

Křídla hmyzu a jejich proměny v evoluci

Před více než 400 miliony let se nad povrch planety Země vznesl první létající hmyz. Stal se tak jedinou skupinou bezobratlých živočichů, která se kdy naučila aktivně létat. Schopnost letu umožnila hmyzu obsadit různorodé ekologické niky, efektivněji shánět různé potravní zdroje, snáze unikat před predátory nebo cestovat na velké vzdálenosti. Patrně i díky tomu se hmyz stal druhově nejbohatší a nesmírně ekologicky pestrá skupinou živočichů, čítající dnes více než milion popsanych druhů.

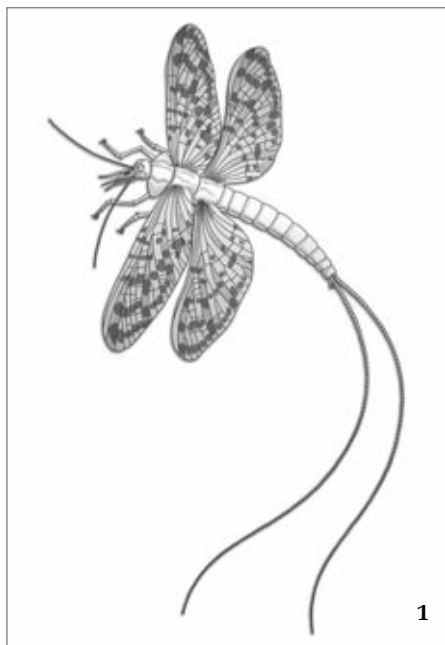
Záhada původu hmyzích křídel

Ze spodně karbonského naleziště poblíž německých obcí Delitzsch a Bitterfeld-Wolfen byla v r. 1996 popsána dobře zachovalá fosilie hmyzu. Tato fosilie, která byla zařazena do vymřelého hmyzího řádu Palaeodictyoptera, dostala příznačné jméno *Delitzschala bitterfeldensis* (obr. 1). Se stářím 320 milionů let se stala nejstarším dokladem křídlatého hmyzu vůbec. Pozoruhodné je, že šlo o již plně okřídleného, letuschopného jedince. Z toho můžeme usuzovat, že k samotnému vzniku křídel muselo dojít o mnoho milionů let dříve. S pomocí kalibrovaných fylogenetických stromů jsme schopni vznik hmyzích křídel přibližně datovat do období spodního Devonu, tedy asi před 400 miliony let.

Pověstný „vývojový mezičlánek“ mezi primárně bezkřídlymi skupinami a hmyzem okřídleným se nám ale nedochoval, resp. nebyl dosud nalezen. To není příliš překvapivé. Hmyz obecně nefosilizuje příliš dobře a příhodné podmínky k jeho fosilizaci nastávají jen v některých typech biotopů, zejména v jezerním prostředí. Většina prvohorních fosilií hmyzu byla nalezena na omezeném počtu lokalit různého stáří, fosilní záznam je tak velice fragmentární s velkými časovými mezerami. Navíc se většina míst s prvohorními nálezy nachází na severní polokouli, zatímco ze superkontinentu Gondwana, předchůdce světadílů na jižní polokouli, máme doklady podstatně méně.

Proto abychom rozkryli, z čeho a jak hmyzí křídla vznikla, musíme se pustit do důkladnějšího pátrání za využití znalosti srovnávací morfologie, zobrazovacích metod, evoluční ekologie, vývojové biologie i genetiky.

Vznik křídel byl událostí, která se v evoluci hmyzu odehrála pouze jednou. Křídlatý hmyz (Pterygota) tak tvoří přirozenou skupinu, jejíž zástupci sdílejí stejný základní stavební plán křídelních žilek a hrudních svalů. Na rozdíl od křídelních struktur obratlovců se křídla hmyzu nevyvinula pouhou přestavbou již existujících hrudních končetin. Která tělní část byla základem pro hmyzí křídla, se stalo předmětem mnoha vědeckých studií.



1 Z nejstaršího známého křídlatého hmyzu *Delitzschala bitterfeldensis* se nám dochovala pouze křídla a část zadečku. Rekonstrukce toho, jak mohl vypadat, proto částečně vychází i z fosilii příbuzných druhů. Předpokládá se, že byl stejně jako ostatní zástupci řádu Palaeodictyoptera býložravý a živil se sáním šťáv z prvohorních rostlin. Upraveno podle: E. Gröning a C. Brauckmann (2005). Orig. K. Rosová

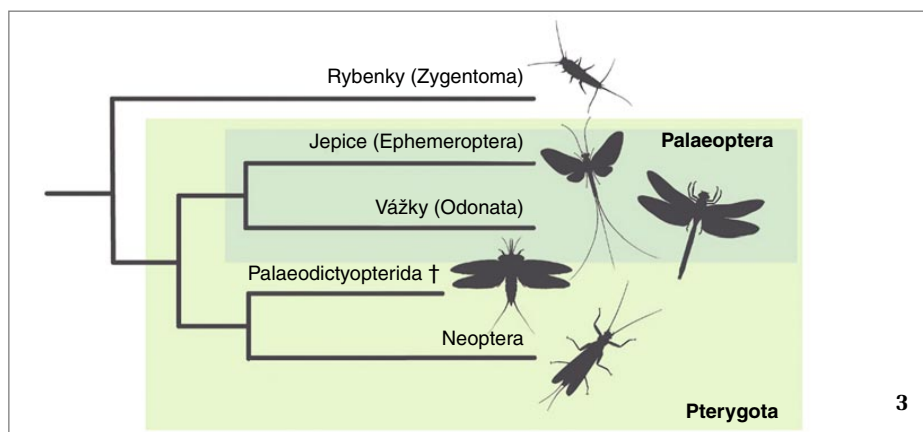
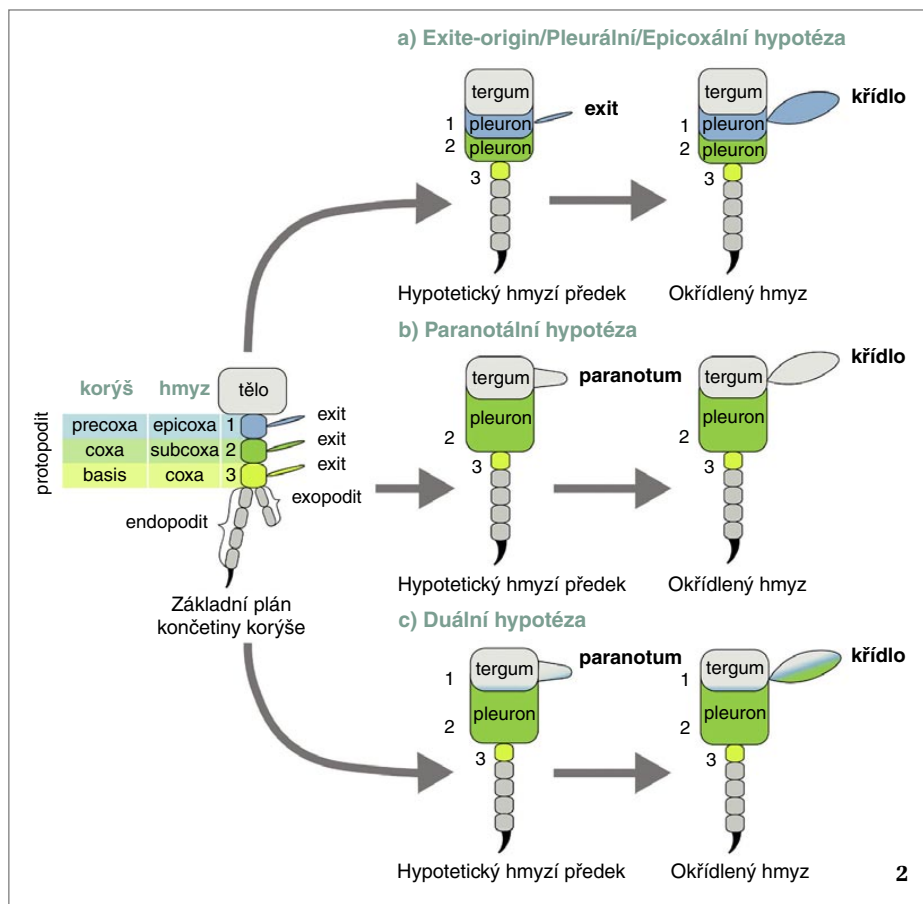
dem pro hmyzí křídla, se stalo předmětem mnoha vědeckých studií.

● Jedna z hypotéz je spojena s přechodem hmyzu z vodního prostředí na souš a předpokládá, že křídla vznikla z prekurzorů tracheálních žaber podobných těm, kterými dýchají vodní larvy jepic (Ephemeroptera). Kořeny této myšlenky sahají až na počátek 19. století. V druhé polovině 20. století vznikla navazující hypotéza, anglicky exite-origin, někdy též pleurální či epicoxální hypotéza (obr. 2a). Předpokládá, že křídla hmyzu jsou homologická (stejně-

ho původu) s přívěskem (exitem), který se nacházel na bazální článku – precocoxe končetiny koryšů. Precocoxa (epicocoxa) nohy později u hmyzu splýnula s jeho tělní stěnou (pleuron), a z jejího exitu tak mohla postupně vzniknout křídla. Dnes najdeme struktury podobné těmto přívěskům, nazývané styli, na kyčlích některých primárně bezkřídlych chvostnatek (Archaeognatha). Z exitů možná také vznikly zadečkové žábry jepičích larev nebo rozšířené postranní výběžky na zadečkových člancích larev vymřelého prvohorního řádu Palaeodictyoptera.

● Druhá, paranotalní (paranotal lobes origin) hypotéza z konce 19. století předpokládá, že křídla hmyzu se vyvinula z plochých notálních lobů tělních článků (obr. 2b). Jako notum označujeme v hmyzí morfologii kutikulární destičku (sklerit) na hřbetní straně každého z článků hrudi a notální loby jsou jeho ploché postranní výběžky. Tato hypotéza získala ve 20. století širokou podporu, zejména s ohledem na očekávaný suchozemský původ křídlatého hmyzu, který by samozřejmě vylučoval možnost vzniku křídel z žaber. Hypotézu podporuje i to, že nejbližšími příbuznými současného křídlatého hmyzu (Pterygota) jsou rybenky (Zygentoma, obr. 3), tedy primárně bezkřídly suchozemský řád hmyzu, ačkoli jejich fosilní doklady z prvohor nejsou téměř známy. Rybenky a primárně bezkřídly chvostnatky nesou na tělních člancích rozšířené postranní lalokovité výběžky (laterální loby), které by mohly být homologické s křídly. Zatímco současný křídlatý hmyz má pouze dva páry křídel na druhém a třetím hrudním článku, u prvohorního řádu Palaeodictyoptera a u praváček řádu Geroptera (obr. 4) nacházíme křídla podobné ploché laterální loby i na prvním hrudním článku. Tyto výběžky se nejspíše nikdy nevyvinuly ve funkční křídla, nicméně mohly být alespoň částečně pohyblivé a homologické křídla.

● Výzkum evolučního vývoje, genové exprese a regulace embryogeneze u současných zástupců křídlatého hmyzu vedl ke spojení prvků obou hypotéz v duální hypotézu (obr. 2c), podle níž by se na vzniku křídel podílely určitou částí jak přívěsky končetiny, tak notální výběžky. Studium vývoje embryí jepic, chvostnatek a dalšího modelového hmyzu, jako třeba brouků potměnků rodu *Tribolium*, naznačuje, že se křídla skutečně vyvíjejí částečně z rozšíření notálních destiček, ale obsahují i části vzniklé z původních bazálních článků hrudních končetin, které se v průběhu evoluce staly součástí pleury (tělní stěny). To podporují i poznatky vyplývající ze studia křídelních základů a zadečkových přívěsků u larev vymřelého řádu Palaeodictyoptera (obr. 5). U těchto larev nacházíme kloubní (artikulační) spojení pouze uprostřed báze křídelních základů, zatímco přední a zadní část báze byla pevně srostlá s notem. Vyvíjející se křídla larev tak byla pravděpodobně pohyblivá v místě spojení s hrudí (artikulace), ale srůst s notem jejich pohyb částečně omezoval. Tyto nálezy nám tedy naznačují, že pravda je možná „někde uprostřed“. Na vzniku křídel se podílely jak výběžky nota, tak části pleury.



2 Schéma tří hlavních hypotéz vzniku křídel hmyzu. Vlevo popis končetiny koryše s homologizací bazálních článků mezi koryšem a hmyzem – protopodit představuje bazální nevětvěnou část končetiny, endopodit a exopodit jsou větve končetiny, exit je přívěsek bazálního článku. Exite-origin hypotéza (a), nebo také pleurální či epicoxální hypotéza – křídlo vzniká z přívěsku (exitu) původního bazálního článku končetiny (epicoxy). Paranotální hypotéza (b) – křídlo vzniká přestavbou deskovitěho výběžku terga (vrchní plochy tělního článku) neboli paranota. Duální hypotéza (c) – křídlo vzniká jak z tergálního paranota, tak z pleuronu (tělňi stěny). Některé studie uvádějí, že okraj terga je také končetinového původu, konkrétně vzniklý z epicoxy (bazálního článku, naznačeno modrou barvou). Upraveno podle: J. Prokop a kol. (2022)

3 Zjednodušený kladogram příbuzenských vztahů vybraných skupin hmyzu. Sesterskou skupinou křídlatého hmyzu

(Pterygota) jsou rybenky, v rámci dnešních křídlatých rozlišujeme paleopterní linii, zahrnující vážky a jepice, a neopterní linii s ostatními současnými hmyzími řády, ke které je sesterský vymřelý prvohorní nadřád Palaeodictyoptera. Příbuzenské vztahy podle: B. Mísos a kol. (2014) a P. Sroka a kol. (2014)

K čemu byla „prakřídla“
Schopnost letu hmyzu přináší nezměrné výhody. Na počátku evoluce však struktury, ze kterých se křídla vyvinula, aktivní let nejspíše neumožňovaly – k čemu tedy sloužily? Odpověď na tuto otázku záleží na prostředí, které obývali předchůdci křídlatého hmyzu. Jednou z možností je, že tito prapředkové žili suchozemským životem a pohybovali se po vegetaci. Při úniku před predátorem mohli využívat saskoku. Postupem času se adaptovali na schopnost cíleného skoku a plachtění, což mohlo vést až ke vzniku pohyblivých přívěsků (křídlelek – winglets) na většině článků hrudi a zadečku. Přívěsky blíže těžišti těla, tedy

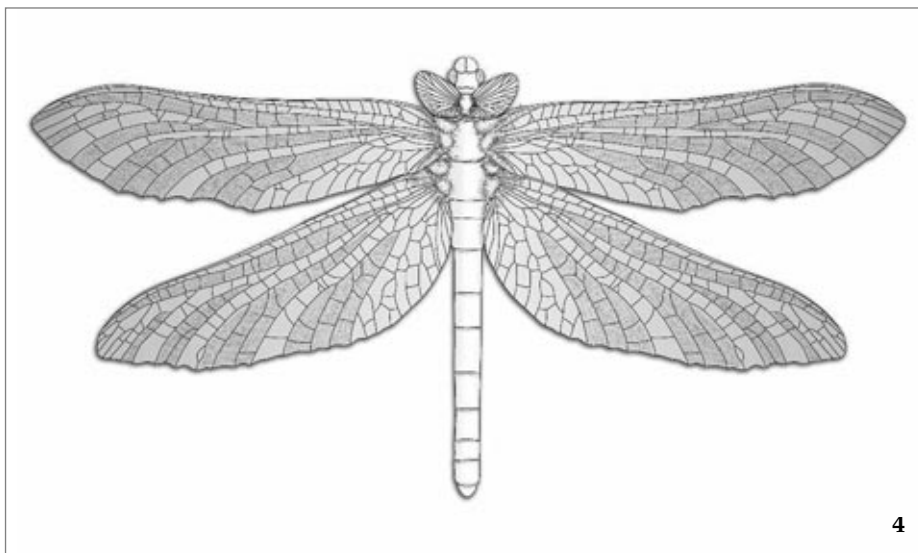
na druhém a třetím hrudním článku, se poté zvětšovaly, zatímco ostatní buď získaly jinou funkci, nebo zcela vymizely.

Alternativní hypotézou je vznik křídel ve sladkovodním prostředí, spojený se vznikem z žaber nebo přívěsků – exitů. Podporuje ji výše zmíněná přítomnost rozšířených postranních výběžků na zadečkových člancích larev u vymřelé skupiny Palaeodictyoptera (obr. 5), které ukazují na akvatický či semiakvatický způsob života. Tyto ploché postranní výběžky mohly ve vodním prostředí fungovat jako deskovité žábry a jejich stavba se nápadně podobala stavbě křídelních základů. Je tedy možné, že se prvotní struktury, ze kterých později vznikla křídla, vyvinuly ve vodním prostředí jako postranní dýchací výběžky na všech hrudních a zadečkových člancích. Na hrudi se z nich postupně stala pohyblivá křídlečka (winglets), sloužící třeba ke klouzání po vodní hladině, a mohla se dále vyvinout v křídla, zatímco ostatní výběžky časem získaly jinou funkci, nebo zakrněly a vymizely. Bohužel se nedochovaly žádné fosilní nálezy, které by dovedly spolehlivě napovědět, ke které z hypotéz se přiklonit. A tak otázka, z čeho a jak vznikala křídla, zůstává zatím nerozřešena.

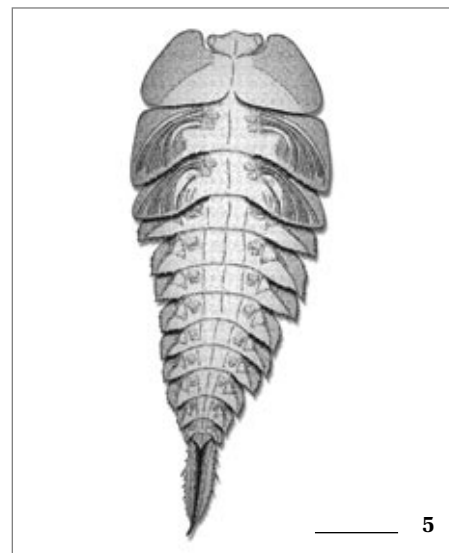
Jak se udržet ve vzduchu

Křídla recentního i fosilního hmyzu nabývají různých tvarů, velikostí i zbarvení. Existují však vlastnosti, které musejí splňovat všechna křídla aktivních letců – ty, které umožňují udržet se ve vzduchu a pohybovat se žádoucím směrem. Hmyzí křídla jsou proto přizpůsobena k vytváření vztlaku, působícího proti gravitační síle a zdvihajícího tělo, a tahu, který umožňuje jeho pohyb vpřed. Křídla hmyzu tak vykonávají složitý kmitavý pohyb a dokážou zcela pasivně měnit tvar v závislosti na fázi letu. Schopnost změny tvaru je umožněna díky komplexní stavbě z membrán, žilek, flexních (ohybových) linií a dalších specializovaných struktur. Klíčovými vlastnostmi křídla jsou rigidita a flexibilita. Rigidita (tuhost) křídla se uplatní zejména, když je třeba opřít se o vzduch a vytvořit vztlak. Naopak flexibilita (pružnost) je nezbytná pro komplikovaný ohyb podél flexních linií, který minimalizuje odpor vzduchu a umožňuje vznik sil napomáhajících udržet hodnoty vztlaku a tahu na dostatečné úrovni. Některé skupiny hmyzu umějí i plachtit, což dovoluje pohyb vzduchem s minimální vynaloženou energií. Nejčastěji toto chování pozorujeme u vážek (Odonata), jepic, některých rovnokřídlých (Orthoptera) a také motýlů (Lepidoptera).

U miniaturního hmyzu, např. třásněnek (Thysanoptera), některých parazitických vosiček (např. chalcidky – Chalcidoidea) nebo brouků čeledi pírníkovití (Ptiliidae), by odporové síly způsobené viskozitou vzduchu převýšily setrvačné síly vytvořené jejich křídly, kdyby byla tvořena celistvou membránou. Proto se tyto drobné druhy adaptovaly na „plavání“ vzduchem – na okrajích úzkých křídel se nacházejí dlouhé sěty neboli třásně. Křídla mají i menší hmotnost a setrvačnost, mohou tedy měnit svou rychlost a směr rychleji než membranózní křídla většího hmyzu a zároveň je značná část aerodynamických sil vytvářená i jejich třením.



4



5

Dnešní hmyz mívá v základním plánu dva páry křídel. Pro vytváření většího vztlaku a vyšší odolnosti proti aerodynamickým silám je však poměrně výhodné, aby se přední a zadní křídla spojila v jednu plochu a pohybovala se společně. Funkční spojení křídel v letu (coupling mechanism) je v rámci hmyzu velmi rozšířené a jednotlivé skupiny jej dosahují značně různorodým způsobem. Nejjednodušší formou je větší překryv plochy předního a zadního křídla. U střechatek (Megaloptera) a mnohých sítkokřídlých (Neuroptera) se zadní oblast předního křídla překrývá s částí předního okraje zadního křídla, což usnadňuje synchronizovaný pohyb. U motýlů nacházíme více typů spojení, kromě jednoduchého překryvu se u některých druhů vyvinuly specializované struktury propojující přední a zadní křídlo. Motýli s jugátním spojením mají na předním křídle lalůček, který zaklesnou za žilku na zadním křídle. Naopak frenátní typ spojení funguje na principu suchého zipu, kdy křídla drží pohromadě řadou brv a hřebínku chloupků. Možnost propojit křídla v jednu plochu je natolik výhodná, že se podobné specializované struktury u předního a zadního páru křídel objevují i v dalších řádech – u blanokřídlých (Hymenoptera), některých chrostíků (Trichoptera), ploštíc (Heteroptera) a pisívek (Psocoptera).

U různých skupin hmyzu můžeme na křídlech nalézt specializované struktury, zvyšující jejich účinnost a odolnost během letu. Jednou z nich je plamka, zesílená pigmentovaná skvrna umístěná blízko předního okraje křídla. Může se nacházet buď pouze na předním páru, jako je tomu u blanokřídlých, nebo na obou párech, např. u vážek (obr. 12), pisívek, dlouhošípek (Raphidioptera), sítkokřídlých, střechatek a srpic (Mecoptera). Díky své vyšší hmotnosti plamka pomáhá stabilizovat křídlo, kontroluje vibrace a omezuje jeho deformace během letu. Vážky na svých křídlech nesou další důležitou a naprosto unikátní strukturu, nodus. Tento „mikrokloub“ se nachází zhruba v polovině přední hrany křídla (obr. 12) a umožňuje její zkroucení. Tím je usnadněn vznik vztlaku během letu a zároveň zabráněno přílišnému namáhání a poškození křídla v této oblasti.

Potíže s křehkostí

Křídla se u drtivé většiny hmyzu vyskytují pouze ve stadiu dospělce. Důvody jsou nasnadě, neboť vývojovým úkolem dospělce je vyhledávat pohlavní partnery a šířit se na nová stanoviště; již neinvestuje energii do růstu, a může ji naopak využít k letu. Dalším důvodem však může být i to, že svlékání kutikuly nese vždy jisté riziko, že se nějaký tělní výběžek poškodí, a poškození křídla může výrazně snížit šanci na přežití i reprodukční úspěšnost. Jedinou recentní skupinou svlékající křídla jsou tak jepice. V jejich vývojovém cyklu se vyskytuje stadium subimaga, tedy okřídleného instaru, který se před dosažením dospělosti ještě jednou svlékne, a to u většiny druhů včetně křídel (obr. 6). Ke svléknutí křídel používají tyto jepice speciální rozšířené měchýřkovité struktury na žilnatině, zvané wing bullae. Jde o místa, kde jsou podélné žilky křídla oslabeny a kde dochází během finálního svleku k ohybu křídla. Nález těchto struktur u fosilních i recentních jepic dokazuje, že schopnost svléknout křídla se patrně vyskytovala též u mnohdy bizarních druhů jepic známých z prvoroh (Permoplecoptera).

Není dosud jasné, jak vypadalo svlékání křídel u nejrannějších zástupců dalšího prvorohního křídlatého hmyzu. U primárně bezkřídlých, jako jsou rybenky, dochází k opakovanému svlékání kutikuly po celý život, i v dospělosti. Tomuto typu vývoje říkáme ametabolie. Někteří autoři byli toho názoru, že nejstarší zástupci křídlatého

4 Spodně karbonská *Argentinala cristinae*, nalezená v severozápadní Argentině, je zástupcem vymřelého řádu pravážek (Geroptera). Rozpětí křídel (10 cm) bylo srovnatelné s dnešními vážkami. Upraveno podle: R. J. Wootton a J. Kukulová-Peck (2000)

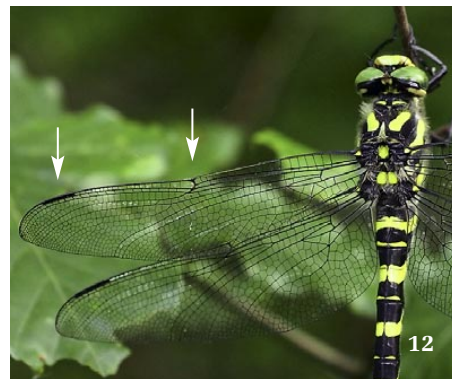
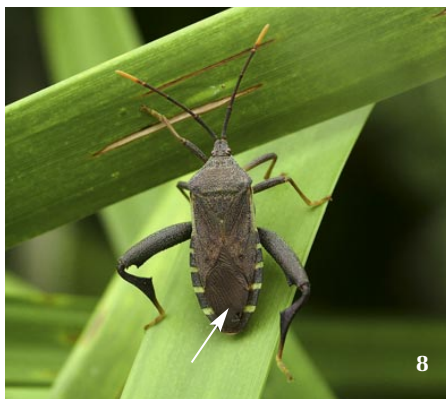
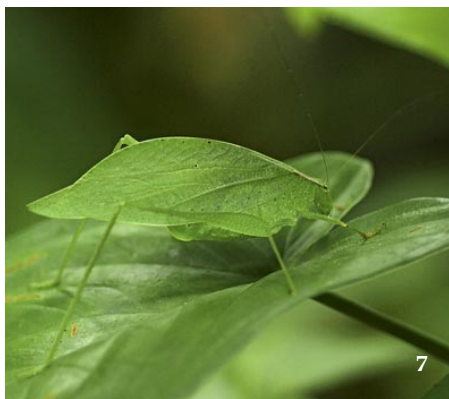
5 Larva *Katosaxoniaapteron brauneri* z vymřelého prvorohního řádu Palaeodictyoptera. Předpokládá se, že vývoj probíhal ve vodě a rozšířené výběžky tělních článků protkané vzdušnicemi jí mohly sloužit k dýchání jako deskovité žábry. Měřítko 5 mm. Podle: J. Prokop a kol. (2022). Orig. K. Rosová (obr. 1–5)

6 Subimago, svlečka a dospělce jepice obecné (*Ephemera vulgata*). Během svlékání okřídleného, ale nedospělého subimaga dochází k prodloužení článkovaných přívěsků (cerků) a paštětu na konci zadečku. U samců se výrazně prodlouží i první pár nohou (dole), které využívají k přidržování samic při páření. Foto K. Daňková

7 až 12 Různé podoby křídel. Krytky u kobylky *Orophus* sp. (obr. 7), polokrovky vroubenky *Amorbus* sp., šipka označuje blanitou část (8), krovky krasce *Temognatha heros* (9), haltery vrtule (*Themara* sp., 10), druhotná ztráta křídel mravence *Myrmecia nigriscapa* (11) a blanitá křídla páskovce velkého (*Cordulegaster heros*, 12) – šipka značí plamku poblíž konce křídla a nodus umístěný zhruba v polovině křídla. Foto L. Janošík



6



hmyzu procházeli okřídlenou ametalíí, docházelo u nich k opakovanému svlékání okřídlených jedinců. Jako pozůstatek strategie bychom mohli chápat přítomnost jednoho okřídleného subimaginálního svleku v životním cyklu jepic. Doklady pro tuto hypotézu jsou však stále neúplné a nepřesvědčivé. Otázka přítomnosti okřídlených, letuschopných stádií před dosažením dospělosti u raného křídlatého hmyzu tak zůstává nevyřešená.

Podle některých autorů měly mít larvy prvního křídlatého hmyzu křídélka s vyvinutou pravou žilnatinou a byly schopny jimi tédy možno mávat. Nyní se přikládáme k názoru, že už u raného křídlatého hmyzu se vývoj larev podobal tomu, co známe dnes u hmyzu s proměnou nedokonalou. To znamená, že larvy měly základy křídel v kutikulárním obalu, s vyvíjející se žilnatinou, zřejmě nepohyblivé nebo jen omezeně pohyblivé, částečně nebo úplně rostlé s notem a rostoucí s každým svlekem. Tento larvální vývoj byl pak zakončen finálním svlekem v dospělce schopného letu.

Křehkost blanitých křídel hmyzu komplikuje život nejen při svlékání kutikuly, ale i při běžném používání. Během života jedince křídla stárnou a postupně se poškozuji. Naprosto zásadní roli v evoluci hrály adaptace, které pomohly křídla před poškozením ochránit (obr. 7–12). Šlo o modifikace související s jejich pohyblivým spojením s hrudí, skládáním a sklerotizací (zpevně-

ním). Křídla jsou spojena s druhým a třetím článkem hrudi, a to jak se svrchními sklerity (notum), tak i postranními sklerity (pleuron), pomocí systému membrán a pohyblivých skleritů, kterému říkáme křídelní artikulace. Tato komplikovaná soustava zajišťuje efektivní převod pohybů hrudi a svalů na pohyby křídel. U hmyzu, který dokáže složit křídla ploše nad zadeček (skupina Neoptera, kam řadíme většinu současného křídlatého hmyzu), je tento systém většinou tvořen třemi nebo čtyřmi sklerity. U hmyzu bez schopnosti tímto způsobem skládat křídla, tedy v tradičně rozlišované skupině Palaeoptera, kam řadíme současné vážky a jepice, nacházíme jiné uspořádání artikulárních skleritů, které ploché skládání křídel neumožňuje. Vážky mají v artikulární oblasti pouze dvě destičky, jepice mají artikulární aparát o něco složitější. Na rozdíl od neopterního hmyzu tak vážky ani jepice nemohou v dospělosti obsazovat habitaty, u nichž by k poškození křídel mohlo docházet: prostory v půdě, pod kameny nebo třeba pod kůrou.

Nemožnost složit křídla ploše na zadeček bývá někdy považována v rámci křídlatého hmyzu za původní čili pleziomorfní znak. Objevuje se jak u fosilních zástupců příbuzných dnešním jepicím a vážkám, tak u vymřelé skupiny Palaeodictyoptera z období karbonu a permu. Výjimkou v rámci této prvohorní skupiny je řád Diaphanopteroidea, jehož zástupci jsou nalézáni i s křídly střechovitě složenými nad zadeček. Zdá se, že k vývoji plochého i střechovitěho typu skládání křídel mohlo dojít v evoluci křídlatého hmyzu dvakrát nezávisle na sobě.

Křídla neopterního hmyzu jsou často proti poškození adaptována ještě jedním způsobem, a to sklerotizací. Např. u švábů (Blattodea), kudlanek (Mantodea) a rovnokřídých se setkáváme s pevnějším prvním párem kožovitých křídel, nazývaných krytky neboli tegminy. Plošnice mají přední křídla přeměněná v polokrovky (hemelyt-

ry), zesílené a kožovité blíže bázi křídla a blanité v koncové části. Brouci (Coleoptera) se vyznačují tvrdým, silně sklerotizovaným prvním párem křídel přeměněným v krovky (elytry). Další hmyz pak dilema křehkosti křídel, ale i energetické náročnosti jejich udržování řeší opačně, a to odhozením, např. po zásunbním letu u termitů (Isoptera) a mravenců (Formicidae) nebo po nalezení hostitele u klošů (Hippoboscidae), případně úplnou sekundární bezkřídlostí.

Let pravěkého hmyzu

Jednu z nejrozmanitějších skupin s velkou diverzitou křídelních tvarů představoval v období prvohor nadřád Palaeodictyoptera, který vyhynul na konci permu (obr. 3). Studie příbuzenských vztahů jej zařadila jako kmenovou linii skupiny Neoptera, kam patří všichni dnešní křídlatý hmyz vyjma jepic a vážek. Pojmem kmenová linie rozumíme skupinu vymřelých organismů, kterým chybějí některé znaky společné všem současným zástupcům dané skupiny (tzv. korunové skupině); jde o parafyletický taxon. Největší zástupci dosahovali obřích rozměrů s rozpětím křídel až 56 cm, zatímco nejmenší měli okolo 1 cm. Pravděpodobně se živili rostlinnou potravou a jejich unikátní bodavě savé ústní ústrojí nejspíše sloužilo k sání pletiv nebo semen nahosemenných rostlin.

Křídla zástupců Palaeodictyoptera byla nápadně korugovaná – jejich podélné žilky střídavě vystupovaly nad rovinu křídla či se zanořovaly pod ni, a vytvářely tak výrazný reliéf. Některé druhy měly na křídlech hustou síť příčných žilek – archaeodictyon, která je všeobecně považována za pleziomorfní znak přítomný i u nejstarobylšího křídlatého hmyzu. Na konci zadečku nesly dva velmi dlouhé článkované přívěsky (cerky), podobně jako jepice, na rozdíl od většiny jepic jim však chyběl prostřední paštět. Skupina Palaeodictyoptera zahrnovala čtyři řády: Palaeodictyoptera,

Dicliptera, Diaphanopteroidea a Megasecoptera, které se lišily typem skládání, žilnatinou i tvarem křídel. Např. Megasecoptera měla úzká stopkatá křídla, podobná těm u dnešních šidélků a motýlců (Zygoptera), a zřejmě tak měla i podobný způsob letu.

Některé druhy řádu Palaeodictyoptera nesly na prvním hrudním článku pár menších či větších postranních výběžků. Jejich funkce není jasná, ale mohly sloužit k vytváření vztlaku nebo ke kontrole sklonu letu. Rozmanitost křídelních tvarů v rámci tohoto řádu je rozsáhlá. Třeba zástupci čeledi Homiopteridae a Lycocercidae fungovali trochu jako živé dvojplošníky – byli poměrně těžcí a měli neobvykle široká, vzájemně se překrývající přední a zadní křídla, kterými nejspíše šlo pouze neobratně mávat. Kontrolu směru letu jim zajišťovaly dlouhé štěty na konci zadečku. Naproti tomu druhy z čeledi Spilapteridae s velkými křídly dokázaly díky vykrojenému přednímu okraji zadního křídla mávat každým párem zvlášť, jako dnes rovnokřídlí a švábi. U části zástupců čeledi Eugereonidae docházelo ke zkracování a rozšiřování zadního páru křídel, zatímco přední byla dlouhá a zúžená. Zkracování zadních křídel pozorujeme např. u současných jepic, blanokřídlých a mnoha motýlů. Časté je zde spojování křídel v jednu funkční plochu, a křídla tak mávají ve stejné fázi. Tento typ je spojen se složitým letem, vysokou manévrovací schopností a velkým rozmezím letových rychlostí.

Zatímco dospělci dnešních jepic vypadají poměrně uniformně, vymřelí zástupci dosahovali mnohem větší morfologické pestrosti. První příbuzní jepic z období karbonu měli silně korugovaná křídla, oba páry byly plně vyvinuté, přičemž zadní pár byl dokonce širší. To je v kontrastu se současnými jepicemi, kde dochází ke zmenšování zadního páru křídel. Kostální spona, speciální struktura sloužící ke zpevnění předního křídla, je patrná již u těchto prvních zástupců, a ti se tak nepochybně řadí ke kmenové linii jepic. I karbonští příbuzní recentních jepic nesli pleziomorfní znak v podobě dlouhého paštětu na konci zadečku, doplněného dvěma dlouhými koncovými prívěsky neboli cerky. Tyto druhy byly pravděpodobně poměrně neobratnými letci, kteří nelétali příliš rychle a měli omezené manévrovací schopnosti. Koncové štěty na zadečku sloužily ke stabilizaci letu. U menších permských jepic byla křídla předního a zadního páru stejně velká a u druhohorních již nacházíme tendence ke zmenšení zadního páru. Trojúhelníkovitá přední křídla a redukovaná křídla zadního páru dnešních jepic jsou nejspíš adaptací na větší rozsah letových rychlostí, od vznášení na místě po rychlejší usměrněný let, potřebný při zásnubních letech a šíření.

Největší proslulosti dosáhly mezi prvohorním hmyzem druhy, které dorůstaly velkých tělesných rozměrů. Jen těžko si dnes dovedeme představit, že se v pozdním karbonu nad Vrapicemi na Kladensku proháněla vzduchem *Bojophlebia prokopi* (obr. 13) patřící do vymřelé linie paleopterního hmyzu, která byla s rozpětím křídel 40 cm přibližně čtyřikrát větší než současné šidlo modré (*Aeshna cyanea*), jedna z našich největších vážek. Ještě větších rozměrů dosahovaly praváčky z řádu Meganisoptera,



13 Pozdně karbonská *Bojophlebia prokopi* nalezená na Kladensku byla původně považována za obrovskou pravěkou jepici. Postrádá ovšem důležité znaky společné vymřelým i současným jepicím, a je tak nyní řazena pouze do skupiny Palaeoptera. Měřítko 5 cm. Foto J. Prokop

s rozpětím až úctyhodných 70 cm, jejichž zástupce *Bohemiatopus elegans* byl nalezen na světoznámé paleobotanické lokalitě lomu Ovčín u Radnic na Rokycansku. Do neuvěřitelných rozměrů jim nejspíše umožnila dorůst zvýšená koncentrace atmosférického kyslíku, která napomohla překročit limity tracheálního dýchacího systému, známé u recentních druhů. I přesto je třeba mít na paměti, že velikost těl většiny karbonské a permské hmyzí fauny byla podobná současným druhům.

Většina vážek tak rozměry nevybočovala z velikostního rozpětí dnešních zástupců, a podobala se jim i specifickou stavbou hrudi. Druhy a třetí hrudní článek srůstal v synthorax, ukrývající mohutné letové svaly, a křídla byla samostatně pohyblivá. Byli to nejspíš jedni z prvních vzdušných predátorů s výjimečnými letovými dovednostmi. Nejstarší představitel skupiny Geroptera (obr. 4) měli zadní křídla u báze širší, což je charakteristické pro dnešní různokřídlce (Anisoptera). Na prvním hrudním článku vyrůstaly postranní ploché výběžky, podobně jako u některých zástupců řádu Palaeodictyoptera. Později se ve fosilním záznamu objevují první druhy s ještě výraznějšími znaky specializace k dravému způsobu života, jako byl *Meganeurites gracilipes* (Meganisoptera) nalezený ve francouzském Commentry. Měl výrazně zvětšené složené oči, robustní ostře zubaté mandibuly, silně otrněné nohy a nápadně zkosenou hrud' umožňující chytání kořisti v letu. Tyto starobylé linie sice stále neměly na rozdíl od současných vážek na křídlech vyvinutý nodus a plamku, nesly však jiné specializace, které dokazují, že už byly schopné dosahovat při letu značných rychlostí a obratně manévrovat. V průběhu karbonu se objevují i menší formy vážek s křídly podobnými dnešním šidélkům a motýlcům. Tento typ křídel je asociován se schopností víceúčelového letu se širokým rychlostním rozmezím, kdy se hmyz dokáže i vznášet na místě a manévrovat. Zajímavé je, že některé larvy zmíněných prvohorních vážek

patrně měly postranní žábry na zadečkových člancích podobná těm, jež nacházíme u zástupců dnešních čeledí motýlců (Euphaeidae a Polythoridae). Předpokládá se, že by tyto laterální výběžky mohly být homologické žábram jepic.

V období prvohor již došlo k rozrůznění základních linií i v rámci skupiny Neoptera, a tak v karbonských a permských sedimentech nacházíme rovněž starobylé příbuzné dnešních švábů, rovnokřídlých, pošvatek, škorů apod. Zde se již setkáme s přeměnou prvního páru křídel v kožovité krytky, což značně ztěžuje jejich přesné systematické zařazení. Rovněž kmenové linie pisívek, třásněnek a polokřídlých se objevují již v pozdním karbonu. První zástupci hmyzu s proměnou dokonalou jsou známi ze stejného období, ačkoli zatím jde pouze o kmenové linie, které ještě nemůžeme přiřadit k dnešním řádům. V permu se objevují první brouci, síťokřídlí, linie vedoucí k srpícím a dvoukřídlým (Antliophora), a dokonce linie vedoucí k chrostíkům a motýlům (Amphiesmenoptera). Z tohoto období je dobře zdokumentovaná raná radiace některých podřádů brouků. Jejich přední křídla dokládají postupný přechod od méně k velmi sklerotizovaným krovkám. Jak hmyz s proměnou nedokonalou, tak i ten s proměnou dokonalou tedy tvořili důležitou součást pozdně prvohorních ekosystémů. Některé z těchto linií vymřely, zatímco jiné, v době prvohor málo rozšířené, zažily rozkvět v období druhohor a dodnes zahrnují většinu známé rozmanitosti svých řádů.

Závěrem

Vývoj křídel a letu u hmyzu je fascinující a komplexní proces, jehož výsledkem se stala obří adaptabilita a evoluční úspěch této skupiny živočichů. Přesto, především kvůli absenci fosilních dokladů o průběhu klíčových událostí v rané evoluci křídlatého hmyzu, zůstává mnoho aspektů tohoto procesu neobjasněno a nepanuje na ně jednoznačný názor. Studium křídel a letu hmyzu zůstává významnou oblastí entomologického výzkumu, která může přinést zajímavé poznatky z hlediska funkční morfologie, evoluční biologie i hmyzí fyziologie.

Vznik článku byl podpořen projektem Grantové agentury ČR (24-11498S).

Použitá literatura uvedena na webu Živy.