Drosophila*: the developmental response to temperature. *Journal of Insect Physiology* 44: 1081–1089.
- Graham, J. B., Dudley, R., Aguilar, N., Gans, C.** (1995) Implications of the late Palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution. *Nature* 375: 117–120.
- Gould, S. J.** (1997) Cope's rule as psychological artefact. *Nature* 385: 199–200.
- Gould, G. C., MacFadden, B. J.** (2004) Gigantism, dwarfism, and Cope's rule: 'nothing in evolution makes sense without a phylogeny'. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 285: 219–237.
- Grimaldi, D., Engel, M. S.** (2005) Evolution of the Insects. Cambridge: Cambridge University Press. 755 s.
- Gruszczyński, M., Halas, S., Hoffman, A., Makowski, K.** (1989) A brachiopod calcite record of the oceanic carbon and oxygen isotopic shifts at the Permo/Triassic boundary. *Nature* 337: 64–68.
- Hallam, A.** (1991). Why was there a delayed radiation after the end-Paleozoic extinctions? *Historical Biology* 5: 257–262.

- Hannibal, J. T., Feldman, R. M.** (1981) Systematics and functional morphology of oniscomorph millipedes (Arthropoda: Diplopoda) from the Carboniferous of North America. *Journal of Paleontology* 55: 730–746.
- Hahn, G., Hahn, R., Brauckmann, C.** (1986) Zur Kenntnis von Arthropleura (Myriapoda; Ober-Karbon). *Geologica et Palaeontologica* 20: 125–137.
- Harrison, J. F.** (2007) Tracheal system and oxygen supply [online]. Jon F. Harrison lab in the School of Life Sciences at Arizona State University. [cit 2011–05–26] Dostupné na WWW: [http://jharrison.faculty.asu.edu/edu/trachea/TS\\_Giants1.html](http://jharrison.faculty.asu.edu/edu/trachea/TS_Giants1.html).
- Harrison, J. F., Lighton, J. R. B.** (1998) Oxygen-sensitive flight metabolism in the dragonfly *Erythemis simplicicollis*. *The Journal of Experimental Biology* 201:1739–1744.
- Harrison, J., Frazier, M. R., Henry, J. R., Kaiser, A., Klok, C.J. a kol.** (2006) Responses of terrestrial insects to hypoxia or hyperoxia. *Respiratory Physiology & Neurobiology* 154: 4–17.
- Henry, J. R., Harrison, J. F.** (2004) Plastic and evolved responses of larval tracheae and mass to varying atmospheric oxygen content in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Biology* 207: 3559–3567.
- Hetz, S. K., Bradley, T. J.** (2005) Insects breathe discontinuously to avoid oxygen toxicity. *Nature* 433: 516–519.
- Hoffman, R. L.** (1969) Myriapoda, exclusive of Insecta. R572–R606. in R. C. Moore, ed., *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press.
- Isozaki, Y.** (1997). Permo-Triassic boundary superanoxia and stratified superocean: records from lost deep sea. *Science* 276: 235–238.
- Jarecki, J., Johnson, E., Krasnow, M. A.** (1999) Oxygen regulation of airway branching in *Drosophila* is mediated by Branchless FGF. *Cell* 99: 211–220.
- Jarzembovski, E. A.** (1987) The occurrence and diversity of Coal Measure insects. *Journal of Geological Society*, London 144: 507–511.
- Kaesler, R. L. (ED.)** (1997) *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Pt. O, Arthropoda 1, Trilobita, Revised, Volume 1. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, 530 p.
- Kaiser, A., Klok, C. J., Socha J. J., Lee, W-K., Quinlan, M. C., Harrison, J. F.** (2007) Increase in tracheal investment with beetle size supports hypothesis of oxygen limitation on insect gigantism. *The Proceedings of the National Academy of Sciences (U.S.)* 104: 13198–203.
- Kingsolver, J.G., Pfennig, D.W.** (2004) Individual-level selection as a cause of Cope's Rule of phyletic size increase. *Evolution* 58: 1608–1612.
- Kjellesvig-Waering, E.** (1986) A restudy of the fossil Scorpionida of the world. *Palaeontographica Americana* 55: 1–287.
- Kloek, G. P.** (1979) Oxygen Levels Safe for Continued Reproduction of *Drosophila* in Normal and Hypobaric Atmospheres. *Aviation Space and Environmental Medicine* 50: 1126–1128.
- Klok, C. J., Harrison, J. F.** (2009) Atmospheric Hypoxia Limits Selection for Large Body Size in Insects. *PLoS ONE* 4(1): e3876. doi:10.1371/journal.pone.
- Knoll, A. H., Bambach, R. K., Canfield, D. E., Grotzinger, J. P.** (1996). Comparative earth history and Late Permian mass extinction. *Science* 273: 452–457.
- Kodrik, D.** (2004) Fyziologie hmyzu. Učební texty, ENTÚ AVČR a BF JU Č. Budějovice, 2000 a jejich aktualizace na: <http://rum.prf.jcu.cz/public/> (<http://zoo.bf.jcu.cz/typografie/fyz-hmyz-2004.pdf>)

- Kraus, O., Brauckman, C.** (2003) Fossil giants and surviving dwarfs. Arthropleurida and Pselaphognatha (Ateolocerata, Diplopoda): characters, phylogenetic relationships and construction. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 40: 5–50.
- Kraus, O.** (2005) On the structure and biology of Arthropleura species (Atelocerata, Diplopoda; Upper Carboniferous/Lower Permian). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 41: 5–23.
- Kukalová-Peck, J.** (1972) Unusual structures in the Palaeozoic insect orders Megasecoptera and Palaeodictyoptera, with a description of a new family. *Psyche* 78: 306–318.
- Kukalová-Peck, J.** (1974) Wing-folding in the Paleozoic insect order Diaphanopteroidea (Paleoptera), with a description of new representatives of the family Elmoidae. *Psyche* 81: 315–333.
- Kukalová-Peck, J.** (1978) Origin and evolution of insect wings, and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *Journal of Morphology* 156: 53–125.
- Kukalová-Peck, J.** (1983) Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. *Canadian Journal of Zoology* 61: 1618–1669.
- Kukalová-Peck, J.** (1985) Ephemeroïd wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemera). *Canadian Journal of Zoology* 63: 933–955.
- Kukalová-Peck, J.** (1992) The ‘Uniramia’ do not exist: The ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Palaeodictyopteroidea). *Canadian Journal of Zoology* 70: 236–255.
- Kukalová-Peck, J.** (2009) Carboniferous protodonatoid dragonfly nymphs and the synapomorphies of Odonatoptera and Ephemeroptera (Insecta: Palaeoptera). *Paleodiversity* 2: 169–198.
- Kump, L. R.** (1989) Chemical stability of the atmosphere and ocean. *Global and Planetary Change* 1: 123–126.
- Lamsdell, J. C., Braddy, S. J., Tetlie, O. E.** (2009) Redescription of *Drepanopterus abonensis* (Chelicerata: Eurypterida: Styronurina) from the Late Devonian of Portishead, UK. *Palaeontology* 52: 1113–1139.
- Lincoln, R., Boxshall, G., Clark, P.** (2001) A Dictionary of ecology, evolution, and systematics, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lucas, S.G., Lerner, A.J., Hannibal, J.T., Hunt, A.P., Schneider, J.W.** (2005) Trackway of a giant Arthropleura from the Upper Pennsylvanian of El Cobre Canyon, New Mexico, Geology of the Chama Basin. New Mexico Geological Society, 56th Field Conference Guidebook, pp. 279–282.
- Makowski, K., Gruszczyński, M., Hoffman, A., Halas, S.** (1989) Oceanic stable isotope composition and a scenario for the Permo-Triassic crisis. *Historical Biology* 2: 289–309.
- Martino, R. L., Greb, S. F.** (2009) Terrestrial arthropod Arthropleura from the Upper Carboniferous of Kentucky. *Journal of Paleontology* 83: 140–146.
- McKinney, M. L.** (1986) Ecological causation of heterochrony: a test and implications for evolutionary theory. *Paleobiology* 12(3): 282–289.
- Miller, P. L.** (1966) The supply of oxygen to the active flight muscles of some large beetles. *Journal of Experimental Biology* 45: 285–304.
- Mora, C. I., Driese, S. G., Colarusso, L. A.** (1996) Middle to late Paleozoic atmospheric CO<sub>2</sub> levels from soil carbonate and organic matter. *Science* 271: 1105–1107.
- Nelson, C. R., Tidwell, W. D.** (1987) *Brodioptera stricklani* n. sp. (Megasecoptera: Brodiopteridae), a new fossil insect from the Upper Manning Canyon Shale Formation, Utah (lowermost Namurian B). *Psyche* 94: 309–316.

- Prokop, J., Nel, A., Hoch, I.** (2005) Discovery of the oldest known Pterygota in the Lower Carboniferous of the Upper Silesian Basin in the Czech Republic (Insecta: Archaeoptera). *Geobios* 38(3): 383–387.
- Prokop, J., Nel, A., Tenny, A.** (2010) On the phylogenetic position of the palaeopteran Syntonopteroidea (Insecta: Ephemeroptera), with a new species from the Upper Carboniferous of England. *Organisms Diversity and Evolution* 10: 331–340.
- Rasnitsyn, A. P.** (1980) Origin and evolution of Hymenoptera (in Russian). *Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR* 174: 1–190.
- Rehn, A. C.** (2003) Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology* 28: 181–239.
- Retallack, G. J.** (1997) Early forest soils and their role in Devonian global change. *Science* 276: 583–585.
- Riek, E. F., Kukalová-Peck, J.** (1984) A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1150–1166.
- Richards, F. A.** (1965) Dissolved gases other than carbon dioxide. In *Chemical Oceanography*, vol. 1 (ed. J. P. Riley and G. Skirrow), pp. 197–225. London: Academic Press.
- Richardson, E. S. Jr.** (1956) Pennsylvanian invertebrates of the Mazon Creek area, Illinois. Trilobitomorpha: Arthropleurida. *Fieldiana Geology*, 12(4): 69–76.
- Richardson, E. S., Johnson, R. G.** (1971) The Mazon Creek faunas. *Proceedings of the North America Palaeontological Convention* 1: 1222–1235.
- Rolfe, W. D. I.** (1980) Early invertebrate terrestrial faunas, pp. 117–157. In A. L. Panchen (ed.), *The Terrestrial Environment and the Origin of Land Vertebrates*. Academic Press, London.
- Rolfe, W. D. I.** (1985) Aspects of the Carboniferous terrestrial arthropod community. Ninth International Congress of Carboniferous Stratigraphy and Geology, C. R. 5: 303–316.
- Rudkin, D. M., Young, G. A., Elias, R. J., Dobrzanski, E. P.** (2003) The world's biggest trilobite—*Isotelus rex* new species from the Upper Ordovician of Northern Manitoba, Canada. *Journal of Paleontology* 77(1): 99–112.
- Scott, A. C., Taylor, T. N.** (1983) Plant/animal interactions during the Upper Carboniferous. *Botanical Review* 49: 259–307.
- Selden, P. A.** (1986) Ricinuleids: Living fossils? *Actas 10 Congreso Internacional de Aracnología, Jaca, Spain* 1: 425.
- Sharov, A. G.** (1968) Phylogeny of orthopteroid insects. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiya Nauk SSSR* 118: 1–218. English translation from Russian, 1971, Israel Program for Scientific Translation.
- Sharov, A. G.** (1973a) Morphological features and way of life of the Palaeodictyoptera (in Russian). *Doklady 24 Chtenii Pamiati N. A. Cholodkovkoga* 1: 49–63.
- Sharov, A. G.** (1973b) Morphological features and mode of life of the Palaeodictyoptera. *Chteniya Pamyati Nikolaya Aleksandrovicha Kholodkovskogo* 25: 45–63. (In Russian)
- Shear, W. A., Kukalová-Peck, J.** (1990) The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: The fossil evidence. *Canadian Journal of Zoology* 68: 1807–1834.
- Shear, W. A., Edgecombe, G. D.** (2010). The geological record and phylogeny of the Myriapoda. *Arthropod Structure & Development* 39: 174–190.
- Schmidt-Nielsen, K.** (1984) *Scaling: Why is Animal Size so Important*, Cambridge University Press.
- Watson, A., Lovelock, J. E., Margulis, L.** (1978) Methanogenesis, fires and regulation of atmospheric oxygen. *Biosystems* 10, 293–298.

- Wignall, P. B., Hallam, A.** (1992) Anoxia as a cause of the Permian/Triassic mass extinction: facies evidence from northern Italy and the western United States. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 93: 21–46.
- Wignall, P. B., Hallam, A.** (1993) Griesbachian (Earliest Triassic) palaeoenvironmental changes in the Salt Range, Pakistan and southeast China and their bearing on the Permo-Triassic mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 102: 215–237.
- Wignall, P. B., Twitchett, R. J.** (1996) Oceanic anoxia and the End Permian mass extinction. *Science* 272: 1155–1158.
- Wilson, H.M., Shear, W.A.** (2000) Microdecemplicida, a new order of minute Arthropleurideans (Arthropoda, Myriapoda) from the Devonian of New York State, USA. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Earth Sciences* 90: 351–375.
- Wootton, R. J.** (1981) Paleozoic insects. *Annual Review of Entomology* 26: 319–344.
- Wootton, R. J., Kukalová-Peck, J.** (2000) Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta). *Biological Reviews* 75: 129–167.