

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie



Redukce křídel u švábů (Blattaria)

Bakalářská práce

Michael Kotyk

Školitelka: Mgr. Zuzana Varadínová

Konzultant: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2011

Poděkování

Velmi rád bych poděkoval svým rodičům za neskutečnou podporu a za toleranci k mým nevšedním zájmům. Dále bych chtěl poděkovat své školitelce Zuzaně Varadínové a svému konzultantovi docentu Danielu Fryntovi za pevné vedení a moudré rady i konstruktivní kritiku.

Abstrakt

Má bakalářská práce se zabývá redukcí křídel u švábů a jejími příčinami. Řád Blattaria je třetím řádem hmyzu s nejvyšším výskytem brachypterních či apterních druhů, a přesto na toto téma bylo doposud zpracováno jen minimum publikací. V jednotlivých kapitolách proto postupně rozebírám jak typy redukce křídel, tak pro hmyz obecně uznávané teorie, vysvětlující jejich důvody, s posouzením jejich relevantnosti v případě řádu Blattaria. A to jak teorie ekologické, týkající se interakce hmyzu s jeho habitatem, tak fyziologické, popisující life history trade-offs a constrains s křídly spojená. Ke každé teorii jsou uvedeny příklady druhů, jichž se pravděpodobně týká. V práci jsou také popsány příklady druhů, jež si zachovávají makropterní stav křídel, ač již nejsou schopny letu, a teorie, které zachování křídel vysvětlují.

Součástí práce je též převzatý fylogenetický strom s vyznačeným stavem křídel, jenž nastiňuje evoluční trendy jednotlivých skupin řádu.

Klíčová slova: Blattaria, redukce, makropterie, brachypterie, apterie, habitat, life history trade-offs

Abstract

My bachelor thesis deals with the wing reduction in cockroaches and the causes of its appearance. Order Blattaria is the insect order with the third highest occurrence of apterous and brachypterous species. Yet still only a minimum of publications were performed to cover this topic. Therefore, I analyse in several chapters both the types of wing reduction as well as generally accepted theories explaining the reasons of its evolution in insects. Then I discuss their relevance in the case of order Blattaria. Namely, ecological theories, regarding interactions of insect and its habitat, and physiological theories, describing life history trade-offs and constrains related to wings. I present examples of species to every theory which are probably concerned. There are also examples of species which maintain the macropterous state, although no longer capable of flight and theories that explain the retention of macroptery.

As a part of the thesis I have also included a phylogenetic tree of cockroaches with marked wing condition for each sex, which outlines evolutionary trends of individual groups within the order.

Keywords: Blattaria, reduction, macroptery, brachyptery, aptery, habitat, life history trade-offs

Obsah

1. Úvod	4
2. Okřídlení švábů	5
2.1. Původní stav křídel a jejich redukce	5
2.2. Změna stavu křídel během života – shazování	7
3. Křídla a schopnost letu	8
4. Vnitrodruhová variace	10
4.1. Sexuální křídelní dimorfismus	10
4.2. Intrasexuální křídelní dimorfismus	11
5. Evoluce ztráty křídel	12
5.1. Ekologické faktory – habitaty	12
5.1.1. Ostrovy	13
5.1.2. Vysokohorské prostředí a zvyšující se zeměpisná šířka	14
5.1.3. Jeskyně	15
5.1.4. Hnízda sociálního hmyzu	17
5.1.5. Habitaty v listové opadnace, půdě a trouchnivém dřevě	17
5.1.6. Písečné habitaty – pouště	17
5.2. Fyziologické faktory – life history trade-offs	18
5.2.1. Letové schopnosti vs. páření	18
5.2.1.1. Samice	19
5.2.1.2. Samci	19
5.2.2. Schopnost letu a jiné metabolické pochody	20
5.3. Paedomorfóza	21
6. Zachování křídel v nelétavém stavu	22
6.1. Křídla a usnadnění pohybu	22
6.2. Obranná funkce křídel	22
6.3. Funkce křídel při sexuální signalizaci	22
6.4. Křídla a rodičovská péče	23
7. Evoluční trendy	25
7.1. Case Study: Panesthiinae	25
7.2. Vlastní práce	26
8. Závěr	28
9. Použitá literatura	30

1. Úvod

Švábi jsou pro většinu lidí něco nežádoucího, malí, rychlí a okřídlení tvorečkové, kteří znečišťují jejich domovy a ohrožují jejich zásoby jídla. A je to právě stigma hrstky synantropních druhů, které brání lidem, aby poznali pravou pestrost a variabilitu švábů. Ohromnou škálu forem, kterou rozšiřuje také variabilita redukce jejich křídel, díky níž by, při pohledu na leckterého bezkřídlého švába, nevytanula neznalému člověku ani myšlenka o bližší příbuznosti s tím, co mu přebývá doma pod sporákem.

Ale nyní vážněji. Ze čtyř taxonů, které vynalezly let, do obratlovců spadajících pterosaurů, netopýrů a ptáků, a bezobratlého hmyzu, se jen zástupci dvou, ptáků a hmyzu, opět vrátili k nelétavému způsobu života. Mnoho takových zástupců patří právě do řádu Blattaria.

Jen málo prací se dosud zabývalo zevrubnějším popisem fenoménu redukce křídel u švábů, ač se jedná o řád hmyzu s třetím největším výskytem redukce křídel, a to v 50 až 60% druhů (Roff 1990). Právě z důvodu nedostatečného zmapování problému a nízkého počtu přímých zdrojů se práce nebude primárně zabývat ani tak výčtem druhů a popisem jejich křídelního stavu, jako spíše popisem obecných principů, vedoucích ke ztrátě křídel u hmyzu, a úvahou nad tím, jestli a jak jsou tyto principy aplikovatelné právě na šváby, a uvedením příkladů druhů, které by právě těmito procesy mohly být zformovány.

Součástí práce by mělo být též zmapování redukce křídel jednotlivých druhů švábů na podkladě fylogenetického stromu převzatého z práce Inward et al. (2007) s diskuzí nad možnými evolučními trendy v redukci křídel.

Na závěr je třeba uvést, že pracuji s řádem Blattaria v původním pojetí, a tedy do práce nezahrnuji termity.

2. Okřídlení švábů

2.1. Původní stav křídel a jejich redukce

Bazálním stavem křídel švábů je dle fosilních záznamů patrně stav makropterní (ad. Makropterie – Gorth and Headrick (2001)), tedy s plně vyvinutými křídly (Rehn 1932a, Grimaldi and Engel 2005) (obrázek 1).

Plně vyvinutá křídla se nacházejí jen u dospělých jedinců a překrývají celou délku abdomenu. První pár křídel nese dorzální mesothorax, druhý pár dorzální metathorax (Gorth and Headrick 2001). Druhý pár křídel je membranózní, průhledný, větší a pod první pár, který se nazývá tegminy, je různými způsoby skládán (Brodsky 1994, Roth 1994). Tegminy jsou lehce sklerotizované, zpevněné nebo kožovité (Gorth and Headrick 2001) a kryjí složená křídla po celé délce. Levá tegmina překrývá z části tegminu pravou. Pravá tegmina je proto zbarvena tak, aby její kresba navazovala na kresbu tegminy levé (Bell et al. 2007). Tomuto jevu se říká Oudemansův fenomén (Komárek 2008).

Plně vyvinutá křídla mohou umožňovat aktivní let. Hlavní hnací silou letu je druhý pár křídel. Při letu operují oba páry křídel samostatně a trochu mimo rytmus (Brodsky 1994, Dudley 2000). První pár křídel (tegminy) se na letu podílí zpravidla pouze u bazálních druhů, u odvozenějších druhů tomu již tak není (Bell et al. (2007) z Rehn (1951)).

To, že má jedinec plně vyvinutá křídla, však ještě nemusí znamenat, že je schopen letu (Farnworth 1972, Peck and Roth 1992).

Odvozenými stavy jsou stavy redukované, tedy stav brachypterní a apterní.

Brachypterií se rozumí částečná redukce křídel, která jsou pak k tělu disproporčně malá, nepřesahují konec abdomenu a neumožňují let (Gorth and Headrick 2001). Tegminy bývají zpravidla redukovány méně než již k letu nepoužitelná křídla druhého páru (Peck and Roth 1992). Ač třeba extrémně redukovaná, jsou křídla vždy pohyblivě napojena na thorax. Proto jsou dospělci lehce rozeznatelní od starších nymf, u kterých jsou zdánlivá křidélka jen nepohyblivým prodloužením zadního lemu článku thoraxu (Roth 2003a). Redukce křídel se pohybuje v široké škále variant od druhů s minimálně redukovanými křídly (obrázek 2), přes druhy se střední redukcí (obrázek 3 a 4) až po druhy s miniaturními rudimentálními křidélky (obrázek 5). Gorth a Headrick (2001) uvádějí pro takovýto stav též označení mikropterie.

Apterním stavem je označována úplná absence křídel u dospělého jedince švába (Gorth and Headrick 2001) (obrázek 6). Zde je třeba juvenily od dospělého rozpoznávat na základě jiných charakteristik, nejlépe podle nevyvinutých a slabě sklerotizovaných genitálií juvenilů či podle neutvořených sexuálně dimorfních znaků, jako jsou tergální žlázy a pronotální útvary dospělých

samcù (Bell et al. 2007).



1. *Periplaneta americana*
2. *Nauphoeta cinerea*
3. *Paratemnopteryx couloniensis* (m)
4. *Byrsotria fumigata* (m)
5. *Byrsotria fumigata* (f)
6. *Elliptorhina chopardi*

2.2. Změna stavu křídel během života – shazování

Fenomén shazování křídel byl pozorován a studován u podčeledi *Panesthiinae*. Zde se vyvinul nezávisle minimálně dvakrát, a to v linii, která obsahuje *Panesthia* a *Ancaudellia*, a v linii *Salganea*. Švábi podčeledi *Panesthiinae* shazují, tak jako termity, cvrčci a některý další hmyz, křídla a omezují tak svou letovou aktivitu na předreprodukční stádium svého dospělého života (Tanaka 1994, Bell et al. 2007).

Zevrubně se o tématu rozepisují Bell et al. (2007) a shrnují dosavadní poznatky: „Raní výzkumníci předpokládali, že ztráta křídel je následkem okousávání ostatními jedinci. Švábi vyžadují asistenci svých druhů, aby jim je okousali blízko báze. (ad. Báze – Gorth and Headrick (2001)) Jiní však poukazovali na to, že křídla byla olámána o stěny jejich dřevních galerií, protože shoz křídel se vyskytuje i u izolovaných jedinců a protože okousávací chování nebylo nikdy sledováno (McKeown 1945, Redheuil 1973). Křídla jsou s největší pravděpodobností shazována kombinací obou těchto chování. Při laboratorních studiích *Panesthia cribrata* sledoval Rugg (1987) dospělé, jak rychle couvají, oškrabující křídla o stěny klícky, sledoval také samce, okousávajícího křídlo samice, kterého následně kousek odnesl a zkonsumoval. Rugg uvádí očividně okousaná křídla s jednoznačně polokruhovým okusem. Jedinci nejsou schopni si kousat vlastní křídla (D. Rugg, pers comm. To CAN).“ „U druhů, které svá křídla shazují, jsou křídla obecně mdlá a uniformně zbarvená. Naproti tomu ostatní makropterní druhy, *Panesthia transversa* a *Caeparia crenula*, mají křídla zbarvená a vzorkovaná a ponechávají si je po celý svůj dospělý život.“

S odvoláním na graf od Maekawa et al. (2003a) (viz kapitola 7.1. Case Study: *Panesthiinae*), doplněný o údaje o stavu křídel (Bell et al. 2007), je možno usoudit, že tendence ke shazování křídel souvisí s tendencemi k jejich částečné nebo úplné ztrátě, neboť obě skupiny obsahující druhy shazující křídla mají sesterské apterní skupiny. Apterní druh *Panesthia heurni* leží dokonce uvnitř linie obsahující jinak výhradně makropterní *Panesthia* a *Ancaudellia*. V linii *Salganea* jsou brachypterní druhy jasně odvozené od druhů shazujících křídla (Bell et al. 2007).

3. Křídla a schopnost letu

Podle toho, že šváb vlastní plně vyvinutá křídla, a je tedy makropterní, ještě nemůžeme usuzovat, že je též schopný letu (Farnworth 1972, Peck and Roth 1992). Důležitá je jeho pterothorakální svalovina, tedy svalovina druhého a třetího hrudního článku, mesothoraxu a metathoraxu (Gorth and Headrick 2001). Nejpřesnější měřítko švábích letových schopností může ležet ve zbarvení pterothorakální svaloviny čerstvě usmrcených hmyzích jedinců. Kramer (1956) objevil, že pterothorakální svalovina brachypterních a nelétavých či chabě létajících makropterních švábů se jeví průzračně bílá, tak jako svalovina prothoraxu či thorakální svalovina nymf, zatímco svalovina dobrých letců je matná a nápadně růžově pigmentovaná. Tyto rozdíly v barvě korelují se zřetelnými metabolickými rozdíly v enzymatické aktivitě a příjmu kyslíku. Následkem toho nejsou švábi s bílou pterothorakální svalovinou schopni uvolňovat energii dostatečně rychle na to, aby vydrželi mávat křídly. Podobné rozdíly v barvě svaloviny v závislosti na letových schopnostech uvádí též Shiga et al. (1991) u cvrčka *Gryllus bimaculatus*.

U makropterních létavých švábů je zpravidla svalovina obou článků nesoucích křídla, tedy jak metathoraxu tak mesothoraxu, růžově zbarvena (Bell et al. 2007). Výjimkou z tohoto pravidla je například „broučí“ šváb *Diploptera dytiscoides*, jehož bíle osvalený mesothorax nese tuhé, krovkovité (jakoby broučí) a zkrácené tegminy, zatímco metathorax nese dlouhá, k létání uzpůsobená křídla a je vybaven svalovinou růžovou (Kramer 1956).

Stejný stav pterothorakální svaloviny mohou sdílet obě pohlaví, jako například u druhu *Blattella germanica*, kde mají obě makropterní pohlaví bílou pterothorakální svalovinu, či u druhu *Blaberus craniifer*, kde jsou obě pohlaví vybavena svalovinou růžovou. Nebo mohou být obě pohlaví makropterní, ale růžovou svalovinou jsou vybaveni jen samci, jako je tomu například u druhu *Periplaneta americana* (Kramer 1956).

Barva svaloviny není během života švába pořád stejná a může se měnit oběma směry. Například létací chování mladých samců druhu *Periplaneta americana* se mění v návaznosti na postmetamorfní vývoj růžové pigmentace v jejich pterothorakální svalovině. Brzy po svlečení je svalovina bílá a samci jen slabě třepotají křídly a po vyhození do vzduchu padají k zemi. Až po čtyřech až šesti dnech svalovina zrůžoví a samci jsou schopni letu, plných letových schopností nabývají přibližně 14 dní po svlečení (Kramer 1956, Farnworth 1972).

Kramer (1956) uvádí, že létací schopnosti hmyzu trpí v laboratorních podmínkách, tedy v podmínkách, kde hmyz žije v relativním blahobytu a létat nikam nepotřebuje. Ač jsou samci druhů *Periplaneta americana* (Weisel-Eichler and Libersat 1966) a *Periplaneta fuliginosa* (Appel and Smith 2002) v přirozených podmínkách schopni souvislého letu, tvrdí Kramer (1956), že

laboratorně chovaní jedinci ani jednoho druhu nebyli během letových testů schopni zvednout se ze země, a pokud byli vyhozeni do vzduchu, padali bezmocně k zemi.

Diekman a Ritzman (1987) uvádějí, že ochota k létání u jedinců druhu *Periplaneta americana* klesá se snižující se teplotou během embryonálního vývoje. Kvalita letu ani jeho délka však ovlivněny nejsou.

Určení schopností letu pitvou je tedy průkazné v případě určitého jedince, ale výsledky nejsou univerzálně použitelné na celý druh, a to právě vzhledem k závislosti letových schopností na podmínkách, ve kterých šváb žije, a na změnách, kterými prochází během života.

4. Vnitrodruhová variace

Ač vývoj křídel sám o sobě není příliš energeticky náročný, s produkcí a udržováním letových svalů se pojí velké energetické investice (Roff 1989, Mole and Zera 1993, Crnokrak and Roff 2002). Křídelní dimorfismus bude proto nejčastěji v populacích udržován v důsledku trade-off mezi výhodností letu a potenciálním zvýšením úspěchu v rozmnožování přesměrováním investic z křídel do gonád. Výzkumy provedené na křídelně dimorfním hmyzu poukazují na jasný trade-off mezi zdroji vydávanými na letové schopnosti a na rozmnožování (Roff 1984, Roff and Fairbairn 1991, 1993, Zera and Denno 1997).

4.1. Sexuální křídelní dimorfismus

Sexuálním dimorfismem je myšlen polymorfismus mezi samci a samicemi stejného druhu (Gorth and Headrick 2001).

Sexuální křídelní dimorfismus je u švábů častý a většinou jsou to samice, které vykazují větší míru redukce křídel. Extrémem jsou druhy s plně okřídlenými (makropterními) samci a apterními samicemi (Bell et al. 2007). Redukce křídel, a tudíž i ztráta letových schopností, je běžnější u samic, jelikož jim umožňuje přesunout více zdrojů do produkce vajec (více kapitola 5. Evoluce ztráty křídel), zatímco schopnost letu je často zachována u samců, jelikož zvyšuje jejich šanci na nalezení málo pohyblivé partnerky (Roff 1990). Dle Roffa (1990) existuje signifikantní negativní vztah mezi mobilitou samice a nelétavostí samce.

U švábů s extrémním křídelním dimorfismem se nelétavé samice obvykle zahrabávají do substrátu nebo žijí ve štěrbinách, zatímco habitaty samců, sdružujících se se samicemi výhradně během krátké pářící sezóny, nejsou příliš známy, protože bývají lapáni jen na světla (Shaw 1918, Bell et al. 2007). Příkladem takových švábů mohou být mnozí pouštní *Polyphagidae* (Bell et al. 2007) či africký rod *Cyrtotria* (Rehn 1932b). V některých případech je sexuální dimorfismus tak extrémní, že je pro taxonomy problematické přiřadit pohlaví k sobě (Roth 1992).

Mírnější případy křídelního dimorfismu zahrnují druhy, kde mají obě pohlaví redukovaná křídla, ale u samic je redukce silnější, jako například u druhu *Byrsotria fumigata*. Bell et al. (2007) uvádějí, že doposud nebyl popsán druh švába, jehož samci by byli apterní a samice makropterní. Výjimečně se ale můžeme setkat s takovými brachypterními druhy, u kterých je redukce křídel silnější u samců nežli u samic, jako je tomu například dle Rotha (1990b) u druhu *Paratemnopteryx stonei*.

Křídelní sexuální dimorfismus byl zaznamenán i ve fosilním záznamu, ale nikoli v redukci, nýbrž ve tvaru křídel. Například Schneider (1977) uvádí, že křídla samic prvohorního švába *Spiloblattina pygmaea* byla širší nežli samčí.

4.2. Intrasexuální křídelní dimorfismus

Intrasexuálním dimorfismem je myšlena variabilita fenotypů křídel v rámci stejného pohlaví.

Variabilita může být pouze v jednom pohlaví, jako například u druhu *Neotemnopteryx fulva*, jehož samci jsou výhradně makropterní, zatímco samice mohou být jak makropterní, tak brachypterní (Roth 1990b). Obdobně samci *Ectobius africanus* jsou vždy makropterní, ale redukce křídel samic pozitivně koreluje se stoupající nadmořskou výškou (Rehn 1931, 1932a).

U jiných švábů variuje redukce tegmin a křídel u obou pohlaví. Jako příklady lze uvést alespoň 2 australské druhy rodu *Panesthia* (Roth 1982), *Hebardina concinna* z Galapág (Bell et al. 2007) a australský *Paratemnopteryx coulouana* (Roth 1990b). Poslední zmíněný druh mívá obvykle brachypterní tegminy a mikropterní křídla, ale míra redukce může být různá a existují i samci s plně vyvinutými křídly. Tyto druhy žijí v hrabance a pod kůrou stromů, ale existují i záznamy o zamoření domácností. (Bell et al. 2007)

Výzkumy naznačují, že u křídelně variabilních druhů hmyzu stoupá procento makropterních létavých jedinců s klesající stálostí habitatu, který populace obývá (Denno et al. 2001b). Nenašel jsem sice žádnou studii, která by tento jev popisovala u švábů, ale domnívám se, že bude platit i pro ně.

5. Evoluce ztráty křídel

5.1. Ekologické faktory – habitaty

Ztráta schopnosti letu znamená, že organismus přichází o schopnost migrovat na delší vzdálenosti než několik set metrů (Roff 1990). Primární evoluční výhoda migračního pohybu tkví v tom, že umožňuje druhu držet krok se změnami v lokalizaci jeho habitatů (Townsend et al. 2008). Ke vzniku nelétavosti proto může dojít jen u těch druhů, které nejsou změnami ve svých habitatech k migraci nuceny.

Evoluci nelétavosti u živočichů značně napomáhá snížení heterogenity prostředí, které obývají (Roff 1990). Dále je ztráta křídel u hmyzu obvykle spojena s environmentální stabilitou (Harrison 1980, Kaitala and Hulden 1990, Roff 1990, Denno et al. 1991, Wagner and Liebherr 1992, Dingle 1996, Zera and Denno 1997, Denno et al. 2001b, Bell et al. 2007). „Logikou věci je, že bezkřídlé morfotypy spíše přetrvávají v prostorově homogenních, časově stálých habitatech, kde potrava, úkryt a pohlavní partneři pro nelétavé jedince jsou neustále na dosah. V opačném případě platí, že let je zachován u hmyzu žijícího v přechodných habitatech s měřitelnou fluktuací kvality a dostupnosti zdrojů.“ (Bell et al. 2007)

Při náhledu na šváby je problematické to, že jen minimum druhů švábů vyhledává přechodné či periodicky narušované habitaty. Dalším úskalím je též fakt, že ať už švábi žijí téměř kdekoli, v lesích, na pláních, v pouštích či na ostrovech, žijí v podstatě ve stejném prostředí, neboť vyhledávají či vytvářejí podobné mikrohabitaty. (Rehn 1932a, Schal and Bell 1986, Bell et al. 2007)

Shaw (1918) uvádí, že bezkřídlí švábi jsou ve svých habitatech většinou kryptičtí a že zploštělý tvar těla koreluje s absencí křídel. Jejich mikrohabitaty splňují nejen dvě již výše zmíněné podmínky pro vznik bezkřídlosti, tedy homogenost a časovou stabilitu, ale přidávají další dvě důležité vlastnosti. První z nich je dosažitelnost potravy uvnitř úkrytu či v jeho blízkém okolí. Druhá je jejich relativní dvojdimenzionálnost. Zatímco habitaty, které jsou sice do jisté míry přechodné, ale jsou rozesety po zemi, jsou dostupné pěšky, habitaty rozeseté ve třech dimenzích jsou bez letových schopností dosažitelné jen stěží (Roff 1990), zánik letu tudíž mohou podporovat jen habitaty, které nenutí organismy k vertikálnímu pohybu.

Dále je ztráta křídel často spojena s nedostatkem potravy či se závislostí na nízkonutriční potravě, jako je například hnilý zelenina a dřevo (Kaitala and Hulden 1990, Kaitala 1991, Dingle 1996). Jedinci živící se na živiny chudou potravou již nemají energii na to, aby byli schopni letu či vůbec mohli udržovat křídla.

Současné důkazy tudíž napovídají, že je to interakce dimenzionality habitatu a jeho persistence, co by mohlo mít nejsignifikantnější vliv na morfologii křídel hmyzu. Bezkrídlost tedy

může být pravděpodobně způsobena vazbou na v homogenním a stálém prostředí umístěné stabilní zdroje lehce dosažitelné potravy, která ale zároveň není příliš kvalitní. Hmyz tak není ovlivňován sezonalitou zdrojů potravy, a nepotřebuje tedy kvůli potravě migrovat. Jedinci se proto mohou celoročně vyvíjet na jednom místě, což je dle Denno et al. (2001a) skutečnost u hmyzu pozitivně korelovaná s neschopností letu.

Roff (1990) ve svém přehledu literatury vyvozuje, že zvýšený výskyt bezkřídlosti se nachází u hmyzu zvláště v zalesněných oblastech neasociovaných s vodní plochou, na pouštích, na mořské hladině a pobřeží, ve sladké vodě, na sněhu, v jeskyních a podzemí, v hnízdech sociálního hmyzu, či u endoparazitů a ektoparazitů. Švábů se z tohoto výčtu habitatů týkají pouště, jeskyně, podzemí a hnízda sociálního hmyzu. Uvádí také, že nedostatek létacích schopností není nijak významně zvýšený na ostrovech, v kontrastu s dřívějším pohledem.

5.1.1. Ostrovy

Darwin (1859) jako první navrhl, že izolace způsobená životem na ostrově selektuje ve prospěch nelétavé morfologie, protože nelétavé organismy nemohou být tak lehce odfouknuty nad moře a tak vymizet (Roff 1990, Bell et al. 2007). Podobnou hypotézu uvádí dle Roffa (1990) i Wallace (1880) pro ptáky. Tato teorie je však, co se hmyzu týče, současnými autory zpochybňována. Například Roff (1990) nenachází, po analýze okřídlení ostrovních a kontinentálních druhů hmyzu, žádnou korelaci mezi nelétavostí a obýváním ostrovů. K obdobnému závěru dochází též Denno et al. (2001b). Základní chybou Darwinovy teorie se zdá to, že nepočítá s velikostí ostrova. Takováto teorie by fungovala jen pro velmi malé ostrovy o rozloze několika kilometrů čtverečních (Roff 1990).

Ať je tato teorie pravdivá, či není, zdá se, že na šváby nefunguje. To, že bezkřídlí švábi žijí na ostrově, vůbec nemusí znamenat, že se tam vyvinula jejich bezkřídlost. Švábi mají přes vodu větší disperzní schopnosti, než se obecně myslí, protože mohou plout na (či ve) vznášejícím se odpadu a vegetaci (Peck 1990, Peck and Roth 1992). Takovíto švábi „námořníci“ bývají zpravidla druhy žijící pod kůrou, v trouchnivém dřevu či jiné mrtvé vegetaci (Bell et al. 2007). Unikátní příležitost ke studiu reintrodukce švábů do tropického ekosystému nabídlo souostroví Krakatoa po sérii vulkanických explozí v roce 1883, které je zbavily veškerého rostlinstva i živočišstva. Průzkum v roce 1908 již na místě našel několik druhů švábů s následnou strmou kolonizační křivkou, která se stabilizovala ve 30. letech 20. století (Thornton et al. 1990). Mezi osmnácti tehdy hlášenými druhy byly i brachypterní druhy *Lobopterella dimidiatipes* a *Hebardina concinna* (Roth 1990a). Tyto druhy tedy musely na ostrovy doplout. Nejlepší důkazy, že evoluce bezkřídlosti se může udát na ostrovech, nabízejí studie provedené na Galapágách, kde žije 5 částečně nebo úplně bezkřídлых endemických druhů švábů. Peck a Roth (1992) a Carlquist (1974) však uvádějí, že

nelétavost nemusí být výsledkem jen samotného života na ostrově, ale může být specializací na život v homogenních habitatech, jako je opadanka či jeskyně ve vyšších nadmořských výškách ostrovů, které ale přítomností na ostrově nejsou nikterak ovlivněny.

5.1.2. Vysokohorské prostředí a zvyšující se zeměpisná šířka

Jackson (1928) a Carlquist (1974) zmiňují pro vysoké nadmořské výšky podobnou teorii, jako Darwin (1876) pro ostrovy, tedy že nelétavost je u vysokohorských druhů preferována z toho důvodu, že poté jejich jedinci nemohou být z horských štítů tak lehce odfouknuti. Aby taková teorie fungovala, musela by však stanoviště jejich výskytu být velmi malá a zároveň dosti trvalá, aby se na nich mohl nový druh vyvinout (Roff 1990).

Ať z tohoto či jiného důvodu, zvýšená míra nelétavosti v rámci jednoho druhu se zvyšující se nadmořskou výškou je popsána u mnoha skupin hmyzu (Roff 1990, Dingle 1996). Tato problematika byla zevrubně zkoumána například Darlingtonem (1943, 1970, 1971) u broučí čeledi *Carabidae*. Roff (1990) jeho práci shrnuje a uvádí, že zatímco v nížinách (méně než 600 m.n.m.) se nelétavost vyskytovala jen u 0–17% druhů, ve vrchovinách (nad 600 m.n.m.) tomu již bylo u 31–100% druhů. U švába druhu *Ectobius africanus* je známo, že samice žijící v polohách pod 1000 metrů nad mořem jsou makropterní, zatímco samice žijící ve vyšších polohách mají křídla redukovaná (Rehn 1931). Naopak u švábů rodu *Laxta* jsou to samci, kdo vykazuje křídelní redukci se zvyšující se nadmořskou výškou (Roth 1992).

Nadmořská výška může stát za zvýšenou mírou redukce křídel z toho důvodu, že ovlivňuje trvanlivost habitatů (Roff 1990, Dingle 1996). Trvanlivost habitatů se s výškou zvedá dvěma způsoby. Jednak se snižuje množství sukcesních stádií, mimo jiné proto, že k nástupu pozdějších stádií díky disturbancím (laviny apod.) nemůže ani dojít (Billings 1969, Mark 1969). Jednak s výškou klesá regenerační schopnost (rychlost) ekosystému, a tudíž dochází k prodloužení trvání jednotlivých sukcesních stádií oproti situaci v nižších polohách, ať už kvůli nedostatku zdrojů, rychlému odtoku vody do nižších poloh či vegetační době zkrácené nehostinnými podmínkami, což vede k velmi pomalému zarůstání ploch obnažených disturbancí, a tudíž k dlouhému trvání lučních ekosystémů (Hayward 1948, Grabherr 1982, Harmon et al. 1983), které svou relativní dvojdímenzionálností přejí vzniku nelétavosti spíše než vyšší sukcesní stádia. Nižší sukcesní stádia ekosystému, zvláště v horském prostředí, také zpravidla nejsou příliš úživná, a organismus tak již nemusí mít dostatek živin na financování křídel a nákladných létacích svalů (Jackson 1928).

Roff (1990) popisuje též pozitivní korelaci nelétavosti se zeměpisnou šířkou (vzdáleností od rovníku). Pro šváby však není známa žádná taková studie a takové pravidlo mi pro ně nepřipadá příliš pravděpodobné, vzhledem k velkému množství nelétavých tropických druhů.

S postupující nadmořskou výškou a vzdáleností od rovníku klesá průměrná teplota a každý

druh létavého hmyzu dokáže létat jen v určitém rozmezí teplot (Bartholomew and Heinrich 1973, Heinrich and Casey 1978, Casey 1980). Postupující nadmořská výška a zeměpisná šířka tak mohou nelétavost hmyzu ovlivňovat nepřímo, přes klesající teplotu (Byers 1969). Žádný enzym nemůže fungovat v příliš velkém teplotním rozmezí (Kammer and Heinrich 1978), a proto pokud se druh dostane do podmínek s teplotou, nepříznivou pro let, musí buďto vyvinout jiný enzym, behaviorální změnu jako například předletové zahřívání, let omezit či se letu dokonce vzdát, což může být pro něj o to výhodnější, že s klesající teplotou stoupá také energetická náročnost letu. Co se švábů týče, popisuje Farnworth (1972) u druhu *Periplaneta americana* pokles letových aktivit v souvislosti s klesající teplotou okolí. U švábů je propojení nelétavosti se snížením teploty o to pravděpodobnější, že švábi létají hlavně v noci, kdy je snížení mnohem markantnější než ve dne.

5.1.3. Jeskyně

Druhy švábů žijící celý život v jeskyních, norách či jiných podzemních prostorech vykazují silné tendence k bezkřídlosti, stejně jako ke ztrátě zraku a dalším troglobiontním znakům (Schal et al. 1984). Příkladem takového švába budiž druh *Paratemnopteryx stonei* (Slaney and Weinstein 1977).

Podzemní dutiny a jeskyně jsou homogenní a extrémně stálé habitaty (Barr 1967), avšak s velmi nízkou dostupností potravy. Primární produkce biomasy jeskynního ekosystému je zanedbatelná a nebýt společenstev chemoautotrofních bakterií takřka nulová, a organismy v nich žijící proto musí, jako na primární zdroj energie, spoléhat výhradně na rostlinné zbytky a detrit, které do jeskynních habitatů spadnou nebo jsou splaveny z nadzemního ekosystému, či na trus netopýrů obývajících jeskyně (Chapman 1982, Daly et al. 1998).

Rychlost ztráty křídel v jeskynních ekosystémech může být značně ovlivněna úživností zde dostupné potravy. Culver et al. (1995) uvádí, že ztráta křídel a s ní spojené morfologické jevy probíhají v jeskynních ekosystémech mnohem častěji u organismů žijících se zbytky rostlin než u těch, které spoléhají na výživnější trus ptáků či netopýrů.

5.1.4. Hnízda sociálního hmyzu

Zvláštním případem podzemních habitatů jsou hnízda sociálního hmyzu, zvláště termitů a mravenců. Jako příklad švábů obývajících takovéto habitaty lze uvést šváby druhu *Pseudoanaplectinia yumotoi* obývajících hnízda mravenců druhu *Crematogaster sp.* (Roth 1995), rod *Nocticola* obývajících hnízda termitů (Roth 2003a), druh *Mirmecoblatta wheeleri* využívající hnízda hned několika mravenčích rodů, a to *Campanotus*, *Formica* a *Solenopsis* (Fisk et al. 1976) a rod *Attaphila* z hnízd listových mravenců rodu *Atta*.

Jedná se o k životu vhodné a pohodlné habitaty, které zvláště v tropech mohou vydržet velmi

dlouho. Vznik bezkřídlosti zde závisí na trvanlivosti hnízda a na vzdálenosti hnízd nových, mirmeko/termitophilem ještě nezabydlených. Nelétavost tedy může vzniknout, jen pokud od sebe nejsou hnízda hostitele příliš vzdálena, nebo pokud se hostovi podaří vynalézt nějakou jinou formu cestování do nových hnízd, jako třeba phoresu (Roff 1990).

Příkladem myrmekofilního švába, užívajícího phoresu, je rod *Attaphila*, který obývá ve velkých počtech houbová políčka mravenců rodu *Atta* a živí se na nich (Wheeler 1900, Moser 2006). Ani jedno pohlaví švábů rodu *Attaphila* není schopné letu, samci jsou brachypterní či apterní, samice striktně brachypterní (Gurney 1937, Brossut 1976). Miniaturní švábi se šíří do nových hnízd tak, že vylézají na okřídlené pohlavní jedince mravenců předtím, než odletí na svatební lety (Wheeler 1900, Brossut 1976, Waller and Moser 1990). Za tímto účelem mají zvětšené arolie (Gurney 1937, Brossut 1976) (ad. arolium Gorth and Headrick (2001)), které jim pomáhají, aby se na mravencích udrželi. Dle Wheelera (1900) jedinci druhu *Attaphila fungicola* tento způsob forézy nepoužívají jen k šíření do nových hnízd, ale i k přepravě po již obydleném hnízdě za pomoci mravenčích dělníků a vojáků, kteří je naprosto ignorují. Je otázkou, zda se letů účastní obě pohlaví švába, či jen samice. Dle Wallera a Mosera (1990) jsou však samice účastnicí se letů již oplozené, neboť po nachytání jich a jejich „nosičů“ a umístění do zajetí během několika dnů vyprodukovaly ootheky, což nasvědčuje tomu, že k úspěšné disperzi postačují jen samice. Další neznámou zůstává, zda jsou si švábi schopni vybrat, zda se povevou na samici, či na samci, který se do nového hnízda nikdy nedostane. Nebylo také zatím potvrzeno, zda se dokáží švábi mezi hnízdy pohybovat i po svých, ale to, že v laboratorních podmínkách následuje *Attaphila fungicola* feromonovou stopu mravence *Atta texana*, by mohlo naznačovat, že je to možné. Jedinci *A. fungicola* sice nebyli mimo mravenčí hnízdo nikdy nalezeni, to ale může být přiloženo na vrub jejich miniaturní velikosti.

Druh *Pseudoanaplectinia yumotoi* má oproti tomu arolie malé, tudíž cestování na mravencích pravděpodobně není schopen. Jak se dostává do nových hnízd, není známo, ale je možné, že je schopen letu, neboť ač jsou jeho křídla redukována, jsou oproti ostatním výše uvedeným druhům zdaleka největší (dosahují přibližně šestého tergitu u samice a supra-análního plátu u samce), takovéto chování však u nich nebylo ještě nikdy pozorováno (Roth 1995). Stejně tak druh *Mirmecoblatta wheeleri* pravděpodobně nebude k přepravě používat phorézu, protože ten již není aroliemy vybaven vůbec (Fisk et al. 1976).

5.1.5. Habitaty v listové opadance, půdě a trouchnivém dřevě

Schal a Bell (1986) uvádějí, že velké množství bezkřídлых druhů švábů žijících v listové opadance deštných pralesů Kostariky se během své aktivní periody nepohybuje vertikálním směrem

příliš daleko, žijí tedy vlastně ve dvojdimenzionálním světě. Švábi obývající opadanku, půdní humus a trouchnivé dřevo mají též potravu pořád na dosah, neboť v ní vlastně žijí. Takovéto habitaty jsou tedy homogenní, mají dostatek potravy a v tropickém klimatu jsou též poměrně persistentní, a tudíž výborně splňují podmínky pro vznik bezkřídlosti. Švábi obývající takovéto habitaty se často vyznačují jak mezidruhově tak mezipohlavně uniformním vzhledem. Mají kompaktní bezkřídle tělo, se silným exoskeletem, lopatovitým pronotem a silnýma nohama. Příklady takových švábů budiž druh *Macropanesthia rhinoceros* a *Cryptocercus punctulatus* (Bell et al. 2007). Je pravděpodobné, že za mezipohlavní uniformitou stojí všudypřítomnost potravy, která neklade na odlišná pohlaví různé ekologické nároky tak, jako je tomu v pouštích, kde je potrava rozložena ostrůvkovitě.

Byers (1969) a Daly et al. (1998) nadnáší hypotézu, že za ztrátou křídel u druhů žijících v těsných podzemních prostorách či dokonce hrabajících se v substrátu může být jednoduše to, že křídla při takovém pohybu překáží. Tato hypotéza však není obecně přijímána (Roff 1990).

5.1.6. Písečné habitaty – pouště

Pouště, ač velmi nehostinné, jsou dalším příkladem homogenního prostředí se stálými podmínkami. Potrava v poušti je sice těžce dostupná a relativně vzácná, ale díky extrémně suchému prostředí se na jejím rozkladu mohou houby a bakterie podílet jen minimálně. Ta se proto kazí velmi pomalu, z čehož profitují živočichové konzumující detrit, zdechliny či rostlinnou potravou, kteří tak mohou žít v trvanlivých podmínkách a živit se materiálem, který jim v suchém prostředí dlouho vydrží (Daly et al. 1998). Jelikož pouštní švábi plavou v písku (Bell et al. 2007), a nemají tudíž potíže s vertikálním pohybem, jsou pouště v mnoha ohledech podobné již zmíněným habitatům v listové opadance, půdě a trouchnivém dřevě, ale jelikož je v nich výskyt potravy ostrůvkovitý, populační hustota jedinců je velmi nízká, a na obě pohlaví jsou proto kladeny rozdílné nároky. Zatímco samice si mohou dovolit ztratit křídla a žít celý život na jednom místě, samci si je pravděpodobně potřebují ponechat, aby mohli létat mezi ostrůvky hojnosti a najít sexuální partnerku. Takto je tomu například u druhu *Polyphaga aegyptiaca* (Bell et al. 2007).

Právě díky relativní podobnosti opadankových a půdních habitatů s habitaty pouštními nenachází pravděpodobně Rehn (1932a) výrazný rozdíl mezi výskytem redukce křídel na pouštích a v deštných pralesech Jižní Ameriky. V redukci křídel se však nezabývá sexuálním dimorfismem, a bylo by záhodno v této oblasti provést zevrubnější průzkum.

Důvodem redukce křídel u pouštních švábů by mohla být i obrana před vysoušením organismu během letu (Dingle 1996). Tato teorie se však pro šváby nezdá příliš vhodná, protože švábi jsou aktivní hlavně v noci (Rehn 1932a), kdy nejsou vysoušením příliš ohroženi (Bell et al. 2007).

5.2. Fyziologické faktory – life history trade-offs

Migrace se zdá pro hmyz velmi výhodnou činností, ať už díky možnosti vyhledávání ideálního habitatu či opuštění již zanikajícího, nebo díky možnosti vyhledání vzácné potravy a sexuálních partnerů. Proč tedy nemigruje všechen hmyz a mnohý se této schopnosti dokonce vzdává? I když je migrace z tohoto pohledu výhodná, nese s sebou i mnohá rizika a nevýhody. První cenou migrace je to, že se velkému množství migrantů nikdy nenajde příhodný habitat a zahyne (Elton 1927, Flegr 2005), druhou cenou je poté snížená reprodukční úspěšnost kvůli přesměrování zdrojů do letu (Roff 1977, Inglesfield and Begon 1983).

Let tedy u hmyzu zlepšuje disperzní a migrační schopnosti, ale je zároveň jednou z jeho nejnáročnějších investic (Wagner and Liebherr 1992, Nespolo et al. 2008). Ač vývoj křídel sám o sobě není na zdroje příliš náročný, s produkcí a udržováním letových svalů se pojí velké energetické investice (Roff 1989, Mole and Zera 1993, Crnokrak and Roff 2002). Letové svaly hmyzu jsou zpravidla velmi masivní, v průměru čítají 10–20% tělní hmotnosti hmyzího těla (Greenewalt 1962, Crnokrak and Roff 2002). Navíc jsou jedny z metabolicky nejaktivnějších známých tkání (Weis-Fogh 1967), a tudíž spotřebovávají velké množství energie a vyžadují mnoho kyslíku. Kladou tedy též nároky na zvýšení reziduální respirace organismu, jež u hmyzu též negativně koreluje s fekunditou (Crnokrak and Roff 2002). Udržování letových schopností je tedy pro hmyz velmi nákladné. Například u *Periplaneta americana* dochází při letu ke změně složení hemolymfy i na 24 hodin po létání (King et al. 1986). Přisun a kvalita potravy není vždy ideální, a proto musí schopnost letu často soupeřit s jinými fyziologickými potřebami.

5.2.1. Letové schopnosti vs. páření

Fyziologické studie podporují hypotézy, které tvrdí, že se u obou pohlaví vyskytuje trade-off závislý na zdrojích a odráží constraints vynucené alokací limitujících zdrojů buď do vytvoření a údržby letových svalů, nebo do páření (Mole and Zera 1993, Dingle 1996, Stirling et al. 2001, Crnokrak and Roff 2002).

Nespolo et al. (2008) uvádí, že u cvrčků druhu *Grillus firmus* velikost pterothorakálního svalstva negativně koreluje s velikostí gonád.

5.2.1.1. Samice

Nejlépe je toto „soupeření o zdroje“ vysledovatelné u samic, a to na vztahu letových schopností a produkce vajec, neboli flight-oogenesis syndrome. To znamená, že jakékoli snížení selekčního tlaku na zachování křídel umožňuje samici převést více zdrojů do produkce vajec. Samice tak zvýší své fitness více, než pokud by si zachovala pohyblivost, kterou křídla skýtají (Roff

1986, 1989, 1990, Roff and Fairbairn 1991).

Tento fenomén zatím bohužel u švábů zkoumán nebyl, byl ale zkoumán u příbuzných cvrčků (*Orthoptera*) i u vzdálenějšího hmyzu, například u *Drosophila subobscura* (Inglesfield and Begon 1983).

U samic křídelně dimorfního cvrčka *Gryllus firmus* je rozpoznatelný trade-off mezi letovou kapacitou a reprodukční schopností, protože mikropterní samice se začínají rozmnožovat dříve a mají zvýšenou fekunditu oproti samicím makropterním (Roff 1984, 1986, Roff and Fairbairn 1991). Druh *Gryllus firmus* je křídelně dimorfní, s jedinci jak makropterními, tak mikropterními. Roff (1989) uvádí, že v provedených pokusech byla makropterním samicím cvrčků odnímána křídla a jejich produkce vajec a histolýza pterothorakálních svalů byla porovnávána s kontrolním vzorkem okřídlených a mikropterních samic. Pterothorakální svalstvo začalo po odstranění křídel histolyzovat a míra histolýzy pozitivně korelovala s produkcí vajec (zdroje byly tedy přesunuty z letového svalstva do potomstva). Nedošlo sice ke zvýšení totální produkce vajec, došlo ale k jejímu rapidnímu zrychlení. Samice s odejmutými křídly snesly v prvním týdnu snášení téměř 250% toho, co kontrolní makropterní samice. Dále přirozeně mikropterní samice snesly v prvním týdnu dokonce 321% toho, co makropterní. Ač sice nedochází k zvýšení totálního množství vajec, je třeba mít na paměti, že pracujeme s krátce žijícími členovci, kteří mají jen pramalou šanci, že ve volné přírodě, během svého krátkého a nebezpečného života, snesou všechna vejce připravená v ovariích. Rapidní zvýšení snášení vajíček je tedy pro ně stále selekčně značnou výhodou.

V provázanosti produkce vajec s funkcí (či přítomností) křídel může kořenit i absolutní převaha nelétavých samic, a nikoli samců, u druhů vykazujících sexuální dimorfismus v letových schopnostech.

Za příznivých podmínek se mohou letové schopnosti velmi rychle vytrácet, což patrně odpovídá i za nefunkčnost svalů laboratorně chovaných samic rodu *Periplaneta* (Denno et al. 1991, Marooka and Tojo 1992).

5.2.1.2. Samci

Ač je ztráta letových schopností preferovanější u samic, lze toto „soupeření o zdroje“ vysledovat i u samců. Nelétaví samci si mohou dovolit investovat více do růstu, a tudíž být větší než jejich okřídlení sokové (Langellotto et al. 2000). Mají tedy výhodu při páření. Schopnost letu je potom výhodná pouze tehdy, je-li distribuce samic na habitatu řídká a samci je nemohou dostatečně efektivně vyhledávat pěšky (Roff 1990, Denno et al. 2001a).

Zera et al. (1997) uvádí, že makropterní samci hmyzu s nefunkčními létacími svaly mají větší varlata než ti se svalstvem funkčním. Mikropterní samci cvrčka *Grillus firmus* mají v průměru větší varlata než makropterní jedinci stejného druhu (Crnokrak and Roff 2002). Při porovnání

mikropterních samců, makropterních samců a makropterních samců s nefunkčními létacími svaly mají největší varlata samci mikropterní, v průměru o 2,6% je mají menší makropterní samci s nefunkčními letovými svaly a makropterní samci je mají menší v průměru dokonce o 9,5% (Saglam et al. 2008).

5.2.2. Schopnost letu a jiné metabolické pochody

Investice do letu neovlivňují u hmyzu jen úspěšnost v páření, ale jsou velkou zátěží pro celý organismus. Nespolo et al. (2008) uvádí negativní korelaci velikosti pterothorakálního svalstva s výší bazálního metabolismu v porovnání k velikosti zvířete.

Schopnost letu také pravděpodobně ovlivňuje dlouhověkost jedinců obou pohlaví. Zde se patrně jedná o to, že druhy, které neinvestují energii do létání, mají více energie na reparační funkce organismu, což jim dovoluje žít déle (Dingle 1996, Bell et al. 2007). V úvahu lze také vzít selekční stín u létajících druhů, které při tak riskantním počínu, jako je létání, mohou snáze zahynout, a tudíž se jim investice do reparačních mechanismů nejen nevyplatí, ale selekce na ni vůbec nepůsobí. Tato teorie je dobře uplatnitelná právě na šváby, jelikož největší a nejdéle žijící švábi jsou nelétavé a většinou apterní druhy, žijící zahrabané ve dřevě či půdě (Bell et al. 2007). Příkladem takového bezkřídleho dlouhověkého švába je druh *Cryptocercus clevelandi*, jenž teprve v 5 až 7 letech věku dosahuje pohlavní dospělosti (Park et al. 2002). Lze spekulovat též o tom, že plně vyvinutá křídla se vyplatí jen organismu s krátkým imagálním životem. Jelikož jsou hmyzí křídla struktury velmi křehké a rychle se olámou či jinak poškodí, jsou v podstatě na jedno použití, a dlouhověkému organismu se proto nemusí vyplatit investovat do aparátu, který již po zbytek jeho života bude rozbitý a nepoužitelný.

Bezkřídlí jedinci mohou být také schopni déle přežít při nedostatku potravy (Kaitala 1991).

Za vznikem bezkřídlosti u hmyzu může stát též přesměrování energie do jiného způsobu pohybu. Například hrabání se v půdě či opadance je samo o sobě energeticky velmi náročné (Daly et al. 1998) a organismus už kvůli tomu nemůže vynaloženou energii investovat do letového aparátu, který mu navíc sám o sobě při takovém pohybu může překážet.

5.3. Paedomorfóza

„Paedomorfóza je evoluční změna, při které jsou primitivní struktury či juvenilní znaky zachovány i v dospělosti.“ (Gorth and Headrick 2001) Takovým znakem jsou i chybějící či redukovaná, v tomto případě spíše nedovyvinutá křídla.

Brachypterii a apterii často doprovázejí další paedomorfnní znaky, jako ztenčení kutikuly, zmenšení pronota, ztráta či redukce ocellií, složených očí, segmentů tykadel a cerc a různých částí

integumentu (Nalepa 2010). Takovéto redukce jsou obvyklé i u švábů, zvláště u druhů žijících ve stabilních a bezpečných podmínkách (Nalepa and Bandi 2000). Lefeuvre (1971) uvádí, že někteří švábi s redukovanými křídly si nejen zachovávají juvenilní znaky v tracheálním systému, periferním nervovém systému a integumentu, ale mají také méně vývojových stádií než jim příbuzné makropterní druhy.

Warnecke a Hintze-Podufal (1990) se, dle Bell et al. (2007), domnívají, že křídelní redukce samice *Blaptica dubia* není růstovou redukcí u dospělce, nýbrž larvální znak zachovaný až do dospělosti. Bezkrídlý myrmekofilní *Attaphila fungicola* má redukované jak oči, tak žlázový systém (Gurney 1937, Brossut 1976). Švábi rodu *Cryptocercus* mají nejen redukované oči a chybějící ocelly, ale vykazují též paedomorfni znaky ve svém genitálním systému (Walker 1919, Deitz et al. 2003).

Ztráta křídel u švábů je obecně vychýlená ve prospěch samic, a proto jsou to nejčastěji samice, které vykazují související paedomorfni znaky (Bell et al. 2007). Příkladem mohou být bezkrídle samice rodu *Nocticola*, jež na rozdíl od samců mají jen minimum omatidií tak jako jejich larvy (Roth 2003a), nebo nymfám podobné samice rodu *Arenivaga*, kterým, na rozdíl od samců, chybějí křídla a mají redukované či žádné ocelly a zkrácená tykadla a cerky (Friauf and Edney 1969). Pohlavní orgány některých druhů rodu *Arenivaga* jsou navíc zjednodušeny do té míry, že to komplikuje jejich rozeznávání (Hebard 1920).

Novější práce zařazují termity jako vnitřní skupinu švábů a zdůrazňují jejich paedomorfni znaky, podobné těm, které byly popsány u švábů (Inward et al. 2007, Nalepa 2010).

6. Zachování křídel v nelétavém stavu

Mnoho druhů švábů si zachovává křídla v makropterním stavu, ač již nejsou schopni letu. Okřídlení jedinci se mohou nákladům na létání sice vyhnout lehce tak, že prostě nebudou létat, a nebudou tudíž investovat zdroje do nákladných letových svalů, ale skutečnost, že křídla u mnoha druhů zanikla, poukazuje na to, že už samo vytvoření křídel vyžaduje jistou investici, a tudíž pokud je druh k ničemu nepotřebuje, zaniknou u něho úplně (Saglam et al. 2008), zvláště proto, že to není geneticky příliš složitý proces (Jackson 1928, Campbell and Tomlinson 1998). Pokud tedy druh švába křídla má, ale nelétá, křídla mu pravděpodobně budou sloužit k nějakému jinému praktickému účelu.

6.1. Křídla a usnadnění pohybu

Švábi, kteří již nemohou používat svá křídla k letu, je mohou stále používat alespoň ke kontrole směru a rychlosti pádu (Brenner et al. 1988), nebo jako stabilizátory při rychlém běhu (Bell et al. 2007).

6.2. Obranná funkce křídel

Nefunkční křídla mohou mít stále ještě funkci obrannou. A to jak fyzikální ochranu abdomenu, zvláště díky zpevněným tegminám, tak optickou obranu před predátory, tedy kryptickou, aposematickou či mimickou (Bell et al. 2007).

Příkladem aposematického druhu je šváb *Therea petiveriana*, který je vybaven žlázami produkujícími obranné chemikálie (Farine et al. 2002) a jehož černobíle zbarvené tegminy dávají už na dálku na srozuměnou, že nebude chutnou kořistí.

Roth (1994) popisuje použití modifikovaných tegmin k mimezi, a to u brouky napodobujícího rodu *Prosoplecta*.

6.3. Funkce křídel při sexuální signalizaci

Samci některých druhů švábů používají svá křídla při námluvách tak, že s nimi třepotají a pozvedají je. (Stay and Roth 1956, Barth 1970, Willis 1970, Wendelken and Barth 1971, Clark et al. 1977, Simon and Barth 1977b, c, a, d, Wendelken and Barth 1987, Bell et al. 2007).

Stay a Roth (1956) k námluvám druhu *Diploptera punctata*: „Samec následuje samici, dotýká se jí svými antenami a ústním ústrojím a třepotá a vibruje svými křídly přímo před ní či z její strany. Poté otočí svůj zadeček směrem k samici a pozvedne svá křídla přibližně o 90° vzhůru.“ V případě kladné reakce ze strany samice dochází k páření. Stay a Roth dále uvádějí, že samci

pohybují křídly jiným způsobem, pokud je jejich cílem mladá samice čerstvě po opuštění kutikuly posledního nymfálního instaru. Taková samice je ještě nafouklá vzduchem a na samčí signály příliš nereaguje. „Samec třepotá svými křídly pomalu a krátce a místo pozvednutí svých křídel opatrně vsune svůj zadeček pod samici ze strany a pokusí se o kopulaci. V některých případech kopulují s nafouklými samicemi bez jakéhokoli předchozího třepotání křídly.“ Asi po hodině je již samice splasklá a ztuhlá. Poté již samec při námluvách třepotá křídly mnohem energičtěji a samice na jeho signály většinou rychle odpoví a dojde ke klasickému páření. Důležitost křídel při námluvách a páření je však dle autorů sporná, protože jejich absence měla jen malý vliv na přijetí samce samicí. V provedeném pokusu provedlo úspěšně námluvy a spářilo se 80% samců zbavených křídel.

Popis námluv švába *Parcoblatta fulvescens*, který uvádí Wendelken et al. (1971), je pro nás o to zajímavější, neboť se v tomto případě jedná o druh s křídelním sexuálním dimorfismem. Zatímco samci jsou štíhlí a okřídlení, samice jsou robustní a z křídel jim zbývá pouze redukovaná tegmina překrývající jen první abdominální segment. Po zaznamenání samičích feromonů se začne samec rychle pohybovat, létat a orientovaně samici vyhledávat. Samci navíc zvedají křídla v úhlu 20° až 80° k abdomenu. Samci mohou křídla nechávat takto pozvednutá, či je rychle zvedat a zase sklápět. Pokud dojde k antenálnímu kontaktu se samicí, samec okamžitě pozvedne svá křídla, otočí se k ní zády a začne couvat. Křídla pozvedá v úhlu 15° až 80° k abdomenu a natáčí je o 90° až 180°. Pokud samice na samcovo chování v krátké době nijak nereaguje, začne samec obvykle třepotat křídly, což patrně slouží k rozptášení samčích feromonů pro samici, které nestačí jen samcovo představení.

Ke shodnému závěru dochází i Barth et al. (1970) při pokusech na druhu *Periplaneta americana*. V tomto případě též samec přistupuje ke složitým námluvám zahrnujícím zvedání křídel a jejich třepotání, které slouží k rozptálení samčích feromonů a nalákání samice. Barth dále uvádí, že v případě samčího feromonu se pravděpodobně jedná o stejnou substanci, kterou samec vylučuje na povrchu dorzální části abdomenu a na které se samice při páření může pást.

Schal a Bell (1985) uvádí, že křídla používají při námluvách i samice, a to rodů *Xestoblatta*, *Nyctibora*, *Megaloblatta*, *Capucina* a *Epilampra maya*, při takzvaném přivolávacím chování.

6.4. Křídla a rodičovská péče

Křídla mohou vzácně působit i jako útočiště prvních instarů mlád'at (Perry and Nalepa 2003, Bell et al. 2007). Několik takových případů uvádí Roth (1981) ve svém souhrnu maternální péče u švábů. Samice *Phlebotomus pallens* (Roth (1981) z Shelford (1912)) přenášejí svá mlád'ata na vrchní straně svého abdomenu. Křídla *P. pallens* jsou silně redukována, zatímco tegminy jsou velké a klenuté. Dorzální strana abdomenu je zahlubená s pozvednutými okraji a tvoří tak s tegminami komůrku vhodnou pro přenášení čerstvě narozených mlád'at. Klenuté tegminy jsou dále přítomny u

blízce příbuzných rodů *Thorax* a *Phoraspis*. „Při sebemenším vyrušení zalezou mláďata některých druhů Phoraspidae pod tegminu ve tvaru dómu své matky.“ (Roth (1981) z Karni (1925))

7. Evoluční trendy

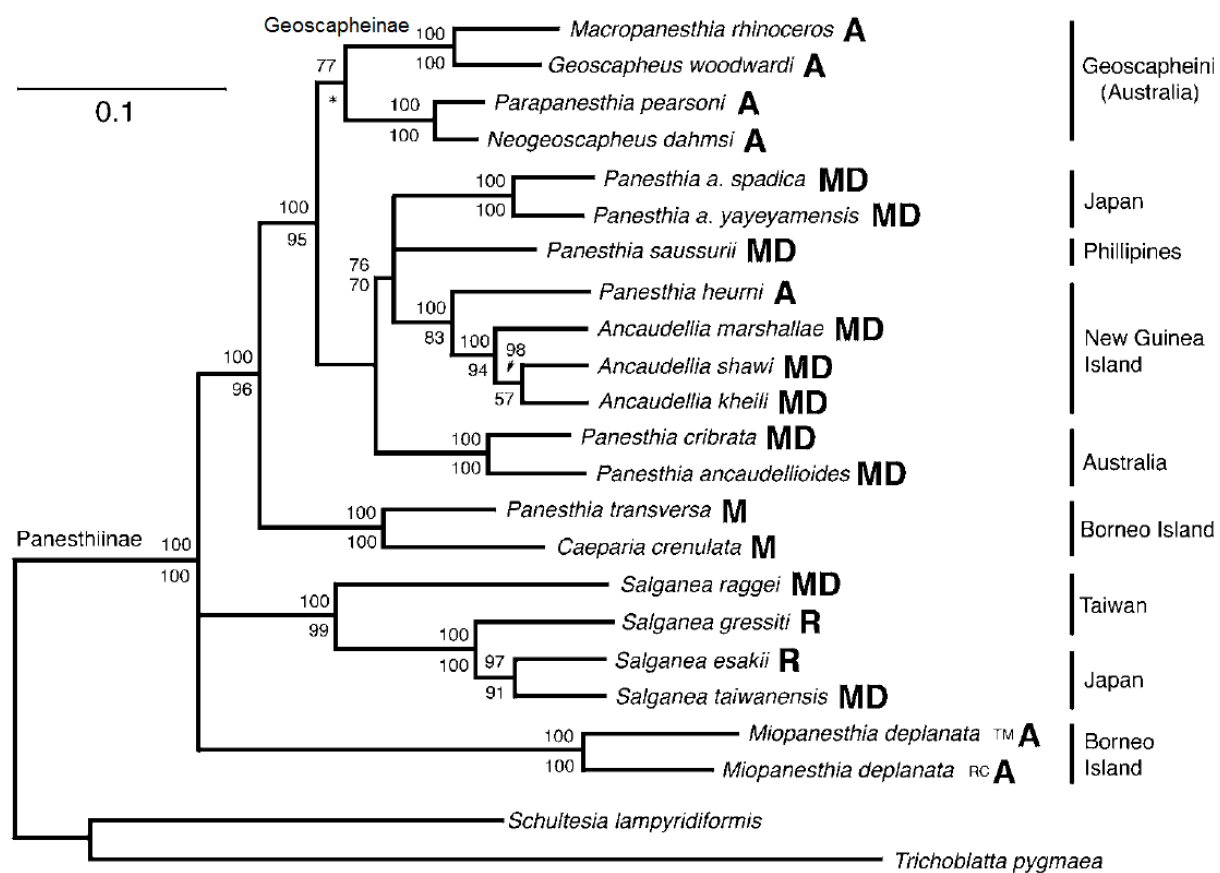
7.1. Case Study: Panesthiinae

C. S.: Panestiinae, provedená Bellem et al. (2007), je jednou z mála studií používajících fylogenetické vztahy ke zmapování evolučních trendů v redukci křídel u švábů.

O švábech podčeledi Panesthiinae je známo, že žijí v půdě (*Geoscapheini*) nebo v hnijícím dřevě (zbytek). Ilustrují tak rozpětí křídelní variace v rámci ekologicky uniformního taxonu s blízce příbuznými druhy. Mnoho druhů v podčeledi je vybaveno plně vyvinutými křídly a jsou to sice masivní, avšak schopní letci (Bell et al. 2007). Jsou mezi nimi také druhy vyznačující se sexuálním dimorfismem s makropterními samci a apterními samicemi (*Miopanesthia*). Některé druhy *Panesthiina* vykazují vnitrodruhovou variabilitu redukce křídel, týkající se obou pohlaví (Bell et al. (2007) z Roth (1977)).

Bell et al. (2007) používají ve své práci evoluční strom od Maekawa et al. (2003b) doplněný o informace o stavu křídel uvedených druhů (Graf 1).

Graf 1



Wing Condition: M = macropterous MD = macropterous, deciduous
R = reduced A = apterous

Ze stromu je možno usoudit, že apterie se v *Panesthiinae* vyvinula třikrát, a to ve větvi Geoscapheinae, u rodu *Miopanesthia* a u druhu *Panesthia heurni*. V ostatních větvích skupiny Panesthiinae převažují makropterní druhy shazující křídla s výjimkou v rodě *Salganea*, obsahujícím brachypterní zástupce.

7.2. Vlastní práce

K nastínění evolučních trendů jednotlivých skupin jsem využil molekulární fylogenetický strom od Inward et al. (2007), doplněný o údaje o stavu křídel v obou pohlavích švába (Graf 2). Údaje byly získány z odborné literatury, konzultací s chovatelem, návštěvou chovů a sbírek skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VÚRV, v.v.i. v Ruzyni, a pokud nebylo zbytí, též ze zdrojů internetových (Příloha 1). Pokud byl v grafu uveden pouze rod, byl k němu doplněn náhodný druh, s dostupnými informacemi o stavu křídel, stejně tak, pokud se nepodařilo získat hodnověrné informace o uvedeném druhu, byl nahrazen druhem příbuzným.

Ač graf zahrnuje jen malou výseč švábích druhů, jsou na něm dobře vidět tendence ke ztrátě či zachování křídel u jednotlivých taxonů. Nízký počet druhů však nedovoluje serióznější analýzu, neboť taxon sampling je natolik nedostatečný, že neumožňuje rekonstrukci ancestrálního stavu znaků.

Žádné nebo minimální tendence ke ztrátě křídel jsem zaznamenal v obou větvích (dle Inward et al. (2007) parafiletické) skupiny Blattelidae.

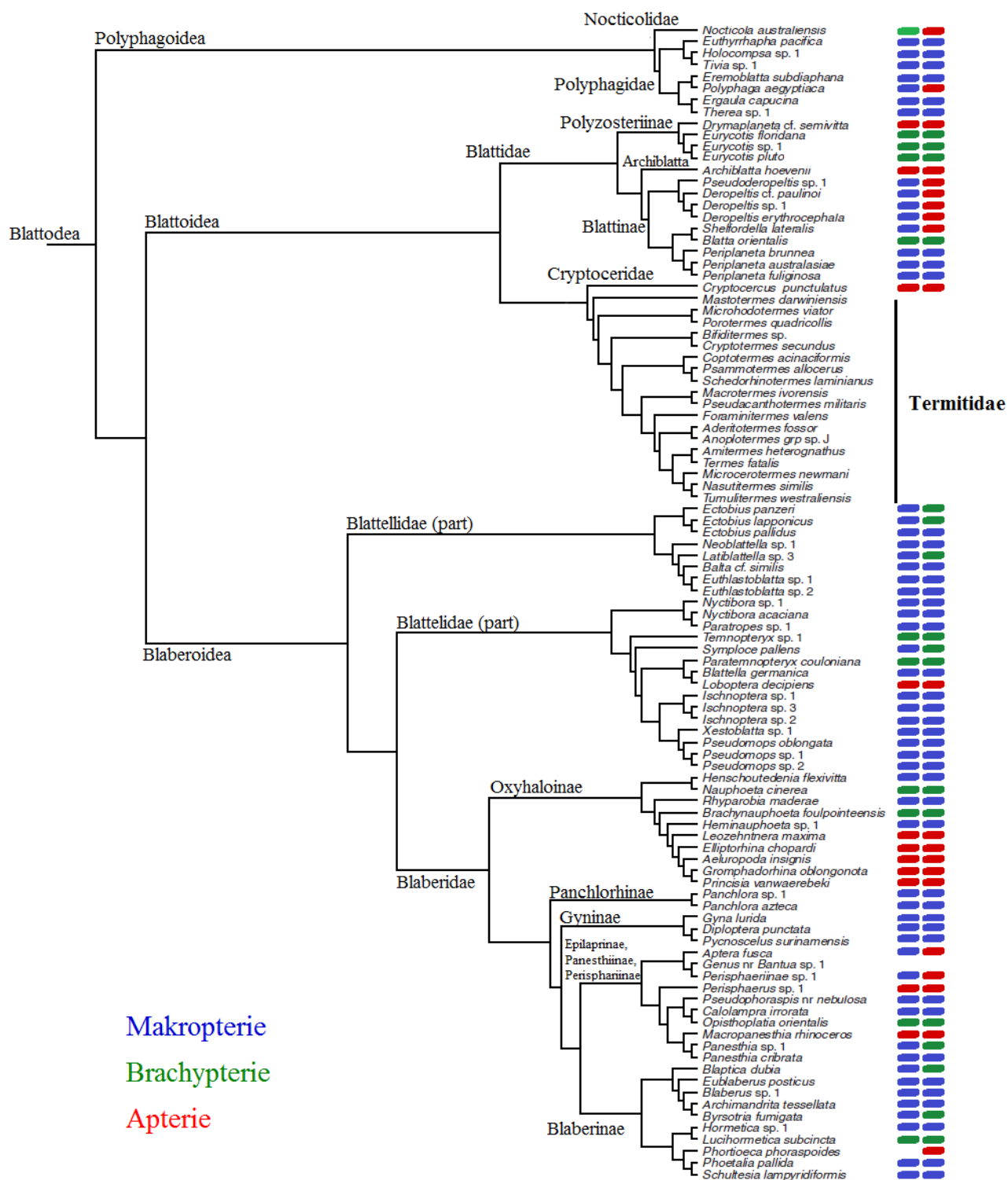
Největší variabilitu vykazuje skupina Blaberidae, v níž ztrátu křídel u obou pohlaví vykazují vrcholové druhy skupiny Oxyhaloinae, a část druhů větve obsahující Epilamprinae, Panesthiinae a Perisphariinae, zatímco její zbylé větve vykazují žádné či jen minimální tendence ke ztrátě křídel nebo jen tendence k brachypterii, v případě větve Blaberinae.

Úplnou ztrátu křídel vykazuje skupina Cryptocercidae.

Skupina Polyzosteriinae vykazuje silné tendence k extrémní brachypterii a u některých druhů k apterii.

Ve skupině Blattinae jsou u samic patrné tendence ke ztrátě křídel, zatímco u samečů k přetrvání makropterního stavu.

Graf 2



Pro lepší přehlednost grafu jsem zvolil barevné označení jednotlivých typů okřídlení. Levá značka vždy udává křídelní stav samce, pravá samice.

8. Závěr

Pro popsání vzniku nelétavosti a s ní spojené redukce křídel bylo vysloveno mnoho teorií, které by se daly ve zkratce rozdělit na ty poněkud starší, pracující v první řadě s habitatem, ve kterém organismus žije, a na ty, které nahlízejí na ztrátu křídel spíše z hlediska life history trade-offs, neboli alokace nedostatkových zdrojů.

Darwinem počínaje, spojovali výzkumníci zánik letových vlastností s určitými habitaty. Jako první to byly ostrovy, jejichž vliv na zánik letu u hmyzu již však není všeobecně přijímán, dále pak další, vesměs extrémní habitaty jako například pouště, podzemí a jeskyně či hnízda sociálního hmyzu. V případě švábů je však posuzování tendencí ke ztrátě křídel s ohledem na habitat problematické, jelikož švábi vyhledávají stejné mikrohabitaty, ať je jejich okolí jakékoli. Současní autoři se shodují spíše na názoru, že za ztrátou letových schopností hmyzu nestojí extrémnost habitatů, jako jsou pouště či jeskyně, ani jejich tendence ke ztrátám okřídlených jedinců, jak bylo přepokládáno u ostrovů a horských vrcholů, nýbrž jejich stálost a homogenost. Jinými slovy organismy žijící ve dvojrozměrném, neměnném a ohraničeném prostředí, které mají potravu a sexuální partnery vždy na dosah, nebudou svým okolím nuceny k migraci, a budou tedy schopny ztratit křídla, aniž by to pro ně mělo fatální důsledky.

Druhá skupina teorií pracuje s okolnostmi, za kterých se organismu vyplatí zvýšit svoji plodnost na úkor letových schopností, a tudíž migrace. Z důvodu, že je let a udržování letových svalů záležitostí energeticky velmi náročná, může organismus, který se ho vzdá, uspořené zdroje investovat do svého potomstva, ať už urychlením produkce vajec u samic nebo zvětšením varlat či dokonce celého těla u samců. Organismus také může vložit víc energie do reparačních mechanismů a dožít se tak vyššího věku, během kterého zplodí více potomstva. Je pravděpodobné, že tyto teorie v případě švábů platí, ale zkoumány byly zatím jen na cvrčcích (řád *Orthoptera*).

Klíčem k pochopení vzniku křídelních redukcí u švábů bude patrně skloubení obou náhledů dohromady. Švábi, bez ohledu na prostředí, ve kterém žijí, vyhledávají stejné mikrohabitaty. Ty bývají většinou homogenní a stálé, a pokud se v nich též nachází stabilní zdroj potravy, umožňující přežití dostatečně velké populaci, nejsou švábi nuceni migrovat. Takovýto zdroj potravy však většinou není moc vydatný, a jedinec se proto musí rozhodnout, zda investovat do letových schopností, či do rozmnožování, a jelikož není nucen k migraci, zvýší svoje fitness mnohem jistěji investicí do potomstva.

Upravený graf od Inward et al. (2007) nastiňuje poměrně dobře evoluční trendy jednotlivých skupin švábů, ale pro své značné rozpětí a stručnost jen ztěžuje vystihnout skutečnou variabilitu více než 4300 druhů švábů (Roth 2003b). Pro přesnější interpretaci evolučních trendů by tedy bylo lepší využít širší spektrum druhů švábů z užší taxonomické jednotky, zajímavou variabilitu ukazuje

například větev Blaberinae, popřípadě doplněná o větev obsahující Epilamprinae, Panesthiinae a Perisphariinae. Bylo by též zajímavé doplnit habitaty, které uvedené druhy obývají, aby bylo možné korelovat jejich vlastnosti s evolučními tendencemi skupin.

Nevýhodou výzkumu redukce křídel u švábů je bezesporu nízký počet prací souvisejících s tématem a v některých případech i jejich značné stáří a s ním spojená nedostupnost. S nízkou prozkoumaností tématu se však pojí také výzvy a možnosti nových objevů.

9. Použitá literatura

- Appel, A. G., and L. M. Smith. 2002.** Biology and management of the smokybrown cockroach. *Annual Review of Entomology* 47: 33-55.
- Barr, T. C. 1967.** Observations on the ecology of caves. *American Naturalist* 101.
- Barth, R. H. 1970.** The mating behavior of *Periplaneta americana* (Linnaeus) and *Blatta orientalis* Linnaeus (*Blattaria*, *Blattinae*), with Notes on 3 additional Species of *Periplaneta* and interspecific Action of female Sex Pheromones. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 27: 722-748.
- Bartholomew, G. A., and B. Heinrich. 1973.** A field study of flight temperatures in moths in relation to body weight and wing loading. *Journal of Experimental Biology* 58.
- Bell, W. J., L. M. Roth, and C. A. Nalepa. 2007.** Cockroaches: ecology, behavior, and natural history. The Johns Hopkins University Press.
- Billings, W. D. 1969.** Vegetational patterns near alpine timberline as affected by fire-snowdrift interactions. *Vegetatio* 18: 192-207
- Brenner, R. J., R. S. Patterson, and P. G. Koehler. 1988.** Ecology., Behavior., and Distribution of *Blattella asahinai* (Orthoptera: Blattellidae) in Central Florida. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 81: 432-436.
- Brodsky, A. K. 1994.** The evolution of insect flight. Oxford University Press.
- Brossut, R. 1976.** Morphology of myrmecophilous cockroach *Attaphila fungicicola* Wheeler. *Insectes Sociaux* 23: 167-174.
- Byers, G. W. 1969.** Evolution of wing reduction in crane flies (*Diptera: Tipulidae*). *Evolution* 23: 346-354.
- Campbell, G., and A. Tomlinson. 1998.** The roles of the homeobox genes *aristaless* and *Distal-less* in patterning the legs and wings of *Drosophila*. *Development* 125: 4483-4493.
- Carlquist, S. 1974.** Island biology. Columbia University Press, New York
- Casey, T. M. 1980.** Flight energetics and heat exchange of gypsy moths in relation to air temperature. *Journal of Experimental Biology* 88: 133-145.
- Clark, D. C., S. J. DeBano, and A. J. Moore. 1977.** The influence of environmental quality on sexual selection in *Nauphoeta cinerea* (*Dictyoptera: Blaberidae*). *Behavioral Ecology* 8: 46-53.
- Crnokrak, P., and D. A. Roff. 2002.** Trade-offs to flight capability in *Gryllus firmus*: the influence of whole-organism respiration rate on fitness. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 388-398.
- Culver, D. C., T. C. Kane, and D. W. Fong. 1995.** Adaptation and natural selection in caves: the evolution of *Gammarus minus*. Harvard University Press, Cambridge 223.
- Daly, H. V., J. T. Doyen, and I. Purcell, A. H. 1998.** Insect Biology and Diversity. Oxford University Press, New Yourk.
- Darlington, P. J., Jr. 1970.** *Carabidae* on tropical islands, especially the West Indies. *Biotropica* 2: 7-15
- Darlington, P. J., Jr. 1971.** The carabid beetles of New Guinea. Part IV. General considerations; analysis and history of fauna; taxonomic supplement. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 142: 129-339.
- Darlington, P. J., Jr. . 1943.** *Carabidae* of mountains and islands: data on the evolution of isolated faunas, and on atrophy of wings. *Ecological Monographs* 13: 38-61.
- Deitz, L. L., C. Nalepa, and K.-D. Klass. 2003.** Phylogeny of the Dictyoptera Re-exemined (Insecta). *Entomologische Abhandlungen* 61: 69-91.
- Denno, R. F., C. Gratton, and G. A. Langellotto. 2001a.** Significance of habitat persistence and dimensionality in the evolution of insect migration strategies, pp. 235-260. *In* I. Woiwood, D. R. Reynolds and C. Thomas [eds.], *Insect Movement: Mechanisms and Consequences*. CABI Publishing.

- Denno, R. F., G. K. Roderick, K. L. Olmstead, and H. G. Dobel. 1991.** Density-related migration in planthoppers (Homoptera, Delphacidae) - The role of habitat persistence. *American Naturalist* 138: 1513-1541.
- Denno, R. F., D. J. Hawthorne, B. L. Thorne, and C. Gratton. 2001b.** Reduced flight capability in British Virgin Island populations of a wing-dimorphic insect: the role of habitat isolation, persistence, and structure. *Ecological Entomology* 26: 25-36.
- Diekman, L. J., and R. E. Ritzman. 1987.** The effect of temperature on flight initiation in the cockroach *Periplaneta americana*. *Journal of Neurobiology* 18.
- Dingle, H. 1996.** *Migration : The Biology of Life on the Move*. Oxford University Press, Cary, NC, USA.
- Dudley, R. 2000.** *The biomechanics of insect flight: form, function, evolution*. Princeton University Press New Jersey.
- Elton, C. S. 1927.** *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Farine, J.-P., E. Semon, C. Everaerts, D. Abed, P. Grandcolas, and B. R. 2002.** Defensive secretion of *Therea petiveriana*: chemical identification and evidence of an alarm function. *Journal of Chemical Ecology* 28: 1629-1640.
- Farnworth, E. G. 1972.** Effects of ambient temperature, humidity, and age on wing-beat frequency of *Periplaneta* species. *Journal of Insect Physiology* 18: 827-839.
- Fisk, F. W., M. V. Vargas, and F. B. Fallas. 1976.** Notes on *Myrmecoblatta wheeleri* from Costa Rica (Blattaria: Polyphagidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 78: 317-322.
- Flegr, J. 2005.** *Evoluční biologie*. Academia, Praha.
- Friauf, J. J., and E. B. Edney. 1969.** A new species of *Arenivaga* from desert sands dunes in southern California (Dictyoptera - Polyphagidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 71: 1-7.
- Gorth, G., and D. H. Headrick. 2001.** *A dictionary of entomology*. CAB international.
- Grabherr, G. 1982.** The impact of trampling by tourists on high altitudinal grassland in the Tyrolean Alps, Austria. *Vegetatio* 48: 209-217.
- Greenewalt, C. H. 1962.** Dimensional relationships for flying animals. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 144: 1-7.
- Grimaldi, D., and M. S. Engel. 2005.** *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Hong Kong.
- Gurney, A. B. 1937.** Studies in certain genera of American Blattidae (Orthoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 39: 101-112.
- Harmon, M. E., S. P. Bratton, and P. S. White. 1983.** Disturbance and vegetation response in relation to environmental gradients in the Great Smoky Mountains. *Vegetatio* 55: 129-139.
- Harrison, R. G. 1980.** Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 95-118.
- Hayward, C. L. 1948.** Biotic Communities of the Wasatch Chaparral, Utah. *Ecological Monographs* 18: 473-506.
- Hebard, M. 1920.** Revisionary Studies in the Genus *Arenivaga* (Orthoptera, Blattidae, Polyphaginae). *Transactions of the American Entomological Society* 46: 197-217.
- Heinrich, B., and T. M. Casey. 1978.** Heat-transfer in dragonflies - fliers and perchers. *Journal of Experimental Biology* 74: 17-36.
- Chapman, P. 1982.** The origin of troglodytes. *Proc. Univ. Bristol Spelaeol. Soc.* 16: 133-141.
- Inglesfield, C., and M. Begon. 1983.** The ontogeny and cost of migration in *Drosophila subobscura* Collin. *Biological Journal of the Linnean Society* 19: 9-15.
- Inward, D., G. Beccaloni, and P. Eggleton. 2007.** Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biological Letters* 3: 331-335.

- Jackson, D. J. 1928.** The inheritance of long and short wings in the weevil, *Sitona hispidula*, with a discussion of wing reduction among beetles. Transactions of the Royal Society of Edinburgh 55: 655-735.
- Kaitala, A. 1991.** Phenotypic Plasticity in Reproductive Behaviour of Waterstriders: Trade-Offs Between Reproduction and Longevity During Food Stress. Functional Ecology 5: 12-18.
- Kaitala, A., and L. Hulden. 1990.** Significance of spring migration and flexibility in flight-muscle histolysis in waterstriders (Heteroptera, Gerridae). Ecological Entomology 15: 409-418.
- Kammer, A. E., and B. Heinrich. 1978.** Insect flight metabolism, pp. 133-227. In J. E. Treherne, M. J. Berridge and W. V. B. [eds.], Advances in insect physiology. Academic Press, London.
- Karny, H. H. 1925.** Een en ander over kakkerlakken (Blattoidea). De Trop. Natuur 12: 185-192.*
- King, L. E., J. E. Steele, and S. W. Bajura. 1986.** The effect of flight on the composition of hemolymph in the cockroach *Periplaneta americana*. Journal of Insect Physiology 32: 649-655.
- Komárek, S. 2008.** Příroda a kultura, Svět jevů a svět interpretací. Academia.
- Kramer, S. 1956.** Pigmentation in the thoracic musculature of cockroaches and related Orthoptera and the analysis of flight and stridulation. Proceedings of the 10th International Congress of Entomology 1: 569-579.
- Langellotto, G. A., R. F. Denno, and J. R. Ott. 2000.** A trade-off between flight capability and reproduction in males of a wing-dimorphic insect. Ecology 81: 865-875.
- Lefevre, J.-C. 1971.** Hormone juvenile et polymorphisme alaire chez les Blattaria (Insecte, Dictyoptere). Archives de Zoologie Experimentale et Générale 112: 653-666.
- Maekawa, K., M. Kon, K. Araya, and T. Matsumoto. 2003a.** Phylogeny and biogeography of wood-feeding cockroaches, genus *Salganea* Stal (Blaberidae: Panesthiinae), in Southeast Asia based on mitochondrial DNA sequences. Journal of Molecular Evolution 53: 651-659.
- Maekawa, K., N. Lo, R. H. A., and T. Matsumoto. 2003b.** The evolution of soil-burrowing cockroaches (Blattaria: Blaberidae) from wood-burrowing ancestors following an invasion of the latter from Asia into Australia. Proceedings of the Royal Society of London B 270: 1301-1307.
- Mark, A. F. 1969.** Ecology of snow tussocks in the mountain grasslands of New Zealand. Vegetatio 289-306.
- Marooka, S., and S. Tojo. 1992.** Maintenance and selection of strains exhibiting specific wing form and body colour under high density conditions in the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). Applied Entomology and Zoology 27: 445-454.
- McKeown, K. C. 1945.** Australian Insects. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.*
- Mole, S., and A. J. Zera. 1993.** Differential allocation of resources underlies the dispersal-reproduction trade-off in the wing-dimorphic cricket *Gryllus rubens*. Oecologia 93: 121-127.
- Moser, J. C. 2006.** Complete Excavation and Mapping of a Texas Leafcutting Ant Nest. Entomol. Soc. Am. 99: 891-897.
- Nalepa, C. A. 2010.** Altricial development in subsocial cockroach ancestors: foundation for the evolution of phenotypic plasticity in termites. Evolution and development 12: 95-105.
- Nalepa, C. A., and C. Bandi. 2000.** Characterizing the ancestors: paedomorphosis and termite evolution, pp. 53-75. In T. Abe, D. E. Bignell and M. Higashi [eds.], Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. Kluwar Academic, Dordrecht.
- Nespolo, R. F., D. A. Roff, and D. J. Fairbairn. 2008.** Energetic trade-off between maintenance costs and flight capacity in the sand cricket (*Gryllus firmus*). Functional Ecology 22: 624-631.
- Park, Y. C., P. Grandcolas, and J. C. Choe. 2002.** Colony composition, social behavior and some ecological characteristics of the korean wood-feeding cockroach (*Cryptocercus keybangensis*). Zoological Science 19: 1133-1139.

- Peck, S. B. 1990.** Eyeless arthropods of the Galapagos Islands, Ecuador: composition and origin of the cryptozoic fauna of a young, tropical oceanic archipelago. *Biotropica* 22: 366-381.
- Peck, S. B., and L. M. Roth. 1992.** Cockroaches of the Galapagos islands, Ecuador, with description of 3 new species (Insecta, Blattodea). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 70: 2202-2217.
- Perry, J., and C. A. Nalepa. 2003.** A new mode of parental care in cockroaches. *Insectes Sociaux* 50: 245-247.
- Redheuil, M. E. 1973.** Contribution a l'etude de la morphologie et du comportement de *Panesthia*. L'Universite de Rennes.*
- Rehn, J. A. G. 1931.** African and Malagasy Blattidae (Orthoptera): Part I. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 83: 305-387.
- Rehn, J. A. G. 1932a.** On apterism and subapterism in the Blattinae (Orthoptera: Blattidae). *Entomological News* 43: 201-206.
- Rehn, J. A. G. 1932b.** African and Malagasy Blattidae (Orthoptera), Part II. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 84.
- Rehn, J. W. H. 1951.** Classification of the Blattaria as indicated by their wings (Orthoptera). *Memoirs of the American Entomological Society* 14: 1-134.*
- Roff, D. A. 1977.** Dispersal in dipterans: its costs and consequences. *Journal of Animal Ecology* 46: 443-456.
- Roff, D. A. 1984.** The cost of being able to fly: a study of wing polymorphism in two species of crickets. *Oecologia* 63: 30-37.
- Roff, D. A. 1986.** The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution* 40.
- Roff, D. A. 1989.** Exaptation and the evolution of dealation in insects. *Journal of Evolutionary Biology* 2: 109-123.
- Roff, D. A. 1990.** The evolution of flightlessness in insects. *Ecological Monographs* 60: 389-421.
- Roff, D. A., and D. J. Fairbairn. 1991.** Wing dimorphism and the evolution of migratory polymorphisms among the insecta. *American Zoologist* 31: 243-251.
- Roff, D. A., and D. J. Fairbairn. 1993.** The evolution of alternate morphologies - fitness and wing morphology in male sand crickets. *Evolution* 47: 1572-1584.
- Roth, L. M. 1977.** A taxonomic revision of the Panesthiinae of the world. I. The Panesthiinae of Australia (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). *Australian Journal of Zoology, Supplementary Series* 48: 1-112.*
- Roth, L. M. 1981.** The mother-offspring relationship of some blaberid cockroaches (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 83.
- Roth, L. M. 1982.** A taxonomic revision of the Panesthiinae of the world. IV. The genus *Ancaudellia* Shaw, with additions to parts I-III, and a general discussion of distribution and relationships of the components of the subfamily (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). *Australian Journal of Zoology, Supplementary Series* 82: 1-142.
- Roth, L. M. 1990a.** Cockroaches from the Krakatau Islands (Dictyoptera: Blattaria). *Memoirs of the Museum of Victoria* 50: 357-378.
- Roth, L. M. 1990b.** A revision of the Australian Paracoblattini (Blattaria: Blattellidae: Blattellinae). *Memoirs of the Queensland Museum* 28: 531-596.
- Roth, L. M. 1992.** The Australian cockroach genus *Laxta* Walker (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). *Invertebrate Taxonomy* 6: 389-435.
- Roth, L. M. 1994.** The beetle-mimicking cockroach genera *Prosoplecta* and *Areolaria*, with a description of *Tomeisneria furthi* gen-n, sp-n (Blattellidae, Pseudophyllodromiinae). *Entomologica Scandinavica* 25: 419-426.
- Roth, L. M. 1995.** *Pseudoanaplectinia yumotoi*, a new ovoviviparous myrmecophilous cockroach genus and species from Sarawak (Blattaria: Blattellidae; Blattellinae). *Psyche* 102: 79-87.
- Roth, L. M. 2003a.** Some cockroaches from Africa and islands of the Indian ocean, with descriptions of three new species (Blattaria). *Transactions of the American Entomological Society (1890-)* 129: 163-182.

- Roth, L. M. 2003b.** Systematics and phylogeny of cockroaches (Dictyoptera: Blattaria). *Oriental Insects* 37: 1-186.
- Rugg, D. 1987.** Aspects of the biology of an Australian woodfeeding cockroach, *Panesthia cribrata* (Blattodea: Blaberidae), Department of Plant Pathology and Agricultural Entomology. University of Sydney, Sydney.*
- Saglam, I. K., D. A. Roff, and D. J. Fairbairn. 2008.** Male sand crickets trade-off flight capability for reproductive potential. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 997-1004.
- Shaw, E. 1918.** Australian Blattidae, with descriptions of eleven new species. *Memoirs of the Queensland Museum* 6: 151-167.
- Shelford, R. 1912.** Mimicry amongst the Blattidae; with a revision of the genus *Prosoplecta* Sauss., and the description of a new genus. *Proceedings of the Zoological Society of London* 82: 358-376.*
- Shiga, S., S. Kogawauchi, K. Yasuyama, and T. Yamaguchi. 1991.** Flight behavior and selective degeneration of flight muscles in the adult cricket (*Gryllus bimaculatus*). *J. Exp. Biol* 155: 661-667.
- Schal, C., and W. Bell. 1985.** Calling behavior in female cockroaches (Dictyoptera: Blattaria). *Journal of the Kansas entomological society* 58: 261-268.
- Schal, C., and W. J. Bell. 1986.** Vertical community structure and resource utilization in neotropical forest cockroaches. *Ecological Entomology* 11: 411-423.
- Schal, C., J. Y. Gautier, and W. J. Bell. 1984.** Behavioral ecology of cockroaches. *Biol. Rev.* 59: 209-254.
- Schneider, J. 1977.** Zur Variabilität der Flügel paläozoischer Blattodea (Insecta). Teil 1. *Freiberger Forschungshefte* 326: 87-105.
- Simon, D., and R. H. Barth. 1977a.** Sexual behavior in the cockroach genera *Periplaneta* and *Blatta*. III. Aggression and Sexual Behavior. *Z. Tierpsychol.* 44: 305-322.
- Simon, D., and R. H. Barth. 1977b.** Sexual behavior in the cockroach genera *Periplaneta* and *Blatta*. I. Descriptive Aspects. *Z. Tierpsychol.* 44: 80-107.
- Simon, D., and R. H. Barth. 1977c.** Sexual behavior in the cockroach genera *Periplaneta* and *Blatta*. II. Sex Pheromones and Behavioral Responses. *Z. Tierpsychol.* 44.
- Simon, D., and R. H. Barth. 1977d.** Sexual behavior in the cockroach genera *Periplaneta* and *Blatta*. IV. Interspecific Interactions. *Z. Tierpsychol.* 45: 85-103.
- Slaney, D. P., and P. Weinstein. 1977.** Geographical variation in the tropical cockroach *Paratemnopteryx stonei* Roth (Blattellidae) in North Queensland. *Int. J. Speleol* 25: 1-14.
- Stay, B., and L. M. Roth. 1956.** The reproductive behavior of *Diploptera punctata* (Blattaria: Diplopteridae). *Proceedings tenth international congress of entomology* 2: 547-552.
- Stirling, G., D. J. Fairbairn, S. Jensen, and D. A. Roff. 2001.** Does a negative genetic correlation between wing morph and early fecundity imply a functional constraint in *Gryllus firmus*? *Evolutionary Ecology Research* 3: 157-177.
- Tanaka, S. 1994.** Evolution and physiological consequences of de-alation in crickets. *Researches on Population Ecology* 36: 137-143.
- Thornton, I. W. B., T. R. New, R. A. Zann, and P. A. Rawlinson. 1990.** Colonization of the Krakatau islands by animals - a perspective from the 1980s. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 328: 131-165.
- Townsend, C. R., M. Begon, and J. L. Harper. 2008.** *Essentials of ecology*. Blackwell publishing limited, London.
- Wagner, D. L., and J. K. Liebherr. 1992.** Flightlessness in insects. *Trends in Ecology & Evolution* 7: 216-220.
- Walker, E. M. 1919.** The terminal abdominal structures of Orthopteroid insects: a phylogenetic study. *Annals of the Entomological Society of America* 12: 267-316.
- Waller, D. A., and J. C. Moser. 1990.** Invertebrate enemies and nest associates of the leaf-cutting ant *Atta texana* (Buckley) (Formicidae, Attini).

- Warnecke, U., and C. Hintze-Podufal. 1990.** Sexualdimorphism der flügel bei der ovoviviparen schaben-art *Blaptica dubia* (Blattoidea: Blaberoidea: Blaberidae). *Entomologia Generalis* 20: 185-194.*
- Weis-Fogh, T. 1967.** Respiration and ventilation in locusts and other flying insects. *Journal of Experimental Biology* 47: 561-587.
- Weisel-Eichler, A., and F. Libersat. 1966.** Neuromodulation of flight initiation by octopamine in the cockroach *Periplaneta americana*. *J. Comp. Physiol. A* 197: 103-112.
- Wendelken, P., and R. H. Barth. 1971.** The mating behavior of *Parcoblatta fulvescens* (Saussure and Zehntner) (Blattaria, Blattellidae). *Psyche* 78: 319-329.
- Wendelken, P. W., and R. H. Barth. 1987.** The evolution of courtship phenomena in neotropical cockroaches of the genus *Blaberus* and related genera. *Ethology formerly Zeitschrift für Tierpsychologie* 27.
- Wheeler, W. M. 1900.** A new myrmecophile from the mushroom gardens of the Texan leaf-cutting ant. *The American Naturalist* 34: 851-862.
- Willis, E. R. 1970.** Mating behavior of three cockroaches (*Latiblattela*) from Honduras. *Biotropica* 2: 120-128.
- Zera, A. J., and R. F. Denno. 1997.** Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual Review of Entomology* 42: 207-230.

* převzané citace

Příloha 1

čeleď	druh	samec	samice	zdroj
Nocticolidae	<i>Nocticola australiensis</i>	b	a	Nocticola termitophila - Bell, W. J., L. M. Roth, and C. A. Nalepa. 2007. Cockroaches: ecology, behavior, and natural history. The Johns Hopkins University Press.
Polyphagidae	<i>Euthyrrhapha pacifica</i>	m	m	Roth, L. M., and C. Rivault. 2002. Cockroaches from Some Islands in the Indian Ocean: La Réunion, Comoro, and Seychelles (Dictyoptera: Blattaria). Transactions of the American Entomological Society (1890-) 128: 43-74.
Polyphagidae	<i>Holocompsa sp. 1</i>	m	m	<i>H. nitidula</i> - Rehn, J. A. G., and M. Hebard. 1914. On the Orthoptera Found on the Florida Keys and in Extreme Southern Florida. II. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 66: 373-412.
Polyphagidae	<i>Tivia sp. 1</i>	m	m	<i>T. australica</i> - Mackerras, M. J. 1968. Polyphagidae (Blattodea) from eastern australia. Australian Journal of Entomology 7: 147-154.
Polyphagidae	<i>Eremoblatta subdiaphana</i>	m	m	http://bugguide.net/node/view/79986/bgimage
Polyphagidae	<i>Polyphaga aegyptica</i>	m	a	Bell, W. J., L. M. Roth, and C. A. Nalepa. 2007. Cockroaches: ecology, behavior, and natural history. The Johns Hopkins University Press.
Polyphagidae	<i>Ergaula capucina</i>	m	m	http://www.roachforum.com/index.php?showtopic=1863
Polyphagidae	<i>Therea sp. 1</i>	m	m	<i>T. bernhardti</i> - konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blattidae	<i>Drymaplaneta semivitta</i>	a	a	http://en.wikipedia.org/wiki/Drymaplaneta_semivitta
Blattidae	<i>Eurycotis floridana</i>	b	b	konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blattidae	<i>Eurycotis sp. 1</i>	a	a	<i>E. opaca</i> - konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blattidae	<i>Eurycotis pluto</i>	a	a	Guitérrez, E. 2010. Consideraciones acerca del envío de colecciones científicas secas de insectos por el correo postal. COCUYO - Carta Informativa de los Zoólogos de Invertebrados de las Antillas 18: 58-62.
Blattidae	<i>Archiblatta hoeveni</i>	a	a	http://blattodea.speciesfile.org/Common/basic/Taxa.aspx?TaxonNameID=4519
Blattidae	<i>Pseudoderopeltis sp. 1</i>	m	a	http://www.roachforum.com/index.php?showtopic=3153
Blattidae	<i>Deropeltis cf. Paulinoi</i>	m	a	konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blattidae	<i>Deropeltis erythrocephala</i>	m	a	konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blattidae	<i>Shelfordella lateralis</i>	m	a	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blattidae	<i>Blatta orientalis</i>	b	b	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blattidae	<i>Periplaneta brunnea</i>	m	m	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blattidae	<i>Periplaneta australasiae</i>	m	m	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blattidae	<i>Periplaneta fuliginosa</i>	m	m	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Cryptocercidae	<i>Cryptocercus punctulatus</i>	a	a	Bell, W. J., L. M. Roth, and C. A. Nalepa. 2007. Cockroaches: ecology, behavior, and natural history. The Johns Hopkins University Press.
Blattelidae (part 1 – vnější)	<i>Ectobius panzeri</i>	m	b	Haes, E. C. M. 1997. Atlas of grasshoppers, crickets and allied insects in Britain and Ireland. Institute of Terrestrial Ecology, London.

Blattellidae (part 1 – vnější)	<i>Ectobius lapponicus</i>	m	b	Haes, E. C. M. 1997. Atlas of grasshoppers, crickets and allied insects in Britain and Ireland. Institute of Terrestrial Ecology, London.
Blattellidae (part 1 – vnější)	<i>Ectobius pallidus</i>	m	m	Haes, E. C. M. 1997. Atlas of grasshoppers, crickets and allied insects in Britain and Ireland. Institute of Terrestrial Ecology, London.
Blattellidae (part 1 – vnější)	<i>Neoblattella sp. 1</i>	m	m	<i>N. amazonensis</i> - Lopes, S. M., and A. Khourni. 2009. Two new species of <i>Neoblattella</i> Shelford, 1911 (Blattellidae, Pseudophyllodromiinae) from the state of Amazonas, Brazil. Zootaxa 2026.
Blattellidae (part 1 – vnější)	<i>Latiblattella sp. 3</i>	m	b	<i>L. rehni</i> - Bell, W. J., L. M. Roth, and C. A. Nalepa. 2007. Cockroaches: ecology, behavior, and natural history. The Johns Hopkins University Press.
Blattellidae (part 1 – vnější)	<i>Balta sf. Similis</i>	m	m	Hebard, M. 1943. Australian Blattidae of the Subfamilies Chorisoneurinae and Ectobiinae (Orthoptera). Academy of Natural Sciences, Philadelphia.
Blattellidae (part 1 – vnější)	<i>Euthlastoblatta sp. 1</i>	m	m	<i>E. diaphana</i> - konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blattellidae (part 1 – vnější)	<i>Euthlastoblatta sp. 2</i>	m	m	<i>E. abortiva</i> - http://bugguide.net/node/view/7855
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Nyctibora sp. 1</i>	m	m	<i>N. notivaga</i> - Schal, C., and W. Bell. 1985. Calling Behavior in Female Cockroaches (Dictyoptera: Blattaria). Journal of the Kansas entomological society 58: 261-268.
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Nyctibora acaciana</i>	m	m	Deans, A. R. a. R., L. M. 2003. <i>Nyctibora acaciana</i> (Blattellidae: Nyctiborinae), a New Species of Cockroach from Central America That Oviposits on Ant-Acacias. Transactions of the American Entomological Society (1890-) 129: 267-283.
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Paratropes sp. 1</i>	m	m	<i>P. bilunata</i> - Perry, R. D. 1978. Proceedings of the Entomological Society of Washington. 80.
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Temnopteryx sp. 1</i>	b	b	<i>T. truncata</i> - Hebard, M. 1916. The Genus Ceratoptera (Orthoptera, Blattidae, Pseudomopinae). Transactions of the American Entomological Society (1890-) 42: 125-134.
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Symploce pallens</i>	m	b	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Paratemnopteryx coulouiana</i>	b	b	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Blattella germanica</i>	m	m	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Loboptera decipiens</i>	a	a	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Ischnoptera sp. 1</i>	m	m	<i>I. linguiforma</i> - Roth, L. M. 2001. The Genus Ischnoptera Burmeister. I. The Darlingtoni-Species-Group, with Seven New Species (Blattaria: Blattellidae, Blattellinae). Transactions of the American Entomological Society (1890-) 127: 519-541.
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Ischnoptera sp. 3</i>	m	m	<i>I. pedernalesensis</i> - Roth, L. M. 2001. The Genus Ischnoptera Burmeister. I. The Darlingtoni-Species-Group, with Seven New Species (Blattaria: Blattellidae, Blattellinae). Transactions of the American Entomological Society (1890-) 127: 519-541.
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Ischnoptera sp. 2</i>	m	m	<i>I. lestrelleta</i> - Roth, L. M. 2001. The Genus Ischnoptera Burmeister. I. The Darlingtoni-Species-Group, with Seven New Species (Blattaria: Blattellidae, Blattellinae). Transactions of the American Entomological Society (1890-) 127: 519-541.
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Xestoblatta sp. 1</i>	m	m	<i>X. centalli</i> - Schal, C., and W. Bell. 1985. Calling Behavior in Female Cockroaches (Dictyoptera: Blattaria). Journal of the Kansas entomological society 58: 261-268.

Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Pseudomops oblongata</i>	m	m	<i>P. grata</i> - Rehn, J. A. G. 1903. Studies in American Blattidae. Transactions of the American Entomological Society 29: 259-290.
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Pseudomops sp. 1</i>	m	m	<i>P. annulicornis</i> - Rehn, J. A. G. 1918. On a Collection of Orthoptera from the State of Pará, Brazil. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 70: 144-236.
Blattellidae (part 2 – vnitřní)	<i>Pseudomops sp. 2</i>	m	m	<i>P. affinis</i> - Rehn, J. A. G. 1918. On a Collection of Orthoptera from the State of Pará, Brazil. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 70: 144-236.
Blaberidae	<i>Henschoutedenia flexivitta</i>	m	m	konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blaberidae	<i>Nauphoeta cinerea</i>	b	b	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Rhyparobia maderae</i>	m	m	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Brachynauphoeta foulpointensis</i>	b	b	<i>B. brunneriana</i> - http://www.minizoo.donetsk.ua/Roaches.html
Blaberidae	<i>Heminauphoeta sp. 1</i>	b	b	<i>H. mayottensis</i> - Bruijning, C. F. A. 1947. A new Blattid (Orthoptera) from the island of Mayotta. Tijdschrift Voor Entomologie 88: 549-550
Blaberidae	<i>Leozehntnera maxima</i>	a	a	http://blattodea-culture-group.org/content/leozehntnera-maxima-male-copyright-george-beccaloni
Blaberidae	<i>Elliptorhina chopardi</i>	a	a	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Aeluropoda insignis</i>	a	a	konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blaberidae	<i>Gromhadorhina oblongota</i>	a	a	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Princisia vanwaerebecki</i>	a	a	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Panchlora sp. 1</i>	m	m	<i>P. nivea</i> - konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blaberidae	<i>Panchlora azteca</i>	m	m	<i>P. cubensis</i> - Dawis, W. T. 1930. Rearing the Young of the Viviparous Cockroach, Panchlora cubensis. Journal of the New York Entomological Society. Journal of the New York Entomological Society 38: 85-88.
Blaberidae	<i>Gyna lurida</i>	m	m	konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blaberidae	<i>Diploptera punctata</i>	m	m	konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blaberidae	<i>Pycnoscelus surinamensis</i>	m	m	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Aptera fusca</i>	m	a	http://en.wikipedia.org/wiki/Aptera_fusca
Blaberidae	<i>Genus Bantua sp. 1</i>			nezjištěno
Blaberidae	<i>Perisphaeriinae sp. 1</i>	m	a	Grandcolas, P. 1997. The monophyly of the subfamily Perisphaeriinae (Dictyoptera Blattaria Blaberidae). Systematic Entomology 22
Blaberidae	<i>Perisphaerus sp. 1</i>	a	a	Roth, L. M. 1981. The mother-offspring relationship of some blaberid cockroaches (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington 83.
Blaberidae	<i>Pseudophoraspis nebulosa</i>	m	m	Roth, L. M. 1982. A taxonomic revision of the Panesthiinae of the world. IV. The genus Ancaudellia Shaw, with additions to parts I-III, and a general discussion of distribution and relationships of the components of the subfamily (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). Australian Journal of Zoology, Supplementary Series 82: 1-142.

Blaberidae	<i>Calolampra irrorata</i>	m	m	http://www.wix.com/claushelveg/insectsandspiders/inaustralia#!_inaustralia/aukaks/photostackergallery0=3
Blaberidae	<i>Opisthoplatia orientalis</i>	b	b	konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blaberidae	<i>Macropanesthia rhinoceros</i>	a	a	konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blaberidae	<i>Panesthia sp. 1</i>	m	b	<i>P. angustipennis spadica</i> - konzultace s německým chovatelem Jörgem Bernhardttem (http://www.schaben-spinnen.de)
Blaberidae	<i>Panesthia cribrata</i>	m	m	Bell, W. J., L. M. Roth, and C. A. Nalepa. 2007. Cockroaches: ecology, behavior, and natural history. The Johns Hopkins University Press.
Blaberidae	<i>Blaptica dubia</i>	m	b	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Eublaberus posticus</i>	m	m	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Blaberus sp. 1</i>	m	m	<i>B. craniifer</i> - vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Archimandrita tessellata</i>	m	m	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Byrsotria fumigata</i>	m	b	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Hormetica sp. 1</i>	b	b	<i>H. laevigata</i> - Rehn, J. A. G. 1919. On Orthoptera from the Vicinity of Rio de Janeiro, Brazil. Transactions of the American Entomological Society (1890-) 43: 335-363.
Blaberidae	<i>Lucihormetica subcincta</i>	b	b	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Phortioeca phorasoides</i>		a	Bell, W. J., L. M. Roth, and C. A. Nalepa. 2007. Cockroaches: ecology, behavior, and natural history. The Johns Hopkins University Press.
Blaberidae	<i>Phoetalia pallida</i>	m	m	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV
Blaberidae	<i>Schultesia lampyridiformis</i>	m	m	vlastní pozorování v Chovech a sbírkách skladištních škůdců, roztočů a mikroskopických hub VURV