

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Habilitační práce



Evoluce hmyzu dokumentována ve fosilním záznamu

RNDr. Jakub Prokop, Ph.D.

Praha, 2017

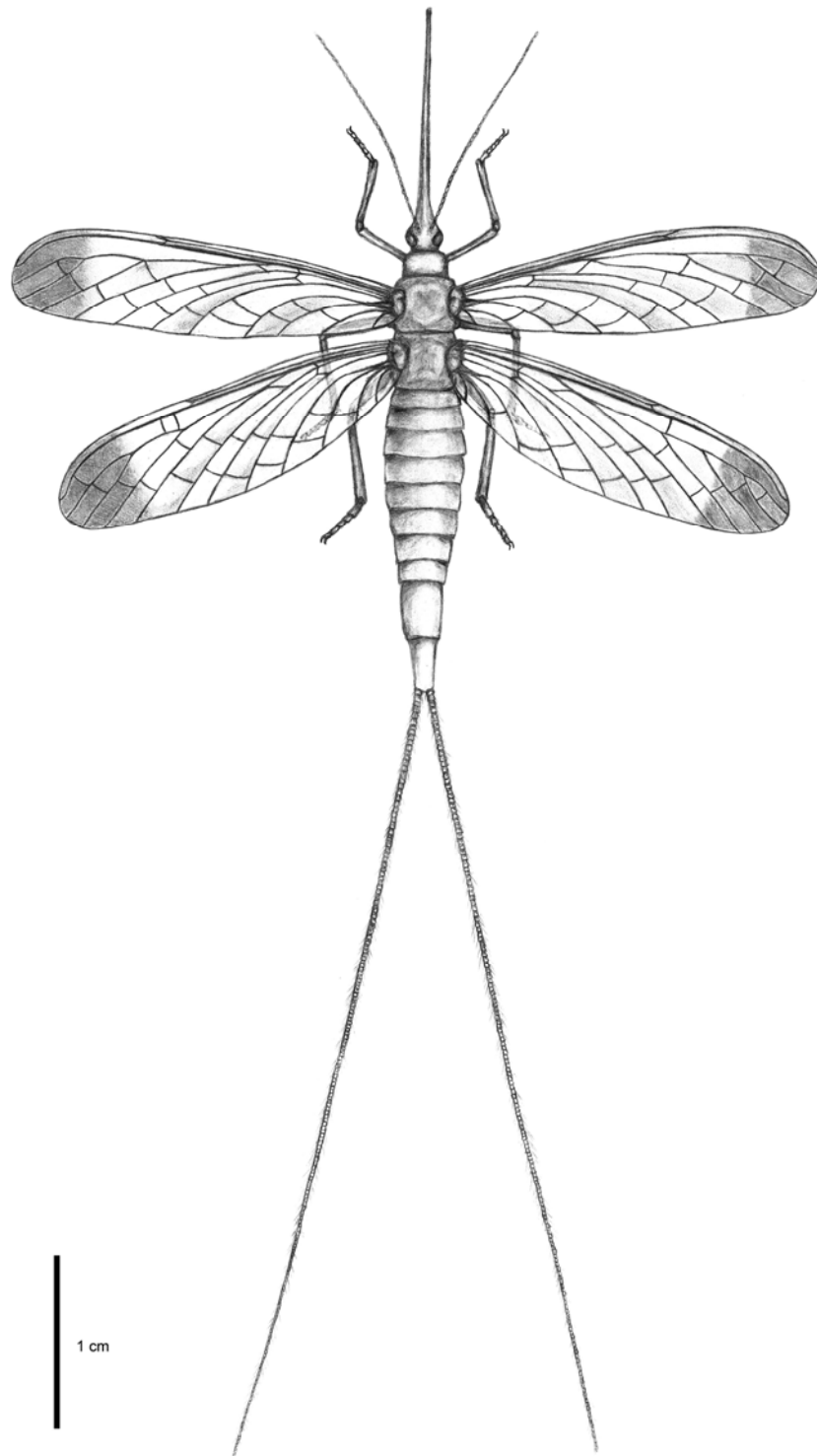
Slovo úvodem ke koncepci práce

Tato práce je souborem odborných článků, které jsou doplněny úvodními kapitolami stručně seznamující čtenáře s vybranými aspekty hmyzí evoluce na základě fosilního záznamu odrážející fascinující historii s počátkem ve spodním devonu, tj. cca 400 milionů let. Text představuje paleoentomologii, tj. hraniční obor, zabývající se studiem fosilních dokladů hmyzu a jejich význam v kontextu současné hmyzí systematiky, morfologie a fylogeneze. Pokroky v této disciplíně během posledních dvou desetiletí zlepšilo naše znalosti tykající se studia anatomie a morfologie, především díky použití nových mikroskopických technik a vizualizačních metod jako jsou např. 3D virtuální disekce s použitím HR μ CT skenování, environmentální skenovací elektronové mikroskopie ESEM, digitální mikroskopie, ale i klasické optické stereomikroskopie. Zároveň došlo k objevení řady nových nalezišť s excelentním zachováním i minuciálních morfologických struktur. Fosilní taxony dnes slouží jako nenahraditelné kalibrační body umožňující minimální datování linií, testování fylogenetických hypotéz a rekonstrukci evoluční historie. Popisy nových fosilních druhů dokládají enormní paleodiversitu hmyzu a její bližší poznání se stává komplementární součástí studia recentní fauny.

Cílem úvodních kapitol bylo stručně přiblížit téma i nezasvěcenému čtenáři, a proto bylo nezbytné vynechat některé detaily jako jsou úplné výčty diagnostických znaků skupin, speciální morfologické termíny nebo například všechny existující hypotézy. Doufám, že tímto postupem jsem se nedopustil přílišného zjednodušení problému a každý shledá text přínosným.

Poděkování

Na tomto místě bych chtěl poděkovat všem kolegům a studentům za podporu, zájem a pomoc při sběru a studiu materiálu jakožto i přípravě rukopisů. Zvláštní poděkování patří především Prof. André Nelovi (Museum national d'Histoire naturelle, Paříž), Dr. Jarmile Kukulové-Peck (Carlton University, Ottawa), Prof. Michaelu S. Engelovi (Kansas University, Lawrence), Dr. Martinovi Fikáčkovi (PřF UK a NM), Mgr. Michalovi Tkočovi (PřF UK a NM), Mgr. Martině Pecharové (PřF UK), a Bc. Šárce Škorpíkové (PřF UK) za jejich pracovní podmínky, vstřícnost a nadšení pro bádání. Mé velké díky patří ženě Olze a dcerám Kateřině a Anně za trpělivost a shovívavost k občasné práci na domácí půdě. V neposlední řadě bych chtěl poděkovat Grantové agentuře ČR za finanční podporu mého výzkumu.



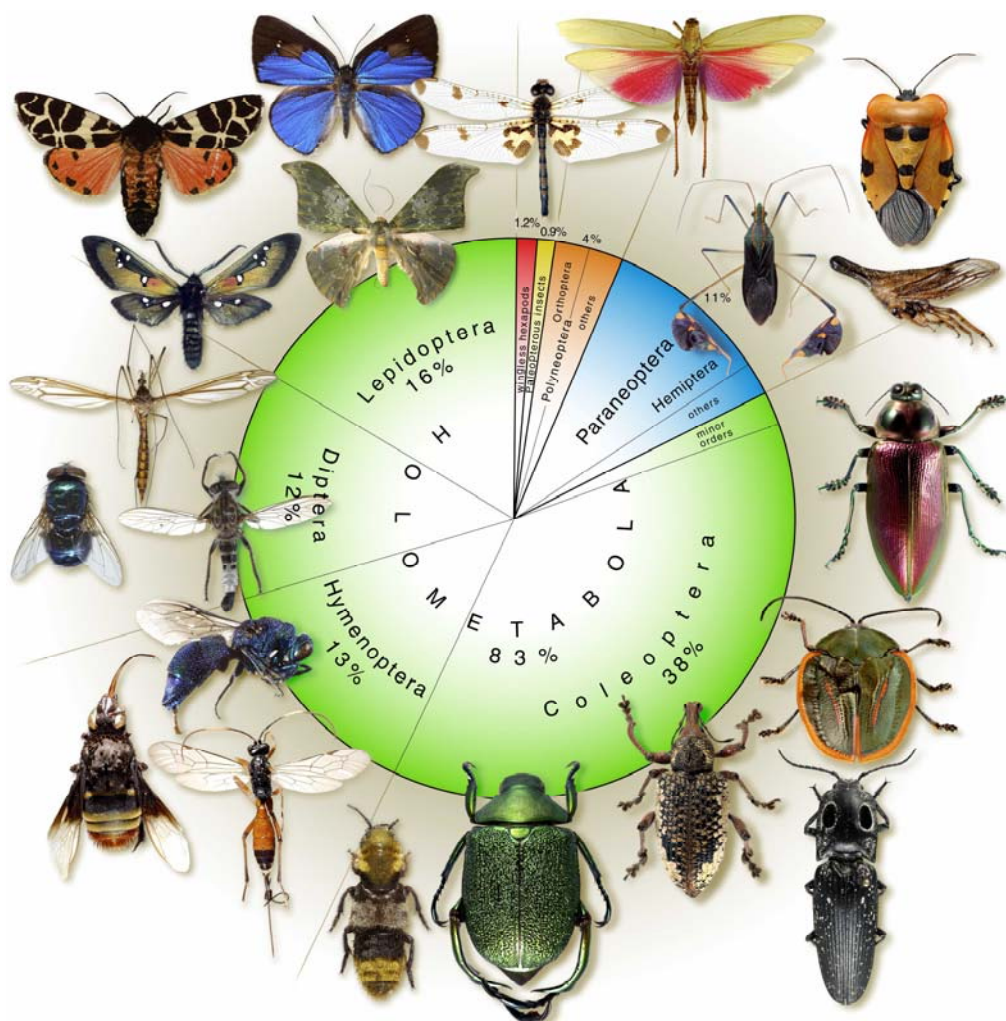
Brodioptera sinensis Pecharová, Ren & Prokop, 2015 (Megasecoptera: Brodiopteridae), habitus samice, rekonstrukce, sv. karbon, Xiheyuan, Čína (perokresba Martina Pecharová)

Obsah:

1.	Úvod	1
2.	Hmyz a další členovci: výstup na souš a nejstarší fosilní doklady	3
3.	Křídla a let: převratná novinka hmyzí evoluce	6
4.	Shrnutí publikovaných prací uspořádané tématicky	
	4.1. Křídla hmyzu: evoluční vývoj prvních letců	12
	4.2. Nejstarší „nesporné“ fosilní doklady Pterygota a Holometabola	14
	4.3. Morfologie a taxonomie vybraných paleozoických skupin	15
5.	Významné nálezy fosilního hmyzu z našeho území a cíle dalšího výzkumu	23
6.	Závěr	25
7.	Literatura	26
8.	Přílohy	34

1. Úvod

Hmyz je nejvíce diverzifikovanou skupinou mnohobuněčných organismů na Zemi vyskytující se ve všech terestrických, a dokonce i výjimečně v některých marinních ekosystémech s výjimkou polárních oblastí a nejvyšších horských vrcholů. V současné době je znám více než milión popsaných druhů, nicméně naše odhady se různí a střídmejší předpokládají diversitu mezi 5 až 10 milióny druhy (Odegaard 2000, Giribet a Edgecombe 2013). Enormní diversita hmyzu je vysvětlována např. relativně malou velikostí těla s různými funkčně potravními typy ústního ústrojí, pomalou rychlostí vymírání, velkou disperzí akcelerovanou schopností letu, artikulaci umožňující skládání křídel a v neposlední řadě dokonalou proměnou tzv. holometabolii (přítomnost klidového stadia tzv. kukly v rámci postembryonálního vývoje; larva a dospělec obvykle žijí na odlišném habitatu) (obr. 1).



Obrázek 1. Diverzita recentních skupin hmyzu s poměrným zastoupením popsaných druhů (převzato z Grimaldi a Engel 2005).

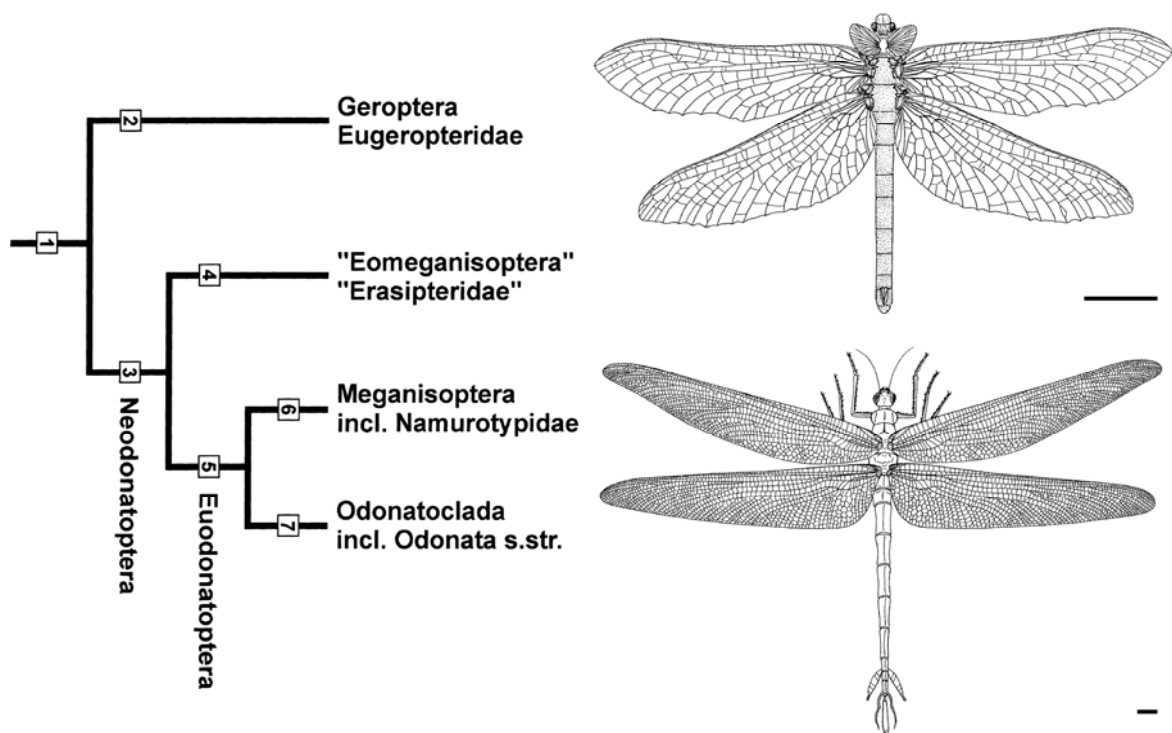
Naproti tomu popsaná diversita fosilního hmyzu dosahuje pouze nepatrného zlomku původní paleodiversity vzhledem k omezenému počtu nalezišť a celkově nízkému potenciálu k zachování (Carpenter 1992). I přes toto značné omezení se paleoentomologie stává v poslední době nepostradatelným oborem napomáhající řešit otázky spojené se vznikem a evolucí vybraných morfologických struktur, významem fosilií pro biogeografické scénáře a dokladů koevolučních vztahů. Fosilní záznam hmyzu a jeho hlubší poznání je jedním z klíčů k testování a ověřování fylogenetických hypotéz získaných na základě studia současné fauny. Naše znalosti také výrazně pokročily během posledních desetiletí v souvislosti s užitím nových mikroskopických technik studia fosilií (např. ESEM, HR μ CT rentgenové počítačové tomografie, 3D-surface scanning, apod.) a současně objevením nových nalezišť, především tzv. "Lagerstätte" s excelentním způsobem zachování minuciálních morfologických struktur, eventuelně i vnitřní anatomí jako jsou např. Mazon Creek (USA), Jehol Biota (ČLR), Crato Formation (Brazílie) a jantarem z řady nových lokalit především v Myanmaru, Francii, Indii, Libanonu, Rusku, Španělsku aj. Stále více je také akcentováno studium interakcí hmyzu a rostlin umožňující podchycení herbivorních vztahů v čase. Kvantitativní přístup ke studiu intesivy herbivorie může napomoci při stanovení paleoklimatických a paleoekologických souvislostí jako např. teplotních a srážkových poměrů dané lokality apod.

Hmyzí fosílie jsou v současné době stále více užívány jako nenahraditelné kalibrační body umožňující datování minimálního stáří linií, testování fylogenetických hypotéz a paleobiogeografických scénářů rozšíření. Studium hmyzí paleodiversity se stalo nenahraditelnou součástí výzkumu např. při hledání homologických struktur nebo řešení příbuzenských vztahů mezi recentními druhy.

2. Hmyz a jiní členovci: výstup na souš a nejstarší fosilní doklady

Jednou z příčin fascinujícího úspěchu členovců byla kolonizace prvních suchozemských ekosystémů, která proběhla nezávisle ve více liniích. Současné molekulární a morfologické studie ukazují hmyz (Hexapoda) jako jednu z linií Pancrustacea (Tetraconata), což svědčí pro několikanásobný výstup na souš oproti dřívějším předpokladům (např. Regier a kol. 2010, von Reumont a kol. 2012, Schwentner a kol. 2017). Nejstarší doklady suchozemských členovců náleží stonožkvcům (Myriapoda: Diplopoda) pocházející ze středního siluru Skotska (Wenlock/Ludlow, 423 mil. let) (Wilson a Anderson 2004). Důkazem jejich života na souši je přítomnost zachovaných spirakul (otvorů tracheální soustavy), které byly objeveny u druhu *Pneumodesmus newmani* Wilson a Anderson, 2004.

Doklady prvních šestinohých (Hexapoda) jsou přibližně o 12 milionů let mladší objevující se ve spodně devonských rohvcích (411 mil. let) formace Rhynie jihovýchodního Skotska. Z této unikátní lokality proslavené především z hlediska anatomicky dokonale zachovalých fosilií rostlin a hub v důsledku postupné silicifikace pochází chvostoskok *Rhyniella praecursor* Hirsch a Maulick, 1926, fragmentární otisk hmyzích mandibul druhu *Rhyniognatha hirsti* Tillyard, 1928 a *Leverhulmia mariae* Anderson & Trewin, 2003 (Hexapoda *incertae sedis*). Monotypický rod *Rhyniella* je dokonce podle některých autorů možné na základě vnější morfologie systematicky zařadit do čeledi Isotomidae (Arthropleona: Entomobryomorpha) (Whalley a Jarzembowski 1981, Greenslade a Whalley 1986). Nejnovější revize původního a nového materiálu z Rhynie ovšem ukazuje přítomnost nejméně tří různých skupin chvostoskoků, což odráží časnou diverzifikaci této skupiny (Greenslade 1988, D'Haese 2003). Druhým fragmentárním zástupcem hmyzu je *R. hirsti*, která byla popsána australským entomologem R. J. Tillyardem (1928) na základě fragmentů hlavové kapsule se zřetelně dicondylními mandibulami. Revize holotypu a srovnávací morfologické studium autorů Engel a Grimaldi (2004) poukázalo na trojúhelníkový tvar mandibul podporující systematické zařazení do skupiny Pterygota oproti zřetelně protáhlé mandibule typické pro zástupce rybenek (*Zygentoma*). V této souvislosti je na místě zmínit i nedávné objevení dikondylního typu mandibul u chvostnatek (*Archaeognatha*) autory Blanke a kol. (2015), které jsou ovšem také výrazně tvarově odlišné od *R. hirsti*. Stáří a postavení *R. hirsti* z hlediska fylogeneze navíc přibližně



Obrázek 2. Fylogenetický strom hlavních linií Odonoptera: (vpravo nahoře) rekonstrukce samice Eugeropteridae gen. et sp. indet., (vpravo dole) rekonstrukce samce *Namurotypus* sp. (Meganisoptera), měřítko = 10 mm (převzato a upraveno z Bechly a kol. (2001), dtto seznam synapomorfii 1-7)

odpovídá přepokládaným divergencím na základě molekulárních dat, které kladou vznik křídlatého hmyzu mezi svrchní ordovik a silur a následnou divergenci skupiny Neoptera do spodního až středního devonu (Gaunt a Miles 2002, Rehm a kol. 2011). Misof a kol. (2014) na základě provedené analýzy fylogenomických dat kalibrovaných pomocí fosilií uvádí předpokládanou divergenci křídlatého hmyzu (Pterygota) v blízkosti hranice svrchního siluru a spodního devonu. Zcela překvapivé jsou ovšem závěry aktuálně vyšlé práce autorů Haug a Haug (2017), které na základě použití 3D zobrazovacích technik zpochybňují původní interpretaci struktur hlavy, a druh přiřazují ke stonožkvcům (Chilopoda). Poslední známý druh *Leverhulmia mariae* Anderson & Trewin, 2003 byl nejprve popsán jako zástupce stonožkvců a následně přeřazen do Hexapoda *incertae sedis* k řádu Archaeognatha nebo Zygentoma (Fayers & Trewin 2005). Jeho špatný způsob zachování však neumožňuje ani přesnější zařazení na úrovni řádu.

Vedle těchto fragmentárních fosilií byl v nedávné době popsán nový nález poměrně kompletního jedince *Strudiella devonica* Garrouste a kol., 2012 ze svrchního devonu (stupeň famen) v Belgii, který má podle autorů typický typ

mandibul pro Metapterygota, ale nemá také vyvinuta křídla, jelikož se jedná, dle autorů o larvální stadium (Garrouste a kol. 2012). Tento fascinující nález se stal okamžitě objektem diskusí a někteří autoři následně zpochybňují jeho příslušnost k hmyzu právě na základě nezřetelně zachovaných mandibul, nejisté segmentace tykadél (scapus, pedicellus, flagellum) a přítomnosti zadečkových končetin (Hörnschemeyer a kol. 2013).

Nejstarší nález křídla jako nesporného důkazu existence Pterygota pochází z období na hranici svrchního a spodního karbonu (přibližně 324 mil. let) hornoslezské pánve a systematicky náleží k orthopteroidní linii hmyzu (Archaeorthoptera) (Prokop a kol. 2005). Vedle této fragmentární fosílie stojí i nepatrně mladší nález druhu *Delitzia bitterfeldensis* Brauckmann a Schneider, 1996 náležící k vymřelému paleozoickému řádu Palaeodictyoptera (Brauckmann a Schneider, 1996). Absence fosilního záznamu hmyzu ve spodním karbonu trvající téměř 80 mil. let je nejčastěji vysvětlována nedostatkem nalezišť s terestrickou faunou. Namur je prvním stupněm v rámci svrchního karbonu s náhlým výskytem křídlatého hmyzu, který je již zřetelně diversifikován. Druhy známé z tohoto období náleží do kmenových linií "stem groups" jako např. Geroptera a Meganisoptera (Odonoptera - vážky, obr. 2), Paoliida (stem Dictyoptera), Archaeorthoptera (stem Orthoptera - rovnokřídlí) svědčící o jejich dřívější evoluční historii.

3. Křídla a let: převratná novinka hmyzí evoluce

Jednou z fascinujících novinek hmyzí evoluce je vznik křídel a aktivní let, což umožnilo ovládnutí nového prostoru již v průběhu paleozoika daleko před vznikem letu schopných obratlovců objevujících se až během mesozoika. Tato nesporná výhoda přidala hmyzu další dimenzi života a umožnila tak jeho explosivní radiaci. Křídla ovšem neslouží pouze k letu, ale také mohou hrát roli při termoregulaci, námluvách, ochraně nebo obraně jedince apod. Otázka vzniku křídel u hmyzu je doposud otevřené téma vědeckých debat, na které existuje několik teorií s různou podporou. Nejasnosti však panují i ohledně basální divergence v rámci křídlatého hmyzu (Pterygota) a homologizace hlavních stavebních plánů, např. artikulace křídel s hrudí u linií: vážky (Odonoptera), jepice (Panephemeroptera) a novokřídli (Neoptera). S nástupem nových metod molekulární biologie je tato otázka stále více akcentována.

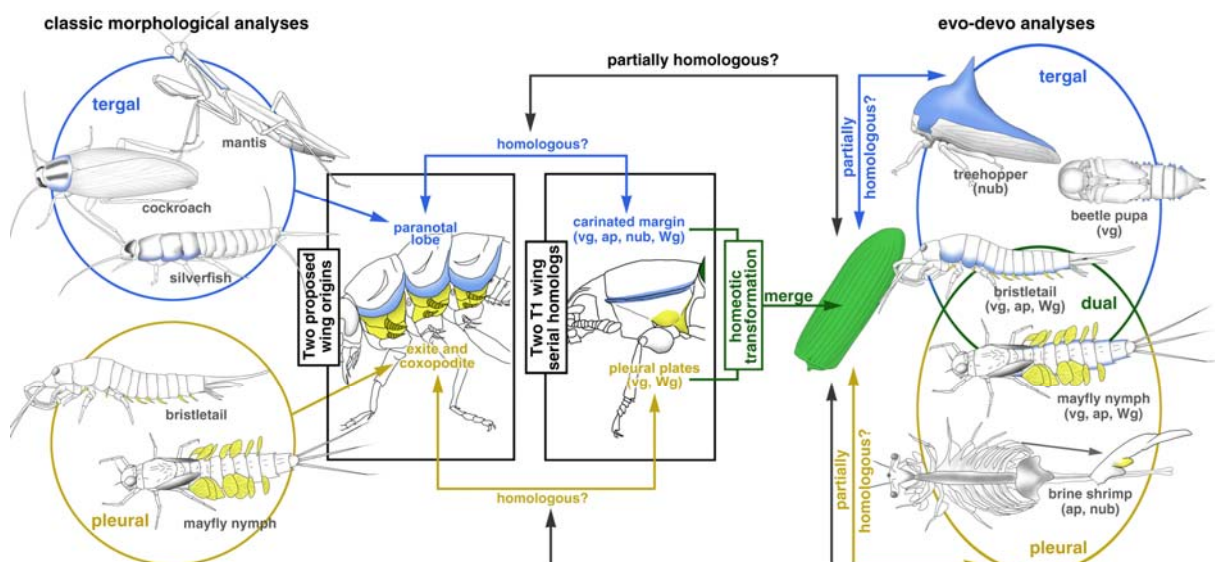
Pohled na diversitu současné hmyzí fauny ukazuje, že méně než 2% známých druhů tvoří primárně bezkřídle druhy jako jsou např. rybenky (*Zygentoma*) a chvostnatky (*Archaeognatha*). Všechny ostatní druhy náleží křídlatému hmyzu (Pterygota). Tato unikátní evoluční novinka ukazuje, že schopnost létat poskytuje zásadní výhody jako např. snadný unik predátorovi, efektivní přístup k potravním zdrojům, velké dispersní schopnosti apod.

Schopnost létat je bezesporu jedním z krucálních momentů hmyzí evoluce, ovšem naše pochopení evoluce hmyzího letu je stále poměrně málo prozkoumáno. Velká část výzkumu byla soustředěna na morfologii související s letem u recentních zástupců hmyzu např. Matsuda (1970, 1981), Hamilton (1971, 1972), Pfau (1978, 1986), Brodsky (1994), kteří také jako první navrhují homologizaci letových svalů mezi různými skupinami. Friedrich a Beutel (2007) představili ucelené schéma homologizace thorakálních svalů v rámci skupiny Neoptera. Tato práce byla následně rozšířena také o palaeopterní řády jepice (Ephemeroptera) a vážky (Odonata) (Willkommen 2008, Büsse a kol. 2013). Výsledky výše zmíněných studií založených výhradně na recentních zástupcích ukazují např., že křídelní base společného předka sestávala z poměrně malého počtu skleritů podobně jako je tomu u recentních novokřídliých (Neoptera), u nichž jsou křídla v klidu složena ploše nad zadečkem. Willkommen (2009) dokonce uvažuje pozici trvale roztažených křídel, se

kteřou se setkáváme u skupin současných jepic (Ephemeroptera) a vážek (Odonata) jako odvozený stav.

Navzdory intenzivnímu výzkumu zůstává řada zásadních otázek týkající se vzniku a evoluce hmyzího letu nevyřešena. Jedním z příkladů může být, zda-li křídla vznikla z basálních přívěsků končetiny (epicoxální teorie) nebo se jedná o nový orgán s původem v oblasti mezi thorakálním tergum a pleurou.

Již Angličan Vincent B. Wigglesworth (1973, 1976) uvažuje abdominální tracheální žábry přítomné u nedospělých stádií jepic (Ephemeroptera) jako homologické struktury křídel. Epicoxální teorie byla navržena a rozpracována v pracích: např. Kukulová-Peck (1978, 1983, 2008, 2009) uvažující, že křídla původně vznikla z malých přívěsků tzv. exitů na bazi končetiny a v současnosti jsou přítomné u některých korýšů nebo primárně bezkřídých zástupců hmyzu jako jsou chvostnatky (Archaeognatha). Báze křídel byly podle této teorie původně vysoce komplexní a sestávaly z 32 samostatných skleritů. Naproti tomu báze současných zástupců hmyzu sestávají z maximálně 6 skleritů, které dle epikoxální teorie vznikly postupným srůstáním. Toto tvrzení je založené na detailním studiu fosilních zástupců hmyzu a na komparaci thorakálních a abdominálních tracheálních žáber vodních larev v rámci recentních řádů Ephemeroptera a Plecoptera (Bekker 1954, Bocharova-Messer 1959, 1965).

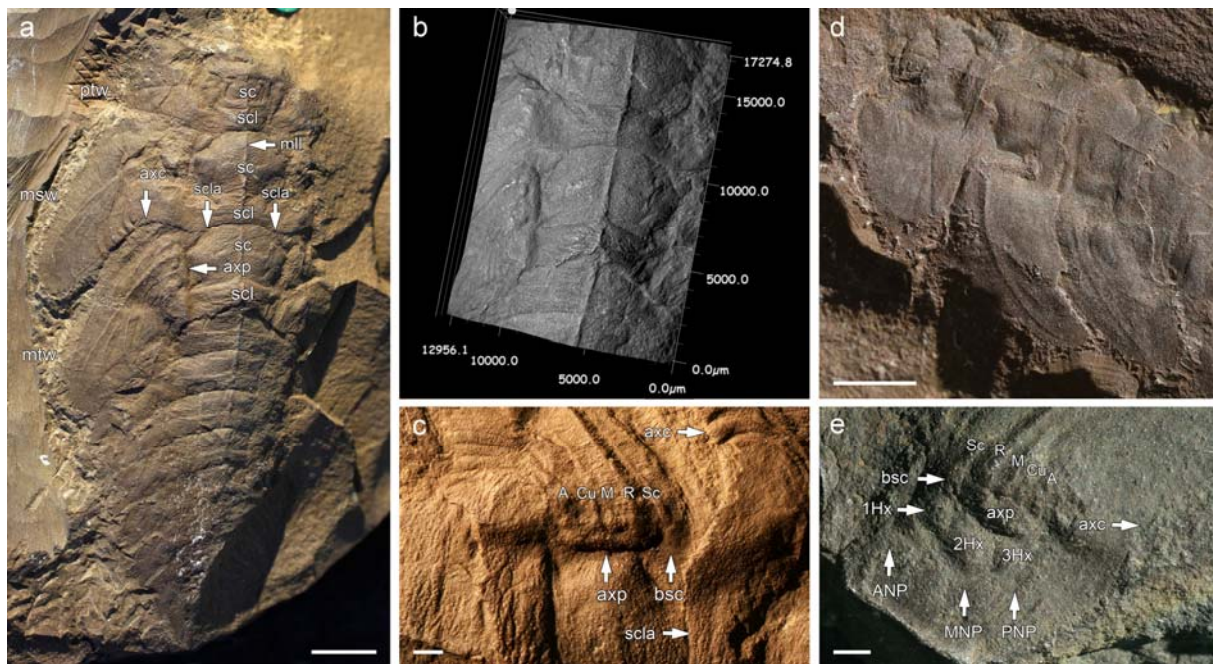


Obrázek 3. Přehled seriálních homologů křídel navrhovaných v klasických a evo-devo studiích ve vztahu ke konceptu duální hypotézy. Pozice navrhovaných homologů křídel u různých členovců jsou vyznačeny barevně: modrá (tergum), žlutá (pleuron) (převzato z Clark-Hachtel a Tomoyasu 2016).

Vedle zastánců epikoxální teorie velká skupina badatelů uvažuje křídla jako laterální výběžky thorakálních terg (např. Müller 1875, Crampton 1916, Snodgrass 1935, Matsuda 1970, 1981, Hamilton 1971, Rasnitsyn 1981). Tato alternativní hypotéza je založena na studiu recentních zástupců hmyzu a bývá nazývána jako paranotální. Hlavním argumentem je pozice základů křídel u nedospělých stádií ve vztahu k hrudi, především pak pleury a spirakul, které neodpovídají možnému odvození (vzniku) z přívěsku nohou (Matsuda 1970, 1981, Hamilton 1971). Taktéž ontogenetický vývoj naznačuje vznik křídel původně jako membránosních výběžků v oblasti mezi tergem a pleurou (Bocharova-Messer 1968, Hamilton 1971, Matsuda 1981).

Výzkumy buněčných a molekulárních mechanismů vývoje křídel ukazují, že dostupná data neposkytují jednoznačnou odpověď na otázku, zda křídla vznikla z přívěsků nohou nebo tělní stěny (Averof a Cohen 1997, Jockusch a Nagy 1997, Jockusch a Ober 2004). Zásadním nedostatkem bylo do nedávna i omezení studií na modelové organismy náležící do skupiny Holometabola (např. *Tribolium castaneum* (Herbst, 1797) (Coleoptera: Tenebrionidae) a *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Diptera: Drosophilidae)). Vývoj křídel u těchto skupin je ovšem velmi odvozený, což původní způsob vývoje značně zakrývá (Jockusch a Nagy 1997, Jockusch a Ober 2004).

S revoluční myšlenkou přichází Niwa a kol. (2010) navrhuující hypotézu, která je v určitém ohledu syntézou paranotální a epikoxální teorie. Autoři předpokládají, že vývojové molekulární mechanismy kontrolující vznik nohou jsou v následné fázi zodpovědné za vznik křídel. Spojení dorsální a pleurální části je nutné pro vznik plně vyvinutých a funkčních křídel na druhém a třetím hrudním článku. Tato hypotéza je podpořena studií Medved a kol. (2015) dokládající odlišný vývoj hlavy a prothoraxu od ostatních hrudních a abdominálních článků v souvislosti se vznikem *corpora cardiaca* a prothorakálních žláz. Autoři ukazují, že spirakula na meso- a metathoraxu vychází z pozic laterálně k bázi končetin a jsou pravděpodobně homologické konektivě mezi žábry a přívěsky u korýšů. Ellias-Neto a Belles (2016) dokazují ve své studii na švábech druhu *Blattella germanica* (Linnaeus, 1767), že nepřítomnost křídel na protothoraxu je určena genem *Sex combs reduced* (Scr). Následnou blokací tohoto genu dojde k vytvoření výběžků v lateroposteriorní oblasti pronota za současného přispění pleurální části tzv. epimeronu. Tato práce tak dává další pod-



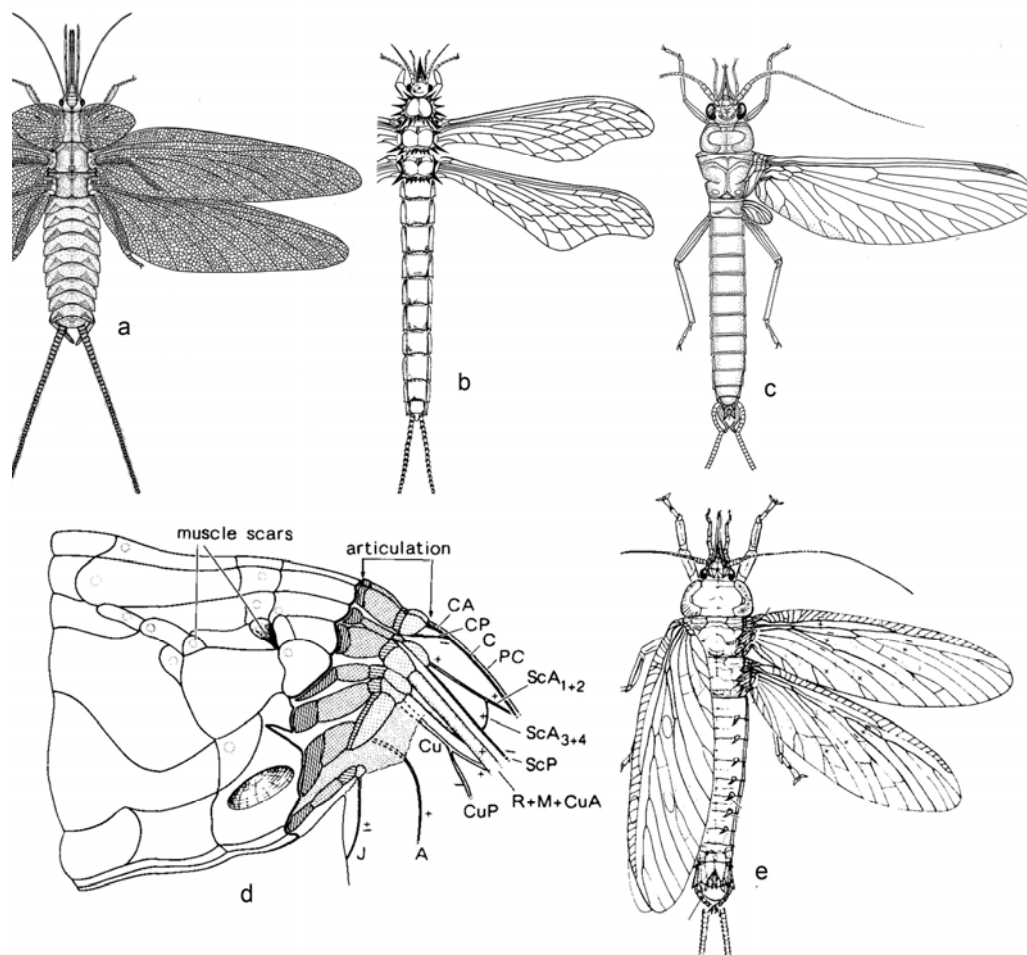
Obrázek 4. Nymfální stádia Palaeodictyoptera, artikulace křídelní pochvy: (a–c) *Idoptilus onisciformis*, svrchní karbon, Velká Británie: (a) habitus, (b) 3D rekonstrukce hrudních alinot, (c) metathorax s artikulací křídelní pochvy; (d) *Rochdalia parkeri*, svrchní karbon, Velká Británie; (e) *?Idoptilus* sp., svrchní karbon, Mazon Creek, Illinois, USA: axilární sklerity 1Hx, 2Hx, 3Hx podle modelu ancestrálního předka (Hamilton 1971). Měřítko: 5 mm (a); 1 mm (c,e); 3 mm (d). (převzato z Prokop a kol. 2017a).

poru duální hypozéze vzniku křídel u hmyzu. Clark-Hachtel a Tomoyasu (2016) shrnují dosavadní výsledky evo-devo studií, které v součtu výrazně podporují duální hypotézu vzniku křídel u hmyzu (obr. 3).

Naše práce se v tomto ohledu zaměřila na detailní studium křídelních pochev u jedné z ancestrálních linií Palaeoptera (Palaeodictyoptera) odkrývající vedle zřetelné mediální artikulace těchto pochev také široké spojení s notem zachovaných u různých nymfálních instarů (Prokop a kol. 2017a, obr. 4). Široké spojení křídelní pochvy s notem pravděpodobně umožňovalo pouze omezený pohyb, který mohl sloužit například k termoregulaci (Douglas 1981) nebo maximálně k omezenému plachtění (Wootton a Ellington 1991). Nicméně nymfy nebyly schopné aktivního letu vzhledem k obrovskému plošnému zatížení křídla (Wootton a Kukalová-Peck 2000). Tyto výsledky současně podporují duální hypotézu vzniku křídel a konvergentní redukci notálního spojení u odvozenějších linií pravděpodobně v důsledku rotace křídel během vývoje.

Při pohledu na dostupný fosilní záznam se situace nestává jasnější. Hmyzí křídla mohou být sledována až od hranice spodního a svrchního karbonu tzn.

přibližně 320 milionů let (Brauckmann a Schneider 1996, Prokop a kol. 2005). Ze svrchního karbonu existuje záznam již většiny hlavních linií jako jsou Panephemeroptera, Odonoptera, Palaeodictyoptera a Neoptera. Tato skutečnost naznačuje, že vznik křídel u hmyzu se udál mnohem dříve, jak nám naznačují nepřímé doklady z devonu (viz kapitola 2).



Obrázek 5. Rekonstrukce zástupců Palaeodictyoptera: (a) *Stenodictya lobata* Brongniart, 1890 (Palaeodictyoptera); (b) *Mischoptera* sp. (Megasecoptera); (c) *Diathema tenerum* Sinitshenkova, 1980 (Permothemistida); (d) detail artikulace křídla u Diaphanopteroidea; (e) *Permuralia maculata* (Kukalová-Peck a Sinichenkova, 1992) (Diaphanopteroidea) (převzato a upraveno z Kukalová-Peck (1991)).

Naše znalosti týkající se morfologie a systematiky dospělých stádií paleozoického hmyzu značně pokročily v posledních dekádách, především díky nasazení nových technik jako jsou environmentální skenovací elektronová mikroskopie (ESEM), rentgenová počítačová mikrotomografie, aj. (Garwood a Sutton 2010, Garwood a kol. 2012, Prokop a kol. 2016a). Nové hypotézy homologizace struktur založených na komparaci recentních a fosilních taxonů přinesly pozoruhodné výsledky týkající se fylogeneze a vyšší systematiky (např. Bechly 1996, Bechly a kol.

2001, Haas a Kukalová-Peck 2001, Kukalová-Peck a Lawrence 2004). Nicméně naše poznatky o nedospělých stádiích paleozoických skupin hmyzu a jejich postembryonálního vývoje jsou stále velmi kusé (např. Carpenter a Richardson 1968, Wootton 1972, Hubbard a Kukalová-Peck 1980, Kukalová-Peck 1978, 1983, Staniczek a kol. 2014, Haug a kol. 2016, Prokop a kol. 2013, 2016a,b, 2017a,b). Fosilní záznam nám podle některých autorů dokládá, že u řady fosilních zástupců Pterygota, jejichž křídla jsou plně funkční, dochází k svlékání více než jednou, což je model známý u primárně bezkřídlych skupin hmyzu (např. Zygentoma), u kterých dochází k svlékání dospělců opakovaně. U současných zástupců Pterygota jsou přítomna funkční křídla pouze u dospělců, s výjimkou jepic (Ephemeroptera) mající u většiny druhů dva okřídlené instary (subimago a imago).

Ústředním problémem pro identifikaci klíčových inovací hmyzího letu v evoluci je stále nerozřešená fylogeneze Pterygota, a to především v případě, ve kterém jsou uvažovány recentní a fosilní skupiny společně. Příkladem může být linie Palaeodictyoptera (= Rostropalaeoptera) vymírající na konci permu zahrnující v klasickém pojetí čtyři značně morfologicky odlišné skupiny (Diaphanopteroidea, Permothemistida, Palaeodictyoptera a Megasecoptera) sdílící specializované bodavě sací ústní ústrojí (obr. 5, dále viz kapitola 4.3). V kontextu evoluce letu však skupina Diaphanopteroidea s ostatními přináší značné potíže, protože je zde vyvinuto střečovité skládání křídel na zadeček. V závislosti na interpretaci tohoto znaku jako plesiomorfie nebo apomorfie dochází při rekonstrukci k odlišnému sledu evolučních událostí:

- (i) skládání křídel je plesiomorfní stav, v tomto případě tato schopnost byla ztracena u společného předka s Palaeodictyoptera a znovu se objevila u skupiny Diaphanopteroidea;
- (ii) skládání křídel je apomorfní stav, v tomto případě skládání vzniklo nejméně dvakrát nezávisle, jednou u předka Diaphanopteroidea a jednou u předka Neoptera;
- (iii) dalším možným vysvětlením je nezávislý vznik specializovaného bodavě sacího ústního ústrojí u skupin Diaphanopteroidea a skupin Palaeodictyoptera + Megasecoptera + Permothemistida.

Zde je nutné poznamenat, že v nedávno uveřejněné fylogenetické analýze Palaeoptera zahrnujících i fosilní zástupce vychází Diaphanopteroidea jako sesterská Permothemistida (Sroka a kol. 2015).

Tyto příklady ukazují, že správná interpretace znaků a rekonstrukce evoluční historie vyžaduje komplexní výzkum recentních a fosilních zástupců Pterygota.

4. Shrnutí publikovaných prací uspořádané tematicky

4.1. Křídla hmyzu: evoluční vývoj prvních letců

Enormní diverzita hmyzích křídel z hlediska tvaru, vzoru žilnatiny a konstrukce poskytuje ideální prostor pro jejich využití v rámci srovnávacích morfologických studií. Hlavní funkcí hmyzích křídel je ovšem třepotavý let. S ohledem na překonanou vzdálenost během pohybu je energie vynaložená na let čtyřikrát nižší nežli chůze (Schmidt-Nielsen 1972). Význam tohoto typu pohybu, totiž letu jako specializované adaptace v evoluci, byl upřednostněn nezávisle v několika skupinách živočichů. U hmyzu byl však let doveden k největší rozmanitosti z hlediska možných konstrukcí tělního plánu na rozdíl od ostatních letu schopných živočichů.

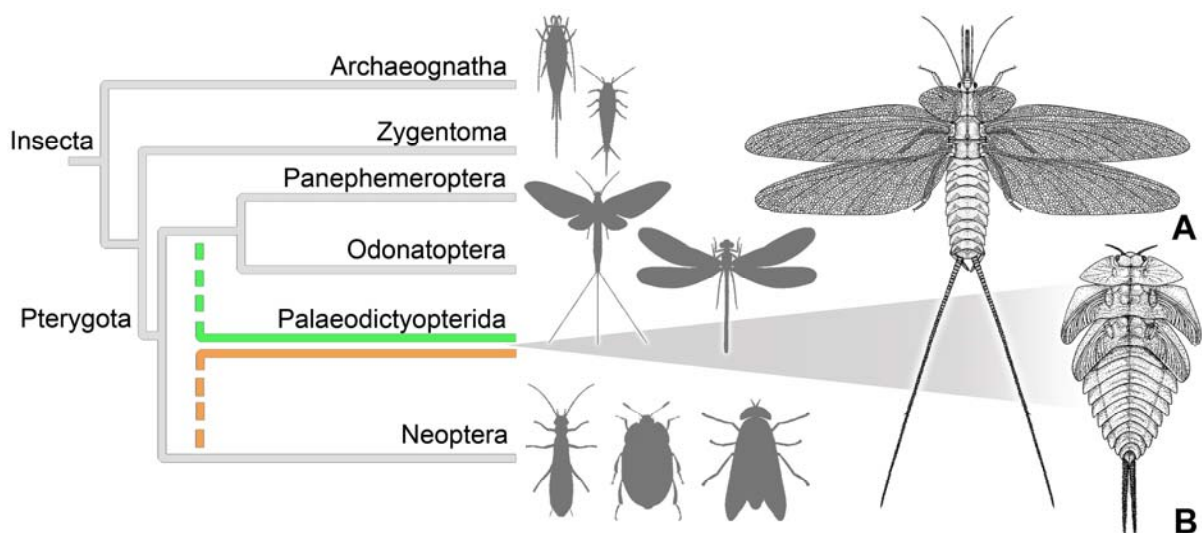
Aktivní let je jednou z nejpozoruhodnějších novinek hmyzí evoluce. Většina autorů předpokládá, že křídla hmyzu vznikla v evoluci pouze jednou, což také jednoznačně podporují výsledky fylogenetických analýz na základě morfologických a molekulárních datových souborů (např. Trautwein a kol. 2012, Misof a kol. 2014). Nápadná odlišnost basální artikulace křídel vážek (Odonata) a ostatních skupin křídlatého hmyzu ovšem dříve vedla některé autory k názoru, že křídla vznikla nejméně dvakrát (Matsuda 1970, 1981, La Greca 1980).

Neschopnost skládat křídla nad zadeček u zástupců řádů jepic a vážek na rozdíl od všech ostatních skupin hmyzu, u kterých jsou jedinci schopni skládaní v důsledku shodného uspořádání artikulačních skleritů, vedla ruského paleoentomologa A. Martynova (1925) k ustanovení v rámci křídlatého hmyzu dvou hlavních skupin Palaeoptera a Neoptera. Zatímco Neoptera jsou opakovaně silně podpořeny v kombinovaných analýzách, monofylie skupiny Palaeoptera byla opakovaně diskutována a zpochybňována (Willkommen 2008, Klass 2009). V nedávné době byla studována basální artikulace u vážek, jepic a novokřídlych (Neoptera), která dokládá na základě konservativních morfologických znaků jejich možnou homologizaci (Ninomiya a Yoshizawa 2009, Willkommen 2009). Hasenfuss (2002, 2008) již dříve ukázal prostřednictvím srovnávací morfologické studie možnost homologizace mesothorakálních svalů a jednotlivých částí subcoxy včetně svalů mezi primárně bezkřídlymi rybenkami (*Zygentoma*) a zástupci křídlatého hmyzu.

Jednou ze zásadních otázek hmyzí fylogeneze je tradičně zpochybňovaná monofylie skupiny Palaeoptera. Börner (1904) uvažuje jepice jako sesterskou skupinu všem ostatním skupinám křídlatého hmyzu (Metapterygota). Tato

představa byla podpořena na základě některých analýz morfologických i molekulárních dat (e.g., Staniczek 2000, Beutel a Gorb 2006, Zhang a kol. 2006). Schwanwitsch (1943) naopak odděluje vážky (Odonata) od ostatních skupin křídlatého hmyzu (Chiasmomyaria) na základě odlišností v uspořádání svalů. Tato hypotéza byla na počátku podpořena v omezené míře i fylogenomickými studiemi, ovšem s omezeným vzorkem taxonů (Simon a kol. 2009). Podpora pro monofylii Palaeoptera, tedy sesterských skupin jepic a vážek, existuje především na základě morfologických znaků v křídelní žilnatině a artikulaci křídla (Hennig 1981, Haas a Kukalovou-Peck 2001, Kukalová-Peck a kol. 2009). Jakkoli tato hypotéza byla v poslední době podpořena i několika analýzami morfologických a molekulárních dat (Kjer a kol. 2006, Regier a kol. 2010, Blanke a kol. 2012), stále jsou vztahy obou skupin nevyjasněné, což potvrzují výsledky jedné z posledních fylogenomických analýz (Misof a kol. 2014).

Při pohledu na fosilní záznam skupiny Palaeoptera jsou kromě kmenových (stem) linií jepic a vážek tradičně řazeny řády Paleodictyoptera, Diaphanopteroidea, Megasecoptera a Permothemistida náležící do skupiny Palaeodictyoptera (= Rostropaleoptera) sdílící unikátní typ bodavě sacího ústního ústrojí (viz kapitola 4.3).



Obrázek 6. Dvě hlavní hypotézy fylogenetického postavení skupiny Palaeodictyoptera. Zjednodušené schéma fylogeneze vycházející z práce Misof a kol. (2014): Palaeodictyoptera (= Palaeodictyoptera + Megasecoptera + Permothemistida + Diaphanopteroidea) jako sesterská skupina Hydropalaeoptera podle Kukalová-Peck (1983) [zeleně] nebo Palaeodictyoptera jako sesterská skupina Neoptera [oranžově] (Sroka a kol. 2015). (a) *Stenodictya lobata* (Palaeodictyoptera), rekonstrukce dospělce, svrchní karbon, Francie. (b) *Rochdalia parkeri* (Palaeodictyoptera), rekonstrukce nymfy, svrchní karbon, Velká Británie (převzato z Prokop a kol. 2017a).

Tato skupina byla značně diversifikována během svrchního paleozoika a vymírá na hranici permu a triasu. V nedávné době byla uveřejněna fylogenetická analýza "palaeopterních" skupin zahrnujících i fosilní zástupce, která zpochybňuje taxony Hydropalaeoptera a Rostropalaeoptera jako sesterské skupiny (Sroka a kol. 2015). Palaeodictyoptera zde vychází překvapivě jako sesterská skupina Neoptera (obr. 6).

4.2. Nejstarší "nesporné" doklady Pterygota a Holometabola

Fosilie dokládající první výskyt dané skupiny slouží jako důležité kalibrační body uvádějící minimální staří dané linie, na jejichž základě je možné provést kalibraci fylogenetického stromu (např. Rehm a kol. 2011, Fikáček a kol. 2012, Ronquist a kol. 2012, Misof a kol. 2014). Publikovaný nález pocházející ze spodního karbonu (stupně Namur A/E1, cca 324 mil. let) hornoslezské pánve severovýchodní části České republiky představuje prozatím nejstarší přímý doklad křídlatého hmyzu (Pterygota) (Prokop a kol. 2005). Na základě vzoru zachované křídelní žilnatiny byl nález systematicky zařazen do skupiny Archaeorthoptera, která je považována za kmenovou (stem) linii v rámci orthopteroidního hmyzu. Vedle primárně bezkřídých zástupců hmyzu a problematických nálezů jako je např. *Rhyniognatha hirsti* Tillyard, 1928 ze spodního devonu je tento nález prvním spolehlivým dokladem doplňující nepatrně mladší druh *Delitzia bitterfeldensis* Brauckmann a Schneider, 1996 náležící k vymřelé skupině Palaeodictyoptera (Brauckmann a Schneider 1996).

Další evoluční novinkou zásadního významu je vznik holometabolie, čili existence klidového (quiescentního) stádia během ontogeneze vyrovnávající rozdíly mezi larvou a dospělcem často obývajícím odlišné typy prostředí. Tento typ vývoje je charakteristický pro téměř 85% současných druhů hmyzu, z nichž větší část náleží k řádům Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, a Diptera. Dvě nedávno publikované práce přinášejí nové nálezy pocházející ze svrchního karbonu Francie a dokládají značnou diversitu skupiny Holometabola již během svrchního karbonu (Nel a kol. 2007, 2013). Doklady svědčící pro druhovou rozmanitost hmyzu s dokonalou proměnou byly ještě do nedávné doby spojovány s počátkem druhohor navzdory početnému zastoupení některých skupin již od permu. Nové nálezy systematicky patřící ke skupinám Coleoptera, Hymenoptera a Panorpida svědčí pro výraznou diverzifikaci hmyzu s dokonalou proměnou již během svrchního karbonu.

Nejzajímavějším aspektem je ovšem jejich tělní miniaturizace, která umožnila přežití ve stínu nápadných paleopterních a polyneopterních skupin hmyzu dosahujících v ojedinělých případech gigantických forem jako např. vážky z čeledi Meganeuridae dosahující rozpětí křídel až 70 cm.

4.3. Morfologie a taxonomie vybraných paleozoických skupin

Panephemeroptera a Odonatoptera

Zařazení fosilií do vyšších systematických taxonů je v některých případech obtížné vzhledem k časté přítomnosti mosaiky znaků s řadou konvergencí. Typickým příkladem může být čeleď Syntonopteridae, která byla dříve řazena do řádu Palaeodictyoptera a později uvažována jako vnitřní skupina jepic Panephemeroptera, především na základě přítomnosti interkalárních žilek (např. Edmunds a Traver 1954, Kukalová-Peck 1985, Carpenter 1992, Prokop a kol. 2010). Přítomnost tohoto znaku ovšem nemůže být uvažována jako autapomorfie skupiny Hydropalaeoptera (Ephemeroptera + Odonatoptera) vzhledem k výskytu u některých zástupců řádu Palaeodictyoptera, např. Calvertiellidae a Namuroningxiidae (Béthoux a kol. 2007, Prokop a Ren 2007). Navíc řada konvergentních znaků napříč liniemi jsou zjevné plesiomorfie. Křídelní žilnatina u palaeopterních skupin má výrazné střídání konvexních a konkávních žilek včetně výrazně vyvinuté žilky MA a vždy přítomného kmene M. K dalším důležitým znakům patří zřetelné oddělení žilek RA a RP od báze křídla (Lameere 1922, Kukalová-Peck 1991). Jak je patrné z předešlého, systematické zařazení některých fragmentárních fosilií izolovaných křídel může být obtížné, a proto v některých případech mezi autory nepanuje jednoznačný konsensus.

Řád jepice (Ephemeroptera) může být uvažován z hlediska systematického postavení jako sesterská skupina k ostatním skupinám křídlatého hmyzu (Metapterygota), sesterská skupina Neoptera nebo sesterská skupina vážek (Odonatoptera), tzv. Palaeoptera. Křídla u jepic jsou charakterizována plným počtem hlavních žilek s nápadně silnou korugací (střídáním konvexních a konkávních žilek), přítomností tzv. interkalárních žilek a při basi silně klenutou konvexní kostální sponou. Několik dalších kmenových skupin (stem groups) známých výhradně z fosilního záznamu potom tvoří společně s řádem jepic skupinu Panephemeroptera (Sroka a kol. 2015). Zástupci známí z paleozoika mají přední a zadní křídla téměř

homonomní na rozdíl od mezozoických, kenozoických a současných, kde jsou zadní křídla nápadně zmenšená nebo úplně redukována (s výjimkou jurských Mesephemeridae a Mickoleitiidae) (Staniczek a kol. 2011). Známa jsou také nedospělá stádia u permských zástupců náležících do čeledi Protereismatidae dokládající artikulované křídelní pochvy s hrudí a tracheizací korespondující s nervaturou křídel dospělců (Kukalová 1968, Hubbard a Kukalová-Peck 1980). Syntonopteroidea je vůbec nejstarší linií v rámci Panephemeroptera s doklady pocházejícími od svrchního karbonu do spodního permu a u které nacházíme řadu plesiomorfních znaků. Navrženy byly synapomorfie v křídelní žilnatině pro skupinu Syntonopteroidea (*sensu novo*) a pro potenciální clade ((Ephemeroptera + Syntonopteroidea) + Odonoptera) dobře odlišitelné od skupiny Palaeodictyopterida (Prokop a kol. 2010). Dále byla přehodnocena systematická pozice některých dalších druhů v rámci nadčeledi Syntonopteroidea. Nově byl popsán druh *Anglolithoneura magnifica* Prokop, Nel a Tenny, 2010 (Syntonopteridae) ze sideritové konkrece svrchního karbonu hrabství Lancashire (Velká Británie) v monotypickém rodu *Anglolithoneura* Prokop, Nel a Tenny, 2010, který se odlišuje od všech doposud popsaných na základě unikátní struktury žilnatiny zadního křídla v rámci čeledi Syntonopteridae. Současně se jedná o vůbec první nález zástupce této čeledi ze svrchního karbonu Evropy. Blízká příbuznost nově popsaného druhu s *Lithoneura lameerei* Carpenter, 1938 z lokality Mazon Creek (Illinois, USA) poskytuje podporu o disperzi fauny v rámci Euroameriky během svrchního karbonu.

Jednou z klíčových, nicméně problematických fosilií, je *Triplosoba pulchella* (Brongniart, 1883) popsána ze svrchního karbonu věhlasné francouzské lokality Commentry. Podle některých autorů a nedávné fylogenetické analýzy palaeopterních skupin vychází čeleď Triplosobidae jako sesterská skupina k Ephemerida (Sroka a kol. 2015). Na druhou stranu *Triplosoba* nese sérii znaků v křídelní žilnatině značně netypických pro zástupce Panephemeroptera jako např. basální oddělení žilky MA od R a RP odlišné na předních a zadních křídlech, absenci ScA apod. Na základě naší nedávné revize holotypu a nalezení nových znaků v křídelní nervatuře bylo provedeno přeřazení do skupiny Palaeodictyopterida, jak dříve navrhovali (Forbes 1943, Willmann 1999). Sdílení dlouhého basálního spojení mezi žilkami R, M a Cu se zástupci řádu Diaphanoterodea může ukazovat na možné postavení v blízkosti této skupiny. Nicméně řada jiných znaků v čele s nemožností skládat křídla nad zadeček

a přítomnosti mediálního filamentu naopak svědčí proti tomuto systematickému zařazení (Staniczek a kol. 2011).

Jednou z nápadně habituelně odlišných skupin hmyzu jsou vážky (Odonoptera) zahrnující recentní podřády Epiprocta a Zygoptera vedle spektra vyhynulých skupin jako jsou např. známé gigantické druhy náležící do skupiny Meganisoptera (obr. 2). Význačnou synapomorfii zástupců této skupiny jsou křídla artikulovaná pouze pomocí dvou velkých destiček (kostální a axilární).

Tato evolučně velmi stabilní linie byla v geologické minulosti výrazně diverzifikována a nejstarší doklady pochází již ze svrchního karbonu (Riek a Kukalová-Peck 1984, Bechly a kol. 2001). Křídla je možné charakterizovat výraznou redukcí anální oblasti především na předních křídlech, ScP dosahuje kostálního okraje před apexem křídla a anální spona s Z- smyčkou na CuP v bodě spojení s AA. Prothorakální křídélka přítomna u čeledi Eugeopteridae byla pravděpodobně artikulována, schopná omezeného pohybu, zatímco u čeledi Erasipteridae není jejich artikulace potvrzena (Riek a Kukalová-Peck 1984, Bechly a kol. 2001). Zástupci obou čeledí postrádají např. arcus nebo nodus a reprezentují stem linie vážek známé výhradně ze svrchního karbonu (obr. 2). Vážky skupiny Meganisoptera (Protodonata) jsou známé především největším rozpětím křídel dosahujícím až 71 cm u spodně permského druhu *Meganeuropsis permiana* Carpenter, 1939 známého z lokality Elmo v Kansasu, USA. Gigantické druhy ve svrchním paleozoiku jsou známé také u jiných skupin hmyzu např. *Bojophlebia prokopi* Kukalová-Peck, 1985 s rozpětím dosahujícím téměř 50 cm. Jednou z upřednostňovaných hypotéz vysvětlení existence gigantismu u hmyzu a dalších členovců je zvýšená koncentrace kyslíku v atmosféře umožňující větší pasivní přenos přes trachee do tkání (Graham a kol. 1995). Tato hypotéza byla testována např. chovem druhu *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 v podmínkách se zvýšeným obsahem kyslíku, které vedlo ke zvětšení tělní velikosti o cca 15-21% již po 11 generacích (Klok a Harrison 2009). Jiným vysvětlením může být zvětšující se tělní velikost u některých druhů jako výsledek evolučního závodu mezi predátorem a kořistí např. Palaeodictyoptera (Hasenfuss 2008). Paleozoická skupina Meganisoptera je v současnosti uvažována jako stem group k současným vážkám (Odonata) odlišující se v křídelní žilnatině absencí nodu, diskoidálního pole a plamky (Nel a kol. 2009). Křídla u zástupců čeledi Meganeuridae jsou tvořena stovkami malých polygonálních polí. Pravý nebo částečně vyvinutý nodus s více nebo méně šikmými subnodálními žilkami přibližně ve středu křídla se

objevuje u skupiny Nodilata zahrnující Protanisoptera a Discoidalina (Bechly 1996). Protanisoptera je široce rozšířená skupina v permu nápadná homonomními křídly nebo zadním párem křídel nepatrně delším, šikmou žilkou ScA, a především žilkou RA procházející plamkou, což je konvergentní znak znám současně u skupiny Palaeodictyoptera.

Jednou z nejvíce diverzifikovaných "skupin" během paleozoika a mesozoika jsou 'Protozygoptera' sestávající tradičně ze dvou hlavních linií Permagrionoidea a Archizyoptera. Archizyoptera jsou monofylem a sesterskou skupinou Panodonata zahrnující současné skupiny šidélek a vážek (crown group Odonata) a blíže příbuzné kmenové linie. Protozygoptera je z těchto důvodů parafyletickou skupinou. Diagnostické znaky obou linií Permagrionoidea a Archizyoptera byly přehodnoceny a několik nových druhů bylo následně popsáno (Nel a kol. 2012). Zatímco velké druhy linie Permagrionoidea vymírají na hranici permu a triasu, drobnější zástupci skupiny Archizyoptera přežívají od svrchního karbonu až do spodní křídly. Tato skupina také dokládá vysokou morfologickou stabilitu vzoru křídelní žilnatiny od svrchního karbonu do sv. triasu.

Vážky jsou také jednou z nejvhodnějších skupin pro konfrontaci dat mezi fosilními a recentními zástupci vstupujícími do fylogenetických analýz (Bybee a kol. 2008). Bohatý fosilní záznam v rámci této skupiny je možné sledovat již od svrchního karbonu. Většinu nálezů tvoří křídla s dobře zachovanou nervaturou, která jsou využívána v systematice. Nicméně fosilní záznam taktéž poukazuje na značnou neúplnost dat současné fauny. Oproti současným dvěma liniím (Zygoptera a Eiprocta) jsou již během křídly dokumentovány další čtyři význačné linie (Tarsophlebioidea, Isophlebioptera, Heterophlebioptera a Stenophlebioptera). Některé z těchto skupin byly dříve řazeny mezi 'Anisozygoptera'. V případě doplnění paleozoických linií Meganisoptera, Protanisoptera a Triadophlebiomorpha se situace ještě více zkomplikuje. Navíc poslední jmenovaná (Triadophlebiomorpha) dosahuje morfologické disparity a diverzity jako celý řád Odonata v současné fauně.

Na základě těchto údajů je nutné počítat, že fylogenetické analýzy recentních zástupců skupiny Odonata ignorují okolo 90% původní diversity a současně i morfologické disparity. Řešením může být analýza zahrnující morfologická data o fosilních a recentních zástupcích. Další možností je využití nejstarších fosilií dané linie ke stanovení minimálního stáří divergence a následné kalibrace fylogenetického stromu (např. Kohli a kol. 2016).

Palaeodictyoptera (= Rostropalaeoptera)

Palaeodictyoptera představuje enormě diverzifikovanou svrchně paleozoickou skupinu hmyzu se specializovaným bodavě sacím ústním ústrojím přizpůsobeným k sání na rostlinách (Kukalová-Peck 1974, 1991; Grimaldi a Engel 2005). Vedle této synapomorfie jsou další diagnostické znaky pro jednotlivé řády přítomné především na křídlech. K nadřádu Palaeodictyoptera jsou tradičně řazeny čtyři řády: Palaeodictyoptera s bohatě větvenou křídelní nervaturou a u některých druhů přítomností kratších křidélek (winglets) na prvním hrudním článku; Megasecoptera nesoucí úzká často stopkovitá křídla; Permothemistida (= Diclptera) mající výrazně redukovaná zadní křídla a Diaphanopteroidea, u kterých byla křídla v klidu složena střechovitě nad zadečkem. Jakkoli někteří autoři pokládají tuto skupinu za parafyletickou (např. Willmann 2004), unikátní typ ústního ústrojí spíše podporuje její monofylii. Doposud jediná fylogenetická analýza odhaluje vzájemné příbuzenské vztahy v rámci Palaeodictyoptera a potvrzuje dřívější hypotézu (Bechly 1996, Sroka a kol. 2015). V této analýze současně vychází Palaeodictyoptera jako sesterská skupina Neoptera.

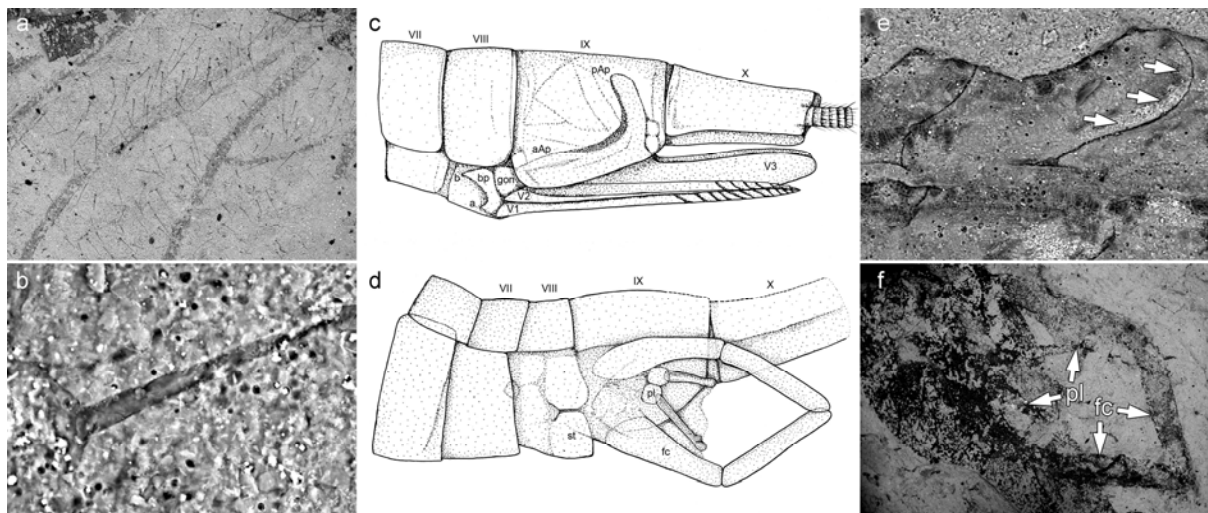
Ústní ústrojí ve formě rostra u jednotlivých zástupců Palaeodictyoptera je velmi variabilní v délce a tvaru, což pravděpodobně souvisí s adaptací k sání na různých hostitelských rostlinách (Shear a Kukalová-Peck 1989, Pecharová a kol. 2015b). Rekonstrukce uvedená v několika dřívějších studiích se shoduje na struktuře mandibulárních a maxilárních styletů a zpravidla stejně dlouhých článkovaných maxilárních palpů (Laurentinaux 1953, Sharov 1973, Kukalová-Peck 1991). Nicméně prozatím nebylo dosaženo konsensu o přítomnosti nebo absenci některých dalších struktur jako např. přítomnosti drápků na posledním článku maxilárních palpů. Naše nedávné studie provedené na souboru více než 50 jedinců ze skupiny Megasecoptera svrchního karbonu Číny umožnily detailní studium morfologie včetně kutikulárních mikrostruktur u druhu *Brodioptera sinensis* Pecharová, Ren et Prokop, 2015 nesoucí extrémě dlouhé rostrum (Pecharová a kol. 2015a). Pomocí ESEM bylo pod maxilárními stylety odhaleno výrazně kratší labium sestávající z páru lobů a mikrostruktura apikální části maxilárních palpů ukázala přítomné shluky makrotrichií (Prokop a kol. 2016b)

Křídla u skupiny Palaeodictyoptera dokládají ohromující morfologickou různorodost ve tvaru a vzoru žilnatiny (Carpenter 1992). Wootton a Kukalová-Peck

(2000) shrnují nejdůležitější morfologické znaky a letové adaptace objasňující letové možnosti a techniky u jednotlivých skupin Palaeoptera a současně významnost některých morfologických struktur z hlediska jejich funkce. Naše studie provedená na zástupcích čeledi Brodiidae ukazuje některé specializované struktury v křídelní žilnatině jako např. krátkou žilku ScA, která není prakticky známa v rámci řádu Megasecoptera a dále specializovanou příčnou žilku mezi A1 a CuP umožňující zpevnění posteriorní části křídla (Prokop a kol. 2017b). Použitím ESEM na křídlech *B. sinensis* (Brodiopteridae) ukázalo na žilkách a membráně přítomnost mechanoreceptorů - (makrotrichií) (obr. 7a,b). Detailní morfologické studium odhalilo u tohoto druhu dvě odlišná stadia: (i) čerstvě svlečené imago nebo subimago s průhlednou křídelní membránou a hustě shlukovanými setami především v basální části křídla a (ii) dospělce s tmavě zbarvenými konci křídel a méně shlukovanými setami na povrchu křídel (Prokop a kol. 2016b).

Vnější kopulační orgány u zástupců Palaeodictyoptera jsou velmi zřídka zachované a to především u obou pohlaví téhož druhu. Mezi nejznámější příklady patří *Asthenohymen uralicum* Zalessky, 1939, *Permuralia maculata* (Kukalová-Peck a Sinichenkova, 1992) (oba Diaphanopteroidea) a *Homoioptera vorhallensis* Brauckmann a Koch 1982 (Palaeodictyoptera) (Brauckmann 1991, Kukalová-Peck 1992, Rasnitsyn a Novokshonov, 1997). S pomocí ESEM byla studována u druhu *B. sinensis* detailní morfologie samčích a samičích vnějších kopulačních orgánů, která byla doposud málo známa u zástupců řádu Megasecoptera (Prokop a kol. 2016b). Samčí genitálie sestávají z dvoučlánekových gonopodů distálně zahnutých a rozděleného penisu, který má dva zvětšené vývody s tenkými apikálními výběžky. S tímto typem se setkáváme u recentních jepic (Ephemeroptera) (obr. 7d,f).

Samičí genitálie tvoří endofytický ovipositor sestávající ze dvou párů řezacích valvul (V1 a V2) a páru krycích valvul (V3) na povrchu se shluky dlouhých set (makrotrichií). Dorsální hrana valvul V1 ve tvaru podélného žlábků (aulax) tvoří posuvný spoj (olistheter) umožňující posun prvního a druhého páru valvul proti sobě jako pilky (Matushkina a Lambret 2011). Tento endofytický typ kladélka je znám u současných zástupců vážek podřádu Zygoptera (šidélka). Na povrchu V1 a V2 jsou u *B. sinensis* v apikální části výrazné hákovité výběžky umožňující řezání rostlinných pletiv (obr. 7c,e). Překvapením jsou ovšem krycí valvuly (V3) na jejichž apexu chybí styly.



Obrázek 7. *Brodiaoptera sinensis* Pecharová, Ren a Prokop, 2015: (a-b) microfotografie povrchových struktur v anální oblasti zadního křídla, (c-d) perokresby vnějších genitálií samice a samce, (e) detail valvul ovipositoru V2 s výraznou mikrostrukturou, (f) detail samčích vnějších genitálií (převzato z Prokop a kol. 2016b).

Experimentální studie provedené na recentních zástupcích vážek s endofytickým ovipositorem ukázaly, že odstranění stylů ovlivnilo pozici vajíček ve snůšce a tedy sensorické orgány přítomné na stylech řídí proces kladení (Matushkina a Gorb 2002). Tento stylus je navíc přítomen u známých zástupců z řádů Diaphanopteroidea a Palaeodictyoptera (např. Kukulová-Peck 1992, Rasnitsyn a Novokshonov 1997). Odlišnosti v morfologii ovipositoru a souvisejícího oviposičního chování u jednotlivých skupin v rámci Palaeodictyoptera tak existovaly již od svrchního karbonu. Tyto výsledky ukazují možný potenciál nových mikroskopických technik umožňující přesnější rekonstrukce a především pochopení funkce prostřednictvím komparace homologických struktur u recentních příbuzných skupin.

Zatímco křídla patří k nejčastěji nalézaným fosiliím, křídelní pochvy nymfálních stádií nebo nymfální exuvie náležící zástupcům Palaeodictyoptera jsou zřídka nalézány ve fosilním záznamu (Wootton 1972, Sinitshenkova 1979, Prokop a kol. 2013, 2016a, 2017a,b). A právě řád Palaeodictyoptera je klíčovou skupinou debat týkajících se původů křídel, jelikož křídelní pochvy nymf jsou artikulované a schopné omezeného pohybu (Wootton a Ellington 1991). Naše studie zaměřená na spojení pochvy s hrudí odhalila vedle mediálně artikulované části také anteriorní a široké posteriorní spojení s notem, což podporuje nedávno navržený duální model vzniku hmyzího křídla u nedospělých stádií (Niwa a kol. 2010, Prokop a kol. 2017a). Na některých studovaných nymfách bylo navíc možné identifikovat jednotlivé části

(sklerity) artikulačního aparátu a ukázat detail spojení pochvy s hrudí. Vzájemné uspořádání skleritů navíc veskrze odpovídá dříve navrženému modelu předka křídlatého hmyzu (Pterygota) (Hamilton 1971).

Zatímco nymfy Palaeodictyoptera byly ještě na počátku dvacátého století považovány za vodní (např. Handlirsch 1906) současné doklady spíše potvrzují společný život larev a dospělců v terestrických habitatech. Důvodem je především specializovaný typ ústního ústrojí a chybějící adaptace pro život ve vodě např. tracheální žábra (Shear a Kukulová-Peck 1989; Prokop a kol. 2016a). Cílem našeho dalšího výzkumu je právě důraz na objasnění funkce vybraných morfologických struktur u nymf a dospělců této ancestrální skupiny křídlatého hmyzu.

5. Významné nálezy fosilního hmyzu z našeho území a cíle dalšího výzkumu

Tradice studia hmyzích fosilií z našeho území je úctyhodná a první práce pochází již z konce devatenáctého století z pera Antonína Friče (1869, 1880) a Ottomara Pravoslava Nováka (1877, 1880), kteří publikovali především ojedinělé nálezy z karbonu středních a západních Čech a terciérní fauny z oblasti Českého středohoří a podkrušnohorských pánví. Následováni byli Johannem V. Deichmüllerem (1881), který uveřejnil svrchně eocenní entomofaunu z diatomitů věhlasné lokality Kučlín nedaleko Bíliny. Terciérní hmyzí faunou se zřetelem na vodní brouky pocházející z oblasti podkrušnohorských pánví se zabýval Pavel Říha, který publikoval také náš první katalog fosilního hmyzu (Říha 1979). Studium a revizí některých fosilních druhů vybraných skupin ploštic (Heteroptera: Notonectidae) se v širším měřítku zabývá i Pavel Štys (Štys a Říha 1975).

Světového věhlasu se dostalo především našemu spodně permskému hmyzu z lokality Obora a dalších v Boskovické brázdě zásluhou Jarmily Kukalové-Peck, která dlouholetým a neúnavným sběrem materiálu v týmu studentů a pracovníků PŘF UK nashromáždila fascinující kolekci. Publikované práce s více než stovkou popsanych druhů tak zařadily Oboru mezi světově proslulá naleziště spodně permského hmyzu jako jsou např. Elmo, Midco a Carrizo Arroyo v USA, Čekarda v Rusku nebo Belmont v Australii. Mezi nejznámější patří jedny z nejstarších brouků náležící do čeledi Tshekardocoleidae (Kukalová 1969, Kirejtshuk a kol. 2014). Kromě zmíněných objevů z Obory se Jarmila Kukalová-Peck výrazně proslavila rozpracovanou epikoxální teorií vzniku křídel u hmyzu a pracemi o evoluci hmyzu především na základě srovnávací morfologie křídelní žilnatiny (např. Kukalová-Peck 1978, 1983, 2008 aj.).

Nové nálezy spodně miocenního hmyzu pocházející z dolu Bílina v severních Čechách nalezené v 90-tých letech 20. století přinesly řadu zajímavých objevů jako např. potvrzení výskytu termitů rodu *Ulmeriella* z čeledi Hodotermitidae, zpracování vodních brouků čeledí vodomilovití (Hydrophilidae) a potápníkovití (Dytiscidae) nebo vůbec nejstarší nález motýla z čeledi hřbetozubcovití (Notodontidae) (např. Prokop a Nel 1999, Fikáček a kol. 2008). V návaznosti na výzkum hmyzu byly také studovány hmyzí afekce na rostlinách jako jsou různé typy žíru, háčky a miny. Výsledkem detailního studia těchto asociací jsou např. objevené háčky bejlmorek (Diptera: Cecidomyiidae) na tisovci pochybném (*Taxodium dubium*), jejichž morfologie a

distribuce odpovídá recentním hálkám dosud nepopsaného druhu *Taxodiomyia* sp. na tisovci dvouřadém rostoucího v jihovýchodní části USA (např. Knor a kol. 2013).

Dalším cílem zájmu je studium jantarových inkluzí hmyzu a dalších členovců pocházejících ze středního eocénu bělověžského souvrství v Bílých Karpatech (např. Prokop a Nel 2005). Geochemické analýzy potvrzují nepřítomnost jantarové kyseliny typické pro baltský jantar a vymezují producenta jantaru ze skupiny krytosemenných rostlin (Mátł a kol. 1999). Dosud publikované studie popisující nové zástupce blanokřídleho (Hymenoptera: Scelionidae) a dvoukřídleho hmyzu (Diptera: Dolichopodidae, Phoridae, Scatopsidae) ukazují na významnost této lokality v kontextu ostatních paleogenních, ale i křídových lokalit (např. Prokop a Nel 2005, Tkoč a kol. 2016).

Hlavní směr výzkumu je v současnosti soustředěn na studium morfologie nymfálních pochev, křídel a letového aparátu u paleozoických Palaeoptera s použitím klasických i moderních vizualizačních technik jako HR X-ray tomografie a environmentální skenovací elektronové mikroskopie (ESEM). Získaná data jsou srovnávána především s artikulací u recentních skupin známé z literatury a dále prostřednictvím pitev. Paralelně je studium u paleozoických Palaeoptera zaměřeno na mikrostrukturu a detailní morfologii ústního ústrojí a vnějších genitálií. Materiál zahrnuje kromě klasických typových jedinců i početné série pocházející z nedávno objevených lokalit Xiaheyan v severní Číně, Sosnowiec v Polsku nebo prozatím nestudované nálezy z lokality Mazon Creek v USA. Mimořádně dobré zachování u některých exemplářů dává možnost komplexnějšího studia vývoje sledovaných struktur v průběhu ontogeneze nebo umožňuje interpretaci z hlediska funkční morfologie (např. Prokop a kol. 2016b, Prokop 2017a).

6. Závěr

Předložená habilitační práce sestává z pěti základních částí, které dokládají význam studia hmyzích fosílií na příkladových studiích. Úvodní kapitola představuje čtenáři hlavní evoluční novinky pravděpodobně zodpovědné za současnou enormní diverzitu hmyzu. Oproti současné fauně je fosilní záznam hmyzu pouze střípkem z původního spektra paleodiverzity převážně známý z nalezišť s vyjimečným zachováním (tzv. typ Lagerstätte). Tato kapitola současně představuje hraniční obor paleoentomologii ve světle moderních mikroskopických a zobrazovacích metod a současně zdůrazňuje nezastupitelný význam fosílií jako kalibračních bodů pro stanovení minimálního stáří linií v časově kalibrovaných fylogenetických stromech nebo např. testování paleobiogeografických scénářů. Druhá kapitola se stručně zabývá výstupem členovců na souš a kolonizací terestrických ekosystémů, která proběhla ve více liniích nezávisle. Současně je uveden i nejstarší doklad stonožkovce ze středního siluru Skotska nesoucí zřetelně zachovalá tracheální spirakula. Záznam o existenci skupiny Hexapoda se však poprvé objevuje až ve spodním devonu formace Rhynie a to především nálezy chvostoskoků. V období od svrchního devonu do spodního karbonu je záznam hmyzu znám pouze na základě několika fragmentárních fosílií v důsledku nedostatku příhodných lokalit s terestrickými sedimenty. K náhlé změně dochází až na hranici spodního a svrchního karbonu kdy se objevují zástupci několika skupin křídlatého hmyzu (např. Archaeorthoptera, Paoliida, Palaeodictyoptera) svědčící o jejich předešlé evoluční historii. Třetí kapitola se krátce zabývá hlavními hypotézami vzniku křídel a schopností letu, které jsou jednou z kruciólních evolučních novinek hmyzí evoluce vedle dokonalé proměny tzv. holometabolie. Nevyjasněnou otázkou však stále zůstává basální divergence křídlatého hmyzu a homologizace hlavních stavebních plánů u skupin jepice (Panephemeroptera), vážky (Odonatoptera), novokřídílí (Neoptera) a paleozoické Palaeodictyoptera. Čtvrtá kapitola předkládá autorem vybrané výsledky publikovaných prací uspořádané do tří tematických celků: i) křídla hmyzu: evoluční vývoj prvních letců, ii) nejstarší "nesporné" fosilní doklady Pterygota a Holometabola, a iii) vybrané studie morfologie a taxonomie. Pátá kapitola shrnuje historii výzkumu na našem území a uvádí některé významné nálezy.

7. Literatura

- Averof, M., Cohen, S.M. 1997. Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills. *Nature*, **385**: 627–630.
- Bechly, G. 1996. Morphologische Untersuchungen am Flügelgädder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata. *Petalura*, Böblingen, Special Volume **2**: 402 pp.
- 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.
- Bekker, E.G. 1954. Concerning the origin and development of the insect wing - Part 2 - Concerning the structure, mechanics and origin of the flight apparatus of mayflies (Ephemeroptera). *Vestnik Moskovskogo Universiteta - Serija fiziko-matematicheskich i estestvennykh nauk*, **3**: 119–130.
- Béthoux, O., Nel, A., Schneider, J.W., Gand, G. 2007. *Lodetiella magnifica* nov. gen. and nov. sp. (Insecta: Palaeodictyoptera; Permian), an extreme situation in wing morphology of palaeopterous insects. *Geobios*, **40**: 181–189.
- Béthoux, O., Voigt, S., Schneider, J.W. 2010. A Triassic palaeodictyopteran from Kyrgyzstan. *Palaeodiversity*, **3**: 9–13.
- Beutel, R.G., Gorb, S.N. 2006. A revised interpretation of the evolution of attachment structures in Hexapoda with special emphasis on Mantophasmatodea. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, **64**: 3–25.
- Blanke, A., Wipfler, B., Letsch, H., Koch, M., Beckmann, F., Beutel, R., Misof, B. 2012. Revival of Palaeoptera - head characters support a monophyletic origin of Odonata and Ephemeroptera (Insecta). *Cladistics*, **28**: 560–581.
- Blanke, A., Machida, R., Szucsich, N.U., Wilde, F., Misof, B. 2015. Mandibles with two joints evolved much earlier in the history of insects: dicondily is a synapomorphy of bristletails, silverfish and winged insects. *Systematic Entomology*, **40**: 357–364.
- Börner, von C. 1904. Zur Systematik der Hexapoden. *Zoologischer Anzeiger*, **27**: 511–533.
- Brauckmann, C. 1991. Morphologie und Variabilität von Homioptera vorhallensis (Insecta, Palaeodictyoptera, Ober-Karbon). *Geologia et Palaeontologica*, **25**: 193–213.
- Brauckmann, C., Schneider, J. 1996. Ein unter-karbonisches Insekt aus dem Raum Bitterfeld/Delitz (Pterygota, Arnsbergium, Deutschland). [A lower Carboniferous insect from the Bitterfeld/Delitz area (Pterygota, Arnsbergian, Germany).] *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1996**: 17–30.
- Bocharova-Messner, O. M. 1959. Development of the wing in the early post-embryologic stage in the ontogeny of dragonflies (order Odonata). *Trudy Instituta Morfologii Zivotnykh*, **27**: 187–200.
- Bocharova-Messner, O. M. 1965. Ontogeny of the skeleton and muscles of the thoracic division in *Baetis* sp. (Baetidae, Ephemeroptera). *Zoologicheskij Zhurnal* **44**: 1790–1800.
- Bocharova-Messner, O. M. 1968. Principles of ontogenesis of pterothorax in Polyneoptera in relation with the problem of the origin in the evolution of the insectan flight apparatus. *Voprosy funkts. morf. i embriol. nasek.* Nauka, Moscow, pp. 3–26 (in Russian).
- Brodsky, A.K. 1994. *The evolution of insect flight*. Oxford University Press: Oxford / New York / Tokyo: xiii + 229 pp.
- Büsse, S., Genet, C., Hörnschemeyer, T. 2013. Homologization of the flight musculature of Zygoptera (Insecta: Odonata) and Neoptera (Insecta). *PloS ONE*, **8** (2): (e55787) 1–16.
- Bybee, S.M., Ogden, T.H., Branham, M.A., Whiting, M.F. 2008. Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. *Cladistics*, **23**: 1–38.
- Carpenter, F.M. 1963. Studies on Carboniferous insects of Commenyry, France. Part 5. The genus *Diaphanoptera* and the order Diaphanopteroidea. *Psyche*, **70**: 240–256.

- Carpenter, F.M. 1992. Superclass Hexapoda. In: Moore, R.C. and Kaesler, R.L. (eds). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America and the University of Kansas, Boulder, Colorado, (R), Arthropoda 4, **3/4**: xxii + 655 pp.
- Carpenter, F.M., Richardson, E.S. 1968. Megasecopterous nymphs in Pennsylvanian concretions from Illinois. *Psyche*, **75**: 295–309.
- Clark-Hachtel M., Tomoyasu Y. 2016. Exploring the origin of insect wings from an evo-devo perspective. *Current Opinion in Insect Science* **13**:77–85.
- Crampton, G.C. 1916. The phylogenetic origin and the nature of the wings of insects according to the paranotal theory. *Journal of the New York Entomological Society*, **24**: 1–39.
- Deichmüller, J.V. 1881. Fossile Insecten aus dem Diatomeenschiefer von Kutschlin bei Bilin, Böhmen. *Nova Acta Academiae Caesarea Leopoldino-Carolinae Germanicum Naturae Curiosorum*, **42**: 295–331.
- D’Haese, C.A. 2003. Morphological appraisal of Collembola phylogeny with special emphasis on Poduromorpha and a test of the aquatic origin hypothesis. *Zoologica Scripta*, **32**: 563–586.
- Douglas, M.M. 1981. Thermoregulatory significance of thoracic lobes in the evolution of insect wings. *Science* **211**: 84–86.
- Edmunds, G.F.Jr., Travers, J.R. 1954. An outline of the reclassification of the Ephemeroptera. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **56**: 236–240.
- Elias-Neto M, Belles X 2016. Tergal and pleural structures contribute to the formation of ectopic prothoracic wings in cockroaches. *Royal Society of Open Science*, **3**(8): 160347.
- Engel, M.S., Grimaldi, D.A. 2004. New light shed on the oldest insect. *Nature*, **427**: 627–630.
- Fayers, S.R., Trewin, N.H. 2005. A hexapod from the Early Devonian Windyfield chert, Rhynie, Scotland. *Palaeontology*, **48**: 1117–1130.
- Fikáček, M., Hájek, J., Prokop, J. 2008. New records of the water beetles (Coleoptera: Dytiscidae, Hydrophilidae) from the central European Oligocene-Miocene deposits, with a confirmation of the generic attribution of *Hydrobiomorpha enspelense* Wedmann 2000. *Annales de la Société Entomologique de France*, (N.S.), **44**: 187–199.
- Fikáček, M., Prokin, A., Angus, R.B., Ponomarenko, A., Yue, Yanli, Ren, D., Prokop, J. 2012. Phylogeny and the fossil record of the Helophoridae reveal Jurassic origin of extant hydrophiloid lineages (Coleoptera: Polyphaga). *Systematic Entomology*, **37**: 420–447.
- Forbes, W.T.M. 1924. The occurrence of nygmata in the wings of Insecta: Holometabola. *Entomological News*, **35**: 230–232.
- Forbes, W.T. M. 1943. The origin of wings and venational types in insects. *The American Midland Naturalist*, **29** (2): 381–405.
- Frič, A. 1869. Notiz über eine Heuschrecke aus der Braunkohle von Freudenheim. *Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen* **1**, 276.
- Frič, A. 1880. Dva noví členovci z útvaru kamanouhelného v Čechách. *Vesmír* **9**(21): 41–42.
- Friedrich, F., Beutel, R.G. 2007. The thorax of Zorotypus (Hexapoda, Zoraptera) and a new nomenclature for the musculature of Neoptera. *Arthropod Structure & Development*, **37**: 29–54.
- Garrouste, R., Clément, G., Nel, P., Engel, M.S., Grandcolas, P., D’Haese, C., Lagebro, L., Denayer, J., Gueriau, P., Lafaité, P., Olive, S., Prestianni, C., Nel, A. 2012. A complete insect from the Late Devonian period. *Nature*, **488**: 82–85.
- Garwood, R.J. and Sutton, M.D. 2010. X-ray micro-tomography of Carboniferous stem-Dictyoptera: new insights into early insects. *Biology Letters*, **6**: 699–702.
- Garwood, R., Ross, A., Sotby, D., Chabard, D., Charbonnier, S., Sutton, M., Withers, P.J. 2012. Tomographic reconstruction of neopterous Carboniferous insect nymphs. *PloS ONE*, **7** (9): e45779, 1–10.
- Gaunt, M.W., Miles, M.A. 2002. An insect molecular clock dates the origin of the insects and accords with palaeontological and biogeographic landmarks. *Molecular Biology and Evolution*, **19**: 748–761.

- Giribet, G., Edgecombe, G.D. 2013. Chapter II: The Arthropoda: A phylogenetic framework. Pp. 17–40. In: Minelli A., Boxshall G. & Fusco G. (eds): *Arthropod Biology and Evolution - Molecules, Development, Morphology*. Springer
- Graham J.B., Dudley R., Aguilar N.M., Gans C. 1995. Implications of the later Palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution. *Nature* **375**:117–120.
- Greenslade, P.J.M. 1988. Reply to R. A. Crowson's 'Comments on Insecta of the Rhynie Chert' (1985 *Entomologia Generalis*, 11 (1/2): 097–098). *Entomologia Generalis*, **13** (1/2): 115–117.
- Greenslade, P.J.M., Whalley, P. 1986. The systematic position of *Rhyniella praecursor* Hirst and Maulik (Collembola), the earliest known hexapod. *2nd International Seminar on Apterygota*. R. Dallai. Siena, University of Siena: 319–323.
- Grimaldi, D.A., Engel, M.S. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press: xv + 755 pp.
- Haas, F., Kukalová-Peck, J. 2001. Dermaptera hindwing structure and folding: new evidence for familial, ordinal and superordinal relationships within Neoptera (Insecta). *European Journal of Entomology*, **98**: 445–509.
- Hamilton, K.G.A. 1971. The insect wing, Part 1. Origin and development of wings from notal lobes. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **44**: 421–433.
- Hamilton, K.G.A. 1972. The insect wing, Part 2. Vein homology and the archetypal insect wing. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **45**: 54–58.
- Handlirsch, A. 1906. Revision of American Paleozoic insects. Proceedings of the United States National Museum, Washington, **29**: 661–820.
- Hasenfuss, I. 2002. A possible evolutionary pathway to insect flight starting from lepidimatid organization. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **40**: 65–81.
- Hasenfuss, I. 2008. The evolutionary pathway to insect flight - a tentative reconstruction. *Arthropods Systematics & Phylogeny*, **66** (1): 19–35.
- Haug, J.T., Haug, C., Garwood, R.J. 2016. Evolution of insect wings and development? New details from Palaeozoic nymphs. *Biological Reviews*, **91**: 53–69.
- Haug, C., Haug, J.T. 2017. The presumed oldest flying insect: more likely a myriapod? *PeerJ* **5**:e3402; DOI 10.7717/peerj.3402
- Hennig, W. 1981. *Insect phylogeny*, Wiley, J. and Sons, Inc. (publ.), Chichester, New York: 514 pp.
- Hörschemeyer, T., Haug, J.T., Bethoux O., Beutel, R.G., Charbonnier, S., Hegna, T.A., Koch, M., Rust, J., Wedmann, S., Bradler S., Willmann, R. 2013. Is *Strudiella* a Devonian insect? *Nature* **494**: E3–E4.
- Hubbard, M.D., Kukalová-Peck, J. 1980. Permian mayfly nymphs: new taxa and systematic characters. In: Flannagan, J.F. and Marschall, K.E. (eds). *Advances in Ephemeroptera biology, Proceedings of the 3rd International Conference on Ephemeroptera*, Plenum, New York, London: 19–31.
- Jockusch, E. L., Nagy, L. M. 1997: Insect evolution: How did insect wings originate? *Current Biology* **7**: R358–R361.
- Jockusch, E.L., Ober, K.A. 2004. Hypothesis testing in evolutionary developmental biology: a case study from insect wings. *Journal of Heredity*, **95** (5): 382–396.
- Kirejtshuk, A.G., Poschmann, M., Prokop, J., Garrouste, R., Nel, A. 2014. Evolution of the elytral venation and structural adaptations in the oldest Palaeozoic beetles (Insecta: Coleoptera: Tshekardocoleidae). *Journal of Systematic Palaeontology*, **12** (5): 575–600.
- Kjer, K.M., Carle, F.L., Litman, J., Ware, J. 2006. A molecular phylogeny of Hexapoda. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, **64**: 35–44.
- Klass, K.-D. 2009. A critical review of current data and hypotheses on hexapod phylogeny. *Proceedings of the Arthropod Embryological Society of Japan*, **43**: 3–22.
- Klok C.J., Harrison J.F. 2009. Atmospheric hypoxia limits selection for large body size in insects. *PLoS ONE* **4**, e3876.

- Knor, S., Skuhravá, M., Wappler, T., Prokop, J. 2013. Galls and gall makers on plant leaves from the lower Miocene (Burdigalian) of the Czech Republic: Systematic and palaeoecological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **188**: 38–51.
- Kohli, M.K., Ware, J.L., Bechly, G. 2016. How to date a dragonfly: Fossil calibrations for odonates. *Palaeontologia Electronica*, **19.1.1FC**: 1–14 palaeo-electronica.org/content/fc-8
- Kukalová, J. 1968. Permian mayfly nymphs. *Psyche*, **75**: 311–327.
- Kukalová, J. 1969. On the systematic position of the supposed Permian beetles Tshcardocoleidae, with a description of a new collection from Moravia. *Sborník Geologických Věd, Paleontologie*, **11**: 139–160.
- 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*, **15**: 53–126.
- 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 basis morphological phylogeny and metamorphosis of pterygopte insects (Insecta, Ephemera). *Canadian Journal of Zoology*, **63**: 933–955.
- Kukalová-Peck, J. 1991. Chapter 6: Fossil history and the evolution of hexapod structures. pp. 141–179. In: Naumann, I.D. (ed.). *The insects of Australia, a textbook for students and research workers* (2nd ed.), 1, (Melbourne University Press, Melbourne): 542 pp.
- 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. 1997. Arthropod phylogeny and ‘basal’ morphological structures. In: Fortey RA, Thomas RH (ed) *Arthropod relationships* (Systematics Association Special Volume 55), Chapman & Hall, London, pp. 249–268.
- Kukalová-Peck, J. 2008. Phylogeny of higher taxa in Insecta: finding synapomorphies in the extant fauna and separating them from homoplasies. *Evolutionary Biology*, **35**: 4–51.
- Kukalová-Peck, J. 2009. Carboniferous protodonatoid dragonfly nymphs and the synapomorphies of Odonatoptera and Ephemeroptera (Insecta: Palaeoptera). *Palaeodiversity*, **2**: 169–198.
- Kukalová-Peck, J., Lawrence, J.F. 2004. Relationships among coleopteran suborders and major endoneopteran lineages: evidence from hind wing characters *European Journal of Entomology*, **101**: 95–144.
- Kukalová-Peck, J., Peters, J.G., Soldán, T. 2009. Homologisation of the anterior articular plate in the wing base of Ephemeroptera and Odonatoptera. *Aquatic Insects*, **31**: 459–470.
- La Greca, M. 1980. Origin and evolution of wings and flight in insects. *Bolletino di Zoologia*, **47** (sup1): 65–82.
- Lameere, A. 1922. Sur la nervation alaire des insectes. *Bulletin de la Classe des Sciences de l'Académie Royale de Belgique*, **8**, 138–149.
- Laurentiaux, D. 1953. Découverte d'un rostre chez *Stenodictya lobata* Brgt. (Paléodictyoptère Sténodictyide) et le problème des Protohémiptères. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **6**: 233–247.
- Martynov, A.V. 1925. Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **4**: 465–501.
- Matsuda, R. 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, Ottawa, **102** (suppl. 76): 1–431.
- Matsuda, R. 1981. The origin of insect wings (Arthropoda: Insecta). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, New York, **10** (5-6): 387–398.

- Matushkina, N.A., Gorb, S.N. 2001. Stylus of the odonate endophytic ovipositor: a mechanosensory organ controlling egg positioning. *Journal of Insect Physiology*, **48**: 213–219.
- Matushkina, N.A. and Lambret, P.H. 2011. Ovipositor morphology and egg laying behaviour in the dragonfly *Lestes macrostigma* (Zygoptera: Lestidae). *International Journal of Odonatology*, **14**: 69–82.
- Mátl, V., Franců, J., Boháček, Z. & Krejčí, O. 1999. Výskyt jantaru na lokalitě Študlov. [Occurrence of amber in Študlov locality (Bílé Karpaty Mountains, Moravia)] *Bulletin mineralogicko petrologického oddělení Národního muzea*, **7**: 179–183. (in Czech)
- Medved, V., Marden J.H., Fescemyer H.W., Der J.P., Liu J., Mahfooz N., Popadic A. 2015. Origin and diversification of wings: Insights from a neopteran insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **112**(52):15946–51.
- Misof, B., Liu, Shanlin, Meusemann, K., Peters, R.S., Donath, A., Mayer, C., Frandsen, P.B., Ware, J., Flouri, T., Beutel, R.G., Niehuis, O., Petersen, M., Izquierdo-Carrasco, F., Wappler, T., Rust, J., et al. 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, **346** (6210): 763–767.
- Müller, F. 1875. Beiträge zur Kenntniss der Termiten. *Zeitschrift Naturwissenschaften*, **9**: 241–264.
- Nel, A., Roques, P., Nel, P., Prokop, J., Steyer, J.S. 2007. The earliest holometabolous insect from the Carboniferous: a “crucial” innovation with delayed success (Insecta Protomeropina Protomeropidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, **43**: 349–355.
- Nel, A., Fleck, G., Garrouste, R., Gand, G., Lapeyrie, J., Bybee, S.M., Prokop, J. 2009. Revision of Permo-Carboniferous griffenflies (Insecta: Odonoptera: Meganisoptera) based upon new species and redescription of selected poorly known taxa from Eurasia. *Palaeontographica*, (A), **289**: 89–121.
- Nel, A., Bechly, G., Prokop, J., Béthoux, O., Fleck, G. 2012. Systematics and evolution of Paleozoic and Mesozoic damselfly-like Odonoptera of the ‘Protozygopteran’ grade. *Journal of Paleontology*, **86** (1): 81–104.
- Nel, A., Roques, P., Nel, P., Prokin, A.A., Bourgoïn, T., Prokop, J., Szwedo, J., Azar, D., Desutter-Grandcolas, L., Wappler, T., Garrouste, R., Coty, D., Huang, D., Engel, M.S., Kirejtshuk, A.G. 2013. The earliest known holometabolous insects. *Nature* **503**: 257–261.
- Ninomiya, T., Yoshizawa, K. 2009. A revised interpretation of the wing base structure in Odonata. *Systematic Entomology*, **34**: 334–345.
- Niwa, N., Akimoto-Kato, A., Niimi, T., Tojo, K., Machida, R., Hayashi, S. 2010. Evolutionary origin of the insect wing via integration of two developmental modules. *Evolution & Development*, **12**: 168–176.
- Novák, O. 1877. Fauna der Cyprisschiefer des Egerer Tertiärbeckens. *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiser Akademie der Wissenschaften*, **76**: 71–91.
- Novák, O. 1880. Über *Gryllacris bohémica*, einen neuen Locustiden-Rest aus der Steinkohlenformation von Stradonitz in Bohmen. *Jahrbuch der K.K. Geologischen Reichsanstalt, (Bundesanstalt)*, **30**: 69–74.
- Odegaard, F. 2000. How many species of arthropods? Erwin’s estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society*, **71**: 583–597.
- Pecharová, M., Ren D., Prokop, J. 2015a. A new palaeodictyopteroid (Megasecoptera: Brodiopteridae) from the Early Pennsylvanian of northern China reveals unique morphological traits and intra-specific variability. *Alcheringa* **39**: 236–249.
- Pecharová, M., Prokop, J. & Ren D. 2015b. Early Pennsylvanian aykhalids from Xiaheyan of northern China and their palaeogeographical significance (Insecta: Megasecoptera). *Comptes Rendus Palevol*, **14**: 613–624.
- Pfau, H.K. 1978. Funktionsanatomische Aspekte des Insektenflugs. *Zoologische Jahrbücher Anatomie*, **99**: 99–108.

- Pfau, H.K. 1986. Untersuchungen zur Konstruktion, Funktion und Evolution des Flugelapparates der Libellen (Insecta: Odonata) *Tijdschrift voor Entomologie*, **129** (3): 35–123.
- Prokop, J., Nel, A. 1999. Tertiary termite from the Bilina mine locality in northern Bohemia (Isoptera: Hodotermitidae). *Klapalekiana*, **35**: 141–144.
- Prokop, J., Nel, A. 2005. New scuttle flies from the early Paleogene amber in eastern Moravia, Czech Republic (Diptera: Phoridae). *Studia Dipterologica*, **12**: 13–22.
- 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 & Evolution*, **10**: 331–340.
- 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: Archaeorthoptera). *Geobios*, **38**: 383–387.
- Prokop J., Ren D. 2007. New significant fossil insects from the Upper Carboniferous of Ningxia in northern China (Insecta: Palaeodictyoptera, Archaeorthoptera). *European Journal of Entomology* **104**: 267–275.
- Prokop, J., Tippeltová, S., Roques, P., Nel, A. 2013. A new genus and species of Breyeriidae and wings of immature stages from the Upper Carboniferous, Nord-Pas-de-Calais, France (Insecta: Palaeodictyoptera). *Insect Systematics & Evolution*, **44**: 117–128.
- Prokop J., Nel A., Engel M.S., Pecharová M., Hörschemeyer T. 2016a. New Carboniferous fossils of Spilapteridae enlighten postembryonic wing development in Palaeodictyoptera. *Systematic entomology* **41**: 178–190.
- Prokop J., Pecharová M., Ren D. 2016b. Hidden surface microstructures on Carboniferous insect Brodioptera sinensis (Megasecoptera) enlighten functional morphology and sensorial perception. *Scientific Reports* **6**, 28316; doi: 10.1038/srep28316
- Prokop J., Pecharová M., Nel A., Hörschemeyer T., Krzemińska E., Krzemiński W., Engel M.S. 2017a. Paleozoic nymphal wing pads support dual model of insect wing origins. *Current Biology* **27**: 263–269. doi: 10.1016/j.cub.2016.11.021
- Prokop J., Pecharová M., Nel A., Grey M., Hörschemeyer T. 2017b. A remarkable insect from the Pennsylvanian of the Joggins Formation in Nova Scotia, Canada: insights into unusual venation of Brodiidae and nymphs of Megasecoptera. *Journal of Systematic Palaeontology* doi: 10.1080/14772019.2017.1283364
- Rasnitsyn, A.P. 1981. A modified paranotal theory of insect wing origin. *Journal of Morphology*, **168**: 331–338.
- Rasnitsyn, A.P. and Novokshonov, V.G. 1997. On the morphology of *Uralia maculata* from the Early Permian (Kungurian) of Ural (Russia). *Entomologica Scandinavica*, **28**: 27–38.
- Regier, J.C., Shultz, J.W., Zwick, A., Hussey, A., Ball, B., Wetzer, R., Martin, J.W., Cunningham, C.W. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature*, **463**: 1079–1083.
- Rehm, P., Borner, J., Meusemann, K., von Reumont, B.M., Simon, S., Heike Hadrys, H., Misof, B., Burmester, T. 2011. Dating the arthropod tree based on large-scale transcriptome data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **61**: 880–887.
- Riek, E.F., Kukulová-Peck, J. 1984. A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic characters states in pterygote wings. *Canadian Journal of Zoology*, **62**: 1150–1166.
- Ronquist, F., Klopfstein, S., Vilhelmsen, L., Schulmeister, S., Murray, D.L., Rasnitsyn AP. A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Systematic Biology* **61**: 973–99.
- Říha, P. 1979. Katalog der tertiären und quartären fossilen Insekten der Tschechoslowakei. *Entomological Problem*, **15**: 13–31.
- Shcherbakov, D.E., Makarkin, V.N., Aristov, D.S., Vasilenko, D.V. 2009. Permian insects from the Russky Island, South Primorye. *Russian Entomological Journal*, **18** (1): 7–16.
- Shcherbakov, D.E. 2011. The alleged Triassic palaeodictyopteran is a member of Titanoptera. *Zootaxa*, **3044**: 65–68.

- Sharov, A. G. 1973 Morphological features and habit of palaeodictyopterans In *Voprosy paleontologii nasekomykh*. [Problems of the Insect Palaeontology. Lectures on the XXIV Annual Readings in Memory of N.A. Kholodkovsky (1–2 April, 1971)] (ed Narchuk, E. P.) 49–63 (Nauka).
- Shear, W.A., Kukalová-Peck, J. 1989. The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. *Canadian Journal of Zoology*, **68**: 1807–1834.
- Schmidt-Nielsen K. 1972. Locomotion: energy cost of swimming, flying, and running. *Science*, **177**(4045): 222–228.
- Schwanwitsch, B.N. 1946. [On the interrelations of the orders of Insecta Pterygota as dependent on the origin of flight.] *Zoologiskij Zhurnal*, **25**: 529–542.
- Schwentner, M., Combosch, D.J., Nelson, J.P. and Giribet, G. 2017. A Phylogenomic Solution to the Origin of Insects by Resolving Crustacean-Hexapod Relationships, *Current Biology* (2017), <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.040>
- Simon, S., Strauss, S., von Haeseler, A., Hadrys, H. 2009. A phylogenomic approach to resolve the basal pterygote divergence. *Molecular Biology & Evolution*, **26** (12): 2719–2730.
- Sinitshenkova, N.D. 1979. A new family of the Palaeodictyoptera from the Carboniferous of Siberia. *Paleontological Journal*, **13**: 192–205.
- Snodgrass, R.E. 1935. *Principle of insect morphology*. McGraw-Hill (publ.), New York: ix + 667 pp.
- Sroka, P., Staniczek, A.H., Bechly, G. 2015. Revision of the giant pterygote insect *Bojophlebia prokopi* Kukalová-Peck, 1985 (Hydropalaeoptera: Bojophlebiidae) from the Carboniferous of the Czech Republic, with the first cladistic analysis of fossil palaeopterous insects. *Journal of Systematic Palaeontology*, **13**: 963–982.
- Staniczek, A.H. 2000. The mandible of silverfish (Insecta: Zygentoma) and mayflies (Ephemeroptera): its morphology and phylogenetic significance. *Zoologischer Anzeiger*, **239**: 147–178.
- Staniczek, A.H., Bechly, G., Godunko, R. 2011. Coxoplectoptera, a new fossil order of Palaeoptera (Arthropoda: Insecta), with comments on the phylogeny of the stem group of mayflies (Ephemeroptera). *Insect Systematics & Evolution*, **42**: 101–138.
- Staniczek, A.H., Sroka, P., Bechly, G. 2014. Neither silverfish nor fowl: the enigmatic Carboniferous *Carbotriplura kukalovae* Kluge, 1996 (Insecta: Carbotriplurida) is the putative fossil sister group of winged insects (Insecta: Pterygota). *Systematic Entomology*, **39**: 619–632.
- Štys, P., Říha, P. 1975. Studies on Tertiary Notonectidae from Central Europe (Heteroptera). *Acta Universitatis Carolinae, (Biologica)*, **1973**: 163–184.
- Tillyard, R.J. 1928. Some remarks on the Devonian fossil Insects from the Rhynie Chert beds, old red sandstone. *Transactions of the Entomological Society of London*, **76**: 65–71.
- Tkoč M., Nel A. & Prokop J 2016. Discovery of a new species of the Cretaceous genus *Microphorites* Hennig, 1971 (Diptera: Dolichopodidae s. lat.) in Paleogene amber from eastern Moravia (Czech Republic). *Insect Systematics & Evolution* **47**: 181–193.
- Trautwein, M.D., Wiegmann, B.M., Beutel, R., Kjer, K.M., Yeates, D.K. 2012. Advances in insect phylogeny at the dawn of the postgenomic era. *Annual Review of Entomology*, **57**: 449–468.
- von Reumont, B.M., Jenner, R.A., Wills, M.A., Dell'ampio, E., Pass, G., Ebersberger, I., Meyer, B., Koenemann, S., Iliffe, T.M., Stamatakis, A., et al. 2012. Pancrustacean phylogeny in the light of new phylogenomic data: support for Remipedia as the possible sister group of Hexapoda. *Molecular Biology and Evolution* **29**: 1031–1045.
- Whalley, P., Jarzembowski, E.A. 1981. A new assessment of *Rhyniella*, the earliest known insect, from the Devonian of Rhynie, Scotland. *Nature*, **291**: 317.
- Wigglesworth, V.B. 1973. Evolution of insect wing and flight. *Nature*, **246** (5429): 127–129.
- Wigglesworth, V.B. 1976. Chapter 13. The evolution of insect flight. In: Rainey, R.C. (ed.). *Insect flight. Symposia of the Royal Entomological Society, London*, **7**: 255–269.

- Willkommen, J. 2008. The morphology of the pterothorax of Ephemeroptera, Odonata and Plecoptera (Insecta) and the homology of wing base sclerites and flight muscles. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, (A), (N.S.)*, **1**: 203–300.
- Willkommen, J. 2009. The tergal and pleural wing base sclerites – homologous within the basal branches of Pterygota? In: International perspectives in mayfly and stonefly research. Proceedings of the 12th International Conference on Ephemeroptera and the 16th International Symposium on Plecoptera, Stuttgart 2008. *Aquatic Insects*, **31** (Suppl.1): 443–458.
- Willmann, R. 1999. The Upper Carboniferous *Lithoneura lameerei* (Insecta, Ephemeroptera?). *Paläontologische Zeitschrift*, **73** (3-4): 289–302.
- Willmann, R. 2004. Phylogenetic relationships and evolution of insects. pp. 330–344. In: Cracraft, J. and Donoghue, M.J. (eds). *Assembling the tree of life*. Oxford University Press.
- Willmann, R. 2008. *Thuringopteryx* - eine “permische” Eintagsfliege im Buntsandstein (Insecta, Pterygota). *Paläontologische Zeitschrift*, **82**: 95–99.
- Wilson, H.M., Anderson, L.I. 2004. Morphology and Taxonomy of Paleozoic millipedes (Diplopoda: Chilognatha: Archipolypoda) from Scotland. *Journal of Paleontology* **78**: 169–184.
- Wootton, R.J. 1972. Nymphs of Palaeodictyoptera (Insecta) from the Westphalian of England. *Palaeontology*, **15**: 662–675.
- Wootton, R.J., Ellington, C.P. 1991. Biomechanics and the origin of insect flight. pp. 99–112. In: Rayner, J.M.V. and Wootton, R.J. (eds.). *Biomechanics and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wootton, R.J., Kukalová-Peck, J. 2000. Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta). *Biological Review*, **75**: 129–167.
- Zhang, J., Zhou, C., Gai, Y., Song, D., Zhou, K. 2008. The complete mitochondrial genome of *Parafronurus you* (Insecta: Ephemeroptera) and the phylogenetic position of Ephemeroptera. *Gene* **424**:18–24.

8. Přílohy

Seznam zařazených publikací do habilitační práce

- I **Prokop J.**, Pecharová M., Nel A., Hörnschemeyer T., Krzemińska E., Krzemiński W. & Engel M. S. 2017. Paleozoic nymphal wing pads support dual model of insect wing origins. *Current Biology* **27**: 263–269.
- II Engel M.S., Davis S.R. & **Prokop J.** 2013. Chapter XII: Insect wings: The evolutionary development of Nature's first flyers. Pp. 269–298. In: Minelli A., Boxshall G. & Fusco G. (eds): *Arthropod Biology and Evolution Molecules, Development, Morphology*. Springer
- III **Prokop J.**, Pecharová M. & Ren D. 2016. Hidden surface microstructures on Carboniferous insect *Brodioptera sinensis* (Megasecoptera) enlighten functional morphology and sensorial perception. *Scientific Reports* **6**, 28316; doi: 10.1038/srep28316
- IV Nel A., Roques P., Nel P., Prokin A.A., Bourgoïn T., **Prokop J.**, Szwedo J., Azar D., Desutter-Grandcolas L., Wappler T., Garrouste R., Coty D., Huang D., Engel M.S., Kirejtshuk A.G. 2013. Unsuspected eumetabolan diversity in the shadow of the Carboniferous “giant” insects *Nature* **503**: 257–261.
- V **Prokop J.**, Nel A., Engel M.S., Pecharová M. & Hörnschemeyer T. 2016. New Carboniferous fossils of Spilapteridae enlighten postembryonic wing development in Palaeodictyoptera. *Systematic entomology* **41**: 178–190.
- VI Nel A., **Prokop J.**, Nel P., Grandcolas P., Huang D.-Y., Roques P., Guilbert E., Dostál O. & Szwedo J. 2012. Traits and evolution of wing venation pattern in paraneopteran insects. *Journal of Morphology* **273**: 480–506.
- VII **Prokop J.**, Pecharová M., Nel A., Grey M. & Hörnschemeyer T. 2017. A remarkable insect from the Pennsylvanian of the Joggins Formation in Nova Scotia, Canada: insights into unusual venation of Brodiiidae and nymphs of Megasecoptera. *Journal of Systematic Palaeontology* doi: 10.1080/14772019.2017.1283364
- VIII **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 & Evolution* **10**: 331–340.
- IX **Prokop J.** & Ren D. 2007. New significant fossil insects from the Upper Carboniferous of Ningxia in northern China (Insecta: Palaeodictyoptera, Archaeorthoptera). *European Journal of Entomology* **104**: 267–275.
- X **Prokop J.** & Kukalová-Peck J. 2017. New insects from the earliest Permian of Carrizo Arroyo (New Mexico, U. S. A.) bridging the gap between Carboniferous and Permian entomofaunas. *Insect Systematics & Evolution*. doi: 10.1163/1876312X-48022160
- XI Fikáček M., Hájek J. & **Prokop J.** 2008. New records of the water beetles (Coleoptera: Dytiscidae, Hydrophilidae) from the central European oligocene-miocene deposits, with a confirmation of the generic status of *Hydrobiomorpha enspelense* Wedmann, 2000. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **44**: 187–199.
- XII Pecharová, M., Ren D. & **Prokop, J.** 2015. New palaeodictyopteroid from the early Pennsylvanian of northern China reveals unique morphology traits and intra-specific variability (Megasecoptera: Brodiiidae). *Alcheringa* **39**: 236–249.
- XIII Knor S., Skuhravá M., Wappler T. & **Prokop J.** 2013. Galls and gall makers on plant leaves from the Early Miocene (Bilina mine, Czech Republic): systematic and palaeoecological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology* **188**: 38–51.
- XIV Tkoč M., Nel A. & **Prokop J.** 2016. Discovery of a new species of the Cretaceous genus *Microphorites* Hennig, 1971 (Diptera: Dolichopodidae s. lat.) in Paleogene amber from eastern Moravia (Czech Republic). *Insect Systematics & Evolution* **47**: 181–193.