

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Petra Příbylová

Variabilita křídelní žilnatiny vážek (Insecta: Odonata) –
geometricko-morfometrická studie

Variation in dragonfly wing venation with application of geometric
morphometrics (Insecta: Odonata)

Diplomová práce

Školitel: RNDr. Jakub Prokop, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Zdeněk Janovský, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

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

V Praze, 4.5.2015

Podpis

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala svému školiteli Jakubovi Prokopovi za vstřícnost, rady, konzultace a připomínky, které mi poskytl. Dále Zdeňku Janovskému za pomoc a rady při statistickém zpracování a vyhodnocení dat a Pavlu Chvojkovi za poskytnutí materiálu ze sbírek národního muzea v Praze. Zároveň bych ráda poděkovala všem, kteří mě při psaní této práce podporovali.

Abstrakt

Vzor křídelní žilnatiny vážek (Odonata) je užíván jako důležitý soubor znaků v systematice. Cílem předložené práce je podchycení trendů variability křídelní žilnatiny vážek na základě geometricko-morfometrické analýzy. Variabilita tvaru křídel a křídelní žilnatiny byla zkoumána v rámci jednotlivých podřádů, čeledí, druhů a pohlaví jedinců prostřednictvím analýzy hlavních komponent (PCA), redundanční analýzy (RDA) a centroidové velikosti. Podkladová data zahrnují snímky 46 druhů vážek náležících do 43 rodů a 24 čeledí, které pocházejí z institucionálních entomologických sbírek. Provedeným výzkumem bylo zjištěno, že zástupci podřádu Zygoptera disponují velkou tvarovou rozmanitostí obrysu křídla. U druhů náležících k podřádu Epiprocta se variabilita křídelní žilnatiny projevuje především v oblasti costy a nodu. Rozdíl v pohlaví jedinců neindikuje výskyt znatelných odlišností ve tvaru křídla ani ve struktuře křídelní žilnatiny. Poměr délky a šířky křídla spolu s tvarem plamky je přímo spjat s velikostí těla vážek.

Klíčová slova: Odonoptera, Odonata, Epiprocta, Zygoptera, křídelní žilnatina, variabilita, geometrická morfometrie

Abstract

The pattern of wing venation in dragonflies (Odonata) bears a set of characters commonly used in systematics. The aim of this thesis is to identify the wing venation variability of dragonflies by various methods of geometric morphometric. The wing venation variability was examined on the level of suborder, family, species and also in respect to dimorphism through the principal component analysis (PCA), redundancy analysis (RDA) and centroid size. Data set consisting of images of 46 dragonfly species, belonging to 43 genera and 24 families was obtained from institutional entomological collections. The research carried out that Zygoptera have a large variety of wing contours. The wing venation variability of Epiprocta is shown primarily in the costa and node area. Between sexes there is no noticeable difference in shape or structure of the wing. The ratio between wing length and width and the pterostigma shape is dependent on dragonfly body size.

Key words: Odonoptera, Odonata, Epiprocta, Zygoptera, wing venation, variability, geometric morphometrics

Obsah

1. Úvod.....	6
2. Odonatoptera	7
2.1 Geroptera	8
2.2 Protodonata (Meganisoptera)	9
2.3 Fossilní záznam Odonata	10
2.3.1 Protanisoptera	10
2.3.2 „Archizygoptera“	11
2.3.3 Triadophlebiomorpha	11
2.3.4 Tarsophlebioptera	12
2.4 Odonata	12
2.4.1 Systematika	13
2.5 Vznik křídel.....	15
2.6 Morfologie křídel a let.....	18
2.6.1 Křídelní membrána.....	19
2.6.2 Křídelní žilnatina.....	20
2.6.3 Znaky na křídlech Odonata	23
2.6.4 Variabilita křídelní žilnatiny u vážek	24
2.7 Let.....	25
3. Materiál a metodika.....	29
3.1 Materiál	29
3.2 Zařazené taxony	30
3.3 Geometrická morfometrie	32
3.3.1 Vymezení význačných bodů na křídlech vážek	33
3.4 Digitalizace materiálu a odečtení souřadnic význačných bodů.....	35
3.5 Analýza dat.....	36
3.5.1 Společné postupy.....	36
3.5.2 Statistická analýza	36
4. Výsledky	38
4.1 Porovnání variability křídelní žilnatiny pomocí PCA	38
4.2 Porovnání variability křídelní žilnatiny pomocí RDA	40
4.3 Porovnání variability mezi pohlavím	43
4.4 Změna tvaru křídel dle fylogeneze	46
4.5 Alometrie tvaru křídel	49
5. Diskuse.....	52
6. Závěr	55
7. Použitá literatura	57

1. Úvod

Odonoptera je skupina hmyzu, jejíž nejstarší doklady pochází z období pozdního karbonu. V současné době jsou jejím jediným žijícím řádem vážky neboli Odonata. Vážky jakožto predátoři jsou závislé na schopnosti rychlého a efektivního pohybu. K tomu jsou uzpůsobena jejich křídla, která jsou charakteristická podlouhlým tvarem a hustou žilnatinou. Vážky lze rozdělit do dvou podřádů – Epiprocta a Zygoptera. Epiprocta je tvořena skupinou Anisoptera a reliktní čeledí Epiophlebiidae. Jedním z rozlišovacích znaků mezi oběma podřády je pozice křídel v klidovém stavu. Křídla Anisoptera jsou v klidu otevřená a báze jejich zadních křídel je relativně široká. Pro Zygoptera je příznačná podobnost předních a zadních křídel, která jsou v klidovém stavu složena vertikálně nad zadečkem. Křídla čeledi Epiophlebiidae jsou v klidovém stavu také složena.

Záměrem této práce je zkoumání variability křídelní žilnatiny u zástupců vážek a následné určení zda tvarová variabilita křídel vážek souvisí s jejich systematickým zařazením. Stanoveny byly následující otázky:

- 1) Jaká je taxonomická hodnota tvarových charakteristik stavby křídla mezi jednotlivými podřády, čeleděmi a druhy vážek?
- 2) Lze sledovat pohlavní dimorfismus v tvarových charakteristikách křídel?
- 3) Lze vysledovat signál v tvarových charakteristikách křídel vážek?
- 4) Vykazují křídla druhů vážek systematické tvarové změny související s jejich velikostí?

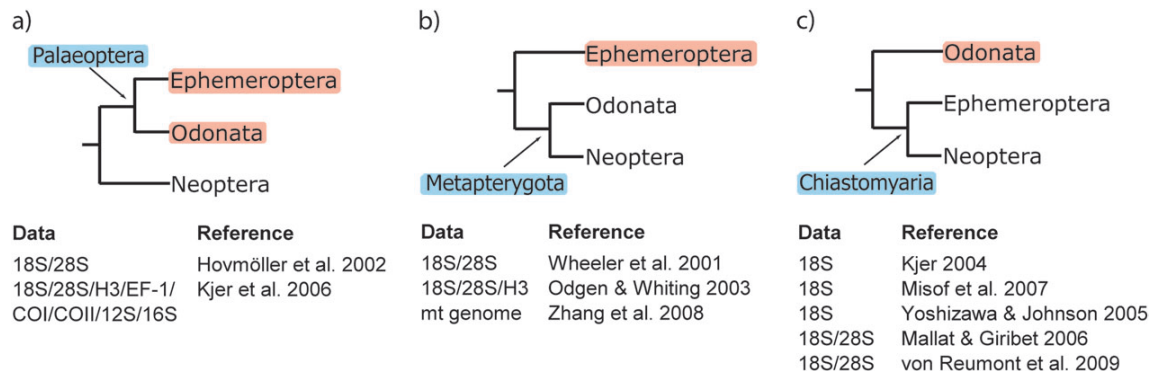
Rozsah užitých vzorků umožňuje dostatečně podrobnou analýzu variability křídelní žilnatiny sloužící k usnadnění systematického zařazení jednotlivých druhů vážek dle stavby jejich křídel. Veškeré analýzy jsou provedeny pomocí geometrické morfometrie.

2. Odonatoptera

Tato skupina je řazena do podtřídy křídlatého hmyzu (Pterygota) a doklady o její existenci pochází z období pozdního karbonu. Pro tuto skupinu jsou příznačné velmi různorodé rozsahy velikostí jednotlivých druhů. Například *Meganeuropsis permiana* Carpenter, 1939 ze spodního permu dosahoval rozpětí křídel cca 71 cm (Carpenter 1939). Oproti tomu rozpětí křídel *Meganeura monyi* Brongniart, 1885 bylo cca 66 cm (Carpenter 1931).

Odonatoptera lze rozdělit na tři řády: Geroptera, Protodonata a Odonata (Grimaldi a Engel 2005). Tyto řády jsou charakteristické redukcí anální části křídla. Jejich anální spona je tvořena žilkou CuP a tvarem připomíná písmeno „Z“. Dalším jejich jedinečným rysem jsou pouze dva axilární sklerity (Bechly 1996). Kombinace výše uvedených znaků se nevyskytuje u žádných jiných skupin létavého hmyzu.

Odonatoptera jsou na základě fylogenetických analýz morfologických i molekulárních dat považována za monofyletickou skupinu (Blanke a kol. 2012). Zařazení této skupiny do podtřídy Pterygota je problematické, jelikož příbuzenské vztahy jednotlivých skupin nejsou zcela jasné a vzniká tedy problém v jejich uspořádání z hlediska vyšší systematiky hmyzu. Koncept rozdělení křídlatého hmyzu na Palaeoptera a Neoptera dle artikulace křídel uvedl Martynov již ve své práci z roku 1925. Považoval neschopnost skládat křídla u řádů Ephemeroptera a Odonata za původní znak a pojmenoval je Palaeoptera (Martynov 1925). Neoptera jsou vnímána jako monofylum, což je potvrzeno řadou analýz (např. Trautwein a kol. 2012). Na níže uvedeném schématu jsou vyobrazeny možné scénáře systematického uspořádání skupiny Pterygota (viz obr. 1). První možností je sesterská vazba mezi Neoptera a Palaeoptera, z čehož Palaeoptera je tvořena skupinami Ephemeroptera a Odonata. V další variantě je skupina Ephemeroptera vnímána jako sesterská ke skupině Metapterygota, která se skládá z Odonata a Neoptera. Poslední scénář představuje skupinu Odonata v sesterském vztahu ke skupině Chiasmomyaria, která sestává z Ephemeroptera a Neoptera. Základem pro uvedené hypotézy jsou morfologická a molekulární data (Ogden a Whiting 2003).

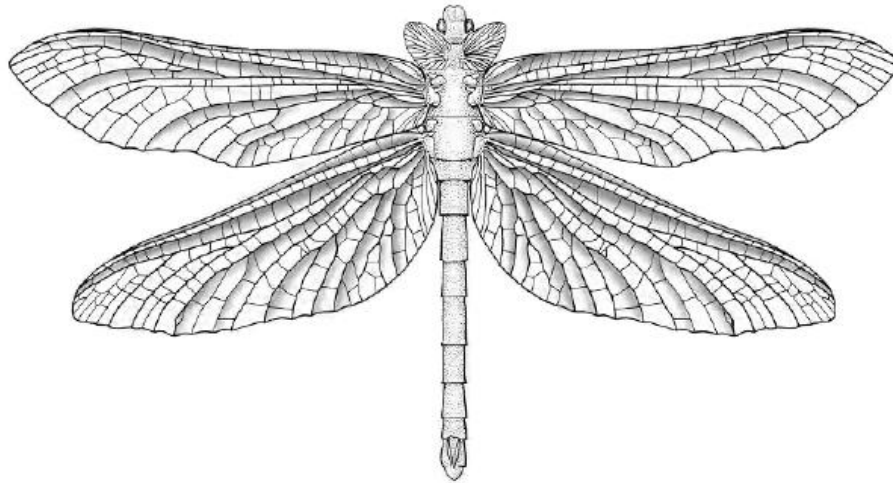


Obr. 1: Tři hypotézy hlavních skupin v rámci Pterygota: (a) Palaeoptera = (Ephemeroptera + Odonata), Neoptera, (b) Metapterygota = Ephemeroptera, (Odonata + Neoptera), (c) Chiasmomyaria = Odonata, (Ephemeroptera + Neoptera); sesterský vztah skupin je vyznačen modře a bazální skupiny jsou vyznačeny červeně (převzato ze Simon a kol. 2009).

Na základě neschopnosti Palaeoptera skládat křídla na abdomen, lze usuzovat, že se jedná o monofyletickou skupinu (Kukalová-Peck 1978). Přímý přenos spermií u Ephemeroptera a Neoptera oproti tomu naznačuje možnost sesterského vztahu Odonata a Chiasmomyaria (Boudreaux 1979). Odonata se dále od Ephemeroptera a Neoptera liší strukturou létacích svalů, které jsou složeny z přímých a nepřímých létacích svalů. Nepřímé létací svaly však díky modifikacím skeletu pracují stejně jako svaly přímé (Büsse a kol. 2013). Monofylie Odonata a Neoptera je podporována studii o fixaci předního mandibulárního kloubu, tracheálním systému, ribosomální DNA a absenci subimaga (Grimaldi a Engel 2005). V rámci analýz Misof a kol. (2014), bylo zjištěno, že Ephemeroptera a Odonata pravděpodobně sdílí společného předka. Zda-li Palaeoptera skutečně jsou sesterskou skupinou Neoptera není prozatím uspokojivě rozřešeno. Obecně lze však konstatovat, že v současné době není doloženo dostatečné množství fosilních druhů objasňujících komplexní taxonomické uspořádání Pterygota (Whitfield a Kjer 2008).

2.1 Geroptera

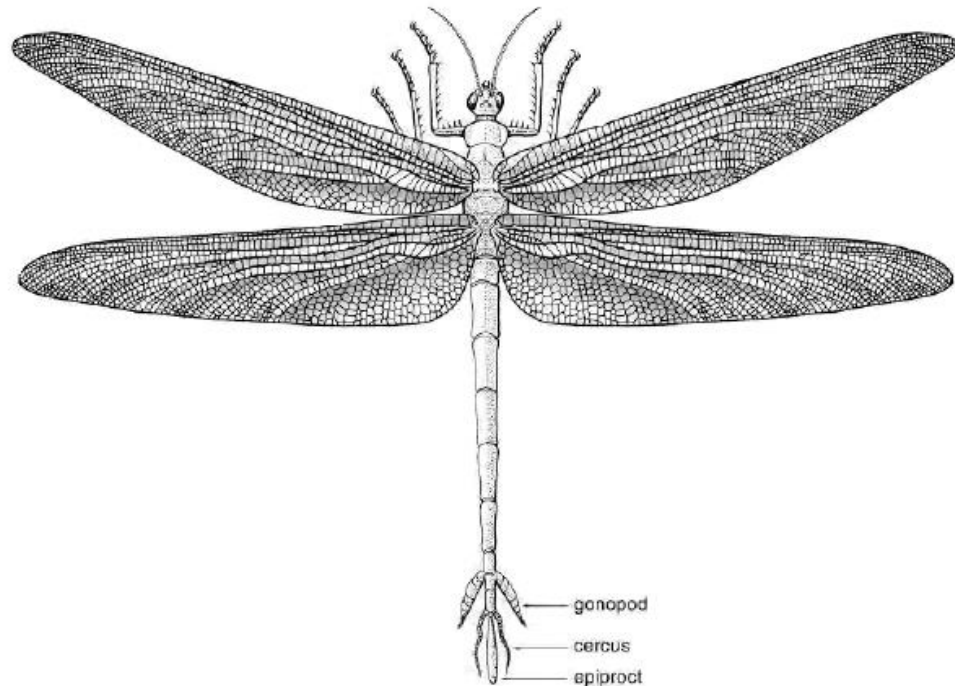
Z pozdního permu je známa monotypická skupina Geroptera, kterou tvoří čeleď Eugeropteridae (Riek a Kukalová-Peck 1984). Na první pohled jsou křídla Geroptera spíše podobná s křídly zástupců Paleodictyopteroidea (vymřelý podřád ze skupiny Pterygota) přesto tato skupina patří mezi zástupce Odonoptera (Grimaldi a Engel 2005). Křídelní žilnatina s absencí nodu a arculu je pro tuto skupinu charakteristická. Obdobně jako přítomnost prothorakálních křídélek a menšího análního loba (Kukalová-Peck 2009).



Obr. 2: *Eugeropteron* sp. (Odonatoptera, Geroptera) - rekonstrukce (převzato z Wootton a Kukalová-Peck (2000) a následně upraveno Grimaldi a Engel (2005)).

2.2 Protodonata (Meganisoptera)

Tato vymřelá skupina žila v období od pozdního karbonu po pozdní perm a je charakteristická velikými rozměry, patří sem i největší známý hmyz *Meganeuropsis permiana* ze svrchního permu. Z fosilií této skupiny se dochovala převážně křídla, která na rozdíl od Odonata neměla nodus ani plamku (pterostigma). Dále byly nalezeny mandibuly, velké složené oči a silné otrněné končetiny. Všechno naznačuje, že se jednalo o predátory, kterým jejich velikost umožňovala lovit prakticky všechny ostatní hmyz i drobné obratlovce (Grimaldi a Engel 2005). Nedospělá stádia Protodonata byla objevena v americkém státě Illinois, lokalita Mazon Creek. Dle Kukalové-Peck (2009) byla stejně jako Odonata vybavena labiální maskou, která jim umožňovala lov ve vodním prostředí.

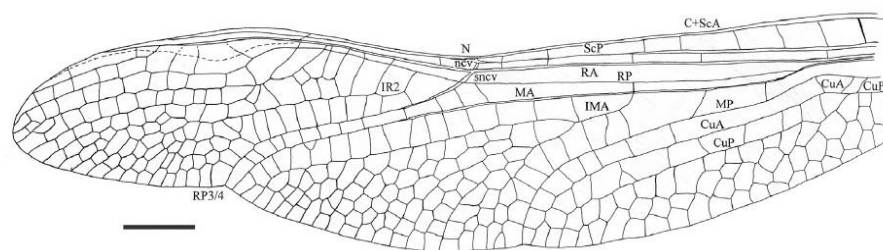


Obr. 3: *Namurotypus sippeli* Braukmann & Zessin, 1989 (Odonoptera, Meganisoptera) - rekonstrukce (převzato z Grimaldi a Engel 2005).

2.3 Fosilní záznam Odonata

2.3.1 Protanisoptera

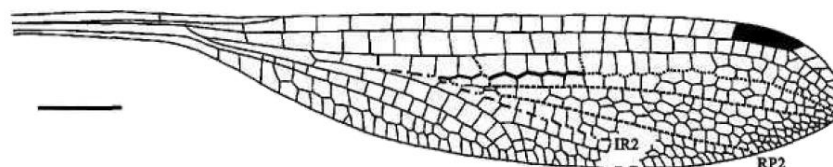
Výskyt této skupiny je doložen od počátku spodního do svrchního permu. Fosilie Protanisoptera byly nalezeny v centrální části Spojených států amerických, Rusku, Brazílii a Austrálii. Z toho lze usuzovat, že ve své době byla tato skupina celosvětově rozšířena. Mezi nalezenými fragmenty převažovaly fosilie křídel (Huguet a kol. 2002). Mimo ně byl nalezen i relativně velký thorax, který s ohledem na jeho velikost pravděpodobně kryl dobře vyvinuté svalstvo. Dále byl objeven masivní abdomen s krátkým prvním segmentem, obdobný tomu, který lze nalézt u zástupců dnešních vážek. Na druhém abdominálním segmentu lze rozeznat zbytky sekundárních pohlavních orgánů (Rasnitsyn a Pritykina 2002). Celkově jsou křídla Protanisoptera nápadně širší než křídla dnešních vážek (Grimaldi a Engel 2005). Pro zástupce této skupiny jsou příznačné redukované ostny na hlavních žilkách a žilka RA procházející plamkou (Nel a kol. 2012). Znaky charakteristické pro Odonata, jako jsou nodus, pterostigma a arculus, nebyly u tohoto podřádu zcela vyvinuty (Grimaldi a Engel 2005).



Obr. 4: *Permaeschna dolloi* Martynov, 1931 (Protanisoptera) - přední křídlo (převzato z Gand a kol. 2008).

2.3.2 „Archizyoptera“

Vztahy mezi vymřelými skupinami Odonata jsou prozatím nerozřešeny a mohou se v jednotlivých studiích lišit. V předložené práci bylo užito konzervativní systematické schéma, a proto je skupina Protozygoptera zahrnuta do skupiny „Archizyoptera“ (Carpenter a kol. 1992). Většina zástupců této parafyletické skupiny je malých rozměrů s řapíkovým tvarem křídla. Na rozdíl od Geroptera, Protodonata a Protanisoptera disponují jedinci tohoto podřádu vyvinutou plamkou a částečným nodem. Dále je pro ně typická absence precostální oblasti a nedostatečně vyvinutý arcus (Grimaldi a Engel 2005). Dle fosilních záznamů skupina „Archizyoptera“ existovala v období od spodního permu do svrchní jury či spodní křídly (Rasnitsyn a Pritykina 2002).



Obr. 5: *Protomyrmeleon quadriordinum* Zessin, 1991. Měřítka = 2mm (převzato z Nel a kol. 2005).

2.3.3 Triadophlebiomorpha

Pozůstatky Triadophlebiomorpha pocházející z období triasu byly nalezeny v centrální Asii. Z důvodu nepřítomnosti plamky bývá občas tento podřád zaměňován se zástupci skupiny Protodonata (Grimaldi a Engel 2005). Z nalezených fosilií byly rozeznatelné pouze fragmenty křídel a o tělních strukturách této skupiny prozatím není dostatek informací (Nel a kol. 2001). Objevená křídla jsou podobně jako u „Archizyoptera“ řapíkového tvaru, jsou však více protáhlá, a nesou nodus a diskoidální pole. Žilky MP a Cu jsou na bázi křídla

oddělené a MP je zřetelně distálně stočená u diskoidálního pole (Bechly 1996). V rámci Triadophlebiomorpha lze vyčlenit dvě hlavní linie – Zygophlebiida a Triadophlebiida.

2.3.4 Tarsophlebioptera

V současné době je výskyt tohoto podřádu znám pouze z jury a systematicky je zařazen jako sesterská skupina k dnešním Epirocta (Bybee a kol. 2008). Doposud bylo objeveno několik téměř kompletních fosilií náležících do této skupiny. V národním přírodovědeckém muzeu v Paříži lze nalézt jeden z nich, *Tarsophlebia examina* Hagen, 1862. Ten díky své celistvosti rozšiřuje naše znalosti o morfologii této skupiny. Holotyp sestává z předního a zadního křídla, hlavy, thoraxu a abdomenu včetně zachovalých vnějších sekundárních pohlavních orgánů a análních přívěšků (Bybee 2008). Na křídlech Tarsophlebioptera lze pozorovat již plně vyvinutý nodus. Na zadním křídle je patrný triangulus, který lze nalézt u Anisoptera. Subcostální žilka u Tarsophlebioptera je stejně jako u dnešních vážek kolmá k žilce vycházející z nodu (Grimaldi a Engel 2005).

2.4 Odonata

Odonata jako korunová skupina Odonatoptera je díky své velikosti, barvě a často nápadnému chování oblíbenou skupinou jak u profesionálních tak amatérských entomologů. Zástupci Odonata jsou charakterističtí dlouhým štíhlým abdomenem, velkýma kulovitýma očima, které často zabírají značnou část hlavy, krátkými anténami a dlouhými křídly s nápadným nodem a často plamkou (Kalkman 2008).

Imaga vážek na rozdíl od jiných skupin okřídleného hmyzu nemají spojená křídla a mohou s nimi pohybovat nezávisle na sobě. Díky této schopnosti jsou např. zástupci Anisoptera při letu neuvěřitelně obratní (Rüppell 1989). Jsou schopni i klouzavého letu, který je zřídka k vidění u Pterygota. Prothorax vážek je menší a mesothorax s metathoraxem je spojen ve velký pterothorax, který je skloněn šikmo vzad. Jejich krátké končetiny naopak směřují dopředu, což jim umožňuje lepší uchopení kořisti v letu (Grimaldi a Engel 2005). K orientaci při letu dále pomáhají velké složené oči, které jsou citlivé na optické a i barevné podněty (Olberg a kol., 2007).

Larvy vážek disponují robustnějším tělem než imaga a jejich složené oči jsou menší a oddálené. Labium larev je modifikováno v takzvanou masku, které lze tlakem hemolymfy vymrštit a uchopit kořist. Zpět je zatažena za pomoci thorakálních a abdominálních svalů. Základy křídel se nachází na thoraxu a jsou horizontálně přetočeny (Kalkman 2008).

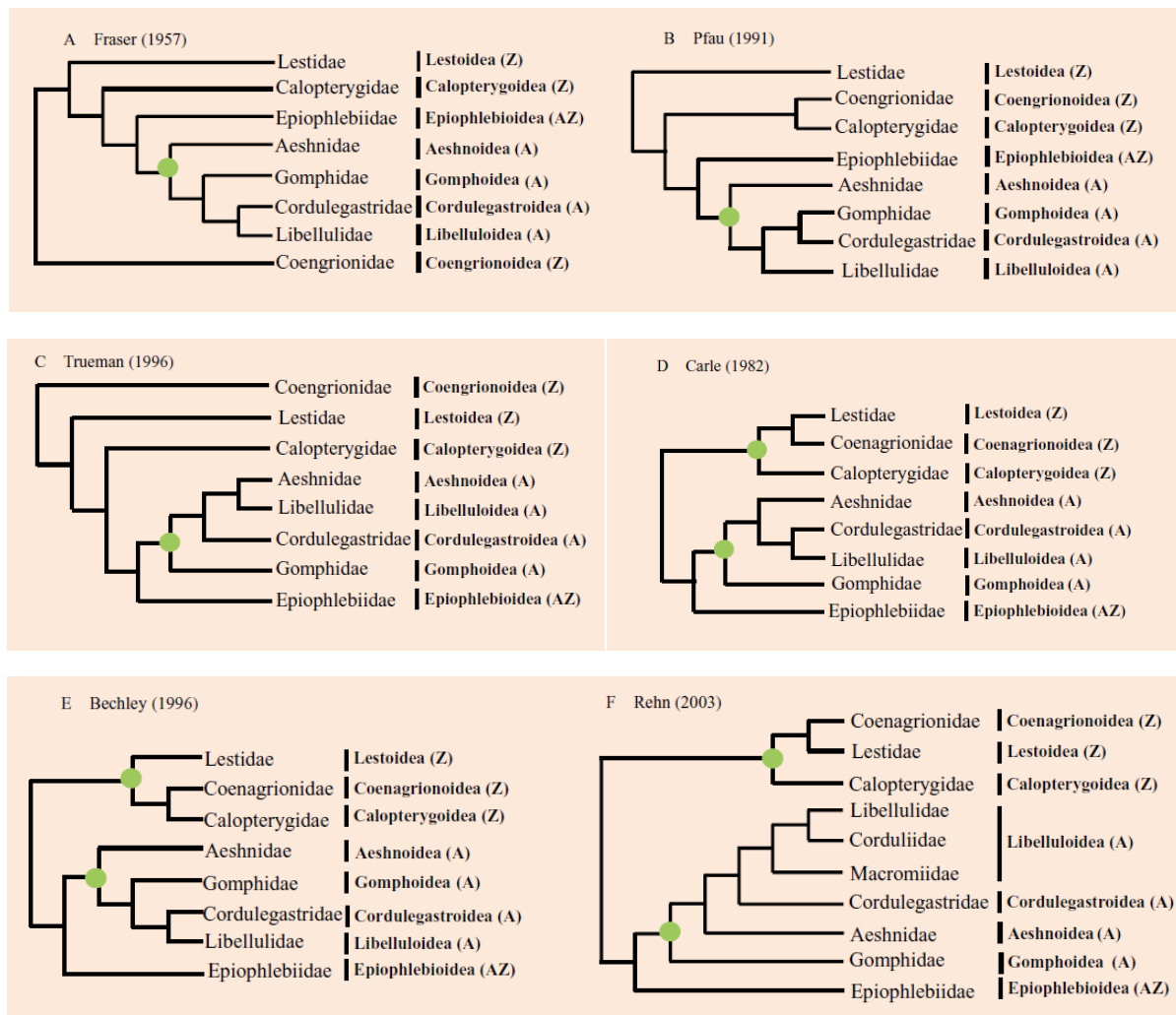
Způsob kopulace u vážek je v hmyzí říši jedinečný, protože nedochází ke spojení samčích a samičích genitálií. Tím se odlišují od všeho ostatního okřídleného hmyzu. Výjimku tvoří Heteroptera s haemocoelním oplozením. Samci Odonata vkládají své sperma do sekundárních orgánů nacházející se na ventrální straně druhého abdominálního segmentu, a teprve z tohoto místa jsou během kopulace předány samici. Před kopulací samec uchopí svými končetinami samičí thorax a stočí svůj abdomen dopředu, tak aby klíšťky na jeho konci mohl chytit samici za její hrud' (u Zygoptera) či hlavu (většina Anisoptera). Samčí klíšťky i místo, kde je samice jimi držena, jsou specificky uzpůsobené tak, aby zabránily mezidruhovému křížení. Jakmile samec uchopí samici, uvolní z ní končetiny, abdomen znovu narovná a pár letí v tandemu. K samotnému přenosu spermatu dochází v okamžiku, kdy samice ohne svůj abdomen a spojí se se sekundárními orgány samce. Ke kopulaci může docházet buď za letu, u většiny Anisoptera, nebo v klidu na zemi (Zygoptera). Jelikož sperma vajíčka neoplovní při kopulaci, ale až při jejich kladení, využívají samci různých způsobů k zajištění paternity. Buď mohou být spojeni se samicí v tandemu až do kladení vajíček, případně samici hlídají až do doby jejich nakladení nebo mohou odstranit sperma předchozího samce (Askew 2004).

2.4.1 Systematika

Dnešní Odonata lze rozdělit do dvou podřádů – Epiprocta a Zygoptera. Epiprocta se skládají z Anisoptera a reliktní čeledi Epiophlebiidae. Nejstarší zástupci Epiophlebiidae pocházeli z triasu a dříve se vyskytovali kosmopolitně. Dnes ale přežívají pouze v oblastech Japonska (Asahina 1954), Nepálu (Tillyard 1921) a Číny (Li a kol. 2012). Přestože mohou některými znaky připomínat Zygoptera, jsou považována za sesterskou skupinu Anisoptera (Carle 2012). Co se týče rozdílnosti zbylých 2 podřádů, lze konstatovat, že Zygoptera mají širší hlavu s oddělenými očima. Jejich křídla si jsou velmi podobná a v klidu jsou složena vertikálně nad zadečkem. Larvy jsou štíhlé a dýchají dvěma či třemi kaudálními žábry. Anisoptera jsou na druhou stranu větší a robustnější. Báze zadních křídel je širší a u většiny rodů se oči na hlavě dotýkají. V klidu mají křídla roztažená. Jejich larvy jsou zpravidla mohutnější a postrádají kaudální žábry – kyslík získávají skrz žábry v rektu (Kalkman 2008).

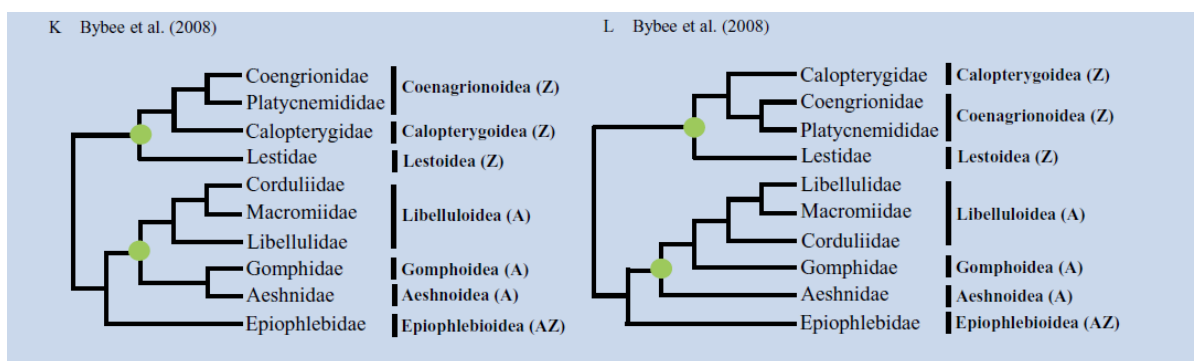
Řád Odonata je považován za monofyletickou skupinu s celosvětovým rozšířením, vyjma Antarktidy (Bechly 1996). V Orientu, Australasijské a především v Neotropické oblasti se pravděpodobně vyskytuje největší počet zatím nepopsaných druhů. V současnosti je známo cca 5700 druhů, ale očekává se, že jejich skutečný počet může být cca 7000 druhů (Paulson 2004). Největší diverzita je v tropech, obzvláště v okolí tekoucích vod deštných pralesů (Orr 2006) a horských oblastí (Oppel 2005). Jelikož jsou vážky řazeny mezi specialisty, vyhovuje jim dlouhodobá stabilita lesních lokalit, která je příznačná pro regionální refugia (Kalkman 2008).

O monofylii Anisoptera a Zygoptera jsou dlouhodobě vedeny spory. Na obr. 6 lze pozorovat možné fylogenetické vztahy v rámci skupiny Odonata dle morfologických znaků.



Obr. 6: Hypotézy fylogenetických vztahů v rámci Odonata dle morfologických znaků. Anisoptera jsou značena (A), Zygoptera (Z), Epiophlebiidae (AZ). Zeleně jsou označena monofyletické podřády (převzato z Kim a kol. 2014).

Anisoptera jsou dle mnoha autorů považována za monofylum. Fraser (1957) považuje Anisoptera za monofylum dle struktury jejich křídelní žilnatiny. Pfau (1991) spatřoval monofylii v letovém aparátu a stavbě kopulačních orgánů. Monotypie jednotlivých nadčeledí je taktéž sporným bodem. Ve většině studií však panuje shoda, že Corduliidae a Libellulidae jsou v rámci Libelluloidea sesterské skupiny. Konsenzu bylo také dosaženo ohledně umístění Aeshnidae či Gomphidae jako basální skupiny v rámci Anisoptera (Rehn 2003). Příchod molekulárních analýz naznačoval rozřešení problému s vyšší systematikou Odonata. Některé taxony ovšem zůstaly nadále nevyřešeny. Ze studií realizovaných s pomocí molekulárních dat byla například Zygoptera pokládána za parafyletickou skupinu a její čeleď Lestidae byla sesterskou skupinou k Anisoptera či Epiprocta (Fleck a kol. 2008). Nicméně Dumont a kol. (2010) zpracováním svých molekulárních dat prokázal Zygoptera jako monofylum. Stejného názoru byl i Bybee a kol. (2008), který při své analýze použil i fosilní taxony (viz obr. 7).



Obr. 7: Schéma fylogenetických vztahů Odonata podle Bybee a kol. (2008) založená na morfologických a molekulárních datech včetně fosilií. Anisoptera jsou značena (A), Zygoptera (Z), Epiophlebiidae (AZ). Zeleně jsou označena monofyletické podřády (převzato z Kim a kol. 2014).

2.5 Vznik křídel

Křídla hmyzu se nacházejí na druhém a třetím thorakálním segmentu, tedy na meso- a metathoraxu. I přes velkou snahu odhalení původu křídel u hmyzu zůstává jejich vznik jednou ze záhad evoluce. Jelikož původní okřídlený hmyz je nalézán ve fosilních formách bez jasných přechodů, zůstávají anatomicí předchůdci křídel a jejich počáteční evoluce bez rozřešení. Nicméně díky paleobiologickým rekonstrukcím a genetickým studiím lze načrtnout možné scénáře evoluce Pterygota (Dudley a Yanoviak 2011).

Existuje několik hypotéz, jakým způsobem mohla křídla vzniknout. Předpokladem paranotální teorie je vyvinutí křídel z pevných párových, lalokovitých laterálních výběžků hrudních článků, zvané paranotální loby, které zajišťovaly původnímu hmyzu klouzavý let.

Následné vytvoření kloubního spojení na jejich bázi vedlo od řízeného plachtění suchozemských zástupců hmyzu při seskoku z rostlin až ke schopnosti třepotavého letu (Hamilton 1971; Rasnitsyn 1981). Tato teorie byla založena na třech předpokladech. Za prvé základy křídel současných larev Pterygota jsou spojeny s tergem. Za druhé pro tuto teorii hovoří paranota Zygentoma, která svou strukturou a vzdušnicemi připomíná nepohyblivé křídelní pochvy u starších larev Pterygota. A za třetí, na základě provedených pokusů bylo zjištěno, že plachtění ve vzduchu je možné díky krátkým, pevným tergálním výběžkům (Kukalová-Peck 2008). Přítomnost křídélek, neboli winglets, na prvním hrudním článku u Paleozoického hmyzu spolu s podobnými strukturami žilek mezi těmito paranotálními loby a křídly jsou často užívány jako znaky k podpoření této teorie (Snodgrass 1935; Hamilton 1971; Grimaldi a Engel 2005). V současné době se někteří entomologové snaží o vyvrácení této teorie díky důkazům z oblasti genetiky, embryologie, ontogeneze a paleontologie. Například specialisté na klouzavý let během plachtění křídly nemávají, a tudíž se u nich nemohla vyvinout křídla určená k třepotavému letu. Dalším příkladem může být skutečnost, že křídla schopná mávání jsou u všech ostatních zvířat odvozena z končetin nebo alespoň jejich části. Dle této teorie by se hmyz vyvíjel zcela odlišnými evolučními mechanismy než ostatní létaví živočichové (Kukalová-Peck 2008). Na obrázku č. 8 lze vidět porovnání této teorie s exitovou teorií.

Bocharova-Messner (1971) navrhla teorii spirákulárních krytů, dle které by křídla mohla pocházet z vychlípenin výběžků, které původně sloužily k ochraně spirakul. Původně evaginovaný výběžek nad spirakulem měl hmatovou funkci. Posléze sloužil jako kryt spirakul. Následným zvětšením se výběžek stával pohyblivým a zdokonaloval svou ochranou funkci. Nakonec byl dost velký, aby mohl sloužit při ventilaci tracheálního systému. Výběžek se dále vyvíjel, rozšiřoval svou povrchovou plochu, až neustálým růstem umožnil let.

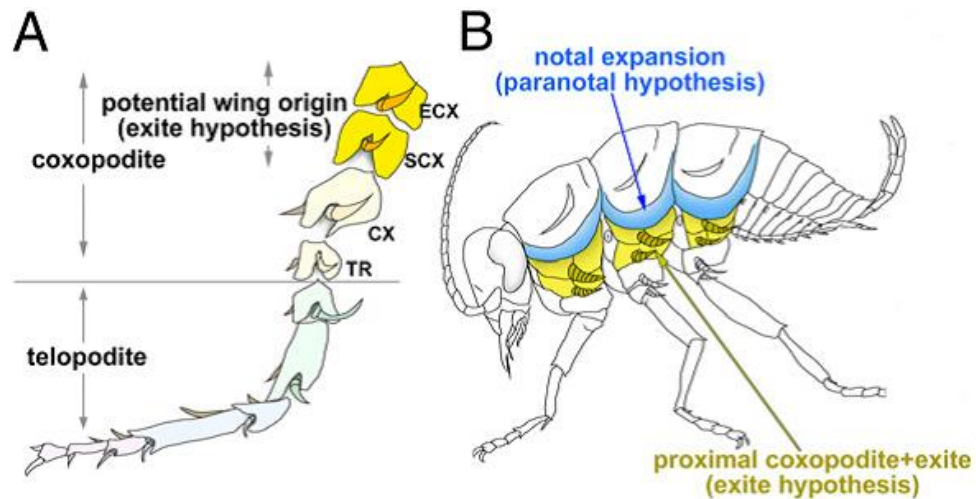
O pár let později přišel Wigglesworth s novou teorií (stylus theory) podle níž křídla mají původ v coxálních stylech „Apterygota“. Předpokládal, že křídla jsou homologická s abdominálními pláty tracheálních žaber u larev Ephemeroptera a abdominálními styli „Apterygota“ (Wigglesworth 1973,1976).

Následující dvě teorie předpokládají vznik křídel ve vodním prostředí. V první polovině minulého století se Bradley (1942) snažil popsat zrod křídel pomocí ploutvové teorie (fin theory), u které terestričtí předci přešli ze souše do vodního prostředí, avšak na souš se případně vraceli z důvodů rozmnožování či disperse. Malá křídélka, která ve vzduchu neměla

moc velký úspěch, byla naopak ve vodě využita jako ploutvičky. Ta následně sílila a docházelo k vypracování svalstva a artikulaci.

Druhá teorie, teorie žaberních krytů (gill-cover theory) je v jistém slova smyslu překonaná teorie spirakulární chlopně. Na začátku dvacátého století tuto teorii představil Woodsworth a domníval se, že původ křídel je podmíněn změnou habitatu – terestrický hmyz se stává hmyzem vodním. U malého hmyzu o velikosti larvy Odonata je redukce tloušťky a tuhosti kutikuly jediným potřebným přizpůsobením, jelikož respirace pokožkou poskytuje dostatečný zdroj kyslíku. Nicméně u větších zástupců hmyzí říše znamená větší rozměr i větší spotřebu kyslíku a zpevnění tělesné schránky kvůli upínání svalů. Žábry jsou orgány umožňující respiraci vodnímu hmyzu. Chomáče vláknitých žaber mají tendence růst v okolí bází končetin a na jiných dobře chráněných a větraných místech. Většina hmyzu si pomáhá vibracemi těla a neustálým vystavováním žaber vodním proudům. Artikulované krycí plošky chránící vláknité žábry mohou svým pohybem napomáhat cirkulaci vody. Dávné larvy, které měly tyto krytky žaber, se mohly vrátit zpět na souš a v případě, že jejich pokožka opět ztvrdla a spirakula se znovu otevřela, mohly postupně využít těchto pohyblivých výběžků pro rozvoj křídel (Woodworth 1906). Pozice tracheálního systému u hexapod je očividnou predispozicí k životu na souši. Hypotéza, že hmyzí křídla vznikla u původních sladkovodních jedinců z žaber či žaberních plátů tedy vypadá z fylogenetických důvodů nepravděpodobně (Messner 1988). Mimoto, první fosilní vodní hmyz je znám z usazenin cca 100 milionu let po výskytu okřídleného hmyzu (Grimaldi a Engel 2005). Přítomnost hemocyaninů u pošvatek sice podporuje teorii, že hexapoda pocházejí z vodního prostředí (Hagner-Holler a kol. 2004), ale následné analýzy ukázaly, že tyto molekuly se nacházejí jak u apterygotních, tak pterygotních linií a jejich přítomnost tedy nehraje roli při určení původu křídel (Burmester a Hankeln 2007).

Exitová teorie naopak navrhuje vznik křídel postupnou přeměnou vnějších větví končetin (Kukalová-Peck 1983, 2008). Z původních končetinových článků se pravděpodobně vytvořily pleurální výběžky (Snogross 1935). Ty se postupně vyvinuly v křídla, zatímco původní segmenty končetin vytvořily řady sklerotizovaných destiček a svalové úpony, umožňující rychlejší artikulaci hmyzího křídla (Kukalová-Peck 1983). Exitovou teorii podporuje exprese některých shodných genů mezi žábami Crustacea a hmyzím křídlem (Averof a kol. 1997).



Obr. 8: Dvě hlavní teorie vzniku křídel. (A) končetina Arthropoda. Proximální coxopodity (ECX a SCX) a jejich exity brány jako možnost původu křídel. CX- coxa, ECX – epicoxa, SCX – subcoxa, TR – trochanter. (B) pozice dvou možných vzniků křídel u původního hmyzu. Modrá značí výběžky nota a žlutá barva indikuje proximální coxopodity (pleurální výběžky) (převzato z Clark-Hachtel a kol. 2013).

V poslední teorii Niwa a kol. (2010) navrhují model, ve kterém dochází ke sloučení paranotální teorie s exitovou. Ve své studii popisuje expresi genů *wingless* (*wg*), *vestigial* (*vg*) a *apterous* (*ap*) u stylů Archaeognatha a primordiích tracheálních žaber Ephemeroptera. Dle této hypotézy horní vrstva křídla vznikla z terga, které je součástí paranotálního lobu. Spodní epidermální část křídla se naopak vyvinula z pleury.

2.6 Morfologie křídel a let

Efektivní schopnost třepotavého letu závisí na pohybu křídla a jeho trojrozměrném tvaru. Létavý obratlovci, jako jsou například netopýři či ptáci, na rozdíl od hmyzu mohou plochu svého křídla regulovat pomocí svalstva, které umožňuje natažení kostí v křídle. Hmyzí křídla jsou naopak tenké a ploché struktury, u kterých jejich křídelní stavba, jako je například žilkování, trojrozměrný profil a vlastnosti konkrétních prvků určují, jakým způsobem budou na křídlo působit aerodynamické a setrvačné síly (Wootton 1992).

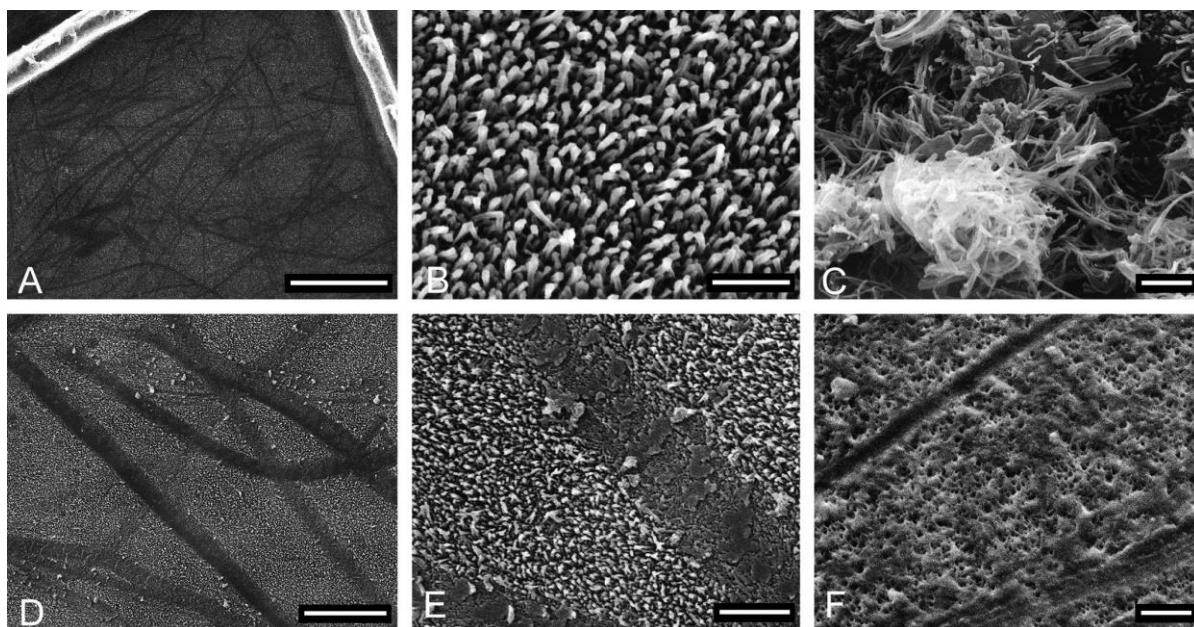
Hmyz užívá let k úniku, lovu, migracím, hledání partnera či hlídání svého teritoria. Odonata jakožto predátoři jsou velmi dobrými letci. Jejich křídelní žilnatina není příliš odlišná od 300 milionů let starých fosilií Protodonata a dá se předpokládat, že ani schopnost letu se od pradávných zástupců příliš neliší (Ellington 1999).

2.6.1 Křídelní membrána

Na křídle krom charakteristického žilkování lze nalézt membránu, která tvoří výplň mezi jednotlivými žilkami. Základní složkou je chitin a její tloušťka se u jednotlivých druhů může velmi lišit. Například u krovek některých brouků dosahuje šířky přes jeden milimetr a naopak u parazitické vosičky *Encarsia formosa* Gahan, 1924 pouze několika mikrometrů (Wootton 1992).

Membrána bývá často pokryta různými chloupky či šupinkami, které mohou mít mnoho funkcí, jako například specifické druhové zbarvení, snížení odporu vzduchu nebo smáčivost křídla. U zástupců Palaeoptera tyto drobné výběžky nenacházíme, přesto má jejich membrána z obou stran charakteristický vzor (Gorb a kol. 2000).

Dřívějším předpokladem bylo, že membranózní kutikula obsahuje vláknitou síť odpovědnou za anizotropní odolnost buněk vůči mechanické zátěži (Kesel a kol. 1998). Při pohledu pod světelným mikroskopem se kutikula jeví jako hladká. Ve skutečnosti má povrch jistý vzorek, který lze přirovnat k nepravidelně narušené mikrostruktuře připomínající froté (Wagner a kol. 1996). Na obr. 9 lze vidět strukturu křídelní membrány zblízka.

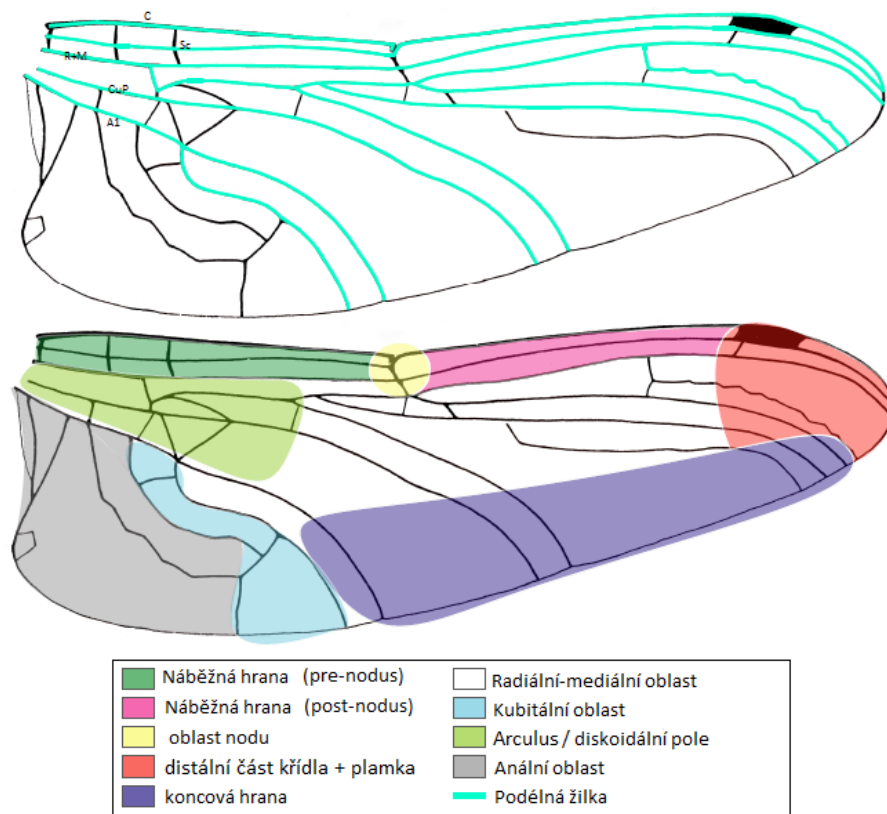


Obr. 9: Snímek z elektronového mikroskopu neporušených křídel: A a F je *Pyrrhosoma nymphula* Sulzer, 1776 (Zygoptera: Odonata) a B-E je *Coenagrion puella* Linnaeus, 1758 (Zygoptera: Odonata). A- širší pohled na křídelní žilnatinu s dvěma žilkami (měřítko 50mm); B-mikrostruktura křídelní membrány (měřítko 0,5mm); C- mikrostruktura povrchu žilek (měřítko 1 mm); D-F škrábnutá membrána; A-E křídla pokryta zlato-palladium; F – křídlo pokryto uhlík-platina; D – měřítko 10mm; E – měřítko 2mm; F- měřítko 1mm (převzato z Gorb a kol. 2000).

2.6.2 Křídelní žilnatina

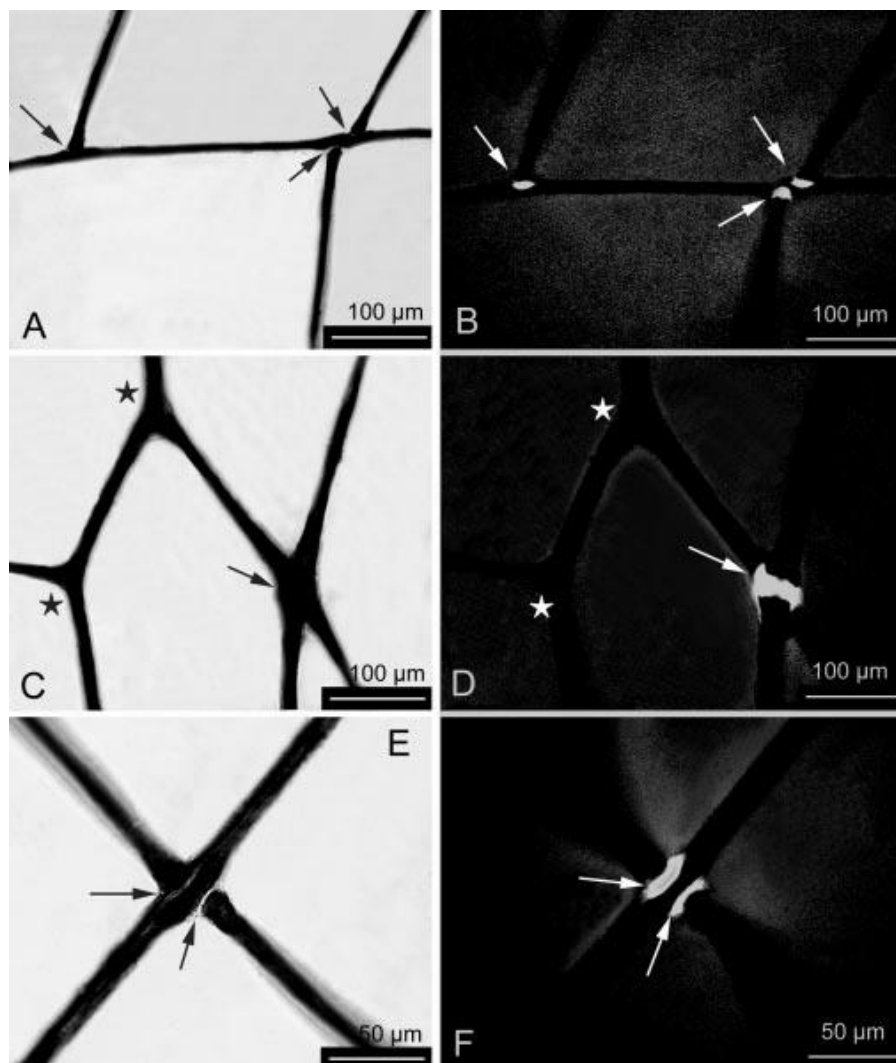
Křídelní žilnatina je mezi jednotlivými druhy hmyzu velmi specifická a bývá často používána jako charakteristický znak k jejich určování. Odonoptera mají obecně velké množství příčných žilek. Ostatní řády hmyzu mají počty příčných žilek redukovány a celá hlavní opora křídla je posunuta anteriorně (Wootton 1990).

Samotné žilky jsou většinou kruhovitého průřezu. Proudí jimi hemolymfa a často se zde nachází i tracheje a nervy. K udržení určitého objemu vody je třeba mít zajištěn neustálý přísun hemolymfy v kutikule, jelikož vysycháním křídlo přichází o svou pružnost a pevnost (Wootton 1992). Žilky dále brání šíření trhlin skrz membránu. Lze je rozdělit na podélné, které vedou z báze na okraj křídla, a na příčné, které tvoří spojení mezi žilkami podélnými. Je známo více než šest různých druhů spojení mezi těmito žilkami. Spojení lze rozlišit na pohyblivá a nepohyblivá (Newman 1982). Názvosloví základních podélných žilek a oblasti křídla je znázorněno na obrázku č. 10.



Obr. 10: Anisoptera- generalizované přední křídlo včetně vyznačených oblastí křídla s podélnými žilkami (převzato a upraveno z Bybee 2008). Horní křídlo- podélné žilky: C- costa, Sc- subcosta, R+M- radiální a mediální žilky, CuP- posteriorní cubitální žilka, A1- anální žilka.

V druhé polovině minulého století byla objevena přítomnost proteinu resilin (Andersen a Weis 1964) v pohyblivých žilních spojeních u zástupců Zygoptera (viz obr. 11). Resilin jakožto elastický prvek v křídle působí jako tlumič aerodynamické síly, která je zodpovědná za pozvolné kroucení náběžné hrany křídla (Gorb 1999). Tento protein byl popsán u šlach létacích svalů Odonata (Andersen a Weis 1964), skákacím aparátu blech (Rothschild a kol. 1975), brouků (Furth a Suzuki 1992), kříšů (Gorb 1997) atd. Nepohyblivé spoje jsou zcela pevně spojené žilky, které se nacházejí převážně v costálním a análním okraji křídla. Oproti tomu pohyblivá spojení mají zpravidla podélnou žilku sloužící jako osa otáčení a příčnou žilku, která je v blízkosti této podélné žilky přerušena a v místě připojení obsahuje resilin. V této oblasti připojení lze pozorovat trny různých velikostí vycházející z přerušované příčné žilky. Tyto trny zabraňují zcela volnému pohybu příčné žilky. Costální žilka má pouze tři pohyblivá spojení s příčnými žilkami. Vyskytují se v nodu, u posledního spojení před plamkou a v distálním spojení plamky. Subcostální žilka má dvě pohyblivá spojení umístěná v její střední části. Radiální žilka RA+ má několik pohyblivých spojení v distální oblasti nodu. Diskoidální pole a pterostigma disponují dvěma pohyblivými a dvěma nepohyblivými spojeními. Některé podélné žilky, jako například RP, RP34 a MP mají pouze pohyblivá spojení s žilkami příčnými. Na druhé straně IR, IR2, MA a CuA mají pouze nepohyblivá spojení. Přítomnost resilinu naznačuje, že kroucení náběžné hrany křídla je zapříčiněno pohyblivostí nikoliv ohybností žilních spojení. V případě elastické deformace křídla, se křídlo za pomoci resilinové pružnosti vrátí zpět do původní pozice v co nejkratším možném čase bez další aerodynamické síly (Gorb 1999). Přítomnost resilinu není jediný mechanismus, který umožňuje elasticitu křídla Zygoptera. Dalšími jsou například ultrastruktura tenkých membrán (Kesel 1998) a specifické zahnutí křídla (Wootton 1991).



Obr. 11: *Enallagma cyathigerum* Charpentier, 1840 (Zygoptera, Coenagrionidae) spojení žilek obsahující resilin. A,C,E – světelná mikroskopie, B,D,F – fluorescenční mikroskopie, UV filtr. Oblasti s resilinem jsou viditelná pod UV filtrem. Šipky ukazují pohyblivá spojení obsahující resilin, hvězdičky nepohyblivá spojení (převzato z Gorb 1999).

Křídla hmyzu nejsou plochá, nýbrž korugovaná a tím jsou odolná k příčnému ohybu. Žilky jsou buď konvexní (+) či konkávní (-). Tato korugace je extrémně důležitá pro stabilitu křídla (Rees 1975).

Korugace na křídlech vážek je velmi dobře pozorovatelná. Podélné žilky umístěné na bázi křídla se střídavě vyskytují na horním a dolním maximum membrány. Tato korugace pokračuje i po rozdělení žilek, kde jsou mezi podélné žilky zařazeny interkalární žilky. Na bázi křídla je korugace nejpatrnější a směrem k okraji postupně slábne (Wootton 1991).

Newman a Wootton (1986) přišli s návrhem, že korugaci křídel lze přirovnat k hranolovitě skládané struktuře, kde každá deska zahrnuje dvě přilehlé podélné a příčné žilky a membránu mezi nimi. Tato konstrukce se chová jako rám, díky kterému odolává ohybu při pnutí jedné z podélných žilek, kompresi u příčných žilek a druhé podélné žilky a také šikmému pnutí v membráně.

Pevnost však na různých místech křídla znatelně kolísá. Hloubka záhybu, tuhost podélných a příčných žilek a jejich vzájemná spojení hrají důležitou roli, při dosažení pevnosti v určitém bodě na křídle. Hloubka záhybu a tuhost podélných žilek od báze klesá a společně s tím i ohybová pevnost křídla, což je vyhovující, jelikož setrvačné a aerodynamické momenty ohybu jsou u báze vyšší. Pravděpodobnost nechtěného střetnutí s cizím předmětem či jiným hmyzem při epigamním či teritoriálním chování je vyšší na okrajích křídel (Wootton 1991).

2.6.3 Znaky na křídlech Odonata

Křídelní žilnatina vážek pro tuto práci je pojmenována dle Kukalové-Peck (1991). Podélné žilky vycházející z bazální části křídla disponují anteriorní a posteriorní oblastí a mohou se slučovat do základů radiálních, mediálních a cubitálních žilek. Zkratky žilek jsou následovné:

AA- anální anteriorní žilka, AP- anální posteriorní žilka, C- costa, CuA- cubitální anteriorní žilka, CuP- cubitální posteriorní žilka, MA- mediální anteriorní žilka, MP- mediální posteriorní žilka, RA- radiální posteriorní žilka, RP- radiální posteriorní žilka, ScA- subcosta anteriorní, ScP- subcosta posteriorní.

Arculus

Blízko báze předního i zadního křídla Odonata lze pozorovat krátkou, příčnou žilku, tvořenou z částí RP a MA žilek, které se dále táhnou ke konci křídla. Během letu je aerodynamický tlak soustředěn v oblasti, kde se nachází větve RP a MA, a má tendenci tyto žilky zvedat a otáčet vzhůru v místě arculu. To vede ke zkroucení náběžné hrany křídla, ačkoliv jen do určité míry, jelikož náběžná hrana křídla je, co se týče torze relativně pevná. Následně aerodynamický tlak efektivně tlačí dolů koncovou hranu křídla, dochází tím k jeho prohnutí, nicméně křídlo si nadále zachovává svou aerodynamickou účinnost. U Coenagrionidae a Lestidae napomáhá k tlaku dolů diskoidální pole, tvarem připomínající

čtyřúhelník, který předává točivý moment na posteriorní část křídla. U Epiprocta je arcus součástí triangulu a subtriangulu. Tyto prvky působí jako další mechanismus, který automaticky snižuje koncovou hranu křídla a zvyšuje jeho prohnutí při aerodynamickém zatížení (Wootton 1991, Wootton a kol. 1998).

Nodus

Všechny dnešní vážky mají oporu v horní části křídla, kde se nachází costální, subcostální a radiální žilky, spolu s příslušnými příčnými žilkami a membránou. Tato oblast je rozdělena na dvě části strukturou zvanou nodus. V tomto bodě se posteriorní subcosta (ScP) obrací na anteriorní a setkává se s nejhornější žilkou, která vznikla splynutím precosty, costy a anteriorní subcosty. Nodus pravděpodobně působí jako výztuha a tlumič, který minimalizuje nebezpečné napětí v místech, kde se setkávají dvě mechanicky odlišné části křídla (Wootton a Kukalová-Peck 2000). Dle Woottona (1991) by umístění nodu mohlo reflektovat do jaké míry křídlo lze zkroutit – čím blíže je nodus bázi křídla, tím překroucenější je křídlo.

Pterostigma (plamka)

U mnoha zástupců hmyzu můžeme pozorovat strukturu zvanou plamka, která se nachází na náběžné hraně v koncové části křídla a je často pigmentovaná. Má větší hmotnost než obdobná část křídla v jiném jeho přilehlém úseku. Na křídle se může vyskytovat v různých tvarech a velikostech. Menší variabilita je připisována umístění na křídle. Takto koncentrovaná hmota na kraji křídla napovídá, užití plamky jako inerciálního regulátoru při vibracích křídla při letu. Jeho účelem je tedy zvyšovat rychlost při aktivním letu a plachtění. Díky pterostigma mohou Odonata při plachtění vyvíjet vyšší rychlost, a zároveň nedochází k pasivnímu chvění křídel způsobené větrem. Případné chvění křídel by bylo energeticky nevýhodné a let by se celkově stával nemožným. Nastává však pouze při překročení určité kritické rychlosti, která je ovlivněna různými charakteristikami profilu křídla (Norberg 1972).

2.6.4 Variabilita křídelní žilnatiny u vážek

Charakteristická stavba křídelní žilnatiny jednotlivých zástupců vážek může usnadnit jejich systematické zařazení. K přesnému rozlišení jednotlivých druhů je však zapotřebí znalost dalších struktur vyskytujících se na těle vážek (Kiyoshi a Hikida 2012). Ačkoliv se křídelní žilnatina v rámci druhů příliš neliší (Trueman 1996) je nutné poznamenat,

že u dvou populací téhož druhu se s různou zeměpisnou šířkou mění i velikost jejich těla, tedy i velikost křídel (Corbet 1999).

Při porovnání samců a samic téhož druhu je rozmanitost žilkování obecně malá. Stejně tvrzení lze aplikovat na variabilitu mezi levým a pravým křídlem. Výjimku tvoří například druh *Sympetrum danae* Sulzer, 1776. Samci tohoto druhu mají vyšší počet vymezených žilek na předním i zadním křídle než samice (Yablokov a kol. 1970). U některých zástupců vážek je odlišnost křídla mezi samci a samicemi znázorněna pigmentovou skvrnou. Pigmentová skvrna u samců druhu *Calopteryx splendens* Harris, 1780 pravděpodobně vykazuje míru kvality samce a hraje důležitou roli při námluvách (Grether 1996). Velikost a sytost skvrny je přímo úměrná imunitě daného jedince (Rantala a kol. 2000). Křídelní žilnatina čeledi Calopterygidae se nápadně liší od ostatních zástupců Odonata svou hustotou. Obsahuje velké množství antenodálních a postnodálních příčných žilek a disponuje velmi rozvětvenou anální oblastí křídla. Variabilita v křídelní žilnatině Calopterygidae je více patrná na zadní části křídla (Sadeghi a kol. 2009).

Hassall a kol. (2008) poukazuje na variabilitu křídelní žilnatiny u samců druhu *Coenagrion puella* Linnaeus, 1758. V bazální a koncové oblasti křídla je variabilita téměř zanedbatelná. Největší různorodost lze pozorovat ve střední části křídla, kde dochází k oddělení RP12 a odtrhnutí první interkalární žilky od RP1. Rozmanitost tvaru křídla je převážně způsobena prodloužením post-nodální oblasti křídla.

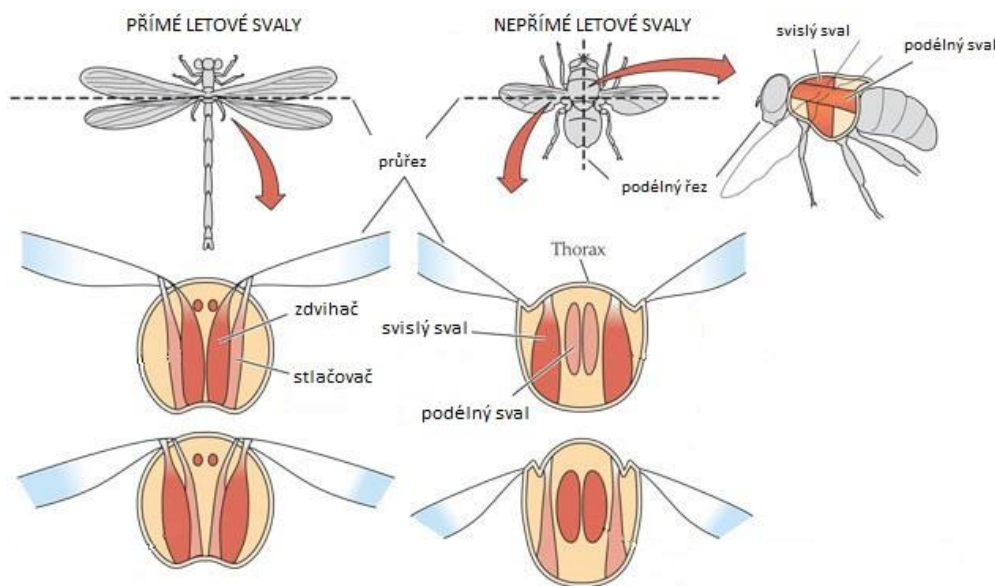
Většina podčeledí je rozpoznatelná na základě dvou až čtyř charakteristických znaků na křídle. Samostatné znaky se mohou u různých podčeledí prolínat. U podčeledi Sympetrinae (čeleď: Libellulidae) se arcus nachází na úrovni mezi první a druhou antenodální příčnou žilkou, radiální a mediální oblasti jsou dobře rozpoznatelné a báze zadního křídla je širší s nápadným análním lobem. Tyto charakteristické znaky lze v jiném složení nalézt i u jiných čeledí Odonata (Pilgrim a Von Dohlen 2008).

2.7 Let

Hmyz je první skupina organismů, u kterých se vyvinula schopnost letu. Let hmyzu umožňuje rychlejší disperzi, přesun do příznivějších podmínek a rychlejší únik před predátory. Mnoho zástupců hmyzu užívá svá křídla k termoregulaci. Pomocí plochy křídla získávají teplo ze slunečních paprsků. Termoregulace je především užívána k zahřátí

letových svalů, jejichž funkce je podmíněna dosažením určité teploty. Někteří jedinci dokáží stahovat tyto svaly, aniž by svými křídly pohybovali, což urychluje tvorbu tepla potřebného k letu (Grimaldi a Engel 2005).

Letové svalstvo okřídleného hmyzu tvoří zhruba deset až třicet procent jeho celkové hmotnosti. Svalstvo sloužící k letu je dvojího typu – přímé a nepřímé (viz obr. 12). Nepřímé letové svaly se vyskytují kromě Odonata u všech ostatních řádů hmyzu. Jsou připojeny podélně a vertikálně k tergu, nikoliv ke křídlu. Tyto svaly zaplňují téměř veškerý prostor thoraxu. Tah křídel nahoru je umožněn dorsoventrálními svaly, které během kontrakce stahují notum. Podélné dorsální svaly, které jsou umístěny skrz celý thorax, vykonávají tah křídel dolů. Při kontrakci těchto svalů dochází k celkové deformaci hrudi. Dorsální svaly se histologicky liší od ostatních svalů. Vážky k letu využívají dorsoventrálních svalů, od kterých jsou vedeny úpony ze stěny hrudi přímo k jednotlivým skleritům na bázi křídla (Grimaldi a Engel 2005). Ve šlachách spojujících létací svaly a křídlo je uložen resilin, který slouží k úschově energie. Uložení resilinu, respektive energie, ve šlachách je stonásobně efektivnější než ve svalech (Andersen 1964).

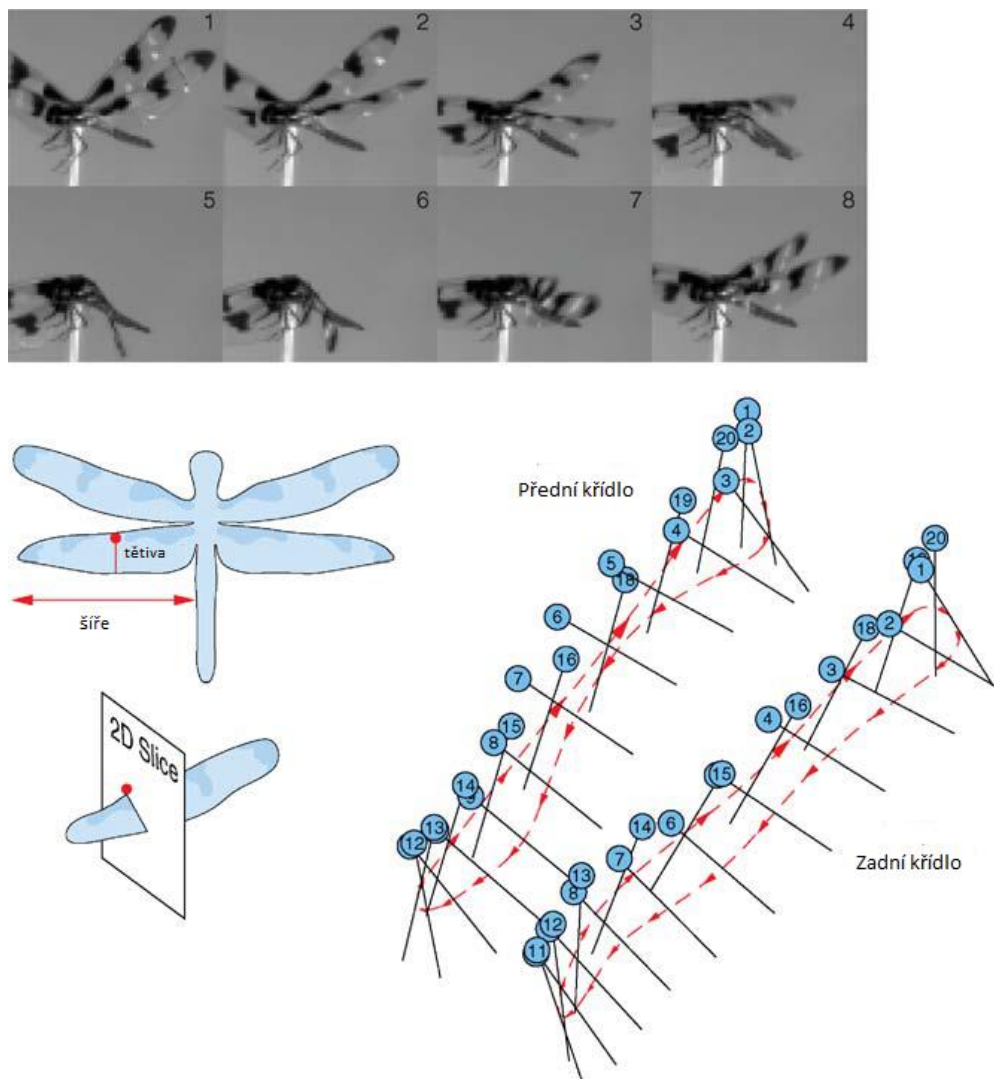


Obr. 12: Porovnání přímých (vlevo) a nepřímých (vpravo) letových svalů u hmyzu. V horním levém průřezu zdvíhač zvedá křídlo nahoru. O průřez níž stlačovač přitahuje křídlo dolů. V pravém horním průřezu svislé svaly tahají na tergum thoraxu a způsobují zvednutí křídel. Thorax se tím rozšíří a napíná podélné svaly. V pravém spodním průřezu podélné svaly stahují anteriorní a posteriorní konce thoraxu způsobující pokles křídel. Thorax se zúží a zkrátí a napínají se svislé svaly. (převzato a upraveno z <http://sites.sinauer.com/animalphys3e/boxex20.02.html>).

U jednotlivých zástupců hmyzu je způsob neuronové kontroly kmitání křídel odlišný. U jedinců, u kterých je tempo mávání křídel relativně malé, jsou kontrakce svalů stimulované nervovým impulsem. Rychlost kmitání křídel je tedy limitována dobou, kterou nerv vyžaduje k tvorbě akčního potenciálu. Tyto svaly se nazývají synchronní letové svaly, protože jedna svalová kontrakce je spojená s jednotlivým nervovým impulsem. Zástupci hmyzu, kteří jsou známí svou schopností vysoké frekvence mávání křídel, dosahují hodnot kolem 400 až 600 kmitů za vteřinu. Takto rychlé letací svaly pracují na základě fibrilace, a nejsou tedy závislé na jediném nervovém přenosu. Tyto svaly se nazývají asynchronní a patří k nejvíce metabolicky aktivním tkáním v přírodě. Hmyz vybavený asynchronním svalstvem disponuje menším počtem robustnějších letacích svalů než zástupci hmyzu se synchronní muskulaturou (Grimaldi a Engel 2005).

U hmyzu lze pozorovat podobnost při kmitání křídel. Může se lišit v úhlové rychlosti či amplitudě, nicméně kinematika tahu křídel dolů je téměř stejná u všech druhů hmyzu. Křídla jsou ve fázi tahu dolů sklopena a často směřují vpřed. Vzhledem k tomu, že střed aerodynamického tlaku se obvykle nachází za osou torze, může mít křídlo tendence se podél své délky kroutit (Wootton 1990).

Při pohybu dolu je křídlo vážky anteroventrálně sklopené a dochází k jeho prohnutí. To je nejvíce patrné na konci křídla. Zkroucení mezi bází a distální částí křídla lze přirovnat k čepeli lodního šroubu. V poslední fázi tahu dolů křídlo prochází zpětnou rotací způsobenou setrvačnými silami. Koncová hrana křídla se dostává před náběžnou hranu a následně zpomaluje, čímž je křídlo připraveno na zdvih nahoru. Pozice axilárních skleritů se během mávání křídel mění, nicméně báze křídel je schopna pouze určité torze. Distální část křídla je téměř vždy dostatečně zkroucena, aby byla schopna tahu křídel nahoru. Dále dochází také k obrácenému prohnutí křídel, při kterém se ventrální strana stává opět konvexní. Jakmile jsou křídla v jejich maximální výšce, náběžná hrana směřuje dolů a dochází opět k rychlé setrvačné torzi a dokončení jednoho cyklu při třepotavém letu (viz obr. 13). Tento základní vzorec kmitání křídel podléhá různým obměnám, mezi něž patří amplituda, načasování, úhlová rychlost a úhel těla při jednotlivých tazích křídla (Wootton 1991).



Obr. 13: Nahoře: vážka během jednoho cyklu letu, natočena při 1600 snímků za vteřinu. Vpravo dole: pozice tětivy na předním a zadním křídle promítnutá do dvourozměrného prostoru (vlevo dole)(převzato a upraveno podle Wang 2005).

Dospělci vážek jsou vynikajícími letci a mají velmi rozmanité tvary křídel. Některé letové schopnosti jsou přímo závislé na jejich velikosti. Větší hmyz má poměrně vysokou setrvačnost, což ovlivňuje jeho schopnost manévrovat, obzvláště při vyšších rychlostech. Při menších rychlostech je důležité rozložení tělesné váhy kolem středu aerodynamické síly. Podlouhlá stavba hmyzího těla umožňuje fyzickou stabilitu během letu na úkor manévrovatelnosti. Kratší těla s krátkými přívěsky jsou sice schopna lépe manévrovat, ale potřebují k tomu vyšší neurosenzorickou kontrolu. Velikost volných tělních přívěsků také ovlivňuje svou hmotností a odporem stabilitu a manévrovatelnost během letu. Například prodloužené cerky umožňují Ephemeroptera vyšší stabilitu a aktivní kontrolu letu při nižších rychlostech (Wootton 2002).

Optimální morfologie křídla je kompromis mezi množstvím funkčních požadavků ve vztahu k jejich chování. Migrační chování ovlivňuje tvar křídel vážek (Johansson a kol. 2009). Libellulidae jsou charakteristická širšími křídly v porovnání se svým tělem, což je pravděpodobně spojeno s jejich chováním číhajících predátorů (Corbet a May 2008). Rychlý začátek letu a schopnost manévrovat u zástupců čeledi Libellulidae umožňují dlouhá křídla. Jejich lov obvykle trvá kolem tří vteřin (Corbet 1999).

Délka křídla může souviset také s ekologií daného jedince. Příkladem jsou zástupci *Calopteryx maculata* Palisot de Beauvois, 1805 (Zygoptera) žijící na fragmentované pastvině, kteří disponují delšími křídly než jejich příbuzní obývající lesní prostředí (Taylor a Merriam 1995). Délka hmyzího křídla je dále úzce spjatá s frekvencí mávání křídel. Aby bylo možné snížit energetické náklady plachtění a pomalého letu, měla by být křídla dlouhá (Wootton 1991). Lze se tedy domnívat, že Odonata s rozdílným způsobem života by měla mít různé poměry délky křídla vůči tělu. Křídla Zygoptera mají na rozdíl od Anisoptera řapíkový tvar a mávají jimi v mnohem větším rozsahu (Rüppell 1989). U zástupců vážek, kteří potřebují být velmi hbití, jsou křídla delší a jejich abdomen kratší. Naopak u letců se vyskytuje delší abdomen, který jim umožňuje stabilitu během letu (Sacchi a Hardersen 2012).

3. Materiál a metodika

3.1 Materiál

V předložené práci byl zkoumán materiál pocházející z entomologických sbírek přírodovědecké části Národního muzea v Praze a entomologických sbírek národního přírodovědeckého muzea v Paříži (Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'entomologie). Celkem bylo analyzováno 46 druhů vážek patřících do 43 rodů a 24 čeledí.

Pro analýzu variability křídel vážek mezi jednotlivými čeleděmi bylo užito 159 fotografií jedinců z 24 čeledí (viz kapitola 3.2 Zařazené taxony – část 1). K porovnání křídelní variability mezi pohlavími jednotlivých druhů vážek bylo použito 112 fotek jedinců tří druhů, což odpovídá analýze 20 jedinců od každého pohlaví u druhů *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758) a *Calopteryx splendens* (Harris, 1780). U zástupců druhu *Anax imperator* Leach, 1815 bylo nafoceno 20 samců a 12 samic (viz kapitola 3.2 Zařazené taxony – část 2).

3.2 Zařazené taxony

Část 1.

Podřád: Epiprocta

Čeleď: Epiophlebiidae

Druh: *Epiophlebia laidlawi* Tillyard, 1921 1 ♂

Druh: *Epiophlebia superstes* (Selys, 1889) 2 ♂, 2 ♀

Čeleď: Aeshnidae

Druh: *Aeshna cyanea* (O.F. Müller, 1764) 2 ♂, 2 ♀

Druh: *Anax imperator* Leach, 1815 2 ♂, 2 ♀

Čeleď: Chlorogomphidae

Druh: *Chlorogomphus magnificus* Selys, 1854 2 ♂, 2 ♀

Druh: *Chlorogomphus xanthoptera* (Fraser, 1920) 2 ♂

Čeleď: Cordulegastridae

Druh: *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) 2 ♂, 2 ♀

Druh: *Anotogaster gregoryi* Fraser, 1924 1 ♂, 1 ♀

Druh: *Neallogaster latifrons* (Selys, 1878) 1 ♂, 1 ♀

Čeleď: Petaluridae

Druh: *Petalura gigantea* Leach, 1815 2 ♂, 2 ♀

Druh: *Uropetala carovei* (White, 1846) 2 ♂, 2 ♀

Čeleď: Gomphidae

Druh: *Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus, 1758) 2 ♂, 2 ♀

Druh: *Ictinogomphus ferox* (Rambur, 1842) 2 ♀

Druh: *Neurogomphus uelensis* Schouteden, 1934 2 ♂, 1 ♀

Čeleď: Libellulidae

Druh: *Libellula quadrimaculata* Linnaeus, 1758 2 ♂, 2 ♀

Druh: *Sympetrum striolatum* (Charpentier, 1840) 2 ♂, 2 ♀

Čeleď: Macromiidae

Druh: *Phyllomacromia melania* (Selys, 1871) 2 ♂, 2 ♀

Druh: *Phyllomacromia sophia* (Selys, 1871) 2 ♂, 2 ♀

Čeleď: Cordullidae

Druh: *Somatochlora metallica* (Vander Linden, 1825) 2 ♂, 2 ♀

Druh: *Aeschnosoma forcipula* Hagen in Selys, 1871 2 ♂, 2 ♀

Čeleď: Synthemiidae

Druh: *Eusynthemis virgula* (Selys, 1874) 2 ♂, 2 ♀

Druh: *Synthemis eustalacta* (Burmeister, 1839) 2 ♂, 2 ♀

Podřád: Zygoptera

Čeleď: Hemiphlebiidae

Druh: *Hemiphlebia mirabilis* Selys, 1868 2 ♂, 2 ♀

Čeleď: Synlestidae

Druh: *Chlorolestes fasciata* Burmeister, 1839 2 ♂, 1 ♀

Druh: *Synlestes weyersii* Selys, 1869 2 ♂, 2 ♀

Čeleď: Lestidae

Druh: *Archilestes grandis* (Rambur, 1942) 2 ♂, 2 ♀

Druh: *Lestes sponsa* (Hansemann, 1823) 2 ♂, 2 ♀

Druh: *Chalcolestes viridis* (Vander Linden, 1825) 2 ♂, 2 ♀

Čeleď: Plasticidae	
Druh: <i>Drepanosticta exoleta</i> Lieftinck, 1932	2 ♂
Čeleď: Thaumatoneuridae	
Druh: <i>Thaumato-neura inopinata</i> McLachlan, 1897	2 ♂
Čeleď: Megapodagrionidae	
Druh: <i>Tatocnemis crenulatipennis</i> Fraser, 1952	2 ♂, 1 ♀
Druh: <i>Caledopteryx sarasini</i> (Ris, 1915)	2 ♂, 2 ♀
Čeleď: Chlorocyphidae	
Druh: <i>Chlorocypha curta</i> (Hagen in Selys, 1853)	2 ♂, 2 ♀
Druh: <i>Platycypha caligata</i> (Selys, 1853)	2 ♂, 2 ♀
Čeleď: Amphipterygidae	
Druh: <i>Devadatta argyoides</i> (Selys, 1859)	2 ♀
Čeleď: Calopterygidae	
Druh: <i>Calopteryx splendens</i> (Harris, 1780)	2 ♂, 2 ♀
Druh: <i>Mnais pruinosa</i> Selys, 1853	2 ♂, 1 ♀
Čeleď: Isostictidae	
Druh: <i>Isosticta robustior</i> Ris, 1915	2 ♂, 2 ♀
Druh: <i>Isosticta spinipes</i> Selys, 1885	2 ♂
Čeleď: Platycnemidae	
Druh: <i>Copera rufipes</i> (Selys, 1886)	2 ♂, 2 ♀
Druh: <i>Mesocnemis singularis</i> Karsch, 1891	2 ♂, 2 ♀
Čeleď: Protoneuridae	
Druh: <i>Epipleoneura capilliformis</i> (Selys, 1886)	2 ♂
Druh: <i>Allocnemis elongata</i> (Hagen in Selys, 1863)	2 ♂, 2 ♀
Čeleď: Pseudostigmatidae	
Druh: <i>Mecistogaster linearis</i> (Fabricius, 1776)	2 ♂, 2 ♀
Čeleď: Coenagrionidae	
Druh: <i>Pseudagrion basicornu</i> Schmidt, 1936	2 ♂, 2 ♀
Druh: <i>Coenagrion puella</i> (Linnaeus, 1758)	2 ♂, 2 ♀

Část 2.

Podřád: Epiprocta

 Čeleď: Aeshnidae

 Druh: *Anax imperator* 20 ♂, 12 ♀

Podřád: Zygoptera

 Čeleď: Coenagrionidae

 Druh: *Coenagrion puella* 20 ♂, 20 ♀

 Čeleď: Calopterygidae

 Druh: *Calopteryx splendens* 20 ♂, 20 ♀

3.3 Geometrická morfometrie

Zájem vědců o zobrazení variability tvarů se datuje hluboko do minulosti lidstva. V minulém a předminulém století se biometrici zabývali pouze veličinami, které vymezovaly výšku, délku nebo šířku. Jedním z průkopníků matematického zkoumání tvarů byl skotský biolog a matematik D'Arcy Thompson, který publikoval dílo: O růstu a tvaru (Thompson, 1917). Geometrická morfometrie, jakou známe nyní, vznikla jako svébytný obor až někdy v 80. letech 20. století. Jejím základem je analýza tvaru dvoj- či trojrozměrných objektů nezávisle na velikosti (Adams a kol. 2004).

Základním krokem geometrickomorfometrické analýzy je oddělení tvarové a velikostní složky informace v rámci souboru souřadnic význačných bodů. To bývá prováděno pomocí tzv. prokrustovské superimpozice (Generalized Procrustes Analysis)(Zelditch a kol. 2012). Při této transformaci souřadnic dochází nejprve k posunu objektů na sebe a přes centroidovou velikost k zarovnání na jednotnou velikost. V posledním kroku analýzy dochází k vzájemnému otočení zkoumaných předmětů tak, aby byla minimalizována tzv. prokrustovská vzdálenost postihující míru tvarové variability objektů. Poslední krok může být proveden dvěma způsoby. Otáčené objekty mohou buď být orientovány podle osy určené dvěma vybranými význačnými body (Bookstein 1991) nebo body mohou být otáčeny podél první ordinační osy získané analýzou hlavních komponent (PCA) souřadnic význačných bodů (Adams a kol. 2013). První přístup je výpočetně jednodušší a vhodnější v momentě, kdy opravdu můžeme vybrat dva význačné body vyznačující nezpochybnitelnou společnou osu zkoumaných objektů (typicky anteriorně-posteriorní osu organismu). Nevýhodou tohoto přístupu je odlišná váha těchto dvou bodů oproti zbytku. Naopak přístup užívající analýzu hlavních komponent přistupuje ke všem význačným bodům stejně. Po provedení prokrustovské analýzy jsou jednotlivé objekty promítnuty do tzv. tangenciálního prostoru, tečné roviny k jednotkové Kendallově kružnici, na níž jsou definovány prokrustovské vzdálenosti. U souřadnic význačných bodů v tangenciálním prostoru lze na rozdíl od prokrustovských souřadnic normálně pracovat s jejich euklidovskými vzdálenostmi, což umožňuje další analýzu za pomoci standardních technik mnohorozměrné statistické analýzy dat.

Ke studiu různorodosti rozměrů křídel jednotlivých druhů vážek byla užita centroidová velikost, která slouží ke zjištění morfologických změn. Jedná se o variantní řešení pomocí metody nejmenších čtverců, kterou lze definovat jako druhou odmocninu ze sumy čtverců vzdáleností mezi jednotlivými body a jejich těžištěm (Bookstein 1991).

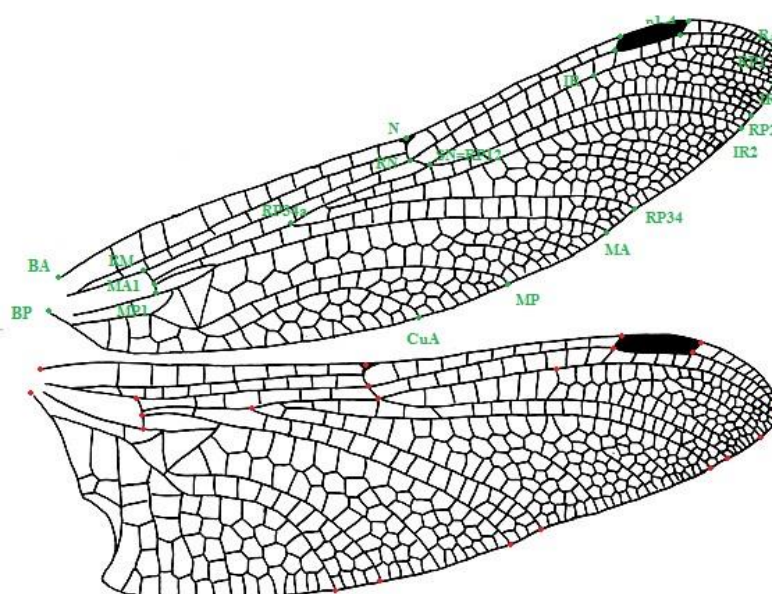
3.3.1 Vymezení význačných bodů na křídlech vážek

Křídla vážek jsou v předložené práci uvažována jako dvourozměrné objekty, jelikož jejich třetí rozměr je zanedbatelný. V této diplomové práci byl zvolen přístup za pomoci význačných bodů (tzv. landmarků), které lze homologizovat napříč zkoumanými exempláři.

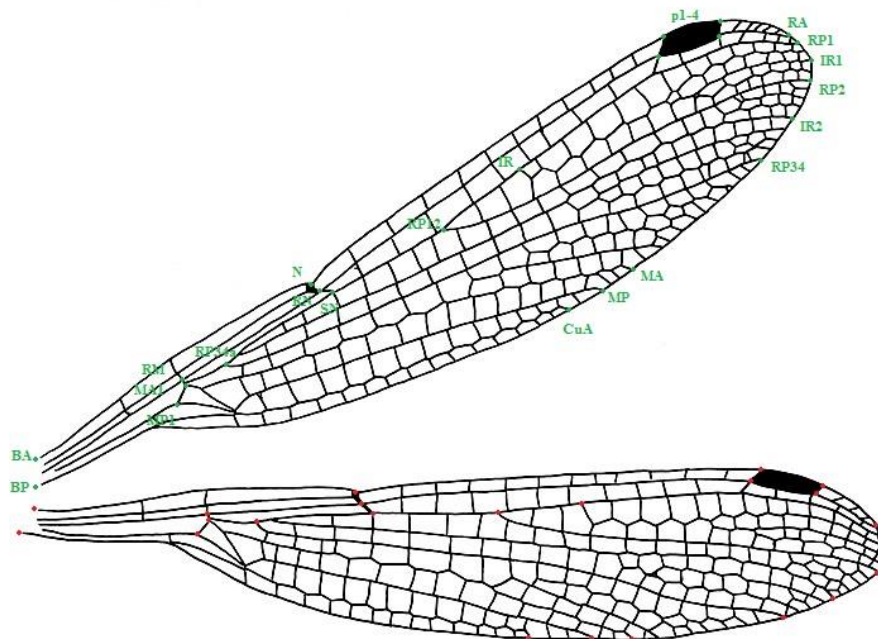
Pro analýzu byly zvoleny takové význačné body, které se nacházejí u všech zkoumaných zástupců řádu Odonata. Tyto body jsou umístěny na vyústění významných žilek podél okraje křídel a na charakteristických strukturách, které mohou ovlivnit let jedince (viz kapitola 2.6.3), jako jsou arculus, nodus či plamka (viz tab. 1 a obr. 14-15). Terminologie landmarků odpovídá pojmenování žilek (Kukalová-Peck 1991):

Tab. 1 Přehled landmarků užitých při analýzách.

Landmark	Umístění
BA	báze anteriorní části křídla
BP	báze posteriorní části křídla
RM	arculus – protnutí s žilkou RP
MA1	arculus – počátek žilky MA
MP1	arculus – protnutí s žilkou M + CuA
N	nodus
RN	protnutí radiální žilky s nodem
SN	subnodus
RP34a	rozdělení posteriorní oblasti radiální žilky
RP12	dělení posteriorní části radiální žilky na RP1 a RP2
IR	vyústění interkalární žilka na posteriorním okraji křídla
p1	plamka- anteriorní basální okraj křídla
p2	plamka- anteriorní distální okraj křídla
p3	plamka- posteriorní basální okraj křídla
p4	plamka- posteriorní distální okraj křídla
RA	vyústění anteriorní radiální žilky na okraji křídla
RP1	zakončení žilky RP1 na posteriorním okraji
IR1	interkalární žilka na posteriorním okraji křídla
RP2	vyústění žilky RP2 na posteriorním okraji křídla
IR2	první interkalární radiální žilka na posteriorním okraji křídla
RP34	posteriorní část radiální žilky protínající okraji křídla
MA	anteriorní oblast mediální žilky na posteriorním konci křídla
MP	posteriorní oblast mediální žilky na posteriorním konci křídla
CuA	anteriorní část cubitální žilky na posteriorním konci křídla



Obr. 14: *Gomphus vulgatissimus* (Eiprocta)- perokresba křídelní žilnatiny s landmarky umístěnými na křídlech.



Obr. 15: *Chalcolestes viridis* (Zygoptera) – perokresba křídelní žilnatiny s landmarky umístěnými na křídlech.

3.4 Digitalizace materiálu a odečtení souřadnic význačných bodů

Jednotliví zástupci vážek byli pozorováni na sucho a fotografováni digitálním fotoaparátem Canon D550 SLR s makroobjektivem EF 50mm. Byli vybráni pouze jedinci, kteří disponovali neporušeným předním a zadním křídlem alespoň na polovině svého těla. Každá fotografie byla opatřena jednotným měřítkem. Snímky vážek byly následně prostřednictvím Microsoft Office 2010 Picture Manager otočeny a případně oříznuty, tak aby se bazální část křídla nacházela na levé straně fotografie.

Pomocí editoru počítačového programu Morphome3cs 2.0 (program Univerzity Karlovy, Matematicko-fyzikální fakulty; <http://www.r-project.org>) byly na snímky křídel opatřených jednotným měřítkem (viz kapitola 3.1 Materiál) umístěny landmarky. K uskutečnění následujících analýz byla velikost křídel v obrazových bodech přepočtena prostřednictvím měřítka, umístěného na snímcích, ve výše uvedeném programu na absolutní velikost.

3.5 Analýza dat

3.5.1 Společné postupy

Prokrustovská superimposice (otáčení podle první osy hlavních komponent) byla provedena odděleně se soubory předních a zadních křídel, které byly následně spojeny a nadále používány pouze dohromady. Veškeré analýzy byly prováděny ve statistickém programu R 3.1.1 (volně dostupné na <http://www.R-project.org>) v základní instalaci doplněné o rozšiřující balíčky umožňující počítat některé specializovanější analýzy. Konkrétně prokrustovská superimposice a geometrickomorfofometrické analogy lineárních modelů byly počítány za pomoci balíčku geomorph 2.1.1 (Adams et Otarola-Castillo 2013). Mnohorozměrné analýzy byly počítány funkcemi obsaženými v balíčku vegan 2.0.10 (Oksanen et al. 2013). Grafické výstupy některých mnohorozměrných analýz byly zpracovány v programu CANOCO 5.04 (ter Braak a Šmilauer 2012). K zodpovězení všech otázek kromě zkoumání pohlavního dimorfismu (otázka 2) byl použit datový soubor se 159 jedinci napříč čeleděmi (viz kapitola 3.2 Zařazené taxony – část 1). Pro zkoumání pohlavního dimorfismu byl použit druhý datový soubor obsahující samce a samice druhů *Anax imperator*, *Calopteryx splendens* a *Coenagrion puella*.

3.5.2 Statistická analýza

Taxonomická hodnota tvarových charakteristik stavby křídel

K porovnání průměrného tvaru křídel Zygoptera a Epiprocta byla užita analýza hlavních komponent (PCA). Datový soubor (viz kapitola 3.2 Zařazené taxony - část 1) prokrustovských souřadnic byl vložen do statistického programu R verze 3.1.1 (<http://www.R-project.org>), ve kterém byl obsažen balíček vegan 2.0.10 (Oksanen a kol. 2013). Tato analýza prezentuje variabilitu tvaru křídel prostřednictvím 22 os volnosti.

Rozklad variability mezi jednotlivými čeleděmi byl analyzován pomocí redundanční analýzy (RDA), což je zjednodušená forma lineární metody PCA. V této analýze byla data užita obdobně jako v předchozí metodě PCA. Co se týče technických náležitostí ohledně zpracování dat, byla zvolena volná permutace s počtem permutací 9999. Při analýzách celkového tvaru křídel, a to jak u předního tak zadního, byly jako prediktory zvoleny podřad,

čeled' a druh. V případě jednotlivého rozboru tvarové různorodosti u Epiprocta a Zygoptera byl z prediktorů vyjmut pořád.

Porovnání variability dle pohlaví

K objasnění variability mezi samčím a samičím pohlavím byla použita analýza RDA. Datový soubor (viz kapitola 3.2 Zařazené taxony - část 2) prokrustovských souřadnic byl zpracován prostřednictvím programu R 3.1.1 a následně graficky vyobrazen pomocí programu CANOCO 5.0. Ohledně technických náležitostí vyhodnocení dat byla vybrána volná permutace s počtem permutací 9999.

Změna struktury křídel podél fylogeneze

Pro analýzy předkládající zda změna tvaru křídel vážek je ovlivněna jejich systematickým zařazením byl užit upravený fylogenetický strom z práce Bybee a kol. (2008)(viz Přílohy). Datový soubor je shodný se souborem užitým pro analýzu variability křídel vážek mezi jednotlivými čeleděmi. Prostřednictvím programu R byl propojen již zmíněný soubor souřadnic obsahující všechny druhy vážek (viz kapitola 3.2 Zařazené taxony - část 1) s fylogenetickým stromem (viz Přílohy – obr. 30). Tento strom byl převeden do newického formátu pro účely použití geometrické morfometrie. Na fylogenetickém stromě byly zvoleny tři nody, které zajišťují vysokou průkaznost permutačních testů. Pozice bodů uvažovaného souboru souřadnic reprezentující jednotlivé druhy jsou v rámci každého druhu zprůměrována. K dopočtení délek vývojových větví pro tvorbu variančně-kovariační matice byla použita Grafenova metoda (Grafen 1989). Grafický výstup analýzy je realizován ordinačními diagramy.

Alometrie tvaru křídel

Systematické tvarové změny křídel v závislosti na velikosti druhů byly zkoumány pomocí tzv. prokrustovské ANOVy (Goodall 1991). Byly provedeny dvě analýzy – první zaměřená na zjištění veškerého alometrického signálu v datech a druhá na zjištění té jeho složky, která je nezávislá na fylogenezi. Obě analýzy pracovaly s logaritmem centroidové velikosti jako prediktorem. Fylogenetická korekce byla zpracována za pomoci mechanismu, který stojí na variančně-kovarianční matici sestavené na základě fylogenetického stromu a zapracované do rozšíření metody zobecněných nejmenších čtverců (Generalised Least Squares) pro fylogenetická data (Adams 2014). Konkrétně při sestavování variančněkovarianční matice byl předpokládán neutrální, tzv. Brownův, model evoluce

kvantitativních znaků (Martins a Hansen 1997). Statistická signifikance množství variability tvarových vzdáleností vysvětleného byla testována pomocí permutačního testu s 9999 permutacemi.

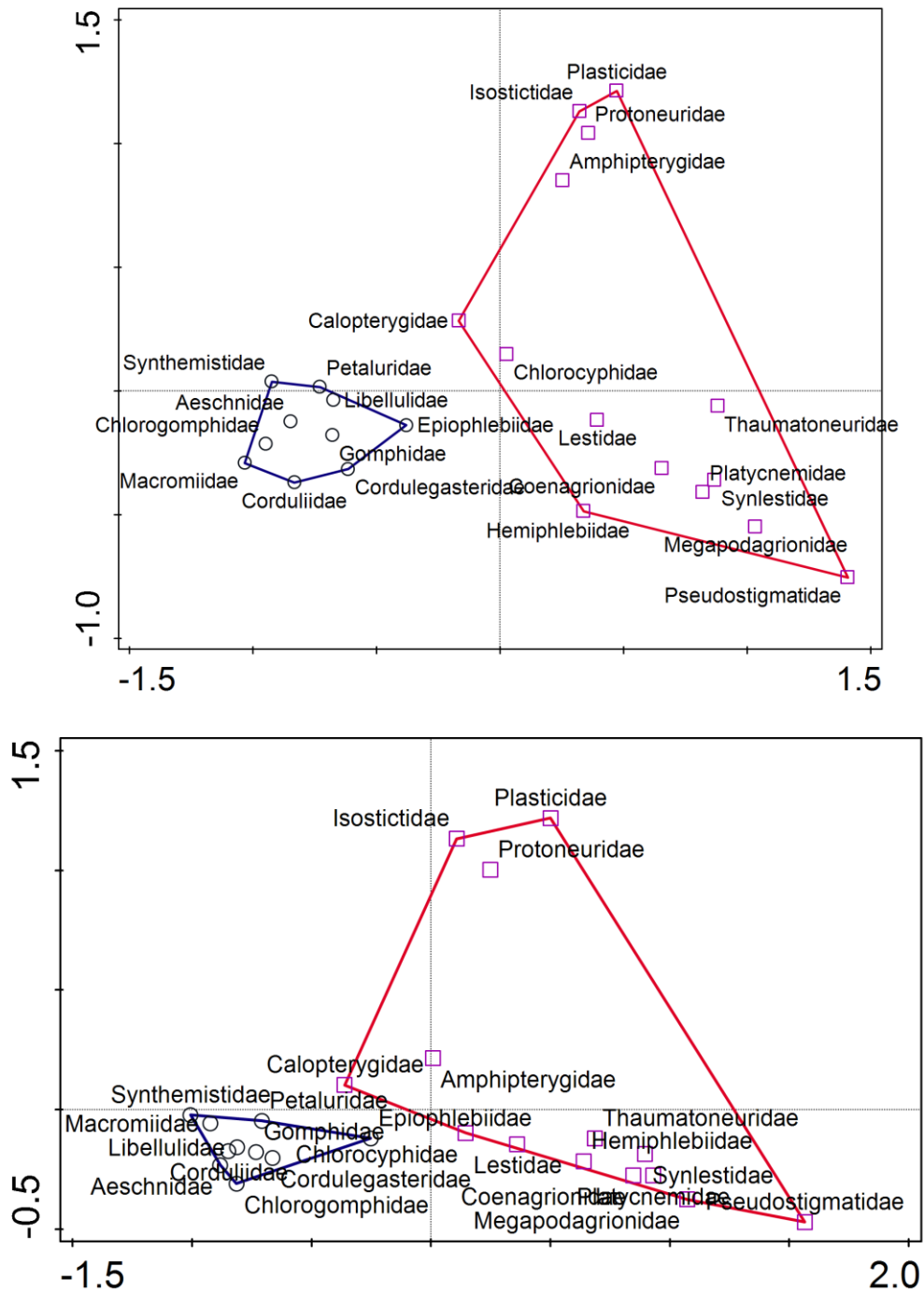
Stejným postupem byl rovněž zkoumán vliv velikosti křídla u jedince na tvar plamky, konkrétně její šířku a délku. Rozměry plamky byly definovány jako průměr vzdáleností význačných bodů $|p1,p2|$ a $|p3,p4|$, resp. $|p1,p4|$ a $|p2,p3|$. Vzhledem k tomu, že se jedná o jednorozměrnou závislou proměnnou, byla použita původní metoda zobecněných nejmenších čtverců.

4. Výsledky

4.1 Porovnání variability křídelní žilnatiny pomocí PCA

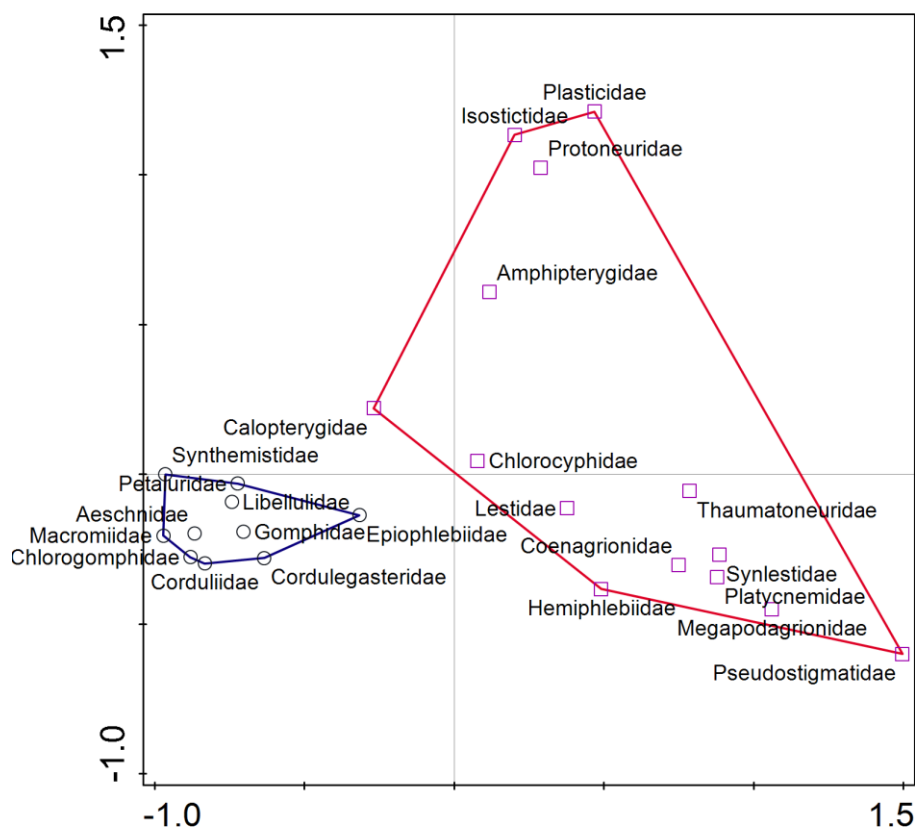
Rozdílné tvary křídel u čeledí Epiprocta a Zygoptera jsou znázorněny níže uvedenými ordinačními diagramy. První diagram vyobrazuje průměrné tvary předního křídla. Dle modré kontury reprezentující podřád Epiprocta je patrné, že tvarová variabilita předního křídla není příliš vysoká v porovnání s velmi různorodou skladbou křídla u skupiny Zygoptera, která je zobrazena červeně. V pravé části téhož diagramu lze naopak pozorovat. Výsledný průměrný tvar variability křídel Zygoptera je z velké části zapříčiněn seskupením čtyř čeledí nacházejících se v horní části diagramu. V levém okraji červeně označeného rozmístění Zygoptera lze nalézt čeleď Calopterygidae, která je charakteristická širokými křídly ve své střední části.

Obdobou prvního schématu je druhý diagram prezentující rozmanitost zadního křídla. I na tomto diagramu je patrná vyšší variabilita tvaru křídla nadřádu Zygoptera.



Obr. 16: Ordinační diagramy PCA. Nahoře graf pro předního křídla- součet prvních dvou komponent znázorňuje 80,48% variability. Dolní diagram pro zadní křídlo – první dvě komponenty dohromady vyjadřují 76,97% variability. Modrým kruhem jsou vyobrazeny čeledi Epiprocta, růžovým čtvercem čeledi Zygoptera.

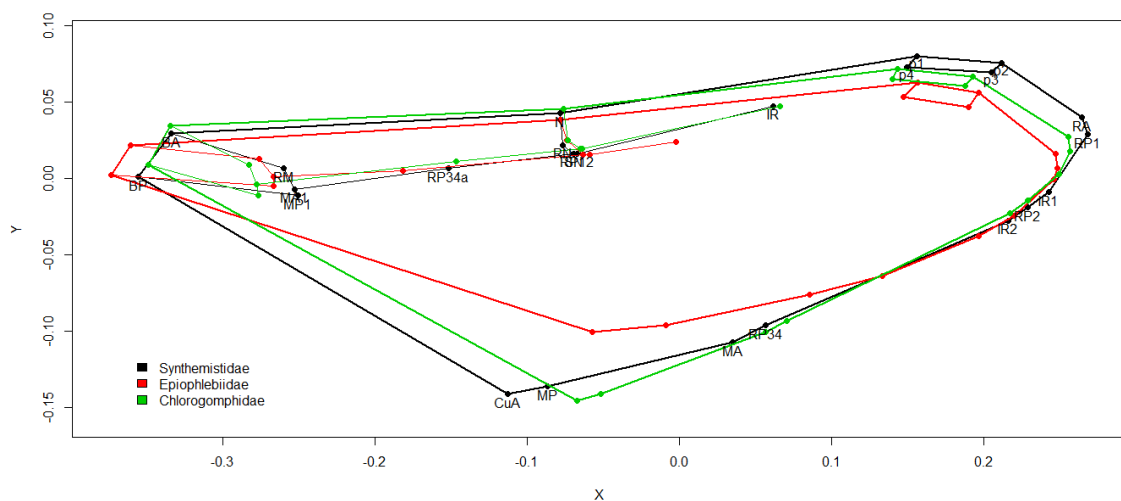
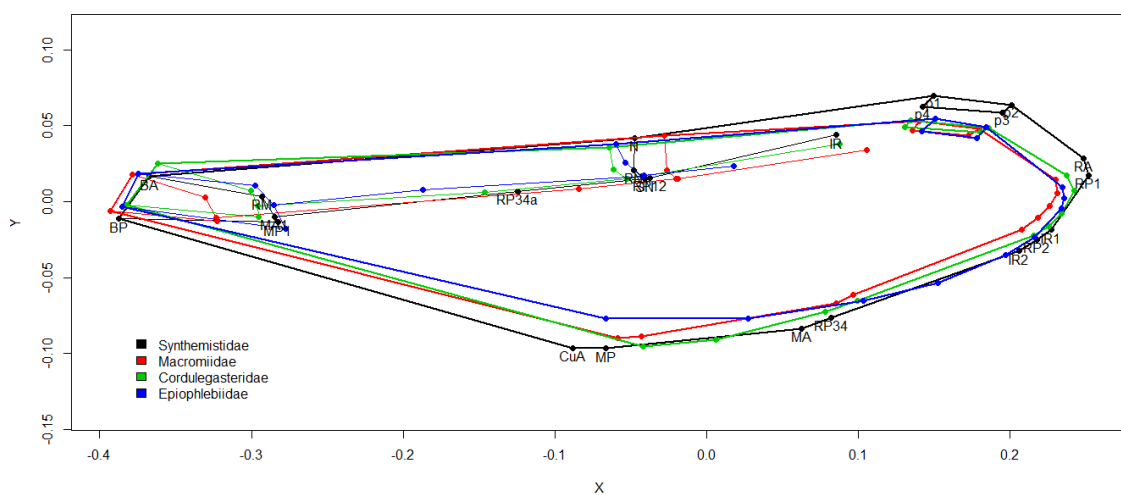
Níže uvedený ordinační diagram znázorňuje průměrnou variabilitu předního a zadního křídla společně. Obecně tedy lze uvést, že křídla podřádu Epiprocta jsou méně variabilní než heterogenní Zygoptera.



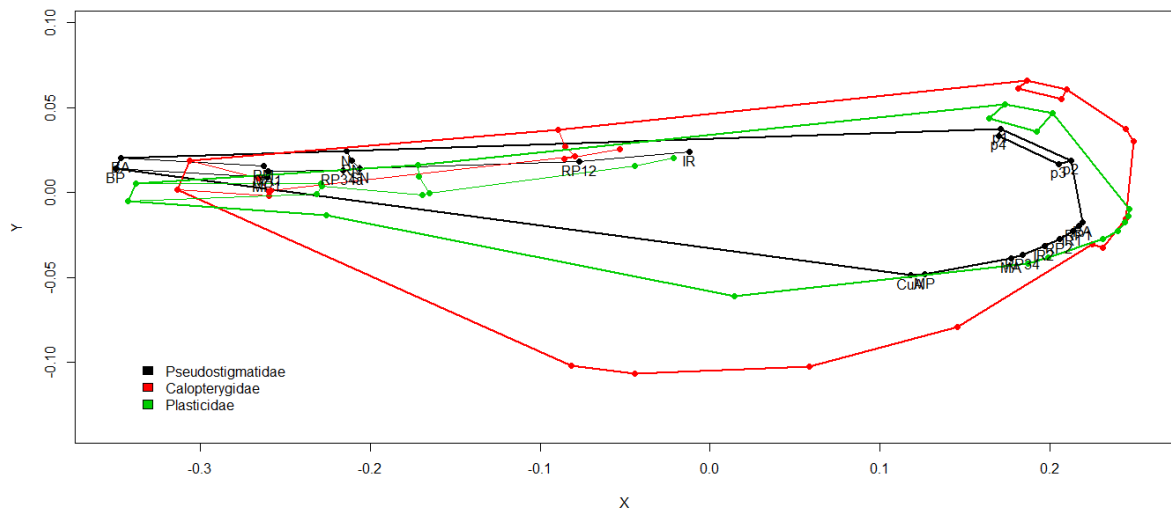
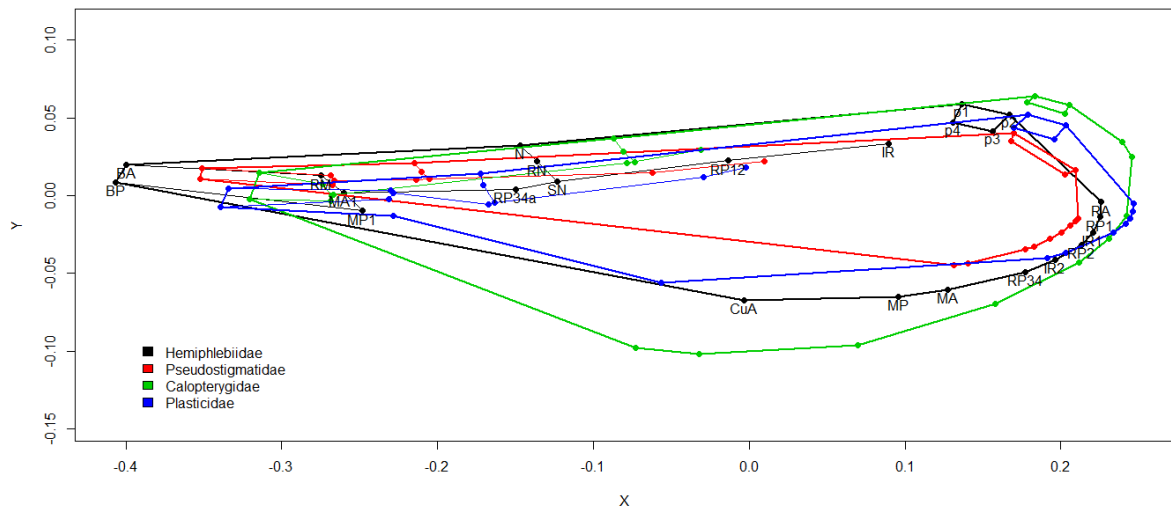
Obr. 17: Ordinační diagramy PCA zobrazující celkový průměrný tvar předního a zadního křídla- součet prvních dvou komponent znázorňuje 77,96 % variability. Modrým kruhem jsou znázorněny čeledi podřádu Epiprocta, růžovým čtvercem čeledi podřádu Zygoptera.

4.2 Porovnání variability křídelní žilnatiny pomocí RDA

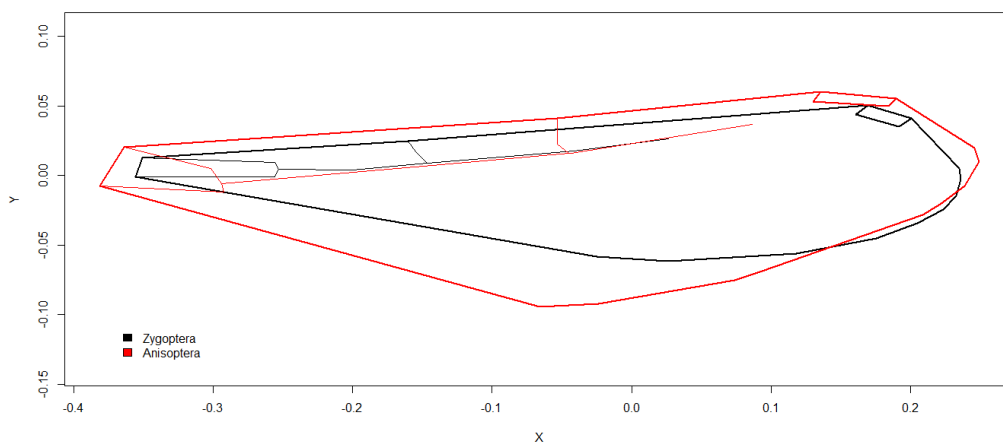
Realizace následující analýzy je analogická k provedení výše uvedené PCA analýzy. Datový soubor je totožný, pouze zobrazení ordinačních diagramů je odlišné. Variabilita tvaru křídel vážek převažuje na úrovni podřádů a čeledí. V rámci jednotlivých čeledí struktura křídel zůstává neměnná. Stavba křídel Epiprocta vykazuje vyšší stupeň homogenity než Zygoptera. Variabilita křídel Epiprocta je soustředěna v oblasti nodu a význačných bodů CuA, MP a RP34, které se nachází na koncové hraně křídla. O něco nižší úroveň variability lze pozorovat u landmarků RP34a a IR, které jsou lokalizované na podélné žilce RP. Nízký stupeň variability je naopak vyobrazen na bázi a distální části křídla. Heterogenitu u čeledí podřádu Zygoptera lze pozorovat ve všech oblastech křídla, zejména vzdálenost báze od koncové části křídla je značně proměnlivá. Nepatrné rozdíly se vyskytují v distální části křídla. Je třeba zdůraznit, že míra variability křídelní žilnatiny je zesílena specifickým tvarem křídel čeledi Calopterygidae.



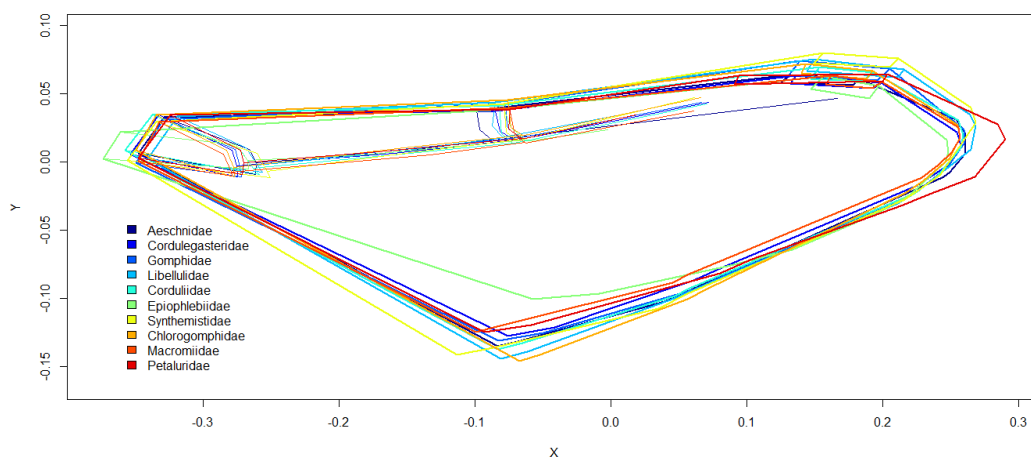
Obr. 18: Porovnání variability předního (snímek nahoře) a zadního (snímek dole) křídla u vybraných čeledí Eiprocta. Ordinační diagramy znázorňují 77,5% variability mezi jednotlivými čeleděmi.



Obr. 19: Variabilita stavby křídla u vybraných čeledí podřádu Zygoptera. Nahoře vyobrazení předního křídla, dole schéma zadního křídla. Variabilita mezi čeleděmi Zygoptera dosahuje 92,6%.



Obr. 20: Porovnání celkového tvaru křídla mezi Epiprocta a Zygoptera vysvětlující 46,2% variability. Variabilita mezi čeleděmi je vyjádřena 48,1%.

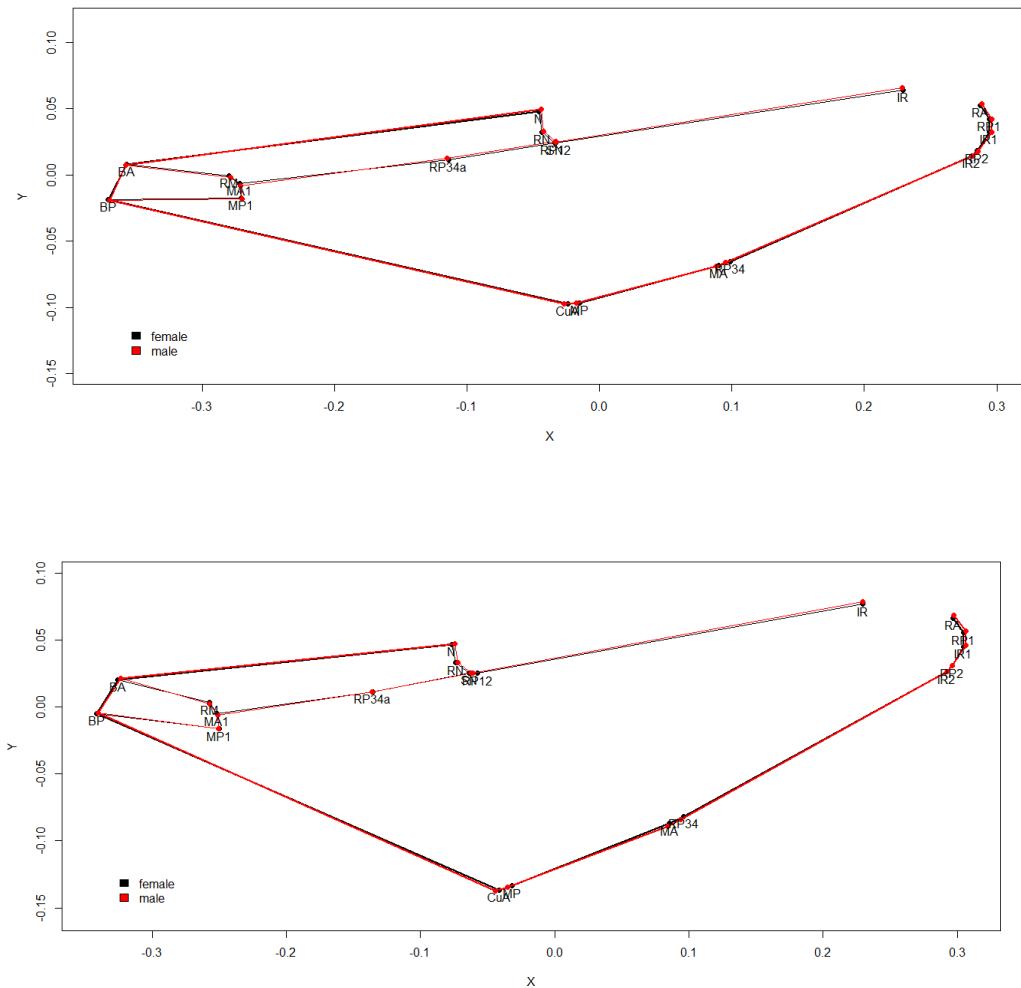


Obr. 21: Porovnání variability tvaru křídla u čeledí Epiprocta. Ordinační diagram znázorňující 77,5% variabilitu mezi jednotlivými čeleděmi. Druhová rozmanitost v rámci jedné čeledi je pouze 14,8%.

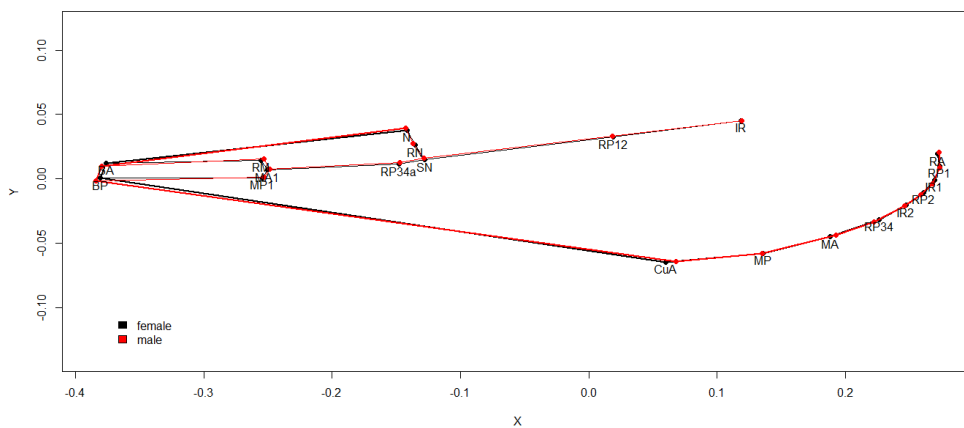
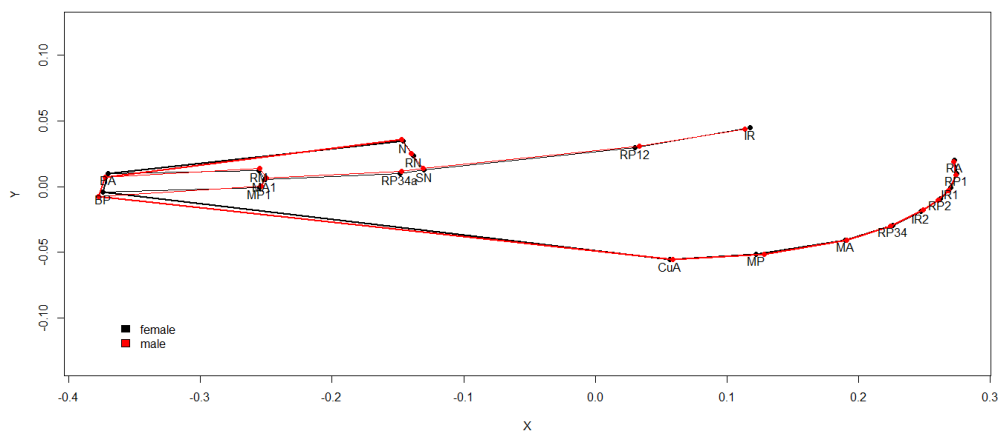
4.3 Porovnání variability mezi pohlavím

K identifikaci rozdílů ve tvaru křídel vážek mezi samčím a samičím pohlavím byla provedena analýza RDA. Zkoumány byly tři druhy vážek – *Anax imperator* (Epiprocta), *Calopteryx splendens* (Zygoptera) a *Coenagrion puella* (Zygoptera). Od každého pohlaví jednotlivých druhů byly k analýze použity souřadnice landmarků dvaceti jedinců. Výjimku tvoří samice *Anax imperator*, kterých bylo z důvodu nedostatečného množství ve sbírkách analyzováno pouze dvanáct. Rozdílný počet samic druhu *Anax imperator* však nikterak neovlivňuje výsledky analýzy. Z důvodu absence pravé plamky u samců *Calopteryx splendens* diagramy nezobrazují variabilitu landmarků p1-4, které by měly být umístěny

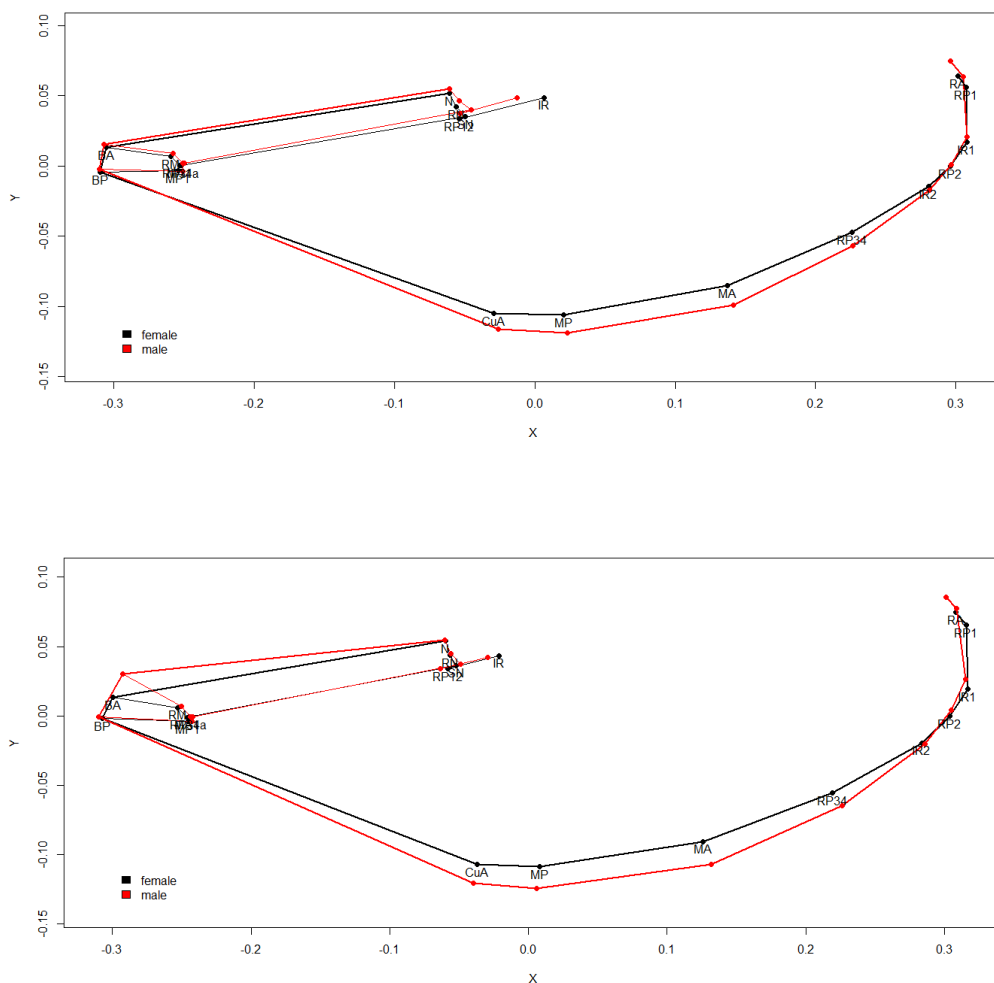
v anteriorní distální části křídla. Variabilita předního i zadního křídla vážek u jednotlivých druhů je minimální, výjimku tvoří samci *Calopteryx splendens*, jejichž křídla jsou nepatrně širší než samičí.



Obr. 22: *Anax imperator* Leach, 1815– variabilita předního (nahore) i zadního (dole) křídla mezi samčím a samičím pohlavím činí 0,2%.



Obr. 23: *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758)- přední (nahore) a zadní (dole) křídlo znázorňuje 0,2% variability mezi samčím a samičím pohlavím.



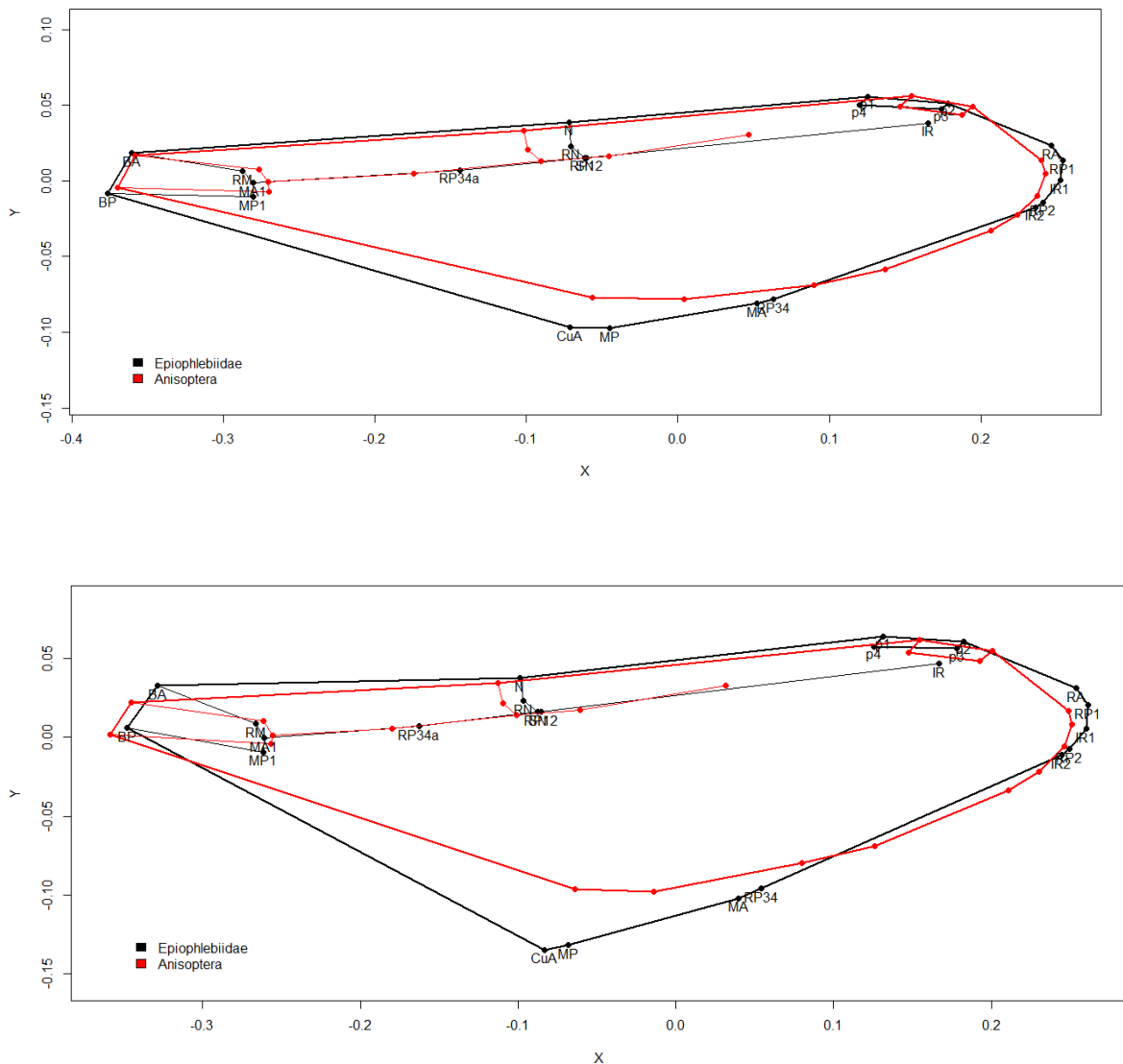
Obr. 24: *Calopteryx splendens* (Harris, 1780)- variabilita předního (nahore) a zadního (dole) křídla mezi samčím a samičím pohlavím činí 0,2%.

4.4 Změna tvaru křídel dle fylogeneze

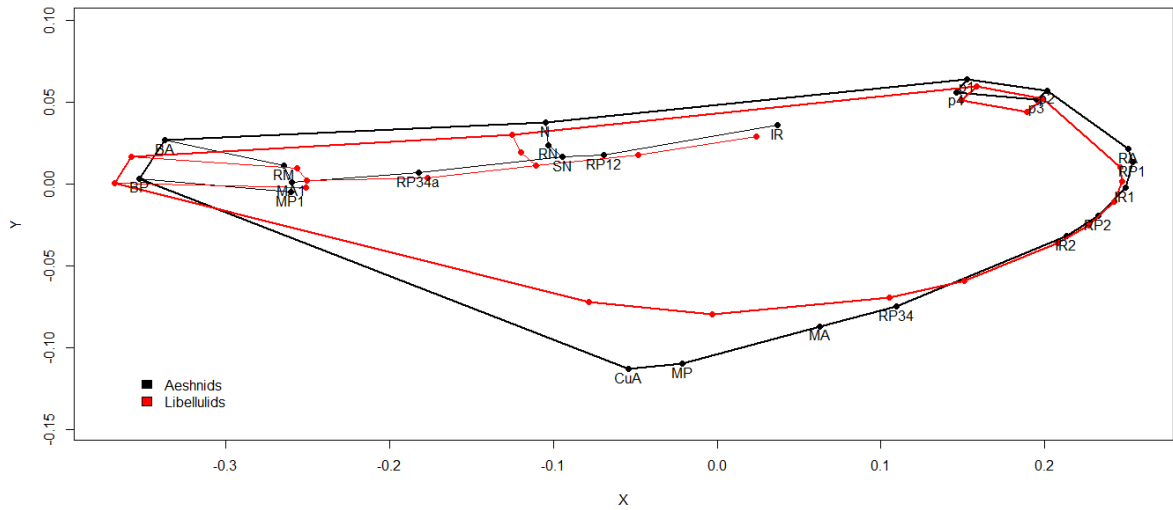
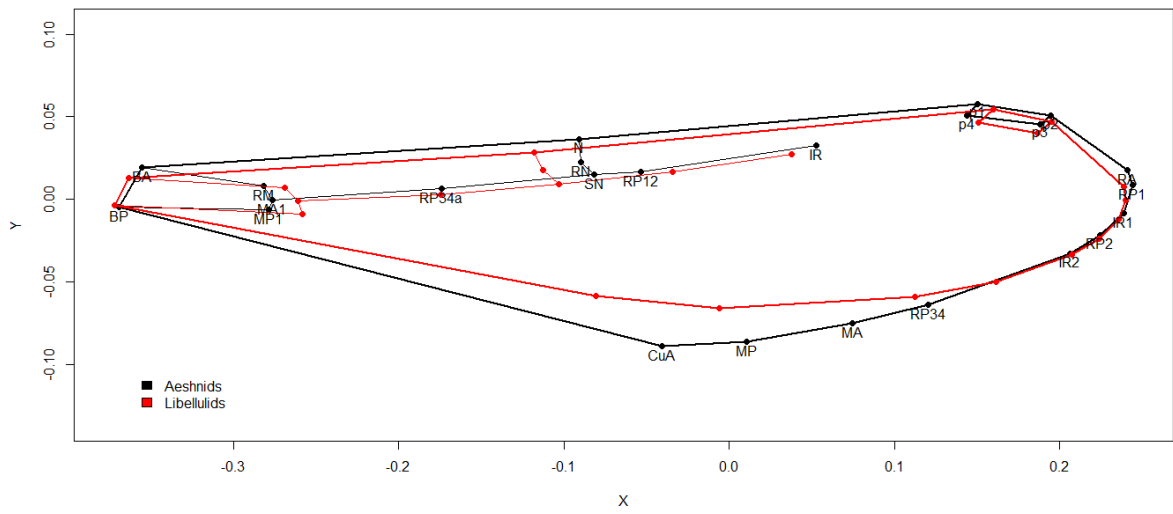
Následující analýza zkoumá soulad rozdělení vývojových linií vážek s morfologií jejich křídel. Zvolený fylogenetický strom z práce Bybee a kol. (2008) byl pro tuto analýzu vyhovující, jelikož obsahoval veškeré námi zkoumané rody (viz Přílohy-fylogenetický strom). K dosažení dobrých výsledků z permutačních testů byly na tomto stromě zvoleny tři nody. Fylogenetický strom obsahující se zvolenými nody je konfrontován se souborem souřadnic landmarků jednotlivých druhů. První nod je umístěn v místě odštěpení Epiophlebiidae od Anisoptera. Nejvyšší variabilitu lze nalézt v bodech RP34a, IR a u landmarků umístěných v oblasti nodu. Průměrné křídlo Anisoptera je v porovnání s čeledí Epiophlebiidae více zaoblené s užší koncovou hranou.

Druhý nod se nachází v místě dělení Libelluloidea a Aeshnoidea + Cordulegastridae. Obrys křídel těchto dvou skupin je obdobný, křídla Libelluloidea jsou však užší a landmarky umístěné v oblasti nodu jsou posunuty směrem k bázi.

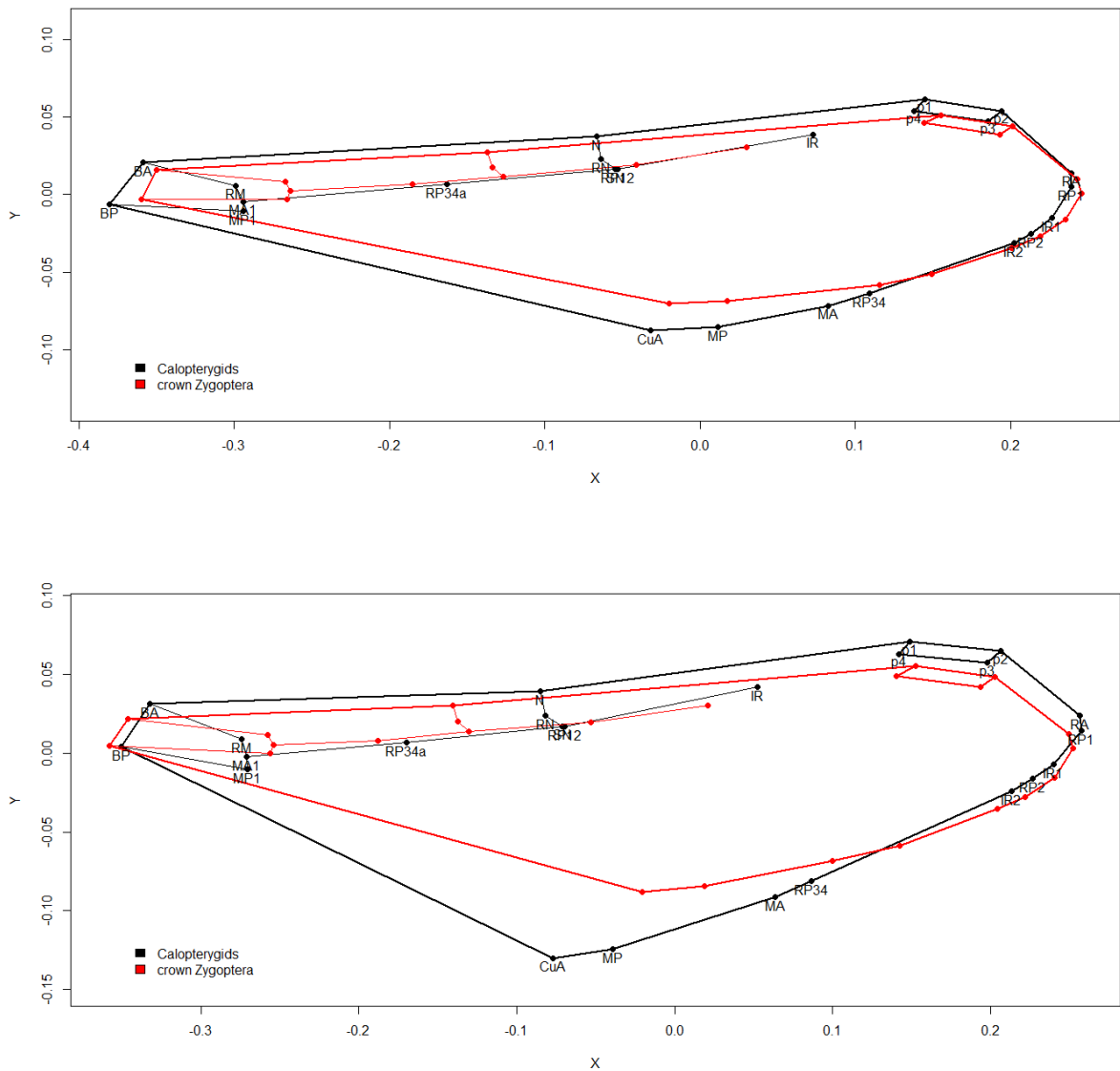
Třetí nod je umístěn v bodě, kde dochází k odštěpení Isosticidae, Platycnemidae, Protoneuridae, Pseudostigmatidae a Coenagrionidae jakožto jedné skupiny od čeledi Calopterygidae. Velká míra variability je pozorovatelná v rozsahu šířky zadního křídla. Rozdíly v uspořádání předního křídla jsou oproti zadnímu minimální. Čeď Calopterygidae disponuje širšími křídly a oblast nodu je posunuta k distální části křídla. Variabilita reprezentující rozdíly ve tvaru křídla mezi podřády Zygoptera a Epiprocta činí 44,9%



Obr. 25: Ordinační diagramy vyjadřující 21,1% variability mezi čeledí Epiophlebiidae a skupinou Anisoptera, p hodnota činí 0,005. Nahoře- přední křídlo, dole- zadní křídlo.



Obr. 26: Porovnání tvaru křídel Aeshoidea a Libelluloidea vyjadřující 12% variabilitu, p hodnota činí 0,0302. Nahoře – přední křídlo, dole- zadní křídlo.

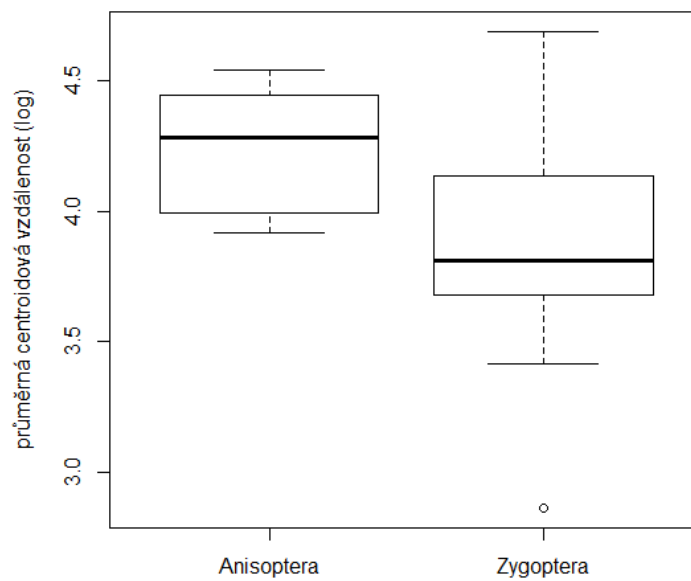


Obr. 27: Ordinační diagramy znázorňující 30,5% variability mezi skupinou obsahující čeledi, Isosticidae, Platycnemidae, Protoneuridae, Pseudostigmatidae a Coenagrionidae a čeledi Calopterygidae, p hodnota činí 0,0162. Nahoře – přední křídlo, dole- zadní křídlo.

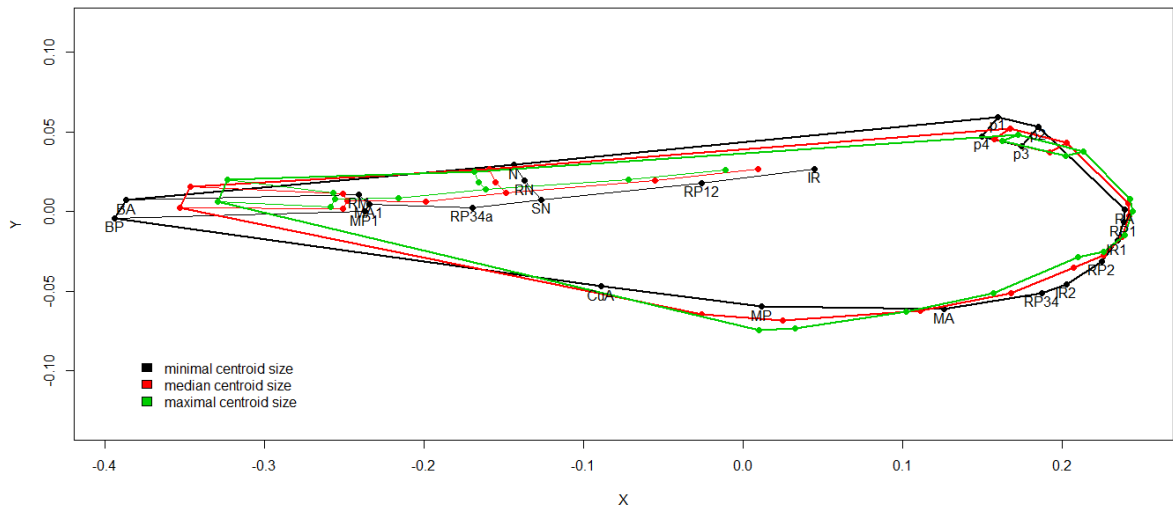
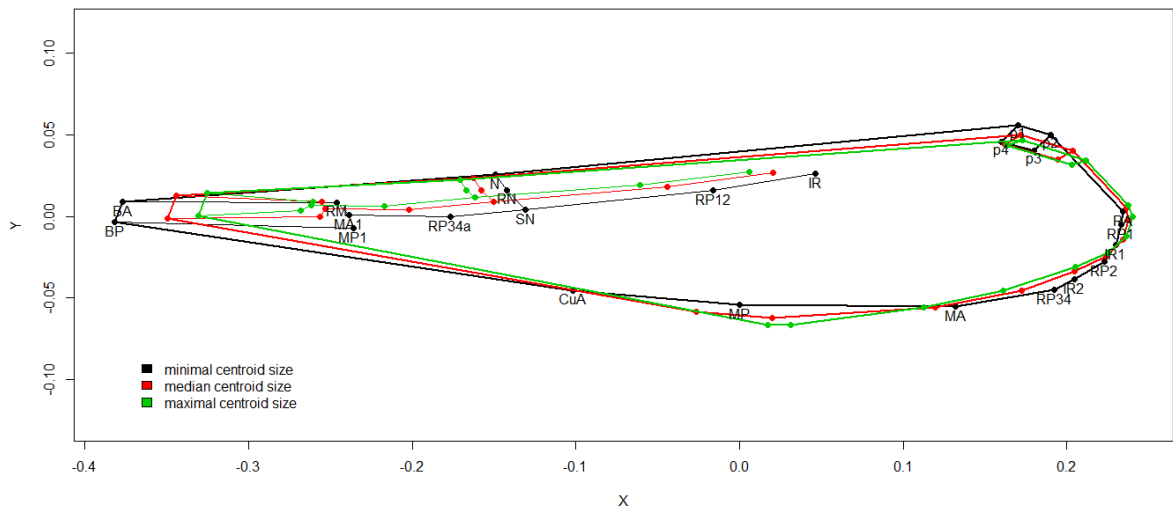
4.5 Alometrie tvaru křídel

Proporcionální proměnlivost křídel vážek je znázorněna na níže uvedených diagramech. Na schématech jsou vyobrazeny tři průměrné velikosti křídel, kde střední hodnota je mediánem celkového rozsahu velikostí analyzovaných křídel. Z důvodu snahy o zvýšení alometrického signálu nebyl při této analýze upírán zřetel na rozdělení vážek dle podřádů.

Na grafech lze pozorovat jistou korelaci mezi velikostí daného jedince a tvarem jeho křídla. S rostoucí velikostí jedince se křídlo v oblasti koncové hrany rozšiřuje a plamka dosahuje více protáhlého tvaru. Jedinci malých rozměrů jako je například *Hemiphlebia mirabilis* Selys, 1868 jsou tedy charakterističtí úzkým protáhlým křídlem s plamkou ve tvaru čtverce. Variabilita v rozměrech plamky je tedy spojena s funkcí plamky jako stabilizačního prvku během letu.



Obr. 28: Boxplot znázorňující variabilitu centroidové velikosti mezi Anisoptera a Zygoptera. Rozdílnost centroidové velikosti tvaru křídel vyjadřuje 26,3% variability. Horizontální čára prezentuje mediánní hodnotu tvaru křídel. Bod ve spodní části diagramu znázorňuje odlehlou hodnotu, kterou zde tvoří druh *Hemiphlebia mirabilis*.



Obr. 29: Diagramy dokládající alometrii předního (nahore) a zadního (dole) křídla vážek. Alometrický signál logaritmované průměrné centroidové velikosti bez fylogenetické korelace vyjadřuje 11,7% s p hodnotou dosahující 0,003. V případě fylogenetické korelace vysvětluje průměrná centroidová velikost 7,1% s p hodnotou 0,042.

5. Diskuse

Vzor křídelní žilnatiny řádu Odonata je užíván jako soubor znaků umožňující systematické rozdělení vážek do jednotlivých čeledí či rodů. K přesnějšímu určení konkrétního druhu jsou však v řadě případů zapotřebí i jiné struktury jako například hlava či abdomen.

Předložená práce se zabývá zkoumáním výskytu variability křídelní žilnatiny mezi jednotlivými druhy vážek. Pro analýzy byl využit datový soubor obsahující snímky 46 druhů vážek náležících do 24 čeledí. Výsledků jednotlivých analýz bylo dosaženo pomocí geometrické morfometrie s využitím význačných bodů (landmarků). Obsáhlý soubor vzorků pocházejících z celého světa umožnil odpovědět na otázku plasticity křídelní žilnatiny na úrovni podřádu, čeledí a druhů.

Většina prací zaměřených na studium variability křídel vážek je orientována na zástupce pouze jednoho druhu, př. Sadeghi a kol. (2009) a Hassall a kol. (2008). Hlavní přínos předložené práce spočívá ve srovnání variability předního a zadního křídla napříč 24 čeleděmi. Na základě provedených analýz lze uvést následující poznatky. Největší variabilita stavby křídel byla pozorována při porovnání křídel podřadů Eiprocta a Zygoptera a jejich jednotlivých čeledí. Rozdílnost křídelní žilnatiny jednotlivých druhů je v rámci čeledí nepatrná.

Podřád Eiprocta disponuje širšími křídly než Zygoptera a variabilita křídelní žilnatiny v rámci jeho čeledí se vyskytuje v oblasti koncové hrany křídla. Rozdíly jsou patrné u landmarků RP34a a IR, které leží na podélné žilce RP. Marginální odlišnosti lze nalézt v distální oblasti křídel. Křídla Zygoptera jsou na rozdíl od Eiprocta mnohem více heterogenní, a to ve všech oblastech. Výjimku tvoří pouze distální část křídla. Dále je nutné zdůraznit, že celková variabilita křídelní žilnatiny podřádu Zygoptera je značně ovlivněna charakteristickou stavbou křídelní žilnatiny čeledi Calopterygidae.

Dílčím záměrem práce byl výzkum případného výskytu variability křídelní žilnatiny mezi samčím a samičím pohlavím. Prostřednictvím snímků druhů *Anax imperator*, *Coenagrion puella* a *Calopteryx splendens* bylo shledáno, že rozdíly mezi pohlavím vážek jsou zanedbatelné. Odlišnou strukturu křídelní žilnatiny mají pouze samci *Calopteryx splendens*, jejichž křídla nedisponují pravou plamkou. Sadeghi a kol. (2009) ve své studii

taktéž zkoumal křídelní žilnatinu *Calopteryx splendens*, jeho práce se však zabývala převážně výskytem a sytostí pigmentové skvrny vyskytující se u samců. Ostatní autoři zkoumali variabilitu křídelní žilnatiny pouze z hlediska jednoho pohlaví daného druhu. Například Hassall a kol. (2008) analyzoval strukturu křídelní žilnatiny u samců druhu *Coenagrion puella*. Jeho studie poukazuje na výskyt variability křídelní žilnatiny ve střední oblasti křídla. Tato různorodost je dle autora způsobena prodloužením post-nodální oblasti. U žádné z těchto studií nebyla zkoumána potenciální variabilita mezi samčím a samičím pohlavím. Mezipohlavní rozdíly ve struktuře křídel jsou pozorovatelné pouze v případně pigmentových skvrn, které se vyskytují u samců některých druhů.

Během provedeného výzkumu byl potvrzen předpoklad, že tvar křídla jednotlivých druhů vážek je přímo ovlivněn celkovou velikostí jedince. V rámci analýz centroidové velikosti a alometrie tvaru křídel bylo shledáno, že s rostoucí velikostí daného jedince se křídlo v oblasti koncové hrany rozšiřuje a plamka dosahuje více obdélníkovitého tvaru. Plamka svým umístěním na okraji křídla a svou vahou působí jako regulátor vibrací způsobených během letu. Tato struktura umožňuje vážkám téměř bezproblémově plachtit i při vysokých rychlostech (Norberg 1972).

Většina studií zabývajících se systematikou vážek je orientována především na fylogenetické zpracování molekulárních dat, např. Fleck a kol. 2008, Dumont a kol. 2010 a Kim a kol. 2014. Jednotlivá pojednání o vybraných fylogenetických schématech jsou odlišná a doposud nebylo stanoveno jejich konečné rozdělení. V předložené práci využití taxonomie vážek spočívalo v odpovědi na otázku, zda jejich umístění na fylogenetickém stromě ovlivňuje tvar jejich křídel. Za vhodné fylogenetické schéma bylo zvoleno rozdělení vážek uvedené v Bybee a kol. 2008, jelikož obsahuje veškeré analyzované druhy. Variabilita křídelní žilnatiny jednotlivých skupin vážek byla porovnávána v rámci jejich pozice na fylogenetickém stromě. Původně bylo k tomuto účelu zvoleno šest nodů. Na základě permutačních testů však byly vybrány pouze tři nody, u kterých je možné porovnat variabilitu alespoň 10 druhů. Vysoký počet druhů vycházející z jednoho nodu je podstatný k zajištění dobrého výsledku permutačních testů. Variabilita stavby křídla v místě oddělujícím čeleď Epiophlebiidae od skupiny Anisoptera je patrná zejména v oblastech nodu a landmarcích RP34a a IR umístěné na radiální žilce RP. V dalším zkoumaném nodu je analyzována variabilita křídelní žilnatiny mezi skupinami Libelluloidea a Aeschnoidea včetně Cordulegastridae. Tyto dvě skupiny si jsou stavbou křídelní žilnatiny velmi podobné. Výjimku tvoří zástupci skupiny Libelluloidea jejichž nodus je posunut více k bázi křídla.

Poslední zkoumaný nodus je umístěn v místě, kde dochází k oddělení čeledi Calopterygidae od skupiny tvořené čeleděmi Isosticidae, Platycnemidae, Protoneuridae, Pseudostigmatidae a Coenagrionidae. Variabilita struktury křídla čeledi Calopterygidae se od zbylé skupiny Zygoptera liší především v šířce křídla a horizontálním posunutí oblasti nodu.

Analýza tohoto typu skýtá potenciál i pro další výzkum. Vhodným pokračováním výzkumu by bylo například rozšíření datové základny o nové druhy vážek, případně zahrnout do analýzy alespoň dva zástupce každého pohlaví jednotlivých druhů. Nedostatek materiálu je důvodem, proč je v předložené práci občas některý druh zastoupen pouze jediným nebo dvěma zástupci téhož pohlaví (viz kapitola 3.2 Zařazené taxony - část 1). Zajímavé výsledky by mohla přinést i další analýza, která by určila, zda struktura křídelní žilnatiny vážek je ovlivněna habitatem daného druhu. Velké množství vážek je však zahrnuto v červeném seznamu ohrožených druhů a podrobnější informace o jejich ekologii nejsou doposud známy. Porovnání struktury křídelní žilnatiny vážek s jejich habitaty je proto nereálné v celosvětovém měřítku. Možné by ovšem bylo se zaměřit na vliv prostředí na morfologii křídel hojně se vyskytujících druhů.

6. Závěr

Prostřednictvím geometrické morfometrie bylo zkoumáno 46 druhů vážek náležících do 43 rodů a 24 čeledí. Na základě provedených analýz variability křídelní žilnatiny zástupců řádu Odonata je možné uvést několik vyzorovaných skutečností.

Zhodnocením analýzy hlavních komponent a redundanční analýzy bylo zjištěno, že variabilita tvaru křídel se projevuje především na úrovni podřádů a čeledí. Rozdílnost křídel jednotlivých druhů vážek v rámci stejné čeledi je zanedbatelná. Na základě výsledků analýz variability struktury křídel jednotlivých čeledí lze konstatovat, že podřád Epiprocta ve srovnání se Zygoptera vykazuje vyšší stupeň homogenity ve stavbě předního i zadního křídla. Největší úroveň variability u Epiprocta byla pozorována na landmarcích CuA, MP a RP34. Nižší stupeň variability křídelní žilnatiny vykazují význačné body umístěné podélné žilce RP. Za marginální lze označit variabilitu nacházející se v distální části křídla Epiprocta. Stavba křídel čeledí Zygoptera je charakteristická vyšší mírou variability. Liší se především šíří křídla a vzdáleností mezi bází a distálním okrajem. Minimální různorodost lze pozorovat v distální části křídla. Čeď Calopterygidae svou charakteristickou strukturou žilnatiny a tvarem křídla zvyšuje celkovou variabilitu podřádu Zygoptera.

Srovnáním variability křídelní žilnatiny mezi samčím a samičím pohlavím u tří druhů vážek byly zjištěny jen minimální rozdíly mezi pohlavím. Výjimku tvoří pouze samci druhu *Calopteryx splendens*, jejichž křídla nemají pravou plamku a šíře křídel je nepatrně větší než u samic.

V rámci analýzy mapování morfometrických dat na fylogenetickém stromě bylo zjištěno, že rozdíly ve variabilitě tvaru křídel mezi skupinami Epiophlebiidae a Anisoptera jsou soustředěny do oblasti nodu a landmarků RP34a a IR. Okrajová linie křídel Anisoptera je oproti Epiophlebiidae nepatrně zaoblena. Míra odlišnosti ve variabilitě struktury křídel Libelluloidea se skupinou tvořenou Aeschnoidea a Cordulegastridae je zanedbatelná. Signifikantním znakem u Libelluloidea je posun landmarků umístěných na nodu směrem k bazálnímu okraji křídla.

Výsledky analýzy centroidové velikosti a alometrie tvaru křídel ukázaly, že Zygoptera na rozdíl od Epiprocta disponují nepatrně užším průměrným tvarem křídel. Odlišné rozměry jednotlivých druhů vážek jsou určující pro šíři křídel a rozměry plamky daného jedince. Pro malé druhy vážek je příznačná užší stavba křídel a plamka čtvercového tvaru. Větší formy vážek disponují rozšířenou koncovou hranou křídel a plamkou ve tvaru obdélníku.

Celkový přínos předložené práce spočívá především v možnosti taxonomického zařazení nových druhů vážek dle struktury jejich křídelní žilnatiny.

7. Použitá literatura

- Adams, D. C., Otárola-Castillo, E.** (2013) geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4(4), 393-399.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J., Slice, D. E.** (2013) A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24(1), 7-14.
- Adams, D. C.** (2014) A method for assessing phylogenetic least squares models for shape and other high-dimensional multivariate data. *Evolution* 68(9), 2675-2688.
- Andersen, S.O., Weis-Fogh, T.** (1964) Resilin, a rubber-like protein in arthropod cuticle. *Advances in insect physiology* 2, 1-65.
- Asahina, S.** (1954) A morphological study of a relict dragonfly *Epiophlebia superstes* Selys (Odonata, Anisozygoptera). *The Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo*.
- Askew, R. R.** (2004) The dragonflies of Europe: with colour illustrations and text figures by the author. (2. ed.), rev. ed. Colchester: *Harley*, 291s.
- Averof, M., Cohen, S.M.** (1997) Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills. *Nature* 385(6617), 627-630.
- Bechly, G.** (1996) Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der 75 Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der Odonata. *Petalura, Special Volume 2*, 1-402.
- 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.
- Bocharova-Messner, O. M.** (1971) On the origin of flight apparatus of insects. *In International Congress of Entomology, 13th, Moscow, 1968. Trudy*, 1-232.
- Bookstein, F. L.** (1991) Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. *Cambridge University Press, Cambridge*, 435 s.
- Boudreaux, H.B.** (1979) Arthropod phylogeny with special reference to insects. *New York Wiley*, 320 s.
- Bradley, J. C.** (1942) The origin and significance of metamorphosis and wings among insects. *American Science Congress, Biological section 3*, 303-309.
- Burmester, T., Hankeln, T.** (2007) The respiratory proteins of insects. *Journal of insect physiology* 53(4), 285-294.
- Büsse, S., Genet, C., Hörnschemeyer, T.** (2013) Homologization of the flight musculature of Zygoptera (Insecta: Odonata) and Neoptera (Insecta). *PloS one* 8(2), 1-16.

- Bybee, S. M.** (2008) *Phylogenetics, evolution and systematics of Holodonata with special focus on wing structure evolution: Morphological, molecular and fossil evidence* (Doctoral dissertation, University of Florida), 186 s.
- 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.
- Carle, F. L.** (2012) A new *Epiophlebia* (Odonata: Epiophlebioidea) from China with a review of epiophlebian taxonomy, life history, and biogeography. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 70(2), 75–83.
- Carpenter, F.M.** (1931) The Lower Permian insects of Kansas. Part 2. The orders Paleodictyoptera, Protodonata and Odonata. *American Journal of Science* 21, 97-139.
- Carpenter, F.M.** (1939) The Lower Permian insects of Kansas. Part 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plecoptera and Protoperlaria. *Proceedings of American Academy of Arts and Sciences* 73, 29-70.
- Carpenter, F. M., Moore, R. C., Kaesler, R. L.** (1992) Arthropoda: Superclass Hexapoda. *Geological Society of America*. 655 s.
- Clark-Hachtel, C. M., Linz, D. M., Tomoyasu, Y.** (2013) Insights into insect wing origin provided by functional analysis of vestigial in the red flour beetle, *Tribolium castaneum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(42), 16951-16956.
- Corbet, P. S.** (1999) Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. *Harley Books*, 829 s.
- Corbet, P. S., May, M. L.** (2008) Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology* 11(2), 155-171.
- Dudley, R. a Yanoviak, S.P.** (2011) Animal Aloft: The Origins of Aerial Behavior and Flight. *Integrative and Comparative Biology* 51(6), 926-936.
- Dumont, H. J., Vierstraete, A., Vanfleteren, J.R.** (2010) A molecular phylogeny of the Odonata (Insecta). *Systematic Entomology* 35, 6–18.
- Ellington, C.P.** (1999) The novel aerodynamic of insect flight: applications to micro-air vehicles. *Journal of Experimental Biology* 202(23), 3439-3448.
- Fleck G, Ullrich B, Brenk M et al.** (2008) A phylogeny of anisopterous dragonflies using mtRNA genes and mixed nucleotide/doublet models. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 46, 310–322.
- Fraser, F. C.** (1957) A Reclassification of the Order Odonata. *Royal Zoological Society of New South Wales*, 133 s.
- Furth, D.G., Suzuki, K.** (1992) The independent evolution of the metafemoral spring in Coleoptera. *Systematic Entomology* 17(4), 341–349.

- Gand, G., Nel, A. N., Fleck, G., Garrouste, R.** (2008) The Odonatoptera of the Late Permian Lodève Basin (Insecta). *Journal of Iberian Geology* 34(1), 115-122.
- Gorb, S.N.** (1997) The jumping mechanism of cicada *Cercopis vulnerata*: skeletal structures, musculature, frictional surfaces and kinematic model of leg movements. In: Blickhan R (ed) Abstract papers I. *International Conference on Motion Systems. Jena: Innovationskolleg Bewegungssysteme*, 121–122.
- Gorb, S. N.** (1999) Serial elastic elements in the damselfly wing: mobile vein joints contain resilin. *Naturwissenschaften*, 86(11), 552-555.
- Gorb, S. N., Kesel, A., Berger, J.** (2000) Microsculpture of the wing surface in Odonata: evidence for cuticular wax covering. *Arthropod Structure & Development* 29(2), 129-135.
- Goodall, C.** (1991) Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 285-339.
- Grether, G. F.** (1996) Sexual selection and survival selection on wing coloration and body size in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution*, 1939-1948.
- Grafen, A.** (1989) The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal society of London. Series B. Biological Sciences* 326, 119–157.
- Grimaldi, D., Engel, M. S.** (2005) Evolution of the Insects. Cambridge, *Cambridge University Press*. 755 s.
- Hackman, R.H., Goldberg, M.** (1987) Comparative study of some expanding arthropod cuticles: the relation between composition, structure and function. *Journal of Insect Physiology* 33, 39–50.
- Hagner-Holler, S., Schoen, A., Erker, W., Marden, J. H., Rupperecht, R., Decker, H., Burmester, T.** (2004) A respiratory hemocyanin from an insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(3), 871-874.
- 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.
- Hassall, C., Thompson, D. J., Harvey, I. F.** (2008) Wings of *Coenagrion puella* vary in shape at the northern range margin (Odonata: Coenagrionidae). *International Journal of Odonatology* 11(1), 35-41.
- Huguet, A., Nel, A., Martinez-Delclos, X., Bechly, G., Martins-Neto, R.** (2002) Preliminary phylogenetic analysis of the Protanisoptera (Insecta: Odonatoptera). *Geobios* 35(5), 537-560.
- Johansson, F., Söderquist, M., Bokma, F.** (2009) Insect wing shape evolution: independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biological Journal of the Linnean Society* 97(2), 362-372.
- Kalkman, V. J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K.-D.B., Orr, A.G., Paulson, D.R., Van Tol, J.** (2008) Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 351-363.

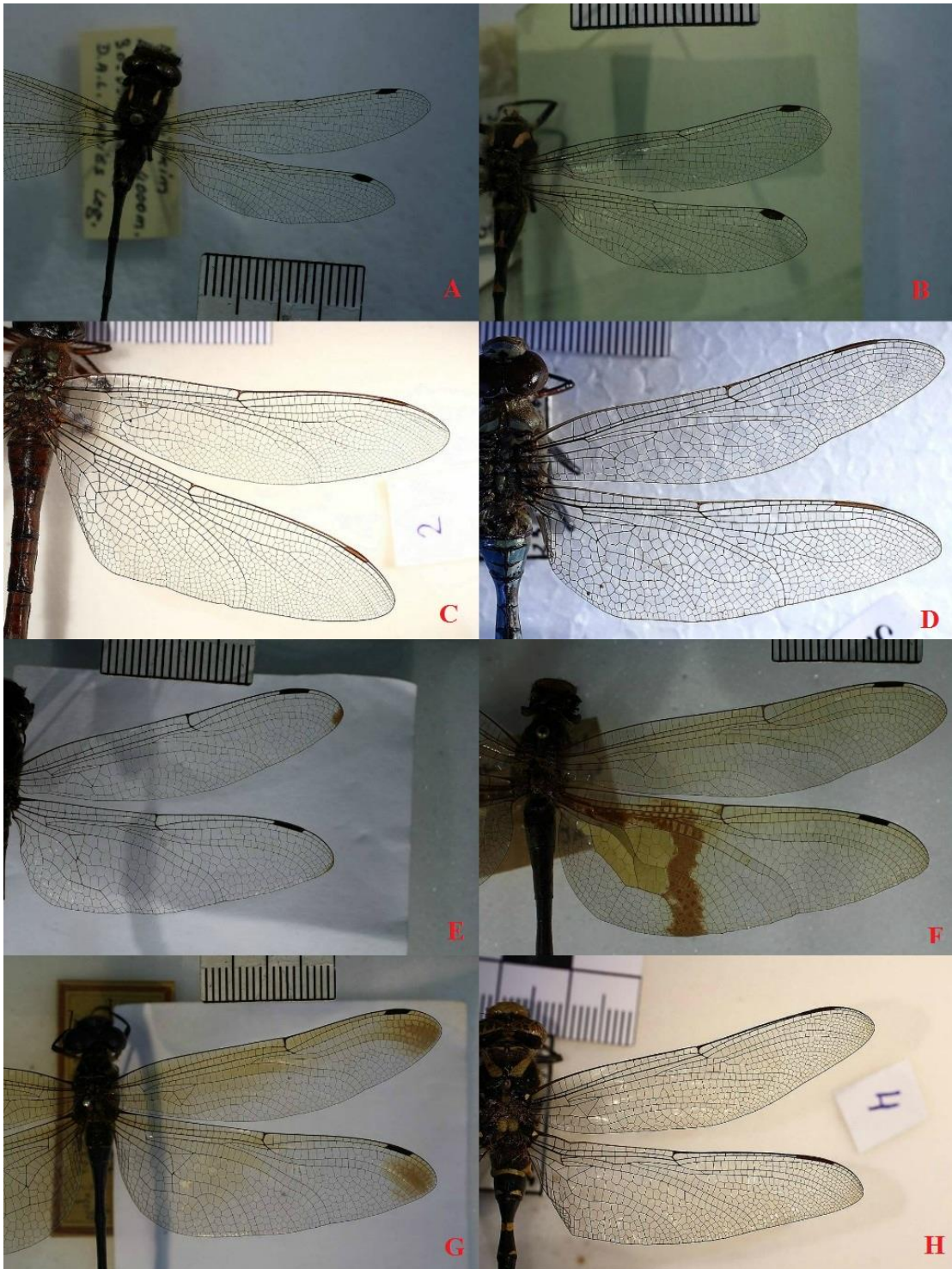
- Kesel, A.B., Philippi, U., Nachtigall, W.** (1998) Biomechanical aspects of the insect wing: an analysis using the finite element method. *Computers in Biology and Medicine* 28, 423–437.
- Kim, M. J., Jung, K. S., Park, N. S., Wan, X., Kim, K. G., Jun, J., Yoon, T. J., Bae, Y. J., Lee, S. M., Kim, I.** (2014) Molecular phylogeny of the higher taxa of Odonata (Insecta) inferred from COI, 16S rRNA, 28S rRNA, and EF1- α sequences. *Entomological Research* 44(2), 65-79.
- Kiyoshi, T., Hikida, T.** (2012) Geographical variation in the wing morphology of the golden-ringed dragonfly *Anotogaster sieboldii* (Selys, 1854)(Odonata, Cordulegastridae) detected by landmark-based geometric morphometrics. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Series A (Zoology)* 38, 65-73.
- Kukalová-Peck, J.** (1978) Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *Journal of Morphology* 156(1), 53-125.
- Kukalová-Peck** (1983) Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. *Canadian Journal of Zoology* 61(7), 1618–1669.
- Kukalová-Peck, J.** (1991) Fossil history and the evolution of hexapod structures. *The insects of Australia* 1, 141-179.
- 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(1), 95–144.
- Kukalová-Peck, J.** (2008) Phylogeny of Higher Taxa in Insecta: Finding Synapomorphies in the Extant Fauna and Separating Them from Homoplasies. *Evolutionary Biology* 35(1), 4-51.
- Li, J. K., Nel, A., Zhang, X. P., Fleck, G., Gao, M. X., Lin, L. I. N., Zhou, J. I. A.** (2012) A third species of the relict family Epiophlebiidae discovered in China (Odonata: Epiproctophora). *Systematic Entomology* 37(2), 408-412.
- Martins, E. P., Hansen, T. F.** (1997) Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist*, 646-667.
- 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.
- Messner, B.** (1988) Sind die Insekten primäre oder sekundäre Wasserbewohner? *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 35(4-5), 355-360.
- Nel, A., Bethoux, O., Bechly, G., Martínez-Delclòs, X., Papier R.** (2001) The Permo-Triassic Odonatoptera of the "Protodonate" grade (Insecta: Odonatoptera). *Annales de la Société Entomologique de France* 37, 501-525.
- Nel, A., Petrulevicius, J. F., Martínez-Delclós, X.** (2005) New mesozoic protomyrmeleontidae (Insecta: Odonatoptera: Archizygoptera) from Asia with a new phylogenetic analysis. *Journal of Systematic Palaeontology* 3(2), 187-201.

- Nel, A., Ilger, J. M., Brauckmann, C., Prokop, J.** (2012) Bechala sommeri Ilger & Brauckmann, 2012 enlightens the Namurian griffenfly diversity (Insecta: Odonatoptera: Bechalidae). *Insect Systematics & Evolution* 43(2), 161-169.
- Neville, A. C.** (1993) Biology of fibrous composites: development beyond the cell membrane. *Cambridge University Press*, 214 s.
- Newman, D. J.** (1982) *The functional wing morphology of some Odonata* (Doctoral dissertation, University of Exeter).
- Newman, D. J. S., Wootton, R. J.** (1986) An approach to the mechanics of pleating in dragonfly wings. *Journal of Experimental Biology* 125(1), 361-372.
- 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(2), 168-176.
- Norberg, R. Å.** (1972) The pterostigma of insect wings an inertial regulator of wing pitch. *Journal of comparative physiology* 81(1), 9-22.
- Ogden, T.H., Whiting, M.F.** (2003) The problem with “the Palaeoptera Problem:” sense and sensitivity. *Cladistics* 19, 432–442.
- Oksanen, J., Blanchet, G. F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O’Hara, R., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H.** (2013) Vegan: community ecology package. R package version 2.0-10. The R Project.
- Olberg, R. M., Seaman, R.C., Coats M. I., Henry A. F.** (2007) Eye movements and target fixation during dragonfly prey-interception flights. *Journal of Comparative Physiology A* 193 (7), 685–693.
- Oppel, S.** (2005) Habitat associations of an Odonata community in a lower montane rainforest in Papua New Guinea. *International Journal of Odonatology* 8, 243–257.
- Orr, A. G.** (2006) Odonata in Bornean tropical rain forest formations: diversity, endemism and implications for conservation management. *Forest and Dragonflies. Pensoft Publishers, Sofia* 51-78.
- Paulson, D. R.** (2004) Critical species of Odonata in the Neotropics. In Clausnitzer, V. & R. Jödicke (eds), *Guardians of the Watershed. Global Status of Dragonflies: Critical Species, Threat and Conservation. International Journal of Odonatology* 7, 163–188.
- Pfau, H. K.** (1991) Contributions of functional morphology to the phylogenetic systematics of Odonata. *Advances in Odonatology* 5, 109–141.
- Pilgrim, E. M., Von Dohlen, C. D.** (2008) Phylogeny of the Sympetrinae (Odonata: Libellulidae): further evidence of the homoplasious nature of wing venation. *Systematic Entomology* 33(1), 159-174.

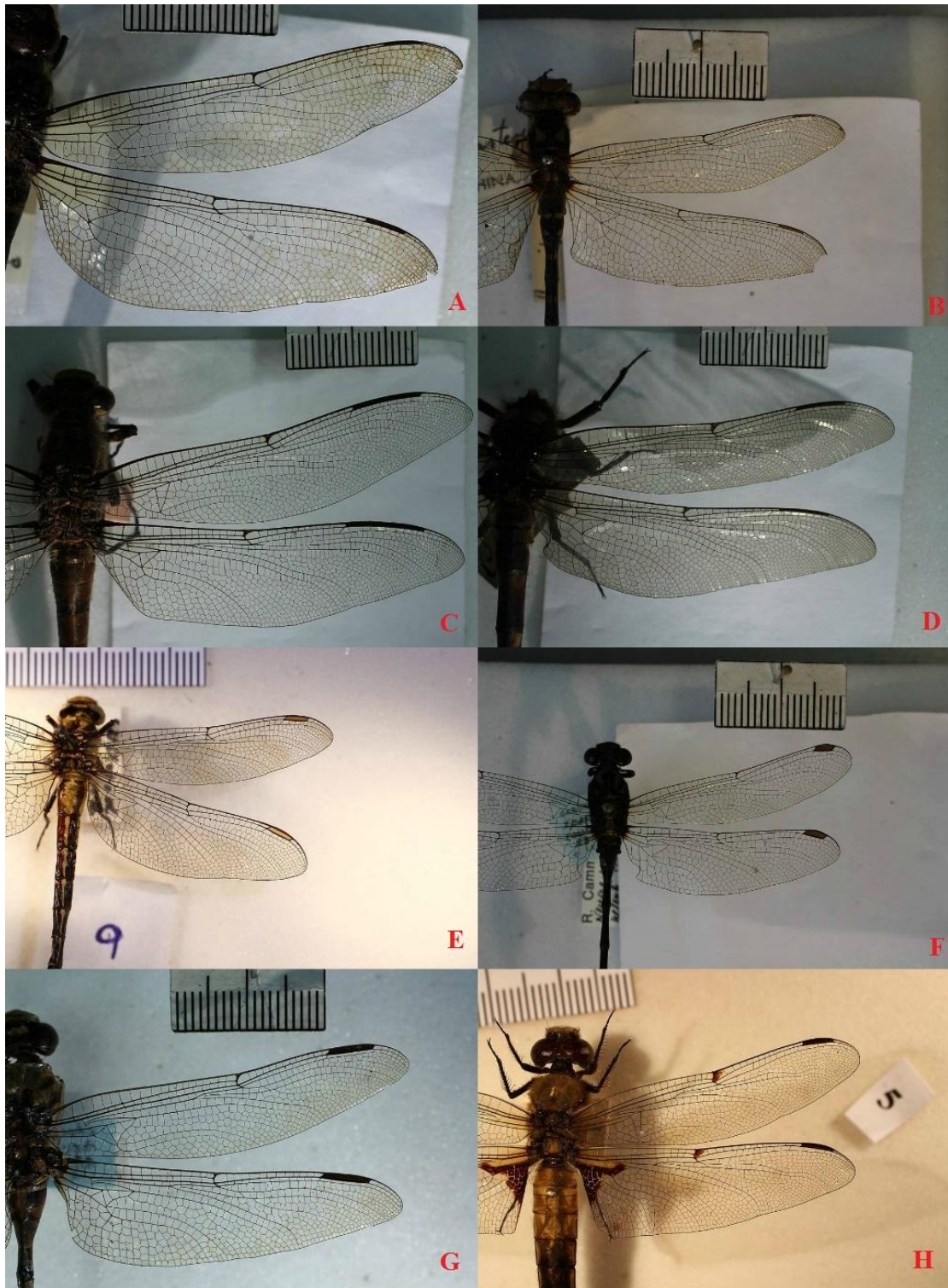
- Rantala, M. J., Koskimäki, J., Taskinen, J., Tynkkynen, K., Suhonen, J.** (2000) Immunocompetence, developmental stability and wingspot size in the damselfly *Calopteryx splendens* L. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267(1460), 2453-2457.
- Rasnitsyn, A.P.** (1981) A modified paranotal theory of insect wing origin. *Journal of Morphology* 168, 331–338.
- Rasnitsyn, A.P., a Pritykina L.N.** (2002) Superorder Libellulidea Laicharting, 1781. Order Odonata Fabricius, 1792. The dragonflies. in Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds). 2002. The History of Insects, *Kluwer Publishers, Dordrecht, Boston, London*, 517 s.
- Rees, C. J. C.** (1975) Form and formation in corrugated insect wings. *Nature* 256, 200-203.
- Rehn, A. C.** (2003) Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology* 28(2), 181-240.
- Riek, E. F., Kukulová-Peck, J.** (1984) A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. *Canadian Journal of Zoology* 62(6), 1150-1166.
- Rothschild, M., Schlein, Y., Parker, K., Neville, A.C., Sternberg, S.** (1975) The jumping mechanism of *Xenopsylla cheopis*. 3. Execution of the jump and activity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 271, 499–515.
- Rüppell, G.** (1989) Kinematic analysis of symmetrical flight manoeuvres of Odonata. *Journal of Experimental Biology* 144(1), 13-42.
- Sacchi, R., Hardersen, S.** (2013) Wing length allometry in Odonata: differences between families in relation to migratory behaviour. *Zoomorphology* 132(1), 23-32.
- Sadeghi, S., Adriaens, D., Dumont, H. J.** (2009) Geometric morphometric analysis of wing shape variation in ten European populations of *Calopteryx splendens* (Harris, 1782)(Zygoptera: Odonata). *Odonatologica* 38(4), 343-360.
- Simon, S., Strauss, S., Haesler, A., Hadrys, H.** (2009) A phylogenetic approach to resolve the basal pterygote divergence. *Molecular Biology and Evolution* 26(12), 2719–2730.
- Snodgrass, R.E.** (1935) The Thorax. Principles of Insect Morphology, *Cornell Univ Press, New York*, 157–192.
- Taylor, P. D., Merriam, G.** (1995). Wing morphology of a forest damselfly is related to landscape structure. *Oikos*, 43-48.
- Ter Braak, C. J. F., Šmilauer, P.** (2012) Canoco reference manual and user's guide: software for ordination (version 5.0). Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA, 496 s.
- Thompson, D. A. W.** (1917) On Growth and Form. *Cambridge University Press. Cambridge*. 793 s.

- 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.
- Tillyard, R. J.** (1921) On an anisozygopterous larva from the Himalayas (Order Odonata). *Records of the Indian Museum* 22, 93-107.
- Trueman, J.W.H.** (1996) A preliminary cladistic analysis of odonate wing venation. *Odonatologica* 25, 59-72.
- Wagner, T., Neinhuis, C., Barthlott, W.** (1996) Wettability and contaminability of insect wings as a function of their surface sculptures. *Acta Zoologica* 77, 213–225.
- Wang, Z. J.** (2005) Dissecting insect flight. *Annual Review of Fluid Mechanics* 37(1), 183-210.
- Wigglesworth, V. B.** (1973) Evolution of insect wings and flight. *Nature*, 246, 127-129.
- Wigglesworth, V. B.** (1976) The evolution of insect flight. *Insect flight*, 255-269.
- Whitfield, J. B., Kjer, K. M.** (2008) Ancient rapid radiations of insects: challenges for phylogenetic analysis. *Annual Review of Entomology*, 53, 449-472.
- Woodworth, C.W.** (1906) The wing veins of insects. *University of California Buletin of Entomology* 1, 1–52
- Wootton, R. J.** (1988) The historical ecology of aquatic insects: an overview. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 62(1), 477-492.
- Wootton, R.J.** (1990) The mechanical design of insect wings. *Scientific American* 263(5), 114-120.
- Wootton, R.J.** (1991) The functional morphology of the wings of Odonata. *Advances in Odonatolology* 5, 153–169.
- Wootton, R.J.** (1992) Functional morphology of insect wings. *Annual review of entomology* 37(1), 113-140.
- Wootton, R. J., Kukalova-Peck, J., Newman, D. J.S., Muzón, J.** (1998) Smart engineering in the mid-Carboniferous: how well could Palaeozoic dragonflies fly? *Science* 282, 749-751
- Wootton, R. J., Kukalova-Peck, J.** (2000) Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta). *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 75(1), 129-167.
- Wootton, R. J.** (2002) Design, function and evolution in the wings of holometabolous insects. *Zoologica Scripta* 31(1), 31-40.
- Yablokov, A. V., Eatin, V. J., Pritikina, L. N.** (1970) Variability of wing venation of the dragonfly. *Beitrag zur Entomologie*, 503-526.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D.** (2012) Geometric morphometrics for biologists: a primer. *Academic Press*. 437 s.

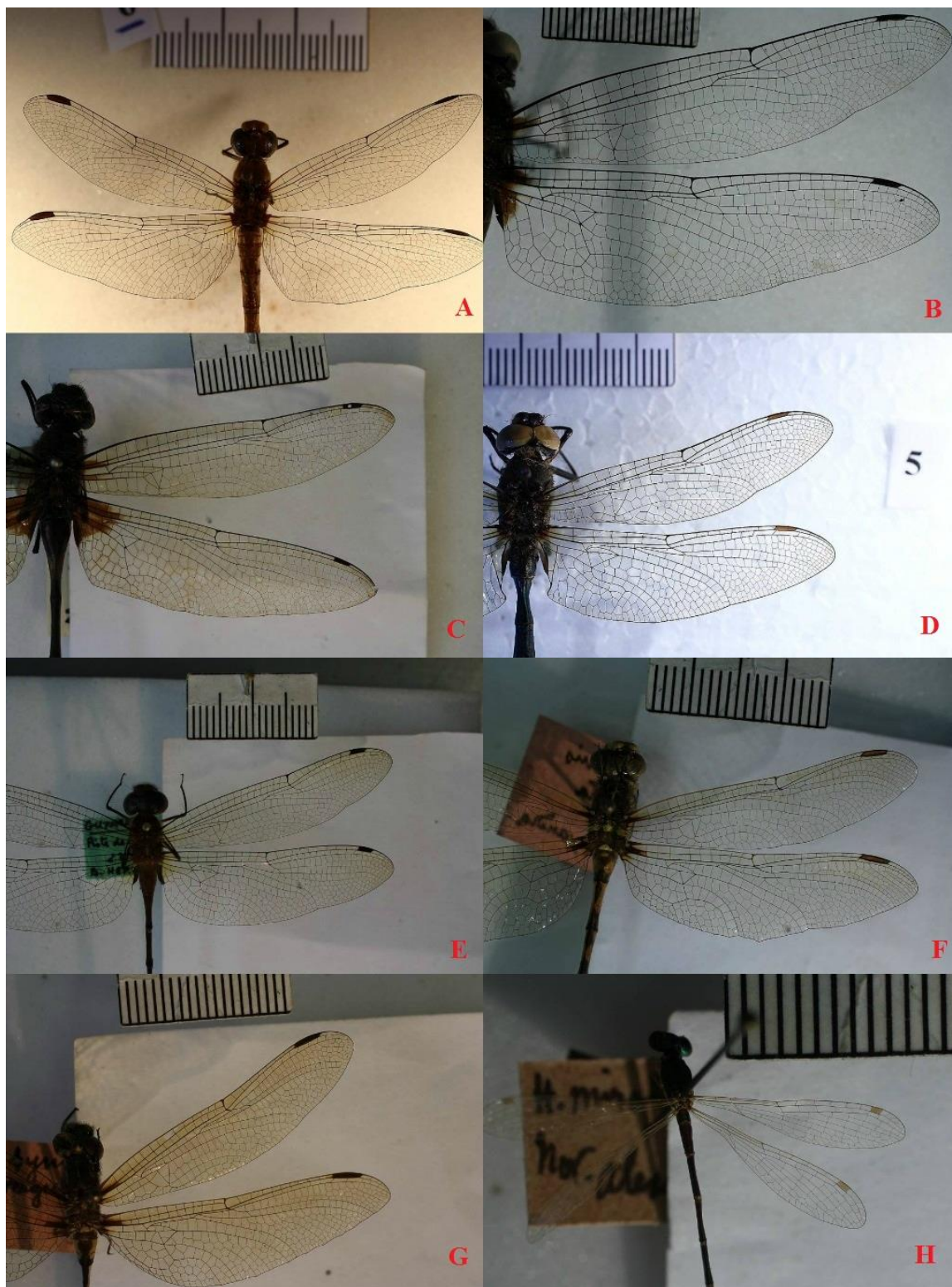
Přílohy



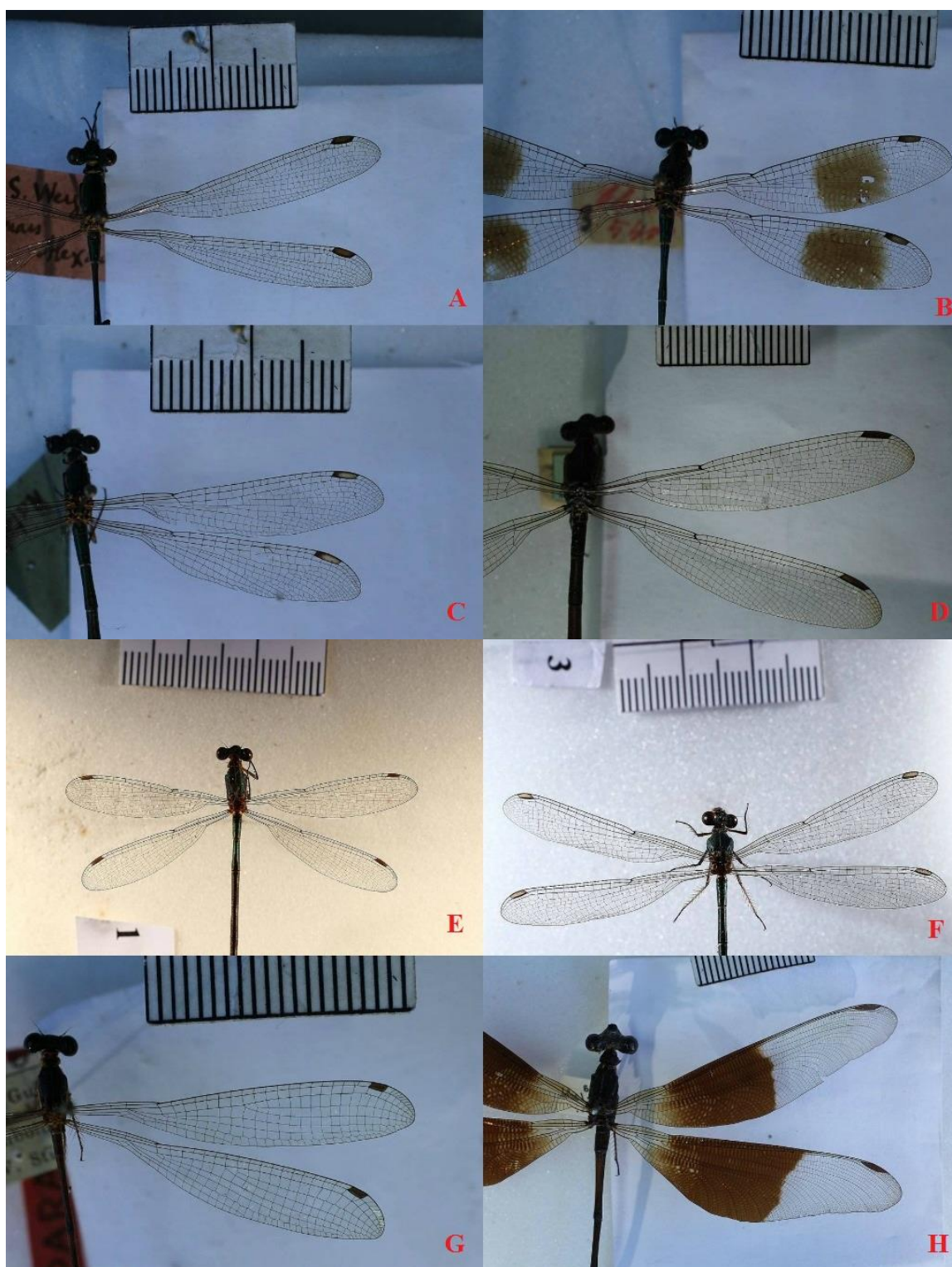
Tabule 2- Fotografie křidelní žilnatiny vážek, měřítko A,B,E,F,G,H – 20 mm; C,D- 30mm, **A** - *Epiophlebia laidlawi* (Epiophlebiidae), **B**- *Epiophlebia superstes* (Epiophlebiidae), **C**- *Aeshna cyanea* (Aeshnidae), **D** - *Anax imperator* (Aeshnidae), **E**- *Chlorogomphus magnificus* ♂ (Chlorogomphidae), **F** - *Chlorogomphus magnificus* ♀ (Chlorogomphidae), **G** - *Chlorogomphus xanthoptera* (Chlorogomphidae), **H** - *Cordulegaster boltonii* (Cordulegasteridae).



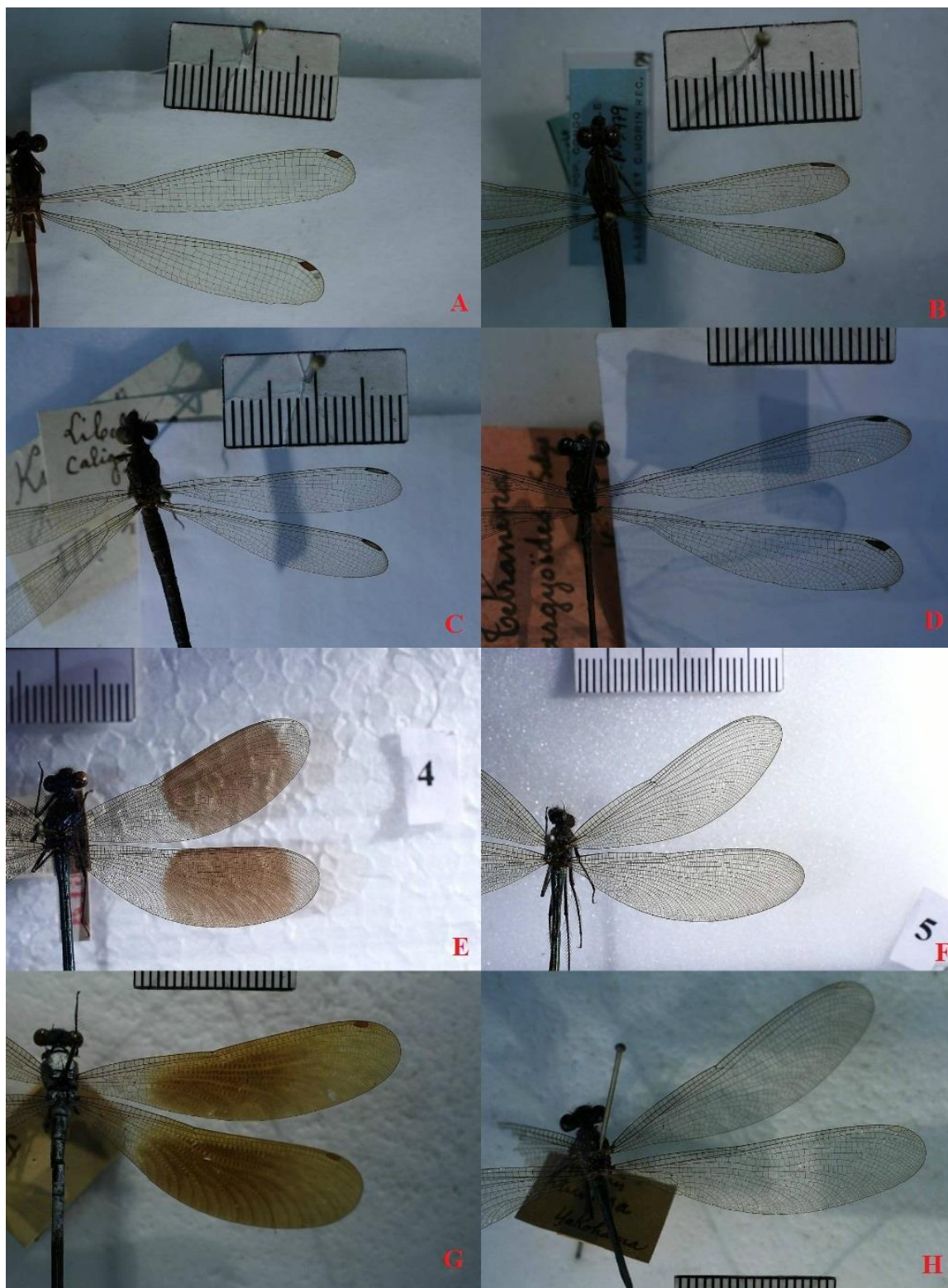
Tabule 3- Fotografie křídelní žilnatiny vážek, měřítko A,B,C,D,F,G, – 20 mm; E,H- 30mm, **A**-*Anotogaster gregoryi* (Cordulegasteridae), **B**- *Neallogaster latifrons* (Cordulegasteridae), **C**- *Petalura gigantea* (Petaluridae), **D**- *Uropetala carovei* (Petaluridae), **E**- *Gomphus vulgatissimus* (Gomphidae), **F**- *Neurogomphus uelensis* (Gomphidae), **G**- *Ictinogomphus ferox* (Gomphidae), **H**- *Libellula quadrimaculata* (Libellulidae).



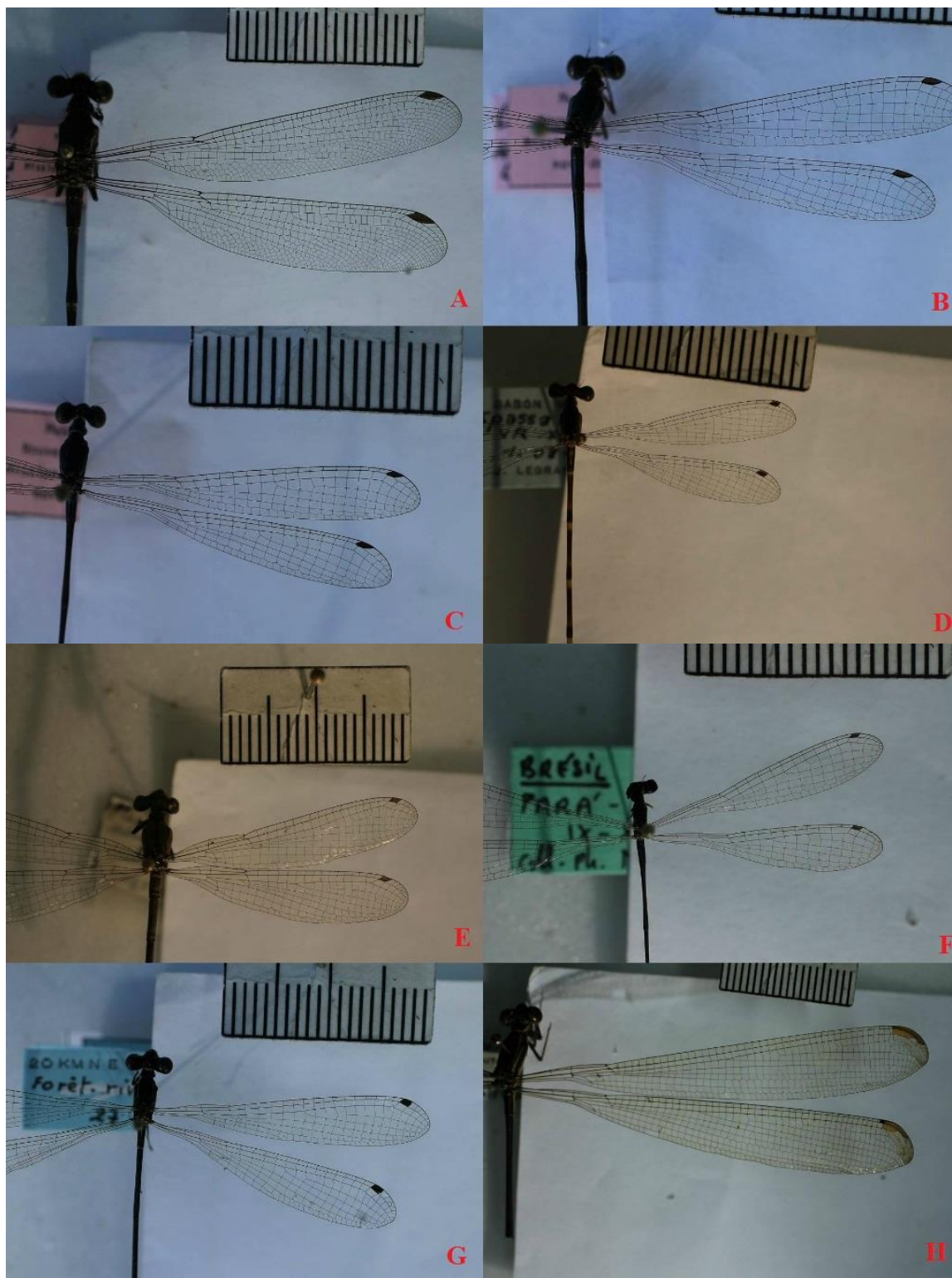
Tabule 4- Fotografie křídelní žilnatiny vážek, měřítko B,C,E,F,G,H – 20 mm; A,D- 30mm, A- *Sympetrum striolatum* (Libellulidae), B- *Macromia insignis* (Macromiidae), C- *Macromia melania* (Macromiidae), D- *Somatochlora metallica* (Cordullidae), E- *Aeschnosoma forcipula* (Corduliidae), F- *Synthemis eustalacta* (Synthemistidae), G- *Eusynthemis virgula* (Synthemistidae), H- *Hemiphlebia mirabilis* (Hemiphlebiidae).



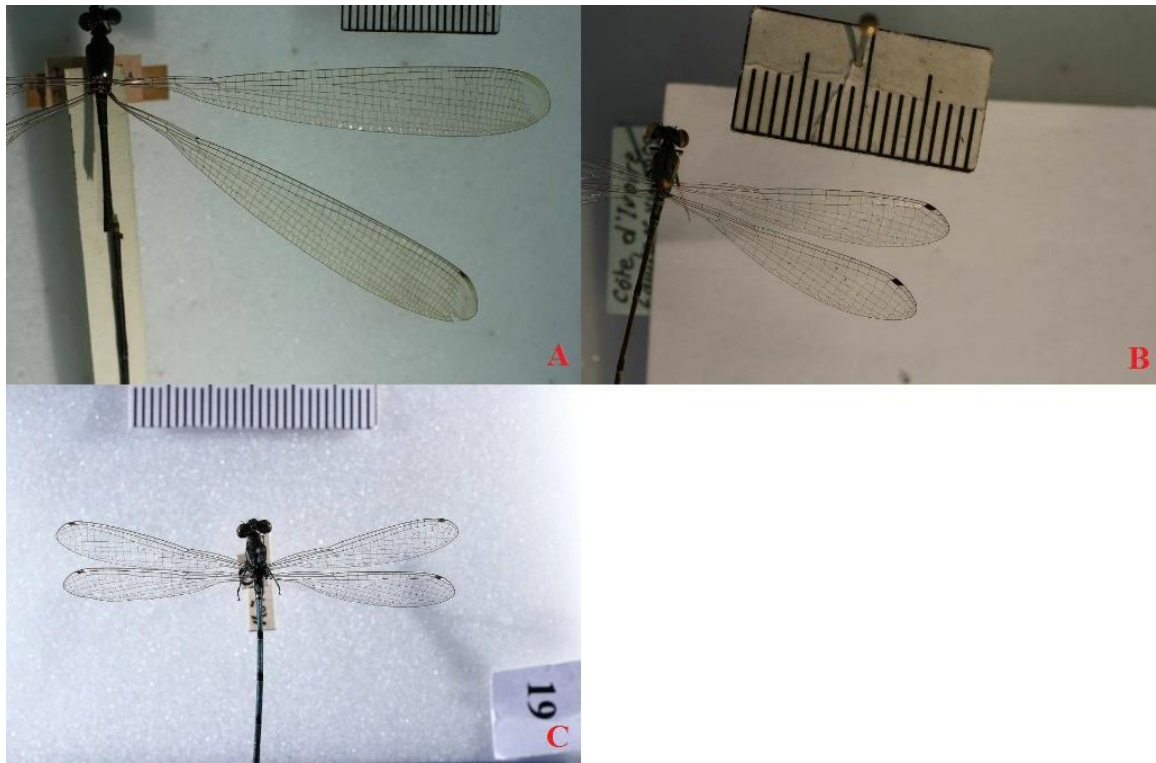
Tabule 5- Fotografie křídelní žilnatiny vážek, měřítko A,B,C,D,H – 20 mm; E,F,G- 30mm, **A-** *Synlestes weyersi* (Synlestidae), **B-** *Chlorolestes fasciata* ♂ (Synlestidae), **C-** *Chlorolestes fasciata* ♀ (Synlestidae), **D-** *Archilestes grandis* (Lestidae), **E-** *Lestes sponsa* (Lestidae) , **F-** *Chalcolestes viridis* (Lestidae), **G-** *Drepanosticta exoleta* (Plasticidae), **H-** *Thaumatoneura inopinata* (Thaumatoneuridae).



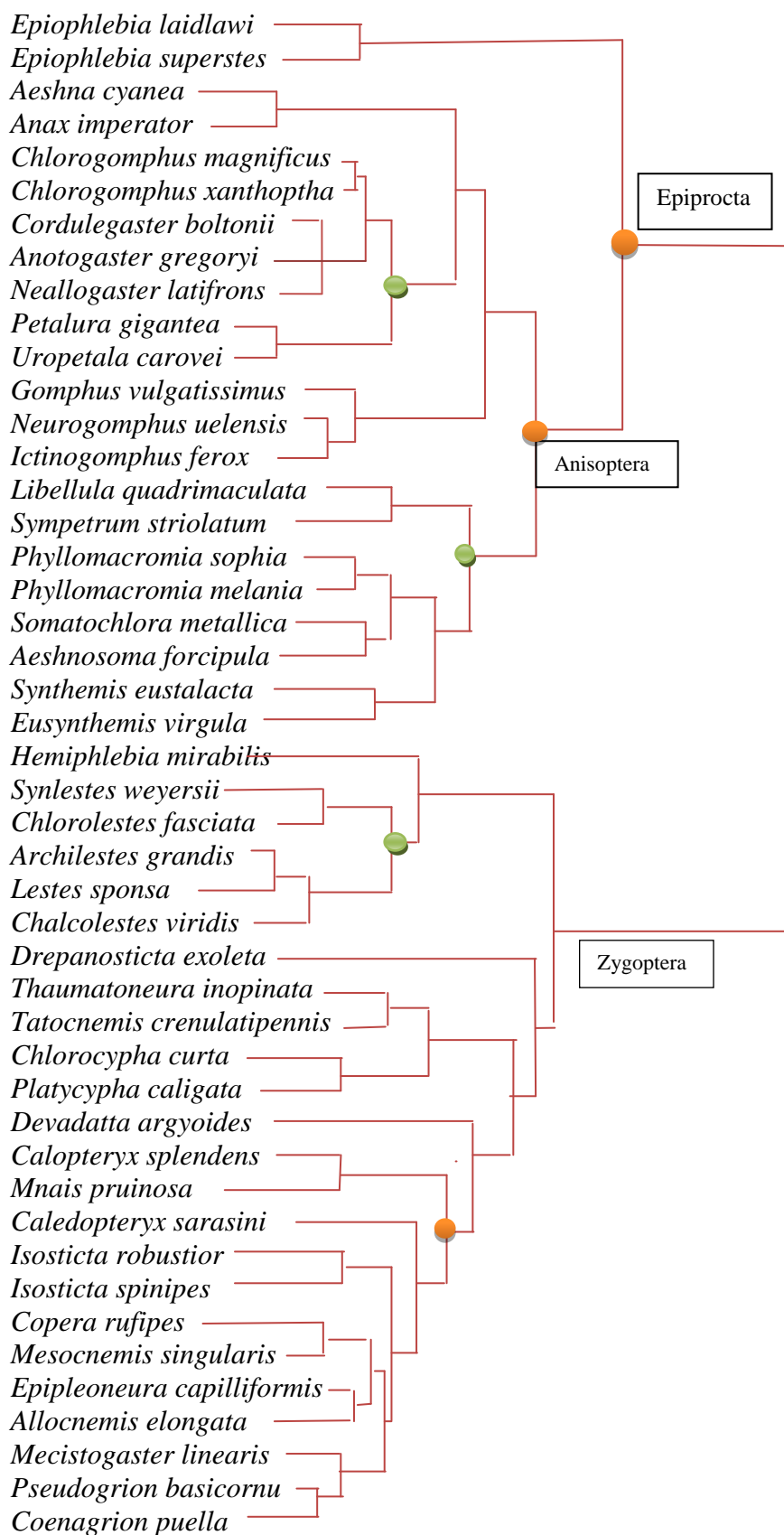
Tabule 6- Fotografie křídelní žilnatiny vážek, měřítko E- 15mm; A,B,C,D,G,H – 20 mm; F- 30mm, **A-** *Tatocnemis crenulatifemur* (Megapodagrionidae), **B-** *Chlorocypha curta* (Chlorocyphidae), **C-** *Platycypha caligata* (Chlorocyphidae), **D-** *Tetraneura argyroides* (Amphipterygidae), **E-** *Calopteryx splendens* ♂ (Calopterigidae), **F-** *Calopteryx splendens* ♀ (Calopterigidae), **G-** *Mnais pruinosa* ♂ (Calopterigidae), **H-** *Mnais pruinosa* ♀ (Calopterigidae).



Tabule 7- Fotografie křídelní žilnatiny váček, měřítko A,D,E,F,G,H- 20 mm; B,C – 30 mm , **A-** *Caledopteryx sarasini* (Megapodagrionidae), **B-** *Isosticta robustior* (Isostictidae), **C-** *Isosticta spinipes* (Isostictidae), **D-** *Platynemesis escherichi* (Platynemidae), **E-** *Mesocnemis singularis* (Platynemidae), **F-** *Epiploneura capilliformis* (Protoneuridae), **G-** *Chlorocnemis elongata* (Protoneuridae), **H-** *Mecistogaster linearis* ♂ (Pseudostigmatidae).



Tabule 8- Fotografie křídlní žilnatiny vážek, měřítko A,B- 20 mm, C – 30 mm , **A-** *Mecistogaster linearis* ♀ (Pseudostigmatidae), **B-** *Pseudagrion basicornu* (Coenagrionidae), **C-** *Coenagrion puella* (Coenagrionidae).



Obr. 30: Fylogenetický strom na základě molekulárních a morfologických dat, převzat a upraven podle Bybee a kol. (2008). Oranžové a zelené body znázorňují nody analyzované permutačními testy. Oranžové body vykazující vysokou průkaznost permutačních testů a jsou této práci diskutovány.