

**Univerzita Karlova v Praze**

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Martina Pecharová

Morfologie a taxonomie nově objevených zástupců skupiny Megaseoptera  
ze svrchního karbonu severní Číny (Insecta: Palaeodictyopteroidea)

Megaseoptera: morphology and taxonomy of newly discovered specimens  
from Upper Carboniferous of northern China (Insecta:  
Palaeodictyopteroidea)

**Diplomová práce**

Školitel: RNDr. Jakub Prokop, Ph.D.

Praha, 2013

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, 15. 8. 2013

Podpis

## Abstrakt

Palaeodictyopteroidea (Insecta: Palaeoptera) je vymřelá převážně fytofágní skupina hmyzu, která se vyskytovala od svrchního karbonu do svrchního permu. Jedním z řádů patřící do této skupiny je Megaseoptera. Přestože v rámci řádu Megaseoptera bylo dosud ustanoveno přes 20 čeledí, není kompletní morfologie tělních struktur dosud uspokojivě prostudována.

V této práci studovaný materiál pocházející ze svrchního karbonu (baškir) severní Číny přináší nové poznatky týkající se vnější morfologie zástupců řádu Megaseoptera na základě studia rozsáhlého souboru čítajícího 76 jedinců. Fosílie se vyznačují excelentním způsobem zachování křídel i ostatních tělních struktur. Jedinci byli rozřazeni především na základě křídelní žilnatiny do dvou rodů čeledí Brodiopteridae a Sphecopteridae.

Tato diplomová práce má za cíl především popsat morfologii a prozkoumat variabilitu křídelní žilnatiny v rámci jedinců dvou nově navržených druhů *Brodioptera* sp. n. a *Cyclocelis* sp. n. pocházejících z lokality v severní Číně. Za tímto účelem byly použity metody geometrické morfometrie založené na význačných bodech – srovnání centroidových velikostí, prokrustovská analýza, analýza hlavních komponent a metoda ohybných plátů. Variabilita křídelní žilnatiny i velikosti křídel mezi druhy vykazují mírné odlišnosti. Vnitrodruhové rozdíly ve variabilitě žilnatiny nebyly natolik signifikantní, aby museli být jedinci druhů rozděleni do dalších skupin. Porovnáním výsledků analýz s morfologií žilnatiny v rámci všech dosud známých druhů stejných čeledí bylo rozdělení do dvou druhů podpořeno.

V další části byly popsány a diskutovány ostatní tělní struktury nových druhů *Brodioptera* sp. n. a *Cyclocelis* sp. n., byla zaznamenána podobnost některých struktur s ostatními čeleděmi Megaseoptera, Diaphanopteroidea a již dříve objevená nápadná podobnost samčích a samičích genitálií s recentními zástupci Ephemeroptera a Odonoptera. Tato fakta mohou přispět k vyjasnění postavení řádu Megaseoptera v rámci Palaeodictyopteroidea.

**Klíčová slova:** Insecta, Palaeodictyopteroidea, Megaseoptera, křídelní žilnatina, geometrická morfometrie, svrchní karbon, Ningxia, Čína

## Abstract

The extinct insect group of Palaeodictyopteroidea (Insecta: Palaeoptera) comprised mainly phytophagous species and occurred from Upper Carboniferous to Upper Permian. Megaseoptera is one of several orders of belonging to this group. Although, the order Megaseoptera comprised over 20 described families, morphology of some body structures are insufficiently studied.

The present thesis deals with evaluation of new material comprising the extensive set of 76 fossil insect specimens from the Upper Carboniferous (Bashkirian) of northern China. The fossils having excellent state of preservation of the wings and other body structures provide new insights concerning the external morphology of Megaseoptera. All studied specimens were attributed based on wing venation pattern into two known megaseopteran genera within families Brodiopteridae and Sphecopteridae.

The aim of the present thesis is examine the morphology and variability of wing venation of two newly proposed species *Brodioptera* sp. n. and *Cyclocelis* sp. n. from site in northern China. In addition the following methods of geometric morphometrics based on landmarks were used for comparison of venational characters: a comparison of centroid size, procrustes analysis, principal component analysis and thin plate spline. Variability of wing venation and wing size between two species show differences. Intraspecific differences of wing venation are not significant enough. Thus, there is no need to separate more than two groups as one new species per genus. These results were more or less confirmed by comparison between results of wing venation variability analysis and wing venation morphology of other known species within both genera.

Finally, the morphology of other body parts of new species were described and discussed. Similarities between body structures of other megaseopteran families, selected diaphanopteroidea and already known similarity of male and female genitalia with extant Ephemeroptera and Odonatoptera were observed. These facts could contribute for clarification of systematic position of Megaseoptera within Palaeodictyopteroidea.

**Keywords:** Insecta, Palaeodictyopteroidea, Megaseoptera, wing venation, geometric morphometry, Upper Carboniferous, Ningxia, China

## Obsah

<b>1 Úvod</b> .....	<b>1</b>
<b>2 Palaeoptera</b> .....	<b>2</b>
2.1 Eupalaeoptera .....	3
2.1.1 Ephemeroptera .....	3
2.1.2 Odonatoptera .....	6
2.2 Palaeodictyopteroida .....	8
2.2.1 Řád Palaeodictyoptera .....	11
2.2.2 Řád Permothemistida .....	13
2.2.3 Řád Diaphanopteroidea .....	13
2.2.4 Řád Megasecoptera .....	15
<b>3 Materiál a metodika</b> .....	<b>22</b>
3.1 Karbon .....	22
3.2 Geologie karbonských sedimentů v Číně .....	23
3.2.1 Souvrství Tupo .....	23
3.2.2 Naleziště Xiaheyan .....	25
3.3 Materiál .....	29
3.4 Geometrická morfometrie .....	31
3.4.1 Použitá data .....	31
3.4.2 Statistické zpracování dat .....	32
3.4.3 Výsledky .....	34
<b>4 Systematická část</b> .....	<b>43</b>
4.1 <i>Brodioptera</i> sp. n. .....	43
4.1.1 Diskuze .....	52
4.2 <i>Cyclocelis</i> sp. n. .....	61
4.2.1 Diskuze .....	64
<b>5 Závěr</b> .....	<b>68</b>
<b>6 Poděkování</b> .....	<b>70</b>
<b>7 Literatura</b> .....	<b>71</b>

Příloha 1 – Tab. 2 Přehled čeledí Megasecoptera

Příloha 2 – Obrazové tabule I–V

Příloha 3 – Tab. 3, Tab. 4 Rozměry křídel

Příloha 4 – Tab. 5, Tab. 6 Členění karbonu a permu

Příloha 5 – Článek: Li, Y., Ren, D., Pecharová, M., Prokop, J. (2013)

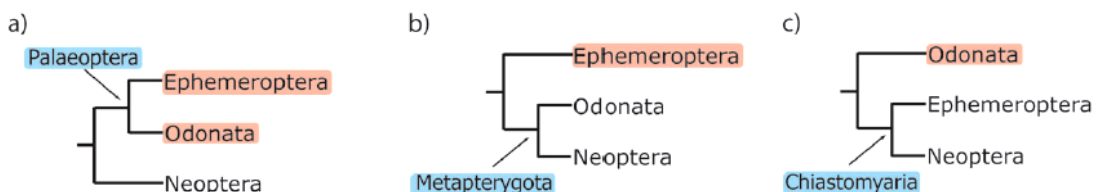
# 1 Úvod

Palaeodictyopteroidea (Insecta: Palaeoptera) je vymřelá převážně fytofágní skupina hmyzu, která se vyskytovala od svrchního karbonu do svrchního permu. Během tohoto období tvořila z hlediska početnosti a diverzity významnou část prvohorní entomofauny. Megaseoptera je jednou z linií Palaeodictyopteroidea vedle početné skupiny Palaeodictyoptera. Přestože v rámci řádu Megaseoptera bylo dosud ustanoveno 24 čeledí, není morfologie některých struktur uspokojivě prostudována (podle [Carpenter, 1992](#); [Sinitshenkova, 1993](#); [Pinto, 1986, 1994](#)). Řada čeledí je ustanovena pouze na základě křídelní žilnatiny, jen několik čeledí zahrnuje druhy popsané na rozsáhlejším počtu jedinců. Mnoho zástupců tohoto řádu bylo pojmenováno na základě jednotlivých křídel.

Cílem této práce je prostudovat nový materiál pocházející ze svrchního karbonu severní Číny. Jednotlivé jedince systematicky zařadit v rámci Megaseoptera a najít znaky převážně na křídelní žilnatině, které odlišují nový materiál s již popsanými druhy. Uvést podobnosti tělních struktur nových jedinců nejen v rámci Megaseoptera, ale i celých Palaeoptera. Rozsáhlý vzorek také umožňuje studovat v rámci Megaseoptera dosud nedostatečně prozkoumanou intraspecifickou variabilitu křídelní žilnatiny, která je zde analyzována pomocí metod geometrické morfometrie.

## 2 Palaeoptera (= Paleoptera)

[Martynov \(1923\)](#) definoval skupinu Palaeoptera od sesterské skupiny Neoptera na základě odlišné artikulace křídel. Palaeoptera na rozdíl od Neoptera postrádají přitahovací sval, který spojuje třetí axiláre a pleuru, a který je nezbytný při skládání křídel dozadu nad zadeček (viz [Matsuda, 1970](#)). Palaeoptera zahrnuje nadřády **Ephemeroptera** (se skupinou Euplecoptera zahrnující recentní jepice) a **Odonoptera** (s řádem Odonata zahrnující recentní vážky) a k nim sesterskou vymřelou skupinu **Palaeodictyopteroidea** ([Bechly, 2007](#)). Zatímco monofylie křídlatého hmyzu (Pterygota) je velmi dobře podpořena (např. [Blanke a kol., 2012](#)), objasnění vztahů mezi třemi bazálními liniemi křídlatého hmyzu (Odonata, Ephemeroptera a Neoptera) stále zůstává jedním z hlavních nedořešených problémů vyšší systematiky hmyzu. Podle alternativní hypotézy **Chiastomyaria** Schwanwitsch, 1943 (= Opisthoptera Lemche, 1940) jsou sesterské skupiny Ephemeroptera a Neoptera spojeny s bazální Odonoptera (viz obr. 1, [Simon a kol., 2009](#)). Podle jiné hypotézy – **Metapterygota** Börner, 1909 se spojují sesterské skupiny Odonoptera a Neoptera s bazální Ephemeroptera (např. [Grimaldi a Engel, 2005](#)). Aktuální morfologické práce však podporují nejčastěji uznávaný koncept **Palaeoptera** – spojení sesterských Ephemeroptera a Odonoptera s bazálními Neoptera, například na základě celkové studie morfologie hlavy ([Blanke a kol., 2012](#); [Blanke a kol., 2013](#)). Fylogenetická studie [Thomase a kol. \(2013\)](#) rovněž potvrzuje tento koncept s použitím kalibrace fosíliemi a dalšími moderními postupy. Molekulární analýzy jednoznačně nepotvrzují ani nevyvracejí monofylii Palaeoptera, přestože jsou některé založené na velkém počtu znaků (např. [Ogden a Whiting, 2003](#)).



**Obr. 1:** Tři hypotézy příbuznosti na bázi křídlatého hmyzu: (a) Palaeoptera = (Ephemeroptera + Odonata) + Neoptera, (b) Metapterygota = Ephemeroptera + (Odonata + Neoptera), (c) Chiastomyaria = Odonata + (Ephemeroptera + Neoptera); sesterský vztah skupin je vyznačen modře, bazální skupiny jsou vyznačeny červeně ([Simon a kol., 2009](#)).

Neschopnost skládat křídla nad abdomen byla považována za důkaz monofylie skupiny Palaeoptera. Tento znak však může být sympleziomorfií, protože svaly a sklerity umožňující složení křídel nad abdomen se vyvinuly až u neopterního hmyzu (Martynov, 1923). Oblast artikulace křídla se skládá z mnoha skleritů, které u jednotlivých skupin různým způsobem splývají (Kukalová-Peck, 1974a; Kukalová-Peck a kol., 2009). Dalšími charakteristickými morfologickými znaky jsou (apomorfie Palaeoptera): spojení galey a lacinie, M má vždy bazální kmen, výrazná korugace žilek (jsou výrazně konvexní či konkávní). Pleziomorfními znaky Pterygota, které můžeme pozorovat u Palaeoptera jsou: artikulární sklerity uspořádané v pásu, žilky RA a RP nemají společný kmen, RP a M u báze vzdálené, abdominální epicoxální exity v podobě lupínkovitých žaber (Kukalová-Peck, 1991). Haas a Kukalová-Peck (2001) ve své práci uvádějí dokonce 65 znaků jen na křídelní žilnatině a oblasti artikulace, kterými se odlišují Palaeoptera a Neoptera.

## 2.1 Eupalaeoptera (= Hydropalaeoptera)

Skupina zahrnuje Ephemeroptera a Odonatoptera, jejichž společné znaky jsou patrné hlavně na křídelní žilnatině. Mají výraznou korugaci žilek, příčné žilky spojují costální okraj s ScP a ScP s RA, podélné interkalární (vmezežené) žilky mají tvar Y, větve RA potlačeny (RA je sekundárně nerozvětvená – konvergence Palaeodictyoptera a Neoptera), MA spojena s RP přímo nebo krátkou sponou, CuA spojena s M přímo nebo krátkou sponou, anální spona (spojení AA s CuP), spojení kmenu RA+RP s radiálním basivenale a fulcalare, ScA vyvinuta jako costální spona, se kterou je propojena příčná žilka mezi ScP a RA (Bechly, 2007).

### 2.1.1 Ephemeroptera

Nadřád Ephemeroptera (= Ephemeroptera v širším smyslu nebo Panephemeroptera Crampton, 1928) zahrnuje vymřelé předky recentních jepic a je samotné (Kluge, 2000, 2004). První Ephemeroptera pocházejí již z karbonu.

Monofyletická skupina Euplectoptera (Kluge, 2004) zahrnuje všechny recentní jepice a čítá přes 3000 popsaných druhů patřících do více než 400 rodů ve 42 čeledích (Barber-James a kol., 2008). Jepice obývají všechny kontinenty s výjimkou Antarktidy a jejich výskyt je vázán na sladkovodní a brakické habitaty. Největší diverzita je



soustředěna do prostředí tekoucích vod (lotická prostředí) mírného a tropického pásma. Jepice jsou velmi významnými bioindikátory znečištění a kvality vody.

Vodní larvy jepic mají poměrně dlouhá tykadla a funkční ústní ústrojí na rozdíl od imag, která mají zakrnělé nefunkční ústní ústrojí a spoléhají se na živiny získané během larválního stadia. Dospělci mají krátká tykadla, pár cerců a typický mediální kaudální filament, původem z posledního abdominálního segmentu. Jepice mají dva páry křídel, přičemž druhý pár je u recentních skupin mnohem menší než první a u některých druhů zcela chybí, například u *Cloeon dipterum* (Linnaeus, 1761). Unikátním znakem Euplectoptera v rámci křídlatého hmyzu je okřídlené vývojové stadium zvané subimago, které se svléká do imaga. Subimago je považováno za pozůstatek několika imaginálních stádií, která jsou zachována u primárně bezkřídleho hmyzu (Archeognatha a Zygentoma). U některých druhů se samci páří již se subimagy samic, které si spermiu uchovávají do dospělosti, subimaga samic jiných druhů se dokonce dokáží rozmnožovat a postrádají dospělé stadium úplně (Edmunds a McCafferty, 1988).

Fylogeneze jepic není v současnosti uspokojivě rozřešena. Kluge (2004) řadí všechny recentní jepice do skupiny Euplectoptera (=Ephemeroptera sensu stricto) a dále je dělí na dvě velké skupiny. Nejdůležitějším rozlišujícím znakem je umístění úhlu oddělujícího proximální část zadního okraje předního křídla, která je v kontaktu se zadním křídlem, od zbytku okraje předního křídla (= tornus). Posteriorna (=Baetisca) mají tornus umístěn za apex CuP (obvykle až za apex AA), zatímco tornus skupiny Anteriorna (=Ephemera) je umístěn mezi apexy žilek CuA a CuP. Dříve dosti používaná klasifikace McCaffertyho (1991) rozdělovala recentní jepice do tří podřádů: Pisciforma, Setisura a Rectracheata (Bauernfeind a Soldán, 2012). Novější studie však odhalují problémy v tomto členění (Sun a kol., 2006; Ogden a kol., 2009).

Jepice jsou reprezentovány poměrně bohatým fosilním záznamem. Mezi vymřelé předky recentních jepic patří Syntonopterodea a Permoplectoptera včetně čeledi Protereismatidae (Bechly, 2007). Grimaldi a Engel (2005) do Ephemeroptera řadí všechny skupiny kromě Syntonopterodea a uvádí první jepice z nejmladšího permu. Jepicím blízcí příbuzní Syntonopterodea, patřící podle Bechly (2007) do Panephemoptera, jsou však známi již z karbonu. Syntonopterodea lze charakterizovat několika znaky na žilnatině: výrazná korugace žilnatiny, velký počet pravidelně rozmístěných příčných žilek (bez archedictyonu), CuP jednoduchá, MA u báze nápadně vyklenutá k anteriornímu okraji a v kontaktu s RP, přední větev AA nápadně vyklenutá a v bodovém kontaktu s CuP. Do této skupiny patří např. *Lithoneura lameerei*

Carpenter, 1938 ze svrchního karbonu Mazon Creek, Illinois, USA (Prokop a kol., 2010).

Další čeledi Ephemeroptera objevující se od permu do jury jsou považovány za kmenové skupiny moderních jepic – jsou to vymřelé čeledi Protereismatidae, Bojophlebiidae (viz obr. 2), Mithodontidae, Mesopleopteridae a Mesephemeridae (Grimaldi a Engel, 2005). Zástupci těchto čeledí sdílí s moderními jepicemi výraznou costální sponu na předním křídle a také mají redukovanou anální oblast zadního křídla. Naproti tomu se odlišují homonomními křídly a dobře vyvinutým ústním ústrojím dospělců. Tyto čeledi jsou řazeny do pravděpodobně parafyletického podřádu „Permoplecoptera“ (Kluge, 1998).



**Obr. 2:** *Bojophlebia prokopi* Kukulová-Peck, 1985 – gigantická jepice z čeledi Bojophlebiidae z naleziště Vrapice (důl Antonína Zápotockého, kladensko-rakovnická uhelná pánev), Česká republika (karbon, střední pennsylvan, moskov), rozpětí křídel přibližně 50 cm, měřítko 5 cm (převzato z Prokop a kol., 2010).

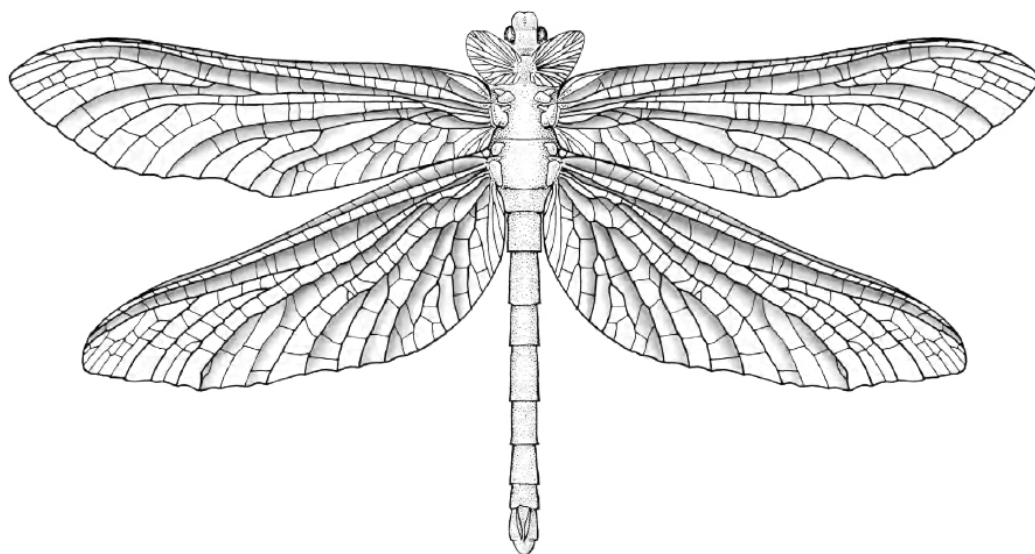
## 2.1.2 Odonoptera

Nadřád zahrnuje recentní vážky (Odonata) a všechny vymřelé skupiny známé již z karbonu (Bechly, 2007). Řád Odonata zahrnuje recentní podřády Zygoptera, Anisoptera a monotypickou reliktní čeleď Epiophlebiidae Muttkowski, 1910 (rod *Epiophlebia* Calvert, 1903), jejíž zástupci byli popsáni z Indie, Nepálu, Bhútánu, Číny, a Japonska (Carle, 2012).

Tradičně se *Epiophlebia* zařazovala do skupiny Anisozygoptera, tato skupina je však podle mnoha autorů polyfyletická či parafyletická (Carle, 1982; Fleck a kol., 2004). Problémy se zařazením vznikají díky mozaice znaků, které se objevují jak u Zygoptera tak i u Anisoptera. Tato kombinace pleziomorfních a autapomorfních znaků je pravděpodobně způsobena genetickou izolací zástupců rodu *Epiophlebia* od spodní jury (Carle, 2012).

Recentní zástupci řádu Odonata čítají kolem 6000 druhů středního až velkého hmyzu. Odonata jsou velmi rozšířené, objevují se na všech kontinentech kromě Antarktidy. Jsou výbornými letci. Jejich nejlépe vyvinutým smyslem je zrak, orientují se hlavně na základě optických podnětů, a proto mají často nápadné zbarvení (Oldberk a kol., 2007). Je u nich prostudováno mnoho typů chování, například teritoriální (Clausnitzer, 1998), epigamní a ovipoziční (Corbet, 1980; Matushkina a Lambret, 2011). Larvy jsou až na výjimky zcela akvatické, některé larvy žijící ve vlhkém prostředí (larvy Anisoptera z čeledi Petaluridae) jsou semi-terestrické (Green, 1977). Dospělci jsou díky rozmnožování spjatí se stojatými nebo tekoucími vodami. Larvy i dospělci jsou výborně přizpůsobenými a efektivními predátory vod a vzduchu (Trueman, 2007).

Mezi autapomorfie Odonoptera týkajících se křídel patří: ScP při bázi splývá s costálním okrajem, MP jednoduchá, anální spona tvaru Z tvořená žilkou CuP v bodě spojení s AA, křídla s redukovanou anální oblastí. Další znaky se nacházejí na tělních strukturách: prothorakální křidélka jsou nasměrována výrazně dopředu (zachované jen u vymřelých Geroptera), artikulační sklerity splývají ve dva větší složené celky (anteriorní costální a posteriorní radio-anální), abdomen protáhlý a relativně štíhlý, samčí gonopody zploštělé s redukovanou segmentací (Bechly, 2007).



**Obr. 3:** Rekonstrukce zástupce skupiny †Geroptera, jejich prothorakální křídélka byla namířena směrem dopředu (převzato z [Wootton a Kukalová-Peck, 2000](#) upraveno [Grimaldi a Engel, 2005](#)).

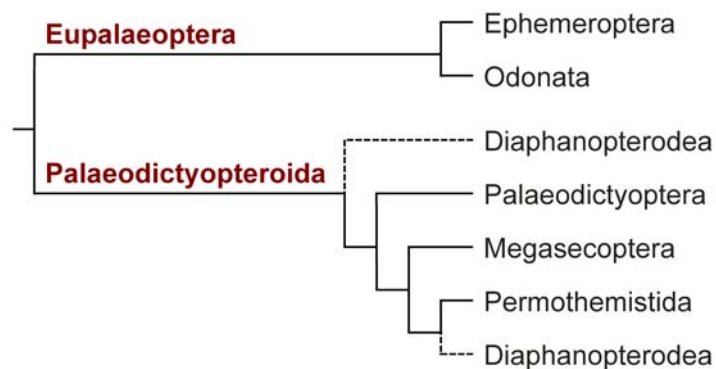
Odonatoptera se dělí na bazální †Geroptera a Neodonatoptera ([Bechly, 2007](#)). Fulcalaria a axillaria anteriorního seskupení artikulačních skleritů nejsou ještě na rozdíl od Odonata u Geroptera vzájemně splynulá ([Kukalová-Peck a kol., 2009](#)). Geroptera mají stejně jako někteří zástupci Palaeodictyopteroidea prothorakální křídélka (viz [obr. 3](#); [Wootton a Kukalová-Peck, 2000](#)). Neodonatoptera zahrnuje kromě všech recentních také mnoho vymřelých skupin, mezi nimi obecně známé Meganisoptera, do nichž patří dosud největší známý hmyz – *Meganeuropsis permiana* Carpenter, 1939 ze spodního permu, který mohl dosahovat rozpětí křídel kolem 70 cm. Jiní zástupci řádu Meganisoptera, kteří žili ve stejném období jako obrovské druhy, však dosahovali rozměrů běžných recentních vážek, rozpětí křídel druhu *Oligotypus tillyardi* Carpenter, 1931 (čeleď Paralogidae) bylo jen kolem 10 cm ([Carpenter, 1931](#)).

## 2.2 Palaeodictyopteroidea (= Palaeodictyoptera)

Zástupci této vymřelé skupiny se ve fosilním záznamu objevují ve svrchním karbonu (namur A) a mizí ve svrchním permu, tato skupina pravděpodobně nepřežila velké vymírání na konci permu. V nedávné době byl objeven údajně nejmladší zástupce Palaeodictyopteroidea z triasu z Kyrgysztánu (Béthoux a kol., 2010), ale později byl Shcherbakovem (2011) přeřazen do Titanoptera (vymřelý podřád patřící do řádu Orthoptera). Do skupiny patří řády Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Diaphanopteroidea a Permothemistida (viz obr. 4; Bechly, 2007; Kukalová-Peck, 1991). Grimaldi a Engel (2005) spojují Permothemistidae společně s Diathemidae do skupiny Diclaptera (zástupci jsou charakterizováni redukcí nebo ztrátou zadního páru křídel, nemají archedictyon – hustou síť příčných žilek), řád Palaeodictyoptera považují za parafylum a umísťují je na bázi celé skupiny.

Palaeodictyopteroidea lze podle Bechlyho (2007) charakterizovat těmito autapomorfiiemi: (1) mají výrazně specializované bodavě sací ústní ústrojí, které utváří rostrum složené z pěti styletů, s tímto typem ústního ústrojí souvisí i nápadné zvětšení a vyklenutí klypeu (přítomnost klypeální sací pumpy), (2) terminální filament u dospělců není vyvinut (konvergence k Neoptera Martynov, 1923 a Panodonata Bechly, 1996), (3) velmi dobře vyvinutá laterálně roztažená prothorakální a abdominální paranota (možný vznik sekundárním splynutím křidélek nebo žaber s tergy, souvisí s terestrickým způsobem života larev), terestrické larvy bez abdominálních žaber (Carpenter a Richardson, 1968).

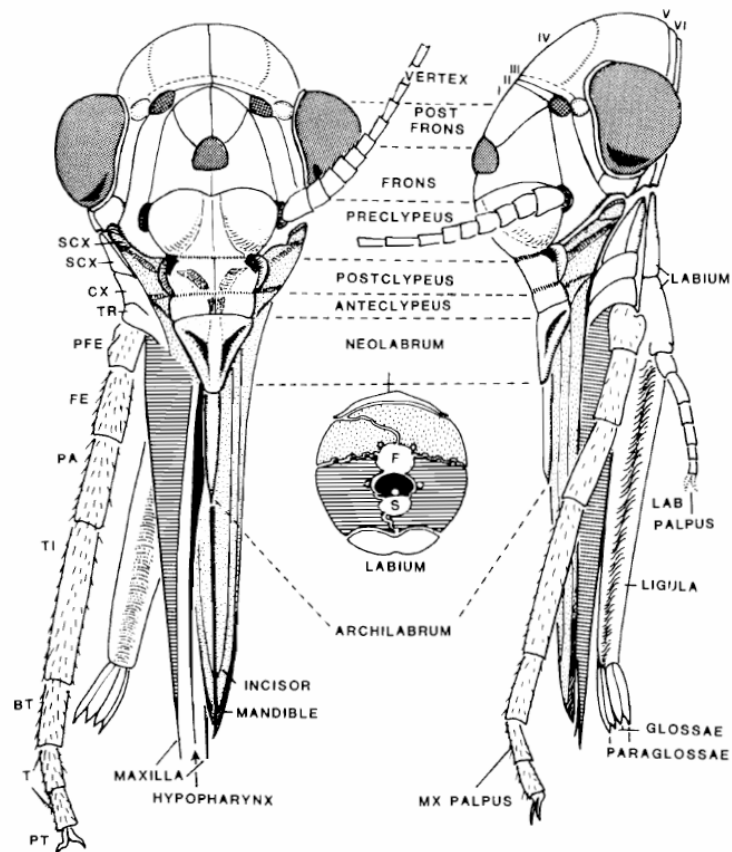
Palaeodictyopteroidea byla skupina paleopterního hmyzu, která zahrnovala asi polovinu všech známých druhů hmyzu svrchního paleozoika (Grimaldi a Engel, 2005). Za nejstaršího zástupce je dosud považována *Delitzschala bitterfeldensis* Brauckmann a Schneider, 1996 z řádu Palaeodictyoptera (čeleď Spilapteridae Handlirsch, 1906). Objevovali se v rozmanitých formách a po vymření na konci permu zaujaly jejich místo nové mesozoické neopterní druhy. Palaeodictyopteroidea zřejmě nejsou bazální skupinou křídlatého hmyzu (Pterygota), ale spíše specializovanou linií. Jsou jedinou vyšší skupinou hmyzu, která v recentní fauně nemá zástupce. Skupina je také první velkou linií fytofágního hmyzu (Grimaldi a Engel, 2005).



**Obr. 4:** Rekonstrukce vzájemných vztahů skupin v rámci Palaeoptera, přerušovaná čára vyznačuje dvě možnosti postavení Diaphanopteroidea (podle [Bechly, 2007](#)).

Mnozí zástupci skupiny Palaeodictyopteroidea byli nápadní prothorakálními křídélky s pravou žilnatinou. Tato artikulovaná křídélka byla u některých zástupců pohyblivá, mohla sloužit k pasivnímu letu. Larvy měly artikulovaná křídla a starší instary mohly pravděpodobně létat. Důkazem pro artikulaci křídel nedospělých stádií může být mimo jiné i velké množství samostatně nalézaných křídel, což poukazuje na existenci zeslabené oblasti mezi křídlem a thoraxem ([Kukalová-Peck, 1983; 1985; 1991](#)).

Další charakteristický rys tohoto nadřádu byla hypognátní hlava nesoucí bodavě-sací ústní ústrojí, které bylo tvořeno celkem pěti stylety – dvěma robustními mandibulárními stylety s ostrými zahnutými konci, dvěma maxilárními stylety (skládaly se z modifikované galey a lacinie), které se přikládaly k bodcovitému hypopharyngeálnímu styletu (viz [obr. 5](#)). Ústní ústrojí bylo v klidové poloze uloženo v prohlubni labia, skládajícího se z prodloužené liguly a distálně umístěné glossae a paraglossae, které se přikládaly na povrch hostitelské rostliny. Při penetraci rostlinného pletiva stylety se labium pravděpodobně složilo vzhůru do tvaru Z ([Kukalová-Peck, 1992](#)). Každá mandibula nesla dvě bazální artikulace. Maxilární palpy končetinového charakteru spolu s anteriorně vkloubenými prothorakálními končetinami podpíraly rostrum během přijímání potravy. Dospělci a larvy velkých druhů nasávali všechny složky šištic včetně spor, zatímco menší formy pravděpodobně konzumovaly pouze šťávy ze semen či vyvíjejících se květenstvích hojných kordaitů (předci jehličnanů řádu †Cordaitanthales) ([Kukalová-Peck, 1991](#), [Carpenter, 1992](#)). Podle dalších důkazů zástupci Palaeodictyopteroidea sáli rostlinné šťávy ze xylému a floému stromových kapradin (např. *Psaronius* z řádu Marattiales) ([Labandeira, 1996](#)).



**Obr. 5:** Rekonstrukce morfologie hlavy Palaeodictyopteroidea s bodavě-sacím ústním ústrojím, anteriorní a laterální pohled, uprostřed průřez napříč ústním ústrojím, F – potravní kanálek, S – slinný kanálek, SCX – subcoxa, CX – coxa, TR – trochanter, PFE – prefemur, FE – femur, PA – patella, TI – tibia, BT – basitarsus, Ta – tarsus, PT – pretarsus, I–VI – segmenty crania (převzato z [Kukalová-Peck, 1985](#)).

Zástupci Palaeodictyopteroidea se také vyznačovali párem dlouhých mnohočlánkových cerců s hustým pokryvem set. Končetiny byly jednoduché, v porovnání s mohutným tělem dosti krátké, tarsi pětičlánkové (u Diaphanopteroidea redukováné na tři články). Tykadla byla obvykle dlouhá nitkovitá, ale u některých čeledí řádu Megasecoptera byla podstatně zkrácena. Kladélko bylo krátké a opatřené zoubky, což naznačuje kladení vajíček do rostlinných pletiv (viz obr. 7; [Kukalová-Peck, 1992](#)). Palaeodictyopteroidea byli také pravděpodobnými původci ovipozičních jizev nalezených na rostlinách z karbonu ([Béthoux a kol., 2004](#)). Někteří zástupci skupiny měli patrné pozůstatky abdominálních končetin ([Kukalová-Peck, 1991](#)).

V ontogenezi Palaeodictyopteroidea neexistovalo žádné metamorfni stadium, v kterém by docházelo k výraznému růstu křídel a formaci artikulačních skleritů (jako u recentního holometabolního a hemimetabolního hmyzu), křídla larev byla

artikulována, rostla postupně a starší larvy mohly pravděpodobně létat (Kukalová-Peck, 1991). Ve vývoji následovalo několik subimaginálních stádií, avšak důkazy o jejich existenci ve fosilním záznamu jsou zpochybňovány (Béthoux a kol., 2008; Engel a kol., 2013). Carpenter a Richardson (1968) předpokládají, že larvy Palaeodictyoptera byly terestrické, protože na nich nebyly nalezeny žádné struktury, které by naznačovaly adaptace k vodnímu způsobu života (Grimaldi a Engel, 2005).

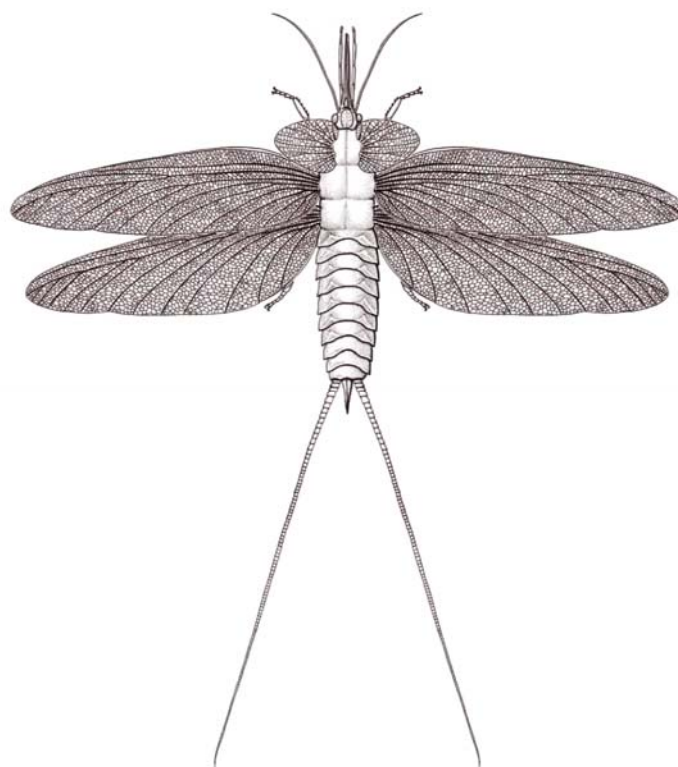
Stavba artikulačních skleritů je v jednotlivých řádech odlišná, vyskytují se od zcela vzájemně oddělených (Diaphanopteroidea) až po různé způsoby splynutí (Kukalová-Peck, 1974a; Kukalová-Peck a kol., 2009).

### 2.2.1 Řád Palaeodictyoptera

Vyskytují se od svrchního karbonu do permu a jsou nejběžněji nacházenými fosiliemi v rámci Palaeodictyopteroidea.

Zástupci patřící do tohoto řádu jsou často robustní a lze je charakterizovat velkými artikulovanými paranotálními křídélky s patrnou žilnatinou (např. *Stenodictya lobata* Brongniart, 1890, viz obr. 6), dále pak dobře vyvinutým archedictyonem a typicky širším, trojúhelníkovitým zadním křídlem se zvětšenou anální oblastí. Jejich žilnatina je typicky bohatě rozvětvená (Carpenter, 1992). Mají jedinou sponu ScA a sklerotizované anální pole. Ztratili pregenitální abdominální zbytky končetin. Coxae hrudních končetin jsou výrazně oddělené. Valvuly ovipozitoru jsou dorzálně kryty membranózním výběžkem z gonocoxitu. Larvy jsou silně sklerotizované a dorzoventrálně zploštělé. Stejně jako ostatní Palaeodictyopteroidea nemají žádné metamorfni stadium (Kukalová-Peck, 1991).





**Obr. 6:** Rekonstrukce *Stenodictya lobata* Brongniart, 1890 (Palaeodictyoptera, Dictyoneuridae) (převzato z [Kukalová-Peck, 1970](#), upraveno v [Grimaldi a Engel, 2005](#)).

Mezi apomorfní znak patří malé artikulační sklerity seskupené do tvaru obdélníku, které se skládají do 4–6 větších skleritů ([Kukalová-Peck a Richardson, 1983](#); [Kukalová-Peck, 1991](#)). Křídla některých druhů Palaeodictyoptera měla často složité barevné vzory (např. *Dunbaria fascipennis* Tillyard, 1924), které mohly sloužit k optickému rozrušení obrysu těla, jako aposematické zbarvení nebo jako prostředek komunikace při námluvách a páření ([Grimaldi a Engel, 2005](#)). Tento hmyz mohl dosahovat gigantických rozměrů s rozpětím křídel kolem 55 cm (dosud největším známým druhem je *Mazothairos enormis* [Kukalová-Peck a Richardson 1983](#), čeleď Homiopteridae). Větší druhy nacházíme pouze ve skupině †Meganisoptera (Odonatoptera).

Je známo 21 čeledí se 71 rody, hlavně z tropů severní polokoule ([Kukalová-Peck, 1970, 1983](#)). Mezi nejhojnější čeledi patřily Homiopteridae, Spilapteridae a Dictyoneuridae ([Kukalová-Peck, 1991](#)). Psychroptilidae ze svrchního karbonu byli nalezeni ve varvitických sedimentech (sedimenty ledovcových jezer), což dokládá, že se mohli vyskytovat i ve velmi studeném klimatu ([Riek, 1976](#)).

### 2.2.2 Řád Permothemistida

Ve fosilním záznamu je nacházíme pouze v permských sedimentech. Podle [Kukalové-Peck \(1991\)](#) zahrnuje dvě čeledi – Permothemistidae (z Uralu, Archangelsku – Rusko a Kansasu – USA) a Diathemidae (z Uralu). [Grimaldi a Engel \(2005\)](#) tento řád označují Dicliptera a zahrnují do něj dva podřády Diathemoptera a Permothemistida.

Řád Permothemistida byl dříve známý také jako Archodonata ([Martynov, 1932](#)). Vzácný relativně malý hmyz, pro který je charakteristické krátké rostrum, ztráta zadních křídel nebo jejich částečná redukce, dále pak redukce prothorakálních výběžků a nepřítomnost archedictyonu. Křídla mají vyvinutou plamku (pterostigma) a žilnatina nese několik apomorfních znaků: spojení mezi M + Cu a AA + Cu + CuP blízko báze, velká anální oblast, konvexní rýha mezi AA a AP, vmezeřený sektor u AP, charakteristická anální spona. Mají zbytky abdominálních končetin, samčí gonostyli a bazální části cerců esovitě prohnuté ([Kukalová-Peck, 1991](#)).

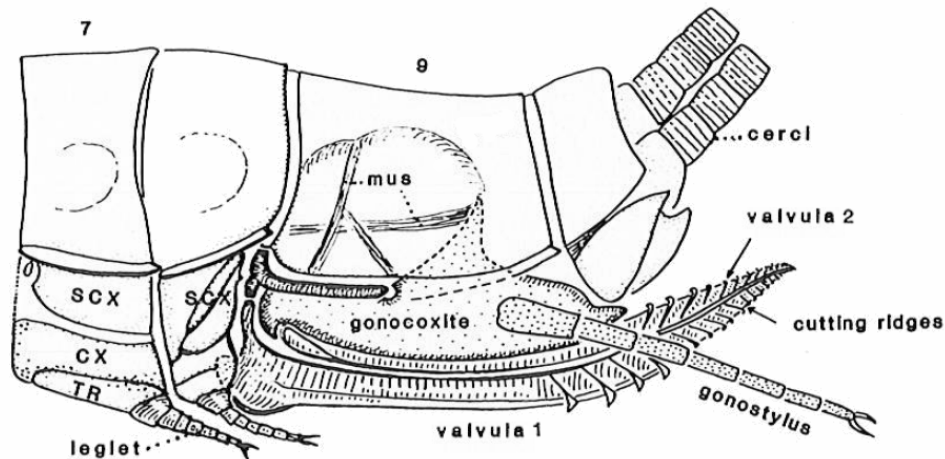
### 2.2.3 Řád Diaphanopteroidea

Vyskytují se stejně jako většina Palaeodictyopteroidea od svrchního karbonu do permu. [Bechly \(2007\)](#) navrhuje dvě možnosti postavení tohoto řádu v systému: pokud budeme považovat schopnost skládání křídel za sympleziomorfii Diaphanopteroidea a Neoptera, Diaphanopteroidea vycházejí na bázi Palaeodictyopteroidea, pokud je tato schopnost pouze konvergencí, Diaphanopteroidea vychází jako sesterská skupina Permothemistida (viz [obr. 4](#)). Diaphanopteroidea postrádají třetí axiliární sklerit, který u Neoptera umožňuje skládání křídel, pravděpodobnější je tak druhý koncept předpokládající konvergenci znaku ([Carpenter, 1947](#); [Carpenter a Richardson, 1971](#); [Kukalová-Peck, 1974b](#)).

Diaphanopteroidea byl hmyz středních až velkých rozměrů. Je známo 9 převážně permských čeledí ze severní polokoule (např. Diaphanopteridae, Elmoidae, Parelmoidae). V nejstarších vrstvách, které obsahují křídlatý hmyz, jsou nalézání poměrně vzácně ([Kukalová-Peck, 1991](#)).

Je to hmyz s redukovanými prothorakálními křídélky, specializovanými gonocoxity a redukovanou křídelní žilnatinou ([Kukalová-Peck 1974b, 1983, 1985](#)). Typ ústního ústrojí a struktura křídelní žilnatiny jsou velmi podobné zástupcům z řádu Megasecoptera. Dále se vyznačují tříčládkovými tarsi a úplnou ztrátou archedictyonu, ale jejich nejpozoruhodnějším znakem je schopnost složit křídla střeovitě nad

abdomen. To je umožněno navzájem volnými artikulačními sklerity (Kukalová-Peck, 1974a, 1991). Artikulační sklerity jsou rozmístěny v pásech a vzájemně nesplývají, blíží se tak velmi pravděpodobně ancestrálnímu stavu Pterygota. Při roztahování křídel se anální a jugální řady skleritů přibližují a zešikmují. Diaphanopteroidea z karbonu skládali křídla střechovitě na zadeček, u pokročilejších permských forem se složená křídla navzájem zcela překrývala.



**Obr. 7:** Rekonstrukce morfologie kladélka *Permuralia maculata* Kukalová-Peck a Sinishenkova, 1992 (upraveno a převzato z Kukalová-Peck, 1992), SCX – subcoxa, CX – coxa, TR – trochanter, mus – svaly, valvula 1 – první valvula, valvula 2 – druhá valvula.

Na pregenitálních abdominálních segmentech jsou končetiny, na konci abdomenu vybíhá pár dlouhých cerců. Stavba genitálií se blíží základnímu schématu Pterygota. Gonostyli se skládají z kompletní končetiny se dvěma drápkami, gonapofýzy a penis jsou článkované. Článkované jsou i valvuly ovipozitoru, okraje článků vytvářejí zuby k řezání do rostlinných pletiv (viz obr. 7, Kukalová-Peck, 1992). Larvy byly schopné přitahovat křídelní pochvy k tělu (Kukalová-Peck, 1991). Některé menší formy z permu se pravděpodobně živili krví (Kukalová-Peck a Brauckmann, 1990).

## 2.2.4 Řád Megaseoptera

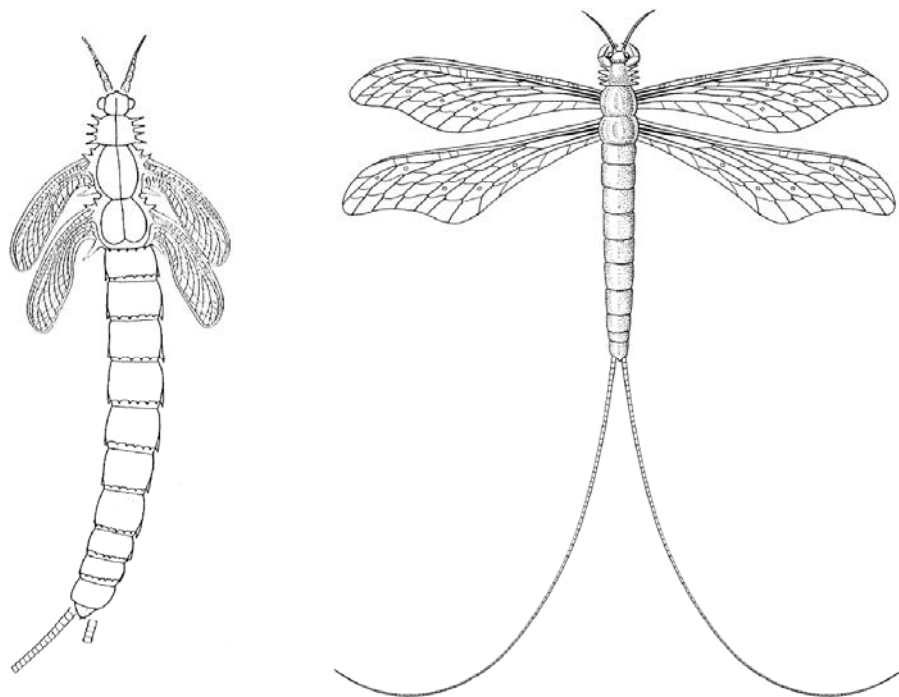
Zástupci řádu Megaseoptera se ve fosilním záznamu objevují od svrchního karbonu do svrchního permu. [Grimaldi a Engel \(2005\)](#) dělí Megaseoptera na tři hlavní skupiny: bazální Eubleptoptera a sesterské Protohymenoptera a Eumegaseoptera. Podle [Carpentera \(1992\)](#) však Eubleptoptera patří do Palaeodictyoptera, sdílí s nimi mnohé znaky (např. paranotální výběžky). Na rozdíl od nich mají mnohem méně příčných žilek, na základě tohoto znaku je [Grimaldi a Engel \(2005\)](#) přeřadili na bázi Megaseoptera. Zbylé dvě linie se liší pouze v jednom znaku, zatímco Eumegaseoptera mají výrazně široké costální pole, Protohymenoptera ho mají úzké. Mnohé čeledi tohoto řádu byly odlišeny především na základě rozdílů v žilnatině křídel, většina druhů byla ovšem popsána jen na základě izolovaných křídel ([Carpenter, 1992](#); [Nelson a Tidwell, 1987](#)). Počet čeledí není ustálen, je to mimo jiné způsobeno tím, že Megaseoptera postrádají apomorfie. [Sinitshenkova \(2002\)](#) reviduje systém – spojuje původní Megaseoptera s Permothemistida do řádu Mischopterida. V rámci tohoto řádu uvádí 4 podřády s 27 čeleděmi. V této práci je používán systém převzatý z práce [Carpentera \(1992\)](#), doplněný o další tři čeledi (viz tab. 2 v příloze 1; [Sinitshenkova, 1993](#); [Pinto, 1986, 1994](#)).

Zvláštností Megaseoptera jsou stopkovitá křídla, která pravděpodobně umožňovala pomalý vznášivý let ([Wootton a Kukalová-Peck, 2000](#)). Zástupci některých čeledí měli charakteristická srpovitá křídla a pronotum s trny (např. čeleď Mischopteridae, viz [obr. 8](#)).

Megaseoptera postrádají jednoznačné apomorfie, od Palaeodictyoptera se liší tvarem křídel, výraznějším přiblížením subcostální a radiální žilky ke costálnímu okraji a celkově zjednodušenou žilnatinou. Za možnou apomorfii lze považovat pouze specifické splývání artikulačních skleritů křídla ([Kukalová-Peck, 1974a](#)). Dalšími znaky na křídlech, které mohou charakterizovat Megaseoptera, přestože se jednotlivě objevují i u zástupců Palaeodictyoptera, jsou podle [Carpentera \(1992\)](#): dlouhá, téměř homonomní křídla s úzkou anální oblastí, přiblížení Sc a R ke costálnímu okraji, křídla v polovině nápadně široká, zužující se směrem k oběma koncům, nepravidelná a nepřilíš hustá síť příčných žilek, podélné žilky střídavě konkávní a konvexní, archedictyon vyvinut jen vzácně, membrána křídla je hyalinní, někdy s velmi výraznými barevnými vzory. Výraznými znaky na tělních strukturách jsou: nitřovitá tykadla,

bodavě sací ústní ústrojí, redukované prothorakální výběžky, štíhlé nohy a válcovitý poměrně štíhlý abdomen, velmi dlouhé cerky (často delší než celé tělo), střední kaudální filament chybí (Kukalová-Peck, 1991).

Křídla jsou v rámci čeledi Megasecoptera dosti variabilní tvarem i žilnatinou. V evoluci řádu docházelo k několika postupným změnám: (1) žilky Sc a R se navzájem přibližovaly až se téměř spojily s costálním okrajem (např. čeledě Aspidothoracidae, Protohymenidae, Bardohymenidae); (2) žilky MA a MP se spojují po různé dlouhou vzdálenost se sousedními žilkami (např. Corydaloididae, Mischopteridae, Protohymenidae); (3) počet příčných žilek se redukuje a žilky vytvářejí úplné řady (např. Mischopteridae, Protohymenidae); (4) křídla se zužují a jsou až výrazně stopkovitá (např. čeledi Sphecopteridae a Brodiidae). Tyto změny patrně vznikaly několikrát nezávisle na sobě. Výchozí tvar křídla a typ žilnatiny má pravděpodobně čeleď Corydaloididae, přestože zde již začíná splývat RP s MA a MP s CuA (Carpenter, 1992).



**Obr. 8:** Zástupci čeledi Mischopteridae, vlevo kresba larvy *Mischoptera douglassi* Carpenter a Richardson, 1968 (převzato z Carpenter a Richardson, 1968), vpravo rekonstrukce dospělé *Mischoptera nigra* Brongniart, 1885 (převzato z Carpenter, 1951 upraveno Grimaldi a Engel, 2005).

Jejich larvy jsou terestrické (plesiomorfie Palaeodictyopteroidea). Nejmladší instary mají dozadu zahnuté křídelní pochvy, které se při přechodu do každého dalšího instaru

postupně narovnávají. Křídelní pochvy jsou také zvláštní tím, že jsou s tělem propojeny pouze v místě artikulace a to pravděpodobně umožňovalo jejich pohyb (Kukalová-Peck, 1991). Larvy, nejlépe známé u čeledi Mischopteridae (viz obr. 8), mají podobné bodavě sací ústní ústrojí jako dospělci (Carpenter a Richardson, 1968). Další larvy byly zařazeny do čeledi Brodiidae, larva rodu *Lameerites* Handlirsch, 1911 zůstává nezařazená do čeledě (Carpenter, 1992).

#### 2.2.4.1 Čeleď Brodiopteridae Carpenter, 1963

Málo známá monotypická čeleď s nominotypickým rodem Brodioptera, pravděpodobně příbuzná čeledi Corydaloididae (Carpenter, 1992). Čeleď ustanovil Carpenter (1963) na základě jedinců popsaných Copelandem (1957), který je zařadil do čeledi Brodiidae (Megasecoptera). Carpenter ustanovil tuto novou čeleď z důvodu nápadně odlišných znaků na křídlech mezi těmito jedinci a Brodiidae, Brodiopteridae narozdíl od nich nemají typická stopkovitá křídla a charakteristický zoubkovaný přední okraj křídla. Dalšího jedince, který Copeland popsal jako druh *Brodioptera amii*, však Carpenter přeřadil do řádu Palaeodictyoptera do nového rodu jako *Schedoneura amii* (Copeland, 1957), čeleď Dictyoneuridae. Zástupci z čeledi Brodiopteridae pocházejí z nalezišť v Kanadě a USA (karbon, spodní pennsylvan, baškir).

Křídla a žilnatinu čeledi Brodiopteridae lze charakterizovat následujícími znaky: přední okraj křídla v proximální části téměř rovný, zadní okraj nepatrně prohnutý, křídla se směrem k bázi jen mírně zužují, ScP končí v costálním okraji, RA+RP u báze rovná, RP se 4 větvemi, žilky MA, MP, CuA a CuP jednoduché, MA není v kontaktu s RP, CuA není v kontaktu s M, nejvíce tři anální žilky, malý počet příčných žilek.

#### **Rod *Brodioptera* Copeland, 1957**

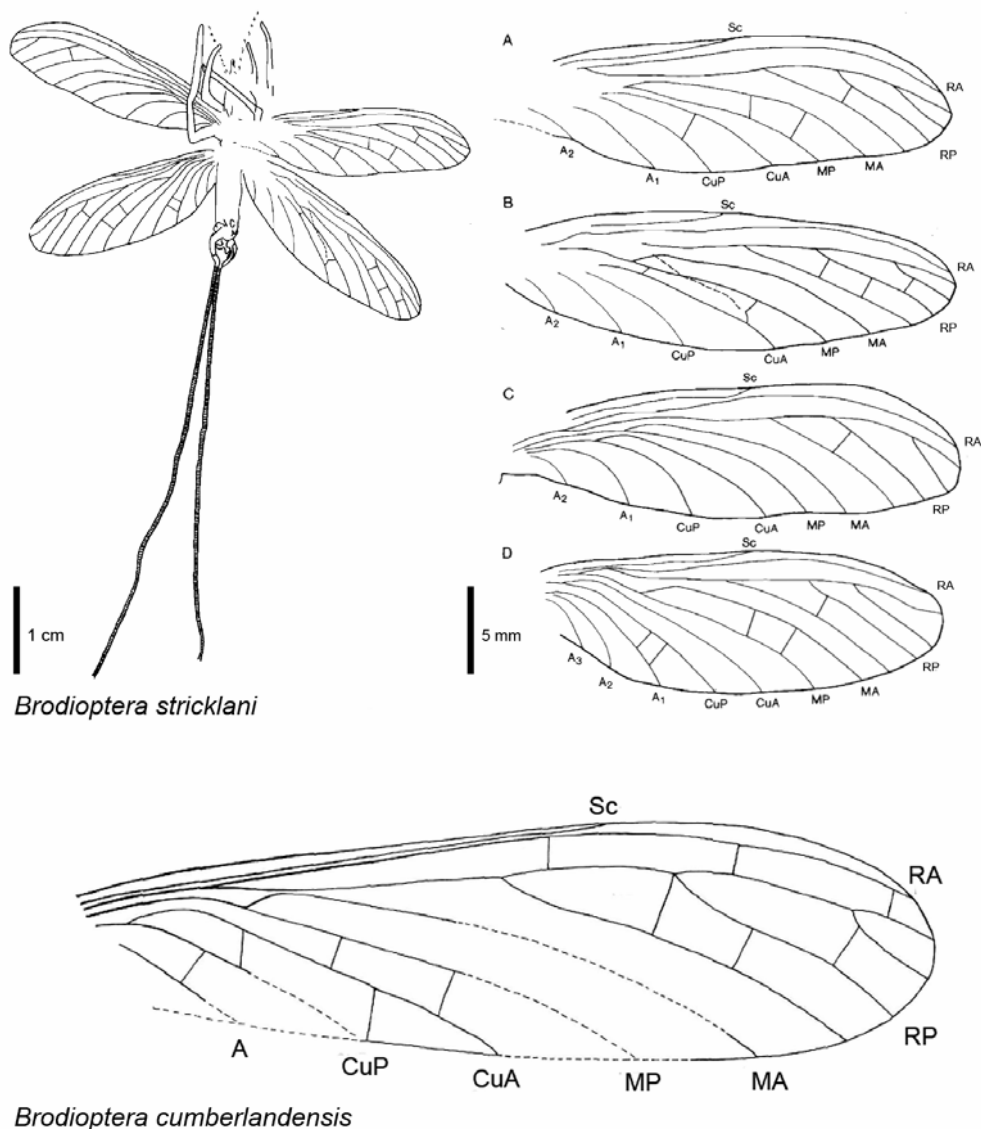
Rod zahrnuje dva druhy (viz obr. 9). Znaky na křídelní žilnatině stejné jako znaky čeledi.

#### **Typový druh: *Brodioptera cumberlandensis* Copeland, 1957**

Druh je popsán jen na základě jednoho nekompletního křídla (pozitivní a negativní otisk) z naleziště West Bay u města Parrsboro, kraj Cumberland, provincie Nové Skotsko, Kanada. Naleziště bylo zařazeno do souvrství Riversdale, westfal A, karbon (spodní pennsylvan, baškir). Délka křídla 17,0 mm, maximální šířka 4,5 mm.

*Brodioptera stricklani* Nelson a Tidwell, 1987

Druh je popsán na základě dvou jedinců. Na holotypu lze v náznaku pozorovat celé tělo, včetně samčích genitálií, dva páry křídel, cerky, hrudní končetiny a tykadla (viz obr. 9). Na druhém jedinci lze pozorovat pouze genitálie a cerky. Oba jedinci pocházejí z jílového dolu v Manning Canyon, Utah, USA, souvrství Manning Canyon, namur B, karbon (spodní pennsylvan, baškir). Složení flory na tomto nalezišti naznačuje prostředí teplé bažinaté nížiny se stálými podmínkami (Tidwell, 1975). Rozpětí křídel 57 mm, šířka všech křídel 8 mm, délka pravého a levého zadního křídla 25 mm.



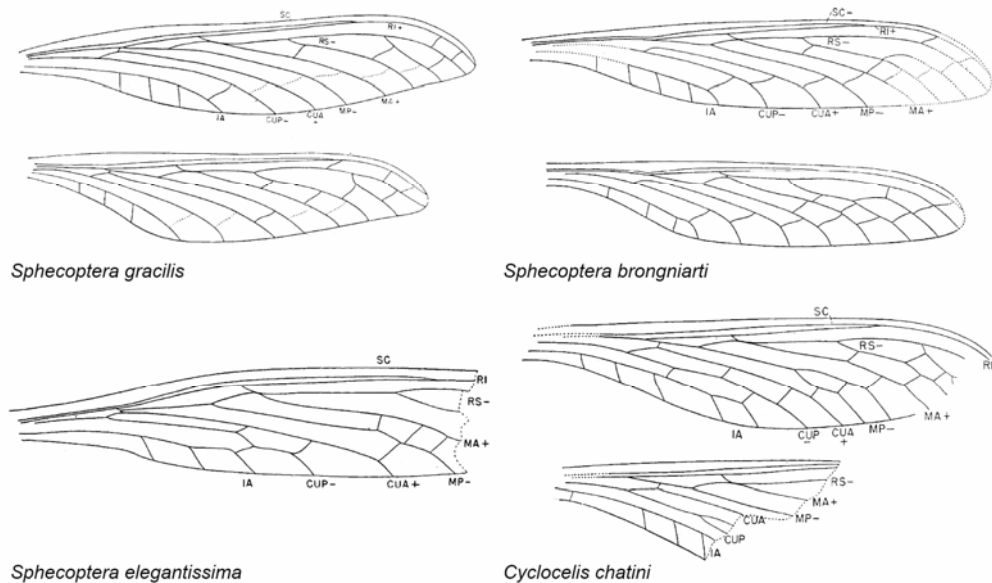
**Obr. 9:** Zástupci čeledi Brodiopteridae, nahoře – *B. stricklani* – vlevo kresba celého holotypu (jedinec leží ventrální stranou vzhůru), vpravo kresby jednotlivých křídel (A – levé přední, B – levé zadní, C – pravé přední, D – pravé zadní), (převzato z Nelson a Tidwell, 1987; upraveno), dole – *B. cumberlandensis* – kresba křídla (převzato z Carpenter, 1963; upraveno; nejširší část křídla měří 4,5 mm).

#### 2.2.4.2 Čeleď Sphecopteridae Carpenter, 1951

Zástupci této čeledi byli dříve řazeni do Mischopteridae, [Carpenter \(1951\)](#) pro ně však z důvodu příliš odlišné žilnatiny vytvořil novou čeleď. Od Mischopteridae se liší tvarem křídla, zakončením ScP v RA a rozmístěním příčných žilek. Všichni dosud popsaní zástupci pocházejí z naleziště Commeny, Francie (karbon, svrchní pennsylvan, gžel).

Křídla a žilnatinu čeledi Sphecopteridae lze charakterizovat následujícími znaky: křídla štíhlá, stopkovitá, žilnatina předního a zadního křídla podobná, Sc oddálená od costálního okraje se napojuje do RA v apikální polovině křídla, RA vybíhá do apexu, R více přiblížená Sc než u Mischopteridae, kmen M splývá s R, MA v proximální části obvykle krátce propojena s RP nebo je od RP oddálena a je s ní spojena krátkou sponou, kmen Cu je vzdálen od R+M, CuA oddálená od MP a je s ní spojena krátkou sponou, jedna anální žilka, příčné žilky patrně nejsou přítomny v costálním a subcostálním poli, podélně tvoří jen jednu kompletní řadu v hlavní části křídla.

Čeleď zahrnuje dva rody – *Sphecoptera* a *Cyclocelis* (viz [obr. 10](#)). Některé druhy byly podle různých autorů střídavě přesunovány z rodu *Sphecoptera* do rodu *Cyclocelis* a naopak. [Carpenter \(1951\)](#) tento problém vyřešil jejich jednoznačným definováním. Jedním z rozlišovacích znaků stanovil rozvětvení žilky MP (tento znak zmínil již Brongniart při popisu druhů), zatímco u rodu *Sphecoptera* je jednoduchá, u rodu *Cyclocelis* je hluboce vidlicovitě rozvětvena.



**Obr. 10:** Kresby křídelní žilnatiny jednotlivých druhů čeledi Sphecopteridae (převzato z [Carpenter, 1951](#), upraveno).



## **Rod *Sphecoptera* Brongniart, 1894**

Křídla velmi štíhlá, RP se odděluje od RA v bazální polovině křídla, RP končí třemi terminálními větvemi. Všechny ostatní žilky jsou jednoduché. Příčné žilky jsou mírně esovitě prohnuté a podélně tvoří jednu řadu. Další příčné žilky jsou uspořádané proximálně mezi RP a MA, MA a MP, někdy i mezi větvemi RP. Přední i zadní křídla mají tmavé zbarvení, ve kterém jsou nápadné světlé skvrny.

### **Typový druh: *Sphecoptera gracilis* Brongniart, 1894**

Tento druh je popsán na základě tří jedinců. Podle [Carpentera \(1951\)](#) jsou dva z nich otisky téhož jedince, kterého popisuje. Délka předního křídla 57 mm, zadního 50 mm, šířka předního i zadního 10 mm. MA je u obou křídel v kontaktu s RP. Žilka CuA je u obou křídel s M spojena krátkou příčnou žilkou. Zbarvení křídel je podobné jako u *S. brongniarti*.

### *Sphecoptera brongniarti* Meunier, 1908

Tento druh je popsán na základě jednoho dobře zachovaného jedince. Lze pozorovat tři téměř kompletní křídla, část čtvrtého a některé tělní struktury. Je to dosud nejlépe zachovaný jedinec čeledi Sphecopteridae. Odhadovaná celková délka předního křídla 42 mm, zadní křídlo je kompletní a jeho délka je 37 mm, maximální šířka předního i zadního křídla 7 mm. MA je u předního křídla v kontaktu s RP, podobně jako u *S. gracilis*, ale u zadního jsou tyto žilky oddáleny a jsou propojeny velmi krátkou příčnou žilkou. Žilka CuA není s M spojena příčnou žilkou jako u *S. gracilis*. Světlé skvrny v tmavém zbarvení jsou seřazeny napříč do několika řad.

Na tomto jedinci lze také pozorovat tělní struktury. Hlava není s částí prothoraxu zachována, ostatní části jsou však zřetelné. Pterothorax je dlouhý 5,5 mm, abdomen je dlouhý 25 mm a 2,5 mm široký a skládá se z 10 článků. Na konci abdomenu jsou 4,5 mm dlouhé cerky, mezi nimiž vybíhá prodloužený poslední abdominální segment (stejně jako u *Mischoptera*).

### *Sphecoptera minor* (Brongniart, 1894)

Druh popsán na základě jednoho jedince, na kterém jsou patrná všechna křídla, ale jsou neúplná a žilnatina je nezřetelná. Délka předního křídla 40 mm, šířka 9 mm. Zřetelné části žilnatiny se shodují se *S. gracilis*, ale přední křídlo je relativně širší, celková velikost křídel *S. minor* je menší a *S. minor* má v tmavém zbarvení křídla větší světlé skvrny než *S. gracilis*.

*Sphicoptera elegantissima* (Meunier, 1908)

Tento druh byl popsán na základě jednoho jedince, na kterém jsou patrné dvě třetiny proximální části jednoho a jedna třetina druhého křídla. Poté co tohoto jedince Carpenter (1951) popsal, bylo preparací odkryto celé křídlo. Délka křídla je 46 mm, šířka 8 mm. Tvar křídla, zbarvení i žilnatina se podobá *S. brongniarti*, ale liší se v přiblížení CuA k M a vzájemným propojením příčnou žilkou. Carpenter (1951) uvádí možnost přiřazení tohoto jedince ke druhu *S. brongniarti*.

### **Rod *Cyclocelis* Brongniart, 1894**

Křídla štíhlá, ale mnohem širší než křídla *Sphicoptera*. RP se v porovnání se *Sphicoptera* odděluje distálně a má tři terminální větve. MP hluboce vidlicovitě větvená, všechny ostatní žilky jednoduché, příčné žilky rovné, rozmístěné v řadách podobně jako u *Sphicoptera*. Přední i zadní křídla mají tmavé zbarvení se světlými skvrnami.

**Typový druh:** *Cyclocelis chatini* Brongniart, 1894

Druh byl popsán na základě tří jedinců. Carpenter (1951) měl však při revidování tohoto rodu k dispozici pouze jednoho jedince (syntyp), který však pro popis žilnatiny dostačuje. Lze pozorovat bazální části tří křídel a čtvrté téměř kompletní křídlo. Délka předního křídla 55 mm, šířka 13 mm. Zadní křídlo zřejmě kratší než přední. Na obou křídlech jsou žilky RP a MA propojené a žilka M je spojena s CuA krátkou příčnou žilkou. Žilnatina předního a zadního křídla podobná, ale na zadním křídle je náznak rozvětvení žilky Cu. Příčné žilky tvoří jednu kompletní a druhou nekompletní podélnou řadu.

*Cyclocelis obscura* Brongniart, 1894

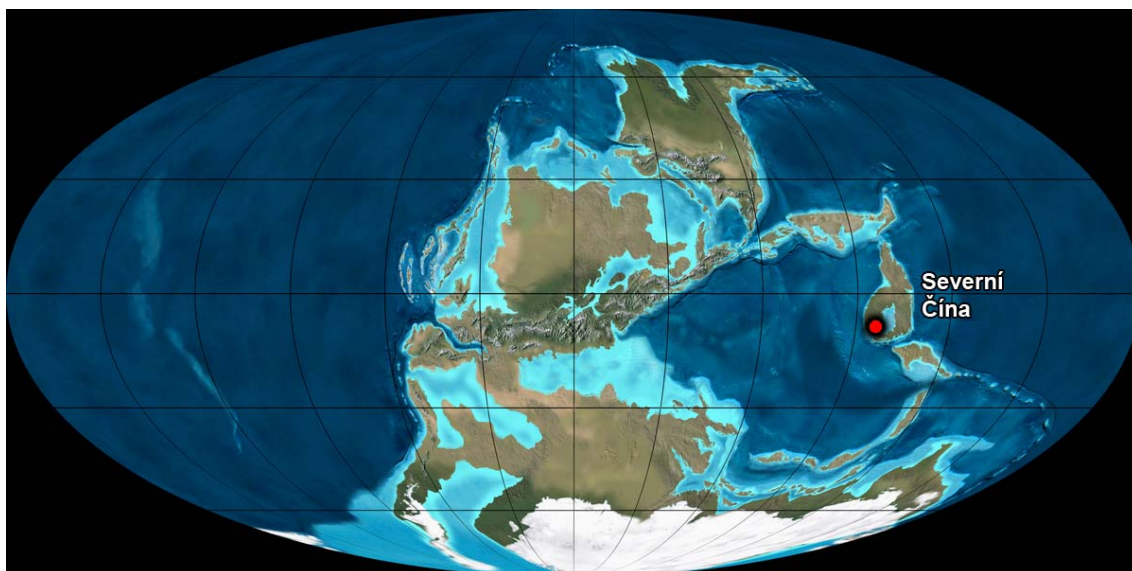
Tento druh byl popsán na základě dvou jedinců. Žilnatina jednoho z nich je velmi špatně zachována, nelze tak s jistotou určit, zda jedinec patří k tomuto druhu. Na žilnatině druhého jedince je patrné rozdělení MP, což ho zařazuje do rodu *Cyclocelis*. Od *C. chatini* se liší ve velikosti křídla (odhadovaná délka 70 mm) a krátkým propojením žilek MA a RP (tento znak může být špatně interpretován).

## 3 Materiál a metodika

### 3.1 Karbon

Karbon je geologický útvar paleozoika, jehož začátek je kladen do doby před  $358,9 \pm 0,4$  miliony let (Ma) a konec  $298,9 \pm 0,15$  Ma zpět do minulosti, trval tedy přibližně 60 Ma (Cohen a kol., 2013). Jako samostatný útvar byl vyčleněn v roce 1822 anglickými badateli Williamem D. Conybearem a Williamem Phillipsem, kteří jej pojmenovali podle typické horniny „Carboniferous“.

Období se dělí do dvou mezinárodních podútvárů: na starší – **mississipp** trvající cca 35,7 Ma (před  $358,9 \pm 0,4$  až  $323,2 \pm 0,4$  Ma) a mladší – **pennsylvan** trvající cca 24,3 Ma (před  $323,2 \pm 0,4$  až  $298,9 \pm 0,15$  Ma). Mississipp se dále člení na tři oddělení – spodní (zahrnuje stupeň tournai), střední (zahrnuje stupeň visé) a svrchní (zahrnuje stupeň serpuhov). Pennsylvan se shodně člení do tří oddělení – spodní (zahrnuje stupeň baškir), střední (zahrnuje stupeň moskov) a svrchní (zahrnuje stupně kasimov a gžel). Karbon se alternativně člení podle regionů (viz tab. 5 v příloze 4). Pozdní karbon se například v Evropě člení na namur, wesphal a stephan.



**Obr. 11:** Paleogeografická rekonstrukce rozmištění kontinentů koncem karbonu (svrchní pennsylvan, gžel, před 300 Ma), v této době se podél rovníku nacházely uhlotvorné močály, přibližné umístění naleziště Xiaheyan na kratonu Severní Čína je vyznačeno červeným bodem (převzato z Blakey, 2011).

## 3.2 Geologie karbonských sedimentů v Číně

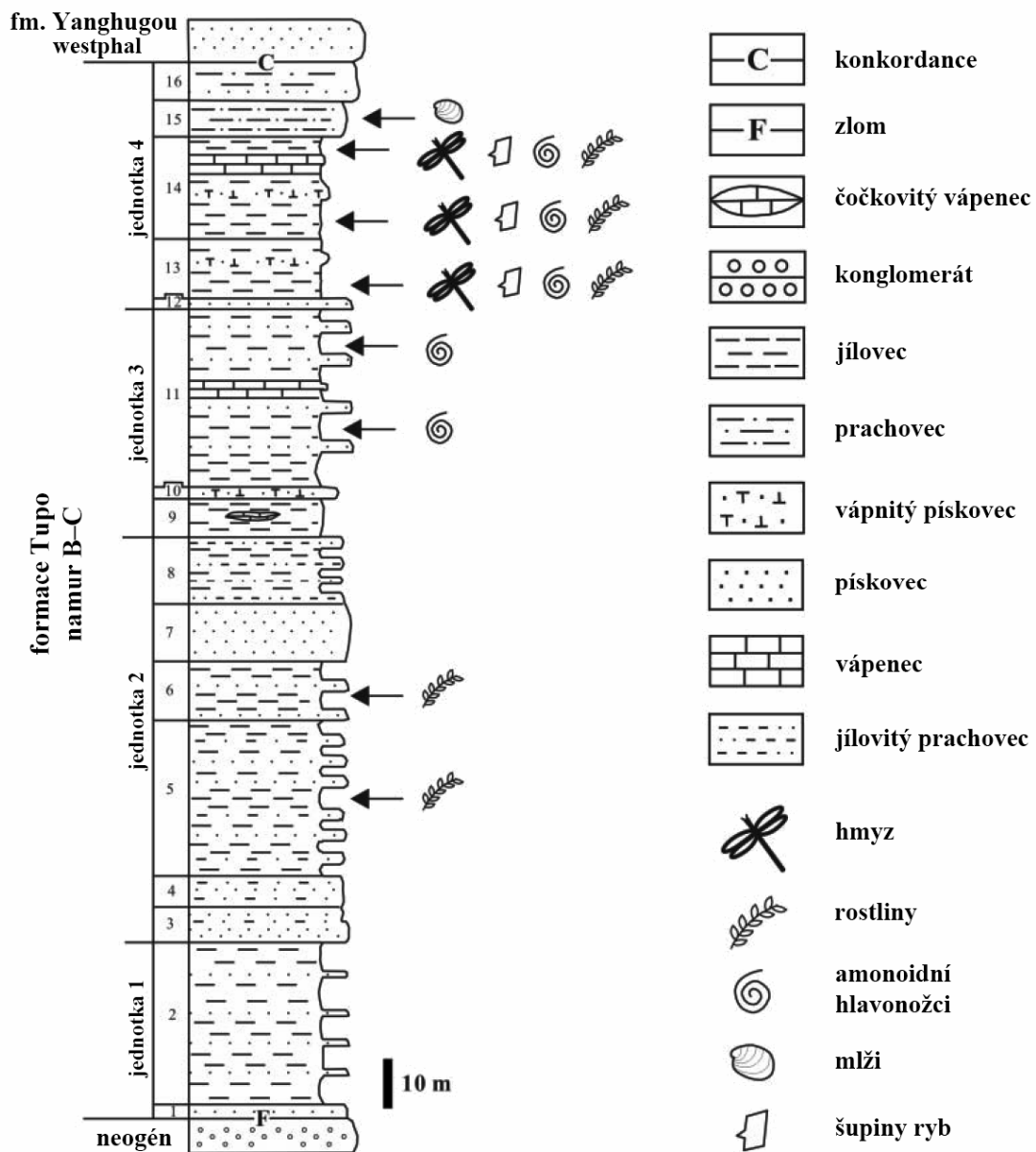
Karbonské sedimenty v severozápadní Číně vznikaly během pozdního paleozoika na jihozápadním okraji kratonu Severní Čína (viz obr. 11; Wang, 2010). Tyto sedimenty jsou biostratigraficky korelovatelné s karbonskými vrstvami v Rusku, Evropě a Severní Americe (Zhang a kol., 2012; Wang, 2010) a dělí se do několika souvrství. Je to odspodu souvrství **Jingyuan** (= Tsingyuan, *sensu stricto*), dále souvrství **Tupo** (také nazýváno souvrství Hongtuwa nebo Zhongwei), souvrství **Yanghugou** a spodní člen souvrství **Taiyuan**, jehož svrchní člen je permského stáří (Zhang a kol., 2012; Feng, 2008). Tento karbonský sled překrytý permskými vrstvami je nasunut na sedimenty neogénu (Lu a kol., 2002). Stáří karbonských sedimentů se pohybuje v intervalu od namuru B do stephanu (od spodního do svrchního pennsylvanu) (Zhang a kol., 2012).

### 3.2.1 Souvrství Tupo

Souvrství Tupo je střídavě tvořeno vrstvami terestrických a marinních facií. Na základě analýzy litologie, barvy, zrnitosti, geochemických dat a fosilní fauny a flory bylo sedimentační prostředí formace Tupo interpretováno jako laguny, tidální (přilivoodlivné) plošiny, písčiny estuárií (nálevkovité ústí řek), pobřežní a nížinné mokřady a přílivové zóny (Xie a kol., 2004).

Datování tohoto souvrství je ekvivalentní s evropským namurem B–C (Kinderscoutian – Yeadonian), což odpovídá mezinárodnímu stupni baškir (spodní pennsylvan, stáří kolem 315 Ma) (Menning a kol., 2006).

Souvrství Tupo je složeno z 230 m mocného sledu šedočerných a černých břidlic s vloženými vrstvami prachovců, pískovců a také se tu vzácně objevují čočky a vrstvy vápenců (Lu a kol., 2002; Xie a kol., 2004). Souvrství je rozděleno do čtyř jednotek (viz obr. 12). První 38,3 m mocné jednotce dominují černé břidlice s vloženými tenkými vrstvami pískovců. Obsahuje jen rozptýlené fosilní zbytky rostlin. Druhá 88,6 m mocná jednotka se skládá z šedočerných břidlic, prachovců a pískovců. Pískovce a černé břidlice spolu s vloženými vrstvami vápence a vápencových čoček tvoří třetí 51,8 m mocnou jednotku, ve které se objevují fosilie mlžů, amonoidních hlavonožců a rostlin. Většina fosilií se však nachází ve čtvrté, nejvýše položené 52,2 m silné jednotce, skládající se ze šedočerných a černých břidlic s vloženými vrstvami vápenného pískovce a vápence (Zhang a kol., 2012).



**Obr. 12:** Stratigrafické schéma formace (souvrství) Tupo na nalezišti poblíž Xiaheyuan, fm – formace (upraveno a převzato ze Zhang a kol., 2012).

### 3.2.2 Naleziště Xiaheyan

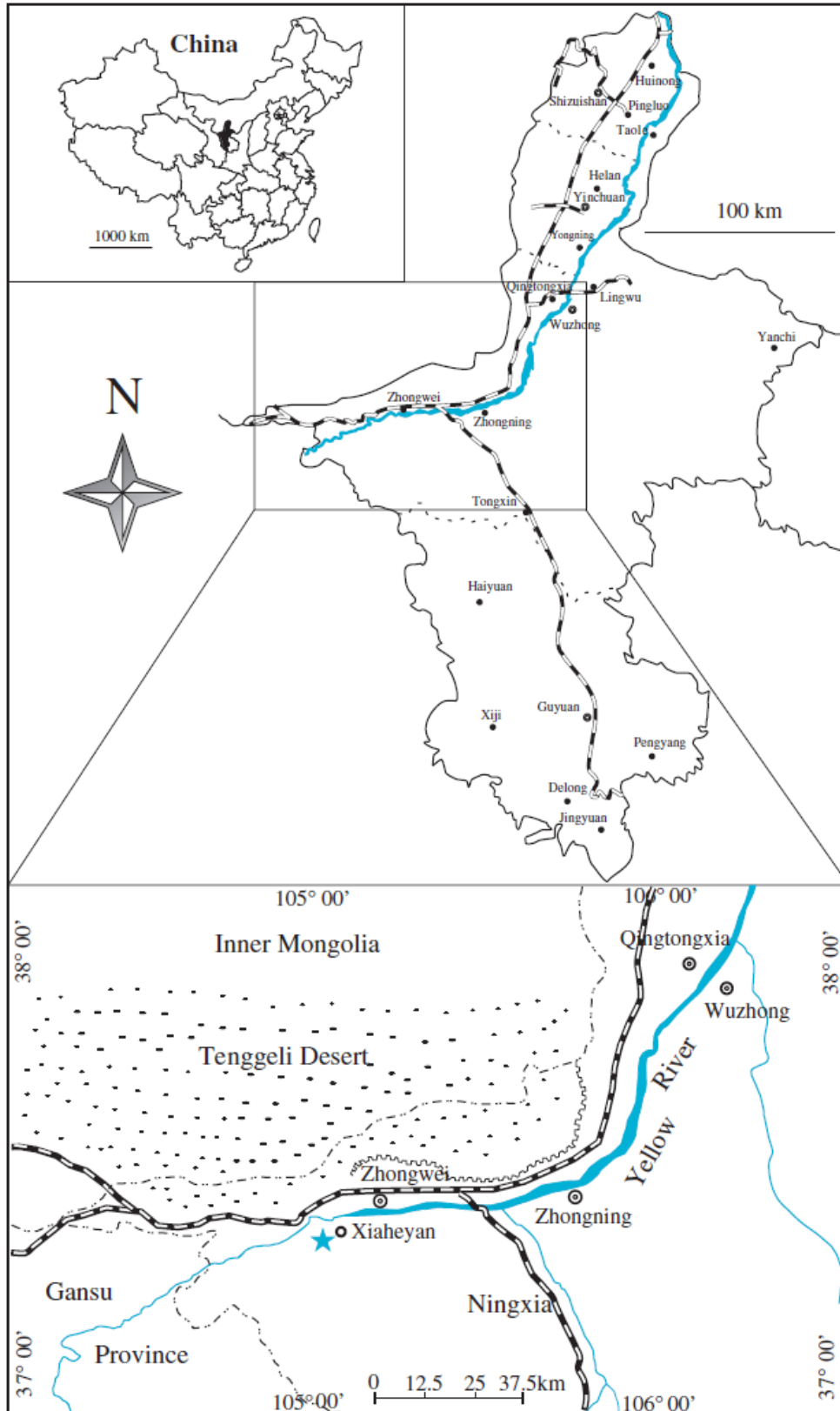
Lokalita se nachází nedaleko vesnice Xiaheyan (souřadnice: N 37° 25', E 105° 05') v horách Qilian Shan (= Jižní hory), městská prefektura Čung-wej (= Zhongwei), severní část chuijské autonomní oblasti Ningxia, severozápadní Čína (viz obr. 13; [Hong, 1998](#); [Feng, 2008](#)).

#### 3.2.2.3 Flora a fauna

Qilianshanská biota zahrnuje fosílie rostlin, hmyzu, dalších živočichů (koráli, ramenonožci, mlži, hlavonožci) a obratlovců (ryby) nalézané ve vrstvách černých břidlic souvrství Tupo na lokalitách v autonomních oblastech Ningxia, Vnitřní Mongolsko a provincii Gan-su v Číně. Název bioty je odvozen od hor Qilian Shan (= Jižní hory), podél kterých se tato naleziště nacházejí ([Prokop a Ren, 2007](#)).

Flora pozdního namuru (spodní pennsylvan) z naleziště Xiaheyan byla studována [Fengem \(2005\)](#), zahrnovala 66 druhů v 33 rodech, z nichž mnoho patřilo také do Cathaysijské flory. Cathaysijská flora byla jedním z nejrozšířenějších rostlinných společenstev pozdního karbonu a permu. Vyskytovala se na území dnešní Číny, Korey, Japonska, Laosu, Thajska, Indonésie a Malaysie. Cathaysijská flora se skládala hlavně z plavuňovitých, přesličkovitých, kaprad'ovitých, kaprad'osemenných rostlin a z nahosemenných kordaitů, což naznačuje v oblastech výskytu těchto rostlin tropické podmínky během pozdního karbonu a permu ([Sun, 2006](#)).

Na základě studia amonoidních hlavonožců a konodontů z této lokality bylo možné datovat souvrství Tupo do namuru B–C (baškir), ([Zhang, 2012](#)). Studium fosilních ryb řádu Palaeonisciformes a paryb rodu *Listracanthus* Newberry a Worthen, 1870 napomohlo k rekonstrukci sedimentačního prostředí ([Lu a kol., 2002](#)).



**Obr. 13:** Umístění naleziště u vesnice Xiaheyan (vyznačeno modrou hvězdou), městská prefektura Čung-wej (Zhongwei), autonomní oblast Ning-xia, Čína (převzato z Feng, 2008).

### 3.2.2.4 Hmyz z naleziště Xiaheyuan

Quilianshanská entomofauna zahrnuje hmyz z naleziště Xiaheyuan a představuje dosud nejstarší entomofaunu známou z Číny (Hong, 1998). Tato entomofauna je velmi abundantní a diverzifikovaná, proto také významně přispívá k poznání hmyzu v období jejich časné evoluce (Peng a kol., 2005).

Vrstvy obsahující hmyz jsou situovány ve svrchních částech souvrství Tupo. Hmyz se nachází v šedočerných a černých břidlicích vrstev 13 a 14 (viz obr. 12) spolu s fosilními rostlinami, rybami, mlži a amonoidními hlavonožci.

Některé druhy popsány z lokality Xiaheyuan jsou zastoupené i několika desítkami jedinců. Nejhojněji zastoupenými druhy jsou *Sinonamuropteris ningxiaensis* (Peng a kol., 2005) patřící do stem-Grylloblattodea (příbuzní cvrčkovců) s 96 jedinci, *Longzhua loculata* Gu a kol., 2011 patřící mezi stem-Orthoptera (příbuzní kobylek, sarančat a cvrčků) s 64 jedinci a *Gulou carpenteri* Béthoux a kol., 2011 patřící ke stem-Plecoptera (příbuzní pošvatek) s 23 jedinci. Naopak zde nepříliš abundantní skupinou jsou oproti předpokladu stem-Dictyoptera (příbuzní švábům, termitům a kudlankám) – doposud nalezeno pouze 14 jedinců patřících do této skupiny. Tafonomické zkresení abundance skupin je možné a bude pravděpodobně předmětem dalších studií (Wei a kol., v tisku).



## **Druhy hmyzu dosud popsané z lokality Xiaheyan:**

### **Palaeodictyoptera**

*Namuroninxia elegans* Prokop a Ren, 2007

*Sinodunbaria jarmilae* Li a kol., 2013

### **Odonatoptera**

*Aseripterella sinensis* Li a kol., 2013

*Erasipterella jini* (Zhang, Hong a Su, 2012)

*Oligotypus huangheensis* (Ren a kol., 2008)

*Shenzhousia qilianshanensis* Zhang a Hong, 2006

*Sylphalula laliquei* Li a kol., 2013

*Tupus orientalis* (Zhang, Hong a Su, 2012)

### **stem-Grylloblattodea**

*Sinonamuropteris ningxiaensis* (Peng a kol., 2005)

### **stem-Dictyoptera**

*Qilianiblatta namurensis* Zhang, 2013

*Kinklidoblatta youhei* Wei a kol., (v tisku)

### **stem-Orthoptera**

*Heterologus duyiwuer* Béthoux a kol., 2012a

*Chenxiella liuae* Liu a kol., 2009

*Longzhua loculata* Gu a kol., 2011

*Miamia maimai* Béthoux a kol., 2012b

*Sinopteron huangheense* Prokop a Ren, 2007

### **stem-Plecoptera**

*Gulou carpenteri* Béthoux a kol., 2011

### 3.3 Materiál

V této práci studovaný materiál je uložen v Key Lab of Insect Evolution and Environmental Changes, College of Life Sciences, Capital Normal University, Peking, Čína. Označení fosilií je ve tvaru CNU–NX1–XXX, první písmena označují uložení v Capital Normal University, další tři znaky označují lokalitu v autonomní oblasti Ningxia, za kterými následuje číslo jedince (v práci je pro přehlednost používáno také označení bez CNU–NX1). Pozitivní a negativní otisky jsou označeny písmeny *a* a *b*, toto označení nezávisí na polaritě žilnatiny.

Celkový počet studovaných jedinců je 76, jsou označeni čísly: 600–652, 493, 494, 498–501, 503, 506, 507, 513–518, 520–526, X3, X4. Z toho jsou zařazeni do druhu *Brodioptera* sp. n. (57 kusů): 600–639, 651–652, 493, 494, 498–501, 503, 506, 507, 513–518 a do druhu *Cyclocelis* sp. n. (19 kusů): 640–650, 520–526, X3, X4. Větší část materiálu tvoří pouze izolovaná křídla.

Fosilie byly pozorovány nasucho a pod vrstvou ethyl alkoholu pomocí stereoskopických mikroskopů Leica MZ12.5 a Nikon SMZ 645. Kresby křídelní žilnatiny a tělních struktur byly vytvořeny pomocí stereomikroskopu Leica MZ12.5 s nástavcem camera lucida, některé kresby vznikly v programu Adobe Photoshop 8.0 na základě fotografické dokumentace a souběžném srovnání jedince pod stereomikroskopem. Všechny fotografie byly pořízeny pomocí digitálního fotoaparátu Canon EOS 550D s makroobjektivy MP-E 65mm a EF-S 60mm. Fotografie byly dále zpracovány pomocí rastrového grafického editoru Adobe Photoshop 8.0. Vektorové objekty byly vytvořeny ve vektorovém editoru Inkscape 0.48 (freeware).

#### Popis materiálu

Materiál obou zde zkoumaných druhů je popsán v systematické části, od každého druhu byl vybrán nejlépe zachovaný jedinec, u kterého jsou uvedeny a popsány všechny rozlišitelné struktury. U dalších jedinců je uveden stav zachování jednotlivých tělních struktur a některé rozměry, parametry jejich křídel jsou uvedeny v tab. 3 a 4 (viz příloha 3). Izolovaná křídla jsou zmíněna jen v těchto takulkách, kde jsou uvedeny i dostupné rozměry.

## **Křídelní žilnatina**

Podle **Kukalové-Peck (1991)** se křídelní žilnatina v základním plánu skládá z osmi hlavních žilek, které vybíhají z basivenálií artikulační oblasti. Jsou to žilky: precosta, costa, subcosta, radius, media, cubitus, anal, jugal. Všechny tyto žilky mají dva sektory – sektor anteriorní (**A**; konvexní, označuje se +) a sektor posteriorní (**P**; konkávní, označuje se -). V evoluci se tyto dvě části mohou spojovat do kmenů žilek R, M, Cu.

Zkratky označující jednotlivé žilky uvedené v pořadí od anteriorního okraje křídla po posteriorní:

**C** – costa, costální okraj křídla

**Sc, ScA, ScP** – subcosta, anteriorní / posteriorní sektor subcostální žilky

**R, RA, RP, RP+RA** – radius (kmen radiální žilky, splynutí RA+RP), anteriorní / posteriorní sektor radiální žilky – Palaeoptera ještě nemají vyvinut kmen R, a proto je pro oblast, kde podél sebe probíhají žilky RA a RP dále v textu používáno označení RA+RP

**M, MA, MP** – media (kmen mediální žilky, splynutí MA+MP), anteriorní / posteriorní sektor mediální žilky

**Cu, CuA, CuP** – cubitus (kmen cubitální žilky, splynutí CuA+CuP), anteriorní / posteriorní sektor cubitální žilky

**A, AA, AP** – anální žilka, anteriorní / posteriorní sektor anální žilky

**r-ma, m-cua, r-m** – spony, jsou to výrazné příčné žilky spojující sousedící žilky podélné

Další použité zkratky:

**LP, LZ, PP, PZ** – zkratky pro levé přední, levé zadní, pravé přední a pravé zadní křídlo, (pozn. pravá a levá strana je u druhu *Brodioptera* sp. n. popisována podle pozitivního otisku, u *Cyclocelis* sp. n. nelze vždy spolehlivě určit polaritu žilek, levá a pravá křídla jsou popisována podle lépe zachovaného otisku)

### 3.4 Geometrická morfometrie

Pro analýzu tvaru křídel byly zvoleny metody geometrické morfometrie s použitím význačných bodů (angl. landmarks). Křídla nabízejí mnoho metodologických výhod ve srovnání s ostatními tělními strukturami. Největší výhodou je dvourozměrnost křídel (třetí rozměr je téměř zanedbatelný), lze je tak snadno porovnávat mezi sebou. Křídla jsou mnohdy také jedinou strukturou, která se během fosilizačního procesu díky své odolnosti zachová. Hmyzí křídla se zachovávají jak v jantaru, tak i v kompresních fosíliích. Většinou je žilnatina v rámci rodů poměrně stabilní a jednotlivé žilky vytvářejí na místech spojení ideální místa pro umístění význačných bodů (Meulemeester a kol., 2012).

V této práci používané význačné body jsou u každého ze dvou druhů (*Brodioptera* sp. n. a *Cyclocelis* sp. n.) jednoznačně homologické, homologie význačných bodů mezi oběma druhy není dokázána, avšak je velmi pravděpodobná.

#### 3.4.1 Použitá data

Analyzovaná křídla byla nejdříve vyfotografována spolu s měřítkem (viz podkapitola 3.3 Materiál). Fotografie byly jednotně otočeny bazální částí křídla doleva. Pro analýzu bylo od každého jedince vybráno pouze jedno křídlo (viz tab. 2). U izolovaných křídel nebylo možné určit, zda je přední nebo zadní, tento fakt byl brán v úvahu při vyhodnocování výsledků. Význačné body byly na fotografie umístěny pomocí editoru programu Morphome3sc 2.0 (program vyvíjen na Matematicko-fyzikální fakultě Univerzity Karlovy v Praze), tím byly získány souřadnice, které byly dále použity v analýzách.

Jedinci byli rozděleni do dvou druhů – *Brodioptera* sp. n. a *Cyclocelis* sp. n. (viz kapitola 4 Systematická část). Byly vytvořeny celkem tři soubory význačných bodů umístěných na křídlech těchto druhů. První pro analýzu centroidové velikosti byl vytvořen tak, aby si jednotlivé význačné body obou druhů umístěním na křídle odpovídaly. Zbývající dva soubory byly vytvořeny nezávisle na sobě a obsahovaly i význačné body unikátní pro každou skupinu, jeden souhrnný soubor význačných bodů pro *Brodioptera* sp. n. (celkem 15 význačným bodů) a druhý pro *Cyclocelis* sp. n. (celkem 13 význačných bodů). Tyto soubory dat určené pro další analýzy byly dále

analyzovány zvlášť a jsou založeny na odlišných význačných bodech (rozmístění význačných bodů na křídlech viz obr. 16 a 17).

**Tab. 1:** Přehled křídel použitých pro všechny analýzy, číslo křídla v analýzách se shoduje s čísly v ordinačním diagramu PCA, P – přední křídlo, Z – zadní křídlo.

<i>Brodioptera</i> sp. n.		<i>Cyclocelis</i> sp. n.	
číslo křídla v analýzách	číslo jedince	číslo křídla v analýzách	číslo jedince
1	600 (P)	1	520
2	601 (Z)	2	521
3	602 (P)	3	525
4	606 (P)	4	526
5	607	5	640
6	609 (P)	6	641
7	612	7	642
8	621 (P)	8	643
9	627	9	644 (P)
10	628	10	646 (Z)
11	632 (P)	11	647
12	638		
13	493		
14	498		
15	499		
16	501		
17	506		
18	507		

### 3.4.2 Statistické zpracování dat

#### 3.4.2.1 Centroidová velikost

Hodnota těžištní velikosti (= centroidová velikost, CS) byla vypočítána pomocí funkce Centroid Size Template programu Morphome3cs jako odmocnina ze součtu čtverců nad vzdálenostmi mezi jednotlivými význačnými body a těžištěm (Bookstein, 1991). Na křídlech dvou porovnávaných druhů bylo vybráno 8 shodných význačných bodů: bod napojení scp-ra na ScP (*Brodioptera* sp. n.) = bod napojení ScP do RA (*Cyclocelis* sp. n.); bod rozdělení žilek RA+RP; bod prvního rozdělení větve RP; bod rozdělení žilky M; připojení spony m-cua na M; připojení spony m-cua na CuA; bod rozdělení žilky Cu a bod připojení CuA k posteriornímu okraji křídla.

Krabicové diagramy byly vytvořeny z vypočítané CS pomocí programu Past 2.16 (Hammer a kol., 2001).

#### **3.4.2.2 Prokrustovská analýza (GPA)**

Pro všechny následující analýzy byly použity dva oddělené soubory souřadnic význačných bodů (jeden pro *Brodioptera* sp. n. a druhý pro *Cyclocelis* sp. n.). Na těchto souborech dat byla jednotlivě provedena v programu Morphome3cs (Procrustes Analysis Template) (např. Goodall, 1991) zobecněná prokrustovská analýza (GPA – Generalized Procrustes Analysis). GPA zahrnuje sestavení průměrného objektu a otočení všech objektů podle něj. Další součástí je normalizace na jednotkovou těžištní velikost, tato normalizace také způsobí, že jednotlivé souřadnice význačných bodů jsou vzájemně nezávislé a odstraní vliv velikosti jednotlivých křídel. Tyto nově vytvořené souřadnice nazýváme souřadnice prokrustovské.

#### **3.4.2.3 Analýza hlavních komponent (PCA)**

Výsledné tabulky dat (po GPA) byly vloženy do programu R 2.15.3 ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)), kromě základní instalace byl použit balíček Geomorph 1.1-1 (Adams a Otarola-Castillo, 2013). V jejich rámci byla provedena analýza hlavních komponent (PCA – Principal Component Analysis) souboru prokrustovských souřadnic význačných bodů a vytvořeny ordinační diagramy. Tato analýza sumarizuje hlavní gradienty tvarové variability analyzovaných souborů křídel.

#### **3.4.2.4 Analýza variability význačných bodů**

Nejprve byly spočítány euklidovské vzdálenosti prokrustovských souřadnic jednotlivých význačných bodů u jednotlivých křídel k souřadnicím jejich těžišť (odpovídají význačným bodům průměrného tvaru získaného stejnou analýzou). Následně bylo za pomoci analýzy variance (ANOVA – ANalysis Of VAriance) zkoumáno, zda průměrná vzdálenost jednotlivých fosilií od těžiště není u některého význačného bodu vyšší než u jiných. Nulová hypotéza jednocestné analýzy rozptylu pouze testuje, zda se alespoň jedna dvojice význačných bodů od sebe liší, pro identifikaci konkrétních odlišných dvojic byly proto použity post-hoc testy, konkrétně Tukeyho metoda HSD (Honestly Significant Difference). Její výsledky na hladině  $\alpha = 0,05$  byly sumarizovány do krabicového diagramu za pomoci standardního písmenkového kódu. Celá analýza byla včetně testu a výsledné vizualizace provedena v programu R 2.15.3 v základní instalaci.

#### **3.4.2.5 Zobrazení deformací metodou ohybných plátů (TPS)**

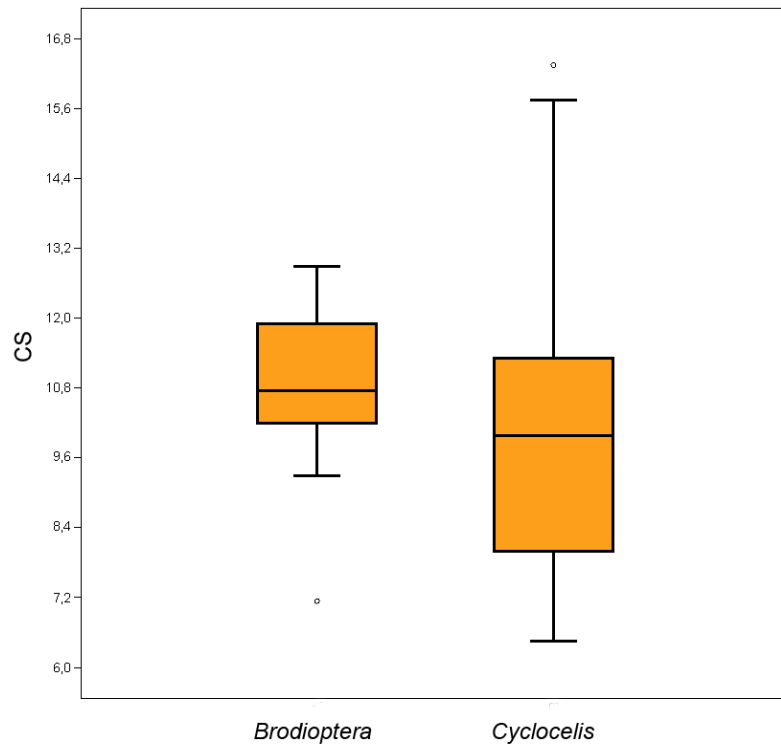
Pro analýzu dat metodou ohybných plátů (TPS – Thin Plate Spline) byly použity stejné soubory dat jako v případě PCA. Tato analýza se obvykle používá pro separaci afinních (v zásadě lineárních transformací) a neafinních složek deformací potřebných k promítnutí jednotlivých objektů do průměrného tvaru získaného prokrustovskou analýzou. Při zkoumání variability v rámci jednotlivých souborů se pak používají testy zkoumající míru odlišností neafinních složek deformací (tzv. analýza parciálních warpů). Vzhledem k tomu, že oba soubory dat představovaly vždy jen jeden druh, byla tato metoda použita pouze k vizualizaci variability jednotlivých zkoumaných jedinců.

### **3.4.3 Výsledky**

Výsledky zde prezentovaných analýz by měly napomoci k interpretaci rozdílných a shodných intraspecifických a interspecifických jevů v rámci druhů *Brodioptera* sp. n. a *Cyclocelis* sp. n.

#### **3.4.3.1 Srovnání variability centroidových velikostí**

Porovnáním variability těžištních velikostí (vizualizovaných pomocí krabicových diagramů, viz obr. 14) křídel druhu *Brodioptera* sp. n. a *Cyclocelis* sp. n. byla odhalena větší variabilita ve velikosti křídel u druhu *Cyclocelis* sp. n., tento druh se vyznačuje také větší variabilitou žilnatiny (viz kapitola 4 Systematická část). Odlehlé hodnoty pravděpodobně vznikly díky deformacím křídel.

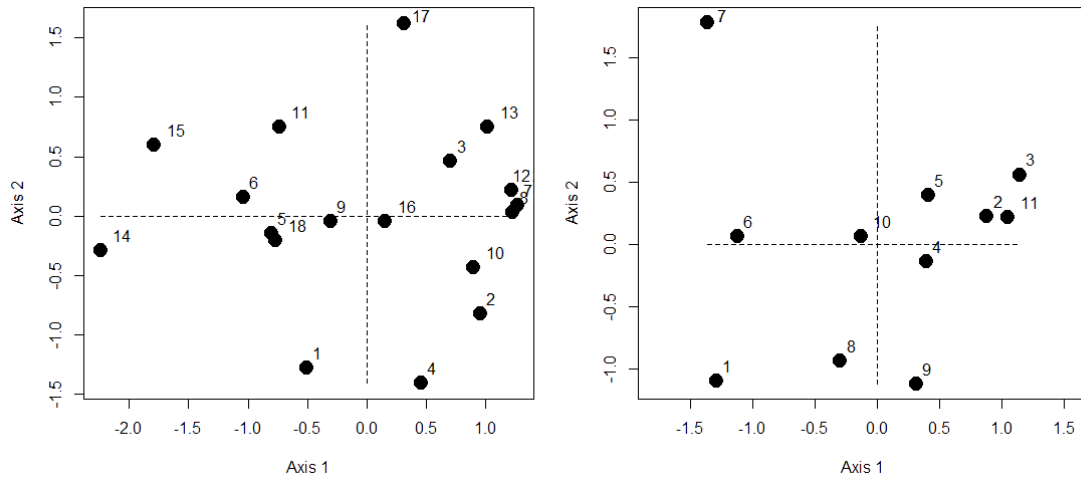


**Obr. 14:** Variabilita centroidové velikosti druhů *Brodioptera* sp. n. a *Cyclocelis* sp. n. Barevně vyznačená část vyznačuje 25–75 % hodnot (mezikvartilové rozpětí), vodorovná čára značí medián hodnot. Svislé úsečky nad a pod mezikvartilovým rozpětím se nazývají fousy a dosahují maximálně do vzdálenosti, která se rovná 1,5 násobku mezikvartilového rozpětí od mediánu. Za touto vzdáleností se nacházejí odlehlé hodnoty, zde jsou vyznačeny kroužkem.



### 3.4.3.2 Výstupy analýzy hlavních komponent (PCA)

Grafickým znázorněním výsledků PCA jsou ordinační diagramy (viz obr. 15). Oba diagramy znázorňují více než 50 % variability jednotlivých skupin. Na diagramu *Brodioptera* sp. n. nelze objekty rozdělit do nějakých patrných skupin, tento výsledek také podporuje zařazení všech jedinců k jednomu druhu. Na diagramu *Cyclocelis* sp. n. lze pozorovat větší variabilitu, přesto se jednotlivá křídla nerozdělují do jasně oddělených skupin.

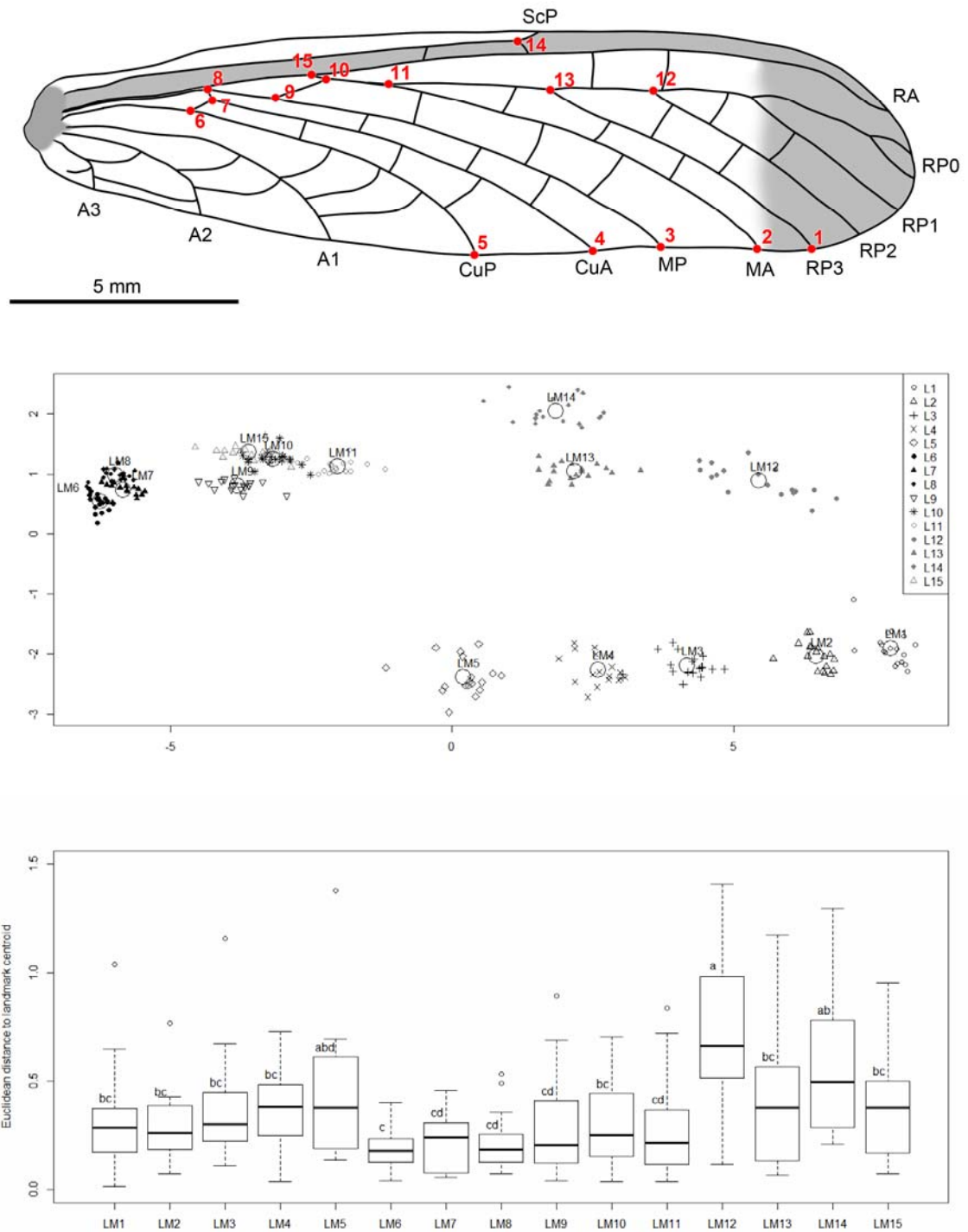


**Obr. 15:** Ordinační diagramy PCA. Vlevo diagram pro *Brodioptera* sp. n. – první (Axis 1) a druhá (Axis 2) komponenta dohromady vyjadřují 54,78 % variability, vpravo diagram pro *Cyclocelis* sp. n., první dvě komponenty vyjadřují 61,21 % variability (čísla křídel odpovídají sloupci čísla křídel v analýzách v tab. 1).

### 3.4.3.3 Variabilita význačných bodů

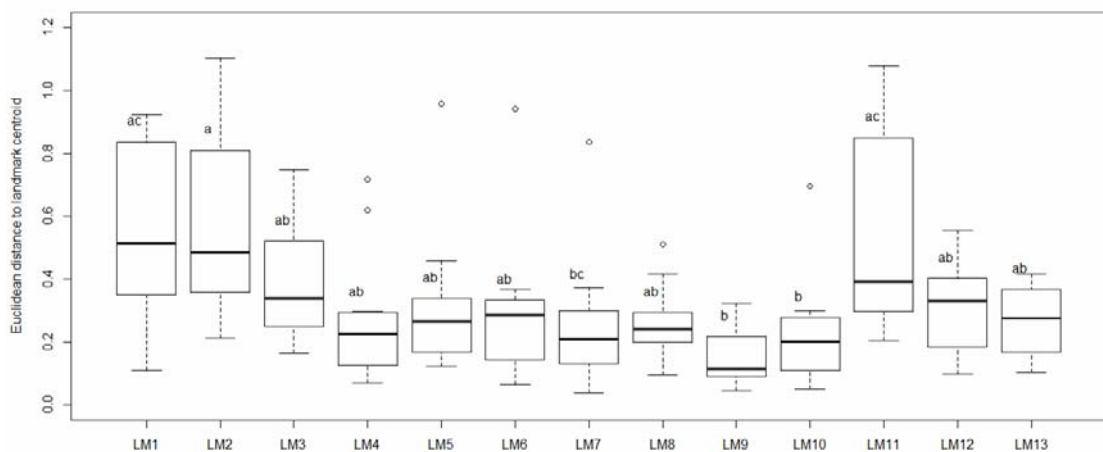
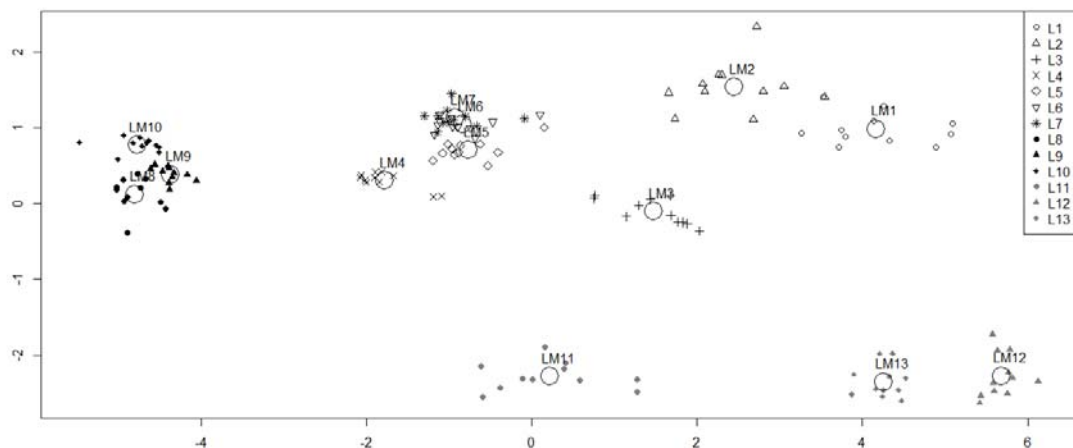
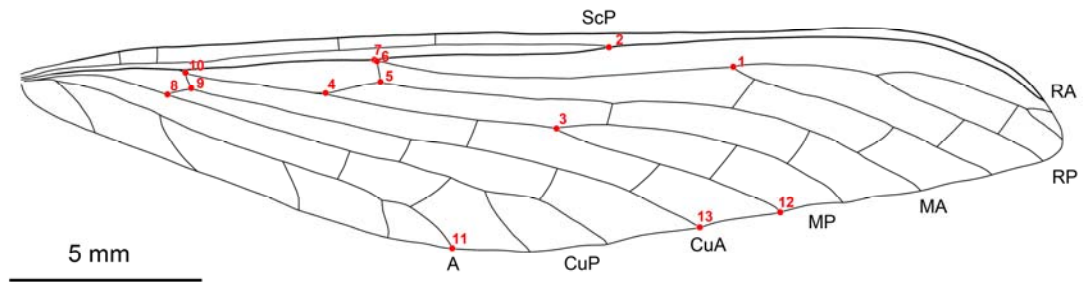
Výsledky analýzy rozptylu následně testované Tukeyho testem odhalily menší odlišnosti ve variabilitě vzdáleností jednotlivých skupin význačných bodů k centroidům. Krabicové diagramy napomohly k pochopení vztahů mezi nimi (viz obr. 16 a 17). Nejodlišnější význačný bod druhu *Brodioptera* sp. n. je umístěn v bodě druhého rozdělení RP (LM 12). Důvodem odlišnosti může být variabilita počtu větví RP od 3 do 5, jednotlivé body oddělení větví RP se v apexu posunují podle počtu větví. Stejně vysvětlení je možné i pro význačný bod LM 1 druhu *Cyclocelis* sp. n., variabilita pozice bodu LM 2 (napojení žilky ScP do RA) pravděpodobně souvisí s pozicí bodu LM 1. Variabilita pozice bodu LM 11 (napojení žilky A do posteriorního okraje) tohoto druhu může být zapříčiněna variabilitou žilky sousední – CuP je nerozvětvená nebo se větví na 2–3 terminální větve.

*Brodioptera* sp. n.



**Obr. 16:** Umístění význačných bodů na křídle *Brodioptera* sp. n. (nahore); variabilita význačných bodů v rámci 18 analyzovaných křídel s vyznačenými intervaly, kde se s 95% pravděpodobností vyskytuje průměrná hodnota, osy jsou souřadnice v prostoru vytvořeném prokrustovskou analýzou (uprostřed); variabilita euklidovské vzdálenosti od centroidů jednotlivých význačných bodů vyjádřená pomocí krabicových diagramů, vzdálenosti význačných bodů od jejich těžišť označené stejným písmenem (a,b,c) nejsou vzájemně signifikantně odlišné (dole).

*Cyclocelis* sp. n.

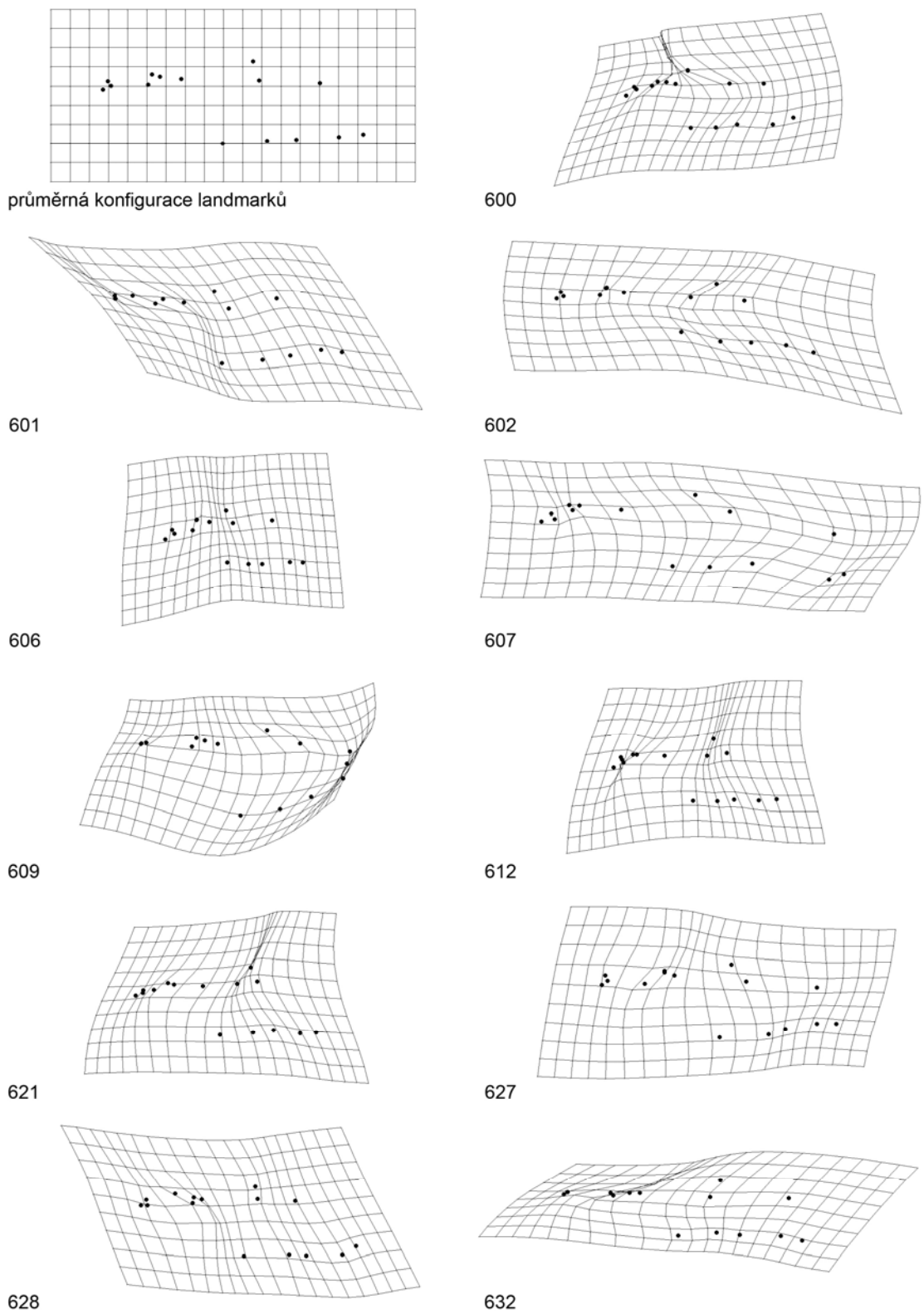


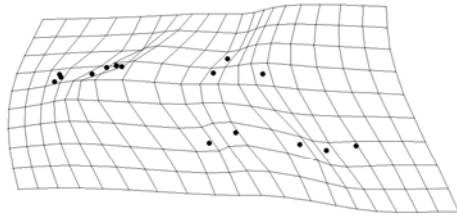
**Obr. 17:** Umístění význačných bodů na křídle *Cyclocelis* sp. n. (nahore); variabilita význačných bodů v rámci 11 analyzovaných křídel s vyznačenými intervaly, kde se s 95% pravděpodobností vyskytuje průměrná hodnota, osy jsou souřadnice v prostoru vytvořeném prokrustovskou analýzou (uprostřed); variabilita euklidovské vzdálenosti od centroidů jednotlivých význačných bodů vyjádřena pomocí krabicových diagramů, vzdálenosti význačných bodů od jejich těžišť označené stejným písmenem (a,b,c) nejsou vzájemně signifikantně odlišné (dole).

#### 3.4.3.4 Deformace

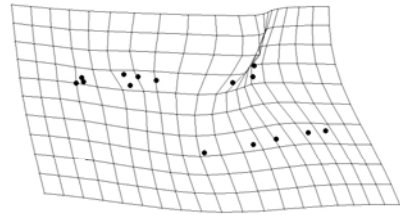
Interpretací deformace sítě byla alespoň částečně objasněna příčina variability žilnatiny. Zešikmení pravoúhlé sítě může být vysvětleno celkovou jednosměrnou deformací bloku sedimentu obsahujícího fosílie (tlak působí jedním převládajícím směrem), které jsou ve vrstvách uspořádány většinou horizontálně po vrstvách (u druhu *Brodioptera* sp. n. například jedinci číslo 493, 601, 628, 632, u druhu *Cyclocelis* sp. n. např. jedinci 520, 643, 647). Dalším druhem deformací je deformace samotného křídla před fosilizací, například různé pokroucení, poškození. Častým jevem je mírné zvlnění okraje křídla. Jiným typem deformace ovlivňující síť, může být již výše zmíněná pozice význačného bodu blízko žilky, která má variabilní počet větví.

**Obr. 18:** Přehled deformací jednotlivých křídel *Brodioptera* sp. n. zobrazených pomocí metody ohybných plátů (umístění význačných bodů na křídle viz obr. 16).

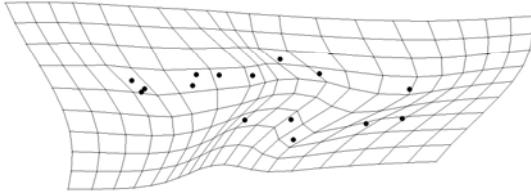




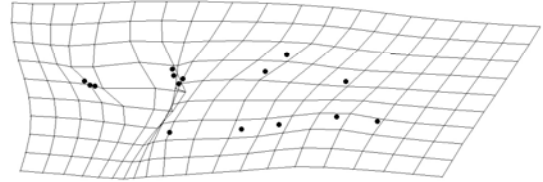
638



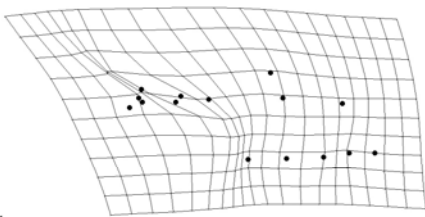
493



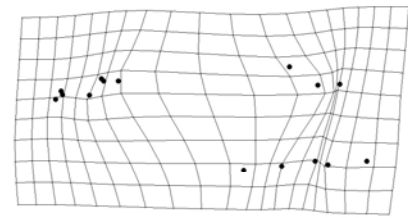
498



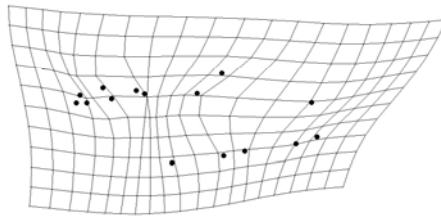
499



501

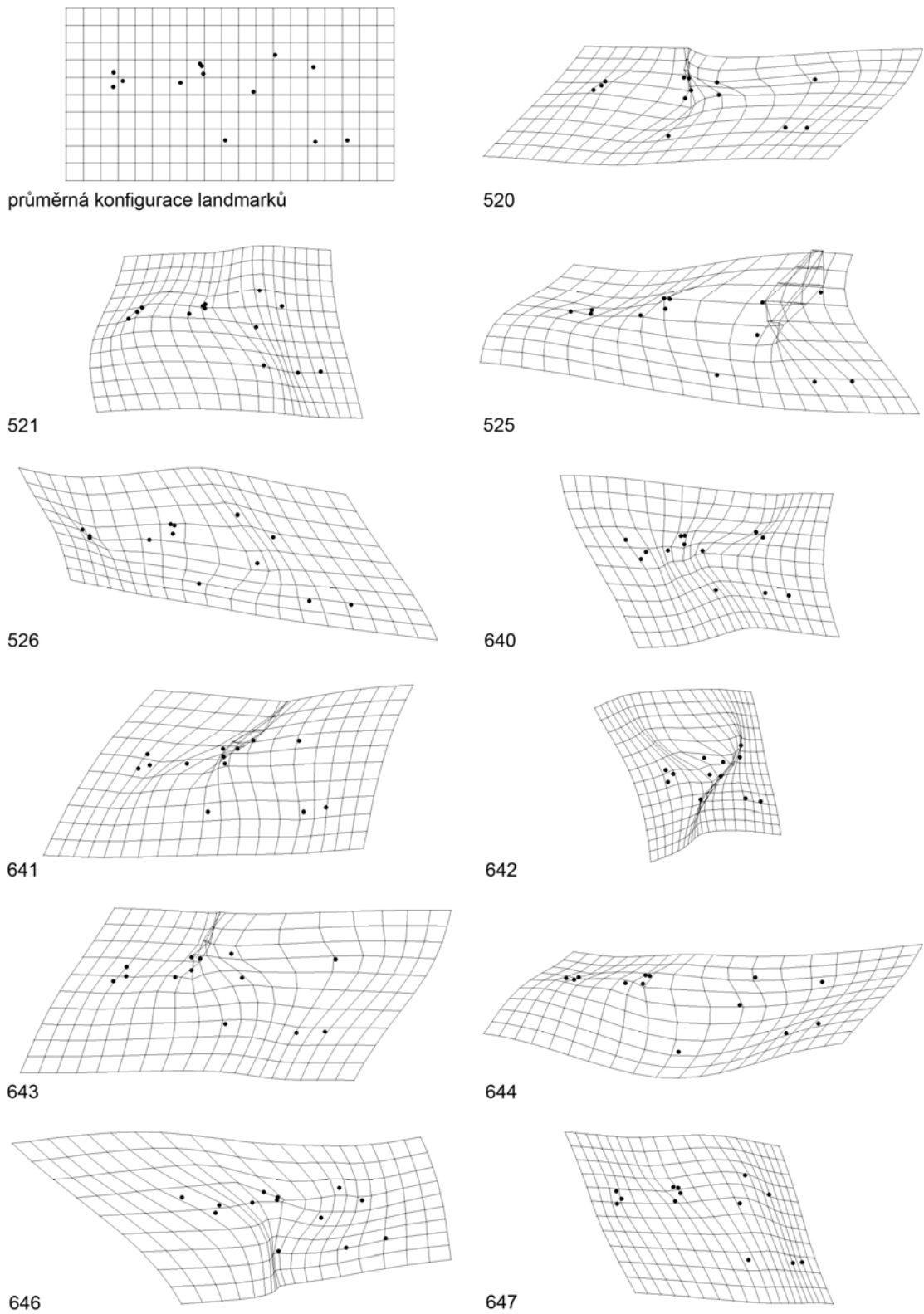


506



507

**Obr. 19:** Přehled deformací jednotlivých křídel *Cyclocelis* sp. n. zobrazených pomocí metody ohybných plátů (umístění význačných bodů na křídle viz obr. 17).



## 4 Systematická část

### 4.1 *Brodioptera* sp. n.

**Palaeodictyopteroida** Bechly, 1996

řád **Megaseoptera** Brongniart, 1885

čeleď **Brodiopteridae** Carpenter, 1963

rod *Brodioptera* Copeland, 1957

**Typový druh:** *Brodioptera cumberlandensis* Copeland, 1957

*Brodioptera* sp. n.

Tabule I–III; text obr. 20–24, 26; tab. 3

**Diagnóza:** založena na rozdílech v křídelní žilnatině. Přední okraj křídla v proximální části téměř rovný, křídla se směrem k bázi mírně zužují, ScP končí v costálním okraji, RA+RP u báze rovná, RA vybíhá do apexu, RP s několika větvemi, žilky MA, MP, CuA a CuP jednoduché, málo příčných žilek. Křídla se zbarveným apexem (několik jedinců bez tohoto zbarvení), subcostální oblast zbarvená a sklerotizovaná, ScP končí v costálním okraji přibližně v distální třetině křídla, v místě prvního rozdělení žilky RP, RP se rozděluje na 3–5 terminálních větví, M je spojena s RA+RP krátkou výrazně konvexní sponou r-m (přímo se napojuje na m-cua), MA je v kontaktu s RP po poměrně dlouhou vzdálenost, CuA je propojena s M výrazně konvexní sponou m-cua, 3–4 anální žilky, příčné žilky tvoří podélně dvě úplné řady.

**Materiál:** CNU–NX1–600a negativ a CNU–NX1–600b pozitiv: ♀, téměř kompletní jedinec, hlava zachována (oddělená od prothoraxu), ústní ústrojí není kompletní, thorax málo patrný, lze pozorovat artikulaci křídel, pravé zadní a obě levá křídla kompletní, abdomen s ovipozitorem kompletní, na konci abdomenu zachovány cerky.

**Rozměry:** celková délka těla 28,2 mm, rozpětí křídel 46,4 mm, délka hlavy včetně ústního ústrojí 9,4 mm (ústní ústrojí není kompletní), délka thoraxu 8,1 mm, rozměry jednotlivých částí končetiny (metathorakální končetiny): femur 3,4 mm, patella 0,3 mm, tibia 5,5 mm, tarsus 2,9 mm, přední a zadní křídla spolu svírají úhel 17°, celková délka abdomenu 18,3 mm, maximální šířka 5,0 mm, zachovaná část pravé cerky 17,0 mm (cerky nejsou kompletní).



**Rozměry křídel:** celková délka křídla 21,0 mm (LP), 20,3 mm (LZ), 20,7 mm (PZ), délka zachované části PP 15,2 mm; šířka v místě prvního rozdělení RP 5,0 mm (LP a PP), 5,6 mm (LZ a PZ); zbarvení dosahuje zhruba 4 mm od apexu křídla (hranice zbarvení není ostrá); Sc se vidlicovitě rozděluje 11,3 mm (LP), 11,8 mm (PP), 11,0 mm (LZ), 11,2 mm (PZ) od báze; R se rozděluje 8,3 mm (LP a PP), 7,5 mm (LZ), 7,0 mm (PZ) od báze; RP se rozděluje na tři (LP a LZ) a na čtyři (PZ) větve; první rozdělení žilky RP je vzdáleno 13,1 mm (LP s PP), 12,1 mm (LZ) a 12,3 mm (PZ) od báze; MA je na vzdálenost 1,2 mm (LP a PZ), 0,7 mm (PP), 0,8 mm (LZ), propojena s RP; M se rozděluje 6,5 mm (LP), 7,2 mm (PP), 5,8 mm (LZ), 6,0 mm (PZ) od báze; Cu se rozděluje 4,2 mm (LP), 4,3 mm (PP), 3,3 mm (LZ), 3,6 mm (PZ) od báze.

**Popis: Caput:** lze pozorovat laterální část hlavy nesoucí velmi dlouhé ústní ústrojí složené z pěti styletů, na hlavě patrné vtisky svalů ovládající stylety, nápadně klenutý clypeus a frons.

**Thorax:** prothorax výrazně menší než mesothorax a metathorax, k boku pterothoraxu artikuluje křídla, končetiny jsou dlouhé, s protáhlým femurem a tibií, mají odlišitelnou patellu a pětičlankové tarsy.

Křídla téměř homonomní a hyalinní s výrazným zbarvením na apexu křídla, protáhlá, nejširší přibližně v jedné polovině délky, v klidové poloze téměř kolmo k hrudi, zadní křídla nepatrně širší; anteriorní okraj křídla téměř rovný, v proximální části mírně konvexně vyklenutý, apex křídla zakulacený, posteriorní okraj jen nepatrně prohnutý; costální pole nejširší v místě spony cua-m, žilka ScP probíhá rovně podél žilky RA+RP a v apikální polovině křídla se napojuje do costálního okraje, subcostální pole obdélníkovité, před zakončením ScP v costálním okraji přítomna krátká výrazná příčná žilka scp-ra, pole mezi ScP a RA je zesílené, sklerotizované; RA+RP probíhá podél ScP a přibližně ve třetině délky křídla se rozděluje na RA a RP; RA se mírně přibližuje costálnímu okraji a po napojení ScP do C se RA k C již téměř nepřibližuje a probíhá paralelně až do apexu kde končí v costálním okraji; RP se po oddělení od RA oddaluje costálnímu okraji a dělí se hřebenovitě na 3 nebo 4 terminální větve, které vyplňují apex křídla; mezi žilkami RA+RP a M je v bazální části křídla velmi krátká a výrazně konvexní spona r-m; M probíhá od báze velmi blízko vedle RA+RP, za bodem umístění spony r-m se začíná žilka M oddalovat od RA+RP a přibližně na úrovni rozdělení RA+RP se žilka M rozděluje na MA a MP; MA se připojuje k RP, délka propojení MA k RP je zhruba stejná jako délka části MA před připojením k RP, MA se od RP poté odpojuje a probíhá vedle první oddělené terminální větve RP jako

jednoduchá žilka až k posteriornímu okraji křídla; MP je také jednoduchá a probíhá podél MA až k posteriornímu okraji křídla; mezi žilkami M a CuA je nápadná silně konvexní spona cua-m, přímo se napojuje na sponu r-m; Cu probíhá od báze vedle M, v bazální třetině křídla se dělí na CuA a CuP; CuA se přibližuje k M a je s ní propojena sponou m-cua, poté jde nerozdělena až k posteriornímu okraji křídla stejně jako CuP; A žilka probíhá od báze vzdálena od ostatních žilek, ze společného kmene se v jednom bodě oddělují 3 větve A; křídla mají poměrně málo příčných žilek, jsou pravidelně rozmístěné do dvou podélných řad, další příčné žilky jsou v apikální polovině křídla mezi RA a RP.

**Abdomen:** poměrně široký, válcovitý, ke konci se mírně zužuje, má 10 článků, devátý a desátý zadečkový článek je více než dvakrát delší než články 1–8, z distální část abdomenu vybíhá silně sklerotizované kladélko, mezi osmým a devátým článkem je umístěn gonoporus, který obklopují první (vybíhající z 8. článku) a druhé (vybíhající z 9. článku), valvuly tvoří ozubenou řezavou pilku, devátý článek je soudečkovitého tvaru a jsou v něm svalové vtisky, desátý článek je velmi štíhlý a prodloužený, na jeho konci vybíhá pár dlouhých mnohočlánkových ochlupených cerců.



**Obr. 20:** *Brodioptera* sp. n. – jedinec CNU–NX1–600ab, cerky nejsou zakresleny celé, zachovalá část cerců měří 17,0 mm, apex pravého předního křídla je zrekonstruován na základě levého.

Materiál: **CNU–NX1–601a** pozitiv a **CNU–NX1–601b** negativ: ♂, dobře zachovalý jedinec, hlava méně patrná, překryta končetinami, ústní ústrojí zachováno jen částečně, thorax zachován, jednotlivé části thoraxu od sebe hůře rozlišitelné, patrné připojení končetin k thoraxu, zřetelné dvě končetiny, zachováno pouze levé přední a zadní křídlo, přední je odděleno od prothoraxu, abdomen kompletně zachovaný, lze pozorovat samčí genitálie – forceps a v náznaku i další struktury, zachována jen malá část cerců.

**Rozměry:** celková délka těla 19,0 mm, odhadované rozpětí křídel 41,3 mm.

Materiál: **CNU–NX1–602a** pozitiv a **CNU–NX1–602b** negativ: ♂, kompletní dobře zachovalý jedinec, hlava výborně rozlišitelná, ústní ústrojí kompletní, lze pozorovat dlouhé maxilární palpy a velmi dlouhá nitřovitá tykadla, thorax dobře zachovaný, prothorax poškozený, obě prothorakální končetiny velmi dobře zachované, včetně bázálních částí, mezothorakální končetiny též dobře zachované, překryté prvním párem křídel, metathorakální končetiny překryty částečně abdomenem, artikulace křídel k thoraxu méně patrná, kompletně zachována všechna čtyři křídla v přirozené klidové poloze téměř kolmo od těla, abdomen dobře zachovaný, apikální část abdomenu poškozena, patrný pouze jeden gonopod, z posteriorního okraje 10. článku vybíhá pár velmi dlouhých mnohočlánekových cerců.

**Rozměry:** celková délka těla 20,6 mm, rozpětí křídel 41,0 mm, délka hlavy včetně ústního ústrojí 11,0 mm, minimální délka cerců 19,1 mm.

Materiál: **CNU–NX1–605a** negativ a **CNU–NX1–605b** pozitiv: ♂, silně deformovaný jedinec, hlava patrná, ústní ústrojí překryto končetinami a křídly, thorax méně patrný, tři končetiny poměrně dobře zachovány, z větší části zachována 2 křídla v polovině silně deformovaná, křídla postrádají zbarvení, abdomen kompletně zachovaný, v apikální části abdomenu patrný jeden gonopod.

**Rozměry:** odhadované rozpětí křídel 37,7 mm.

Materiál: **CNU–NX1–606** pozitiv: dobře zachovaný jedinec, hlava patrná z laterálního pohledu, ústní ústrojí směřuje podél okraje předního křídla, ústní ústrojí kompletní, dobře zachované všechny thorakální části, pozorovat lze tři končetiny, na jedné lze rozeznat tarsus s drápky (prothorakální končetina), křídla zachovaná pouze dvě, levé přední a část zadního, jsou zachované pouze 2 články abdomenu.

**Rozměry:** odhadované rozpětí křídel 40,4 mm, délka hlavy včetně ústního ústrojí 10,5 mm.

Materiál: **CNU–NX1–609a** negativ a **CNU–NX1–609b** pozitiv: ♀, celkově dobře zachovalý jedinec s výborně zachovalou hlavou nesoucí velké složené oči, nápadný klenutý clypeus, ústní ústrojí zřetelné, méně patrný thorax, lze rozlišit pouze několik hrudních končetin, lze pozorovat všechna (dosti deformovaná) zcela hyalinní křídla, jen levé zadní křídlo kompletní, abdomen dobře viditelný, chybí část posledního článku s cerky, zoubkovaný ovipozitor zřetelný.

**Rozměry:** celková délka těla 19,9 mm, odhadované rozpětí křídel 44,4 mm, délka hlavy včetně ústního ústrojí 9,2 mm.

Materiál: **CNU–NX1–610a** negativ a **CNU–NX1–610b** pozitiv: ♂, dobře zachovaný jedinec, hlava zachovaná jen částečně, všechny části thoraxu dobře zachované, lze rozlišit pouze bazální části několika překrývajících se končetin, křídla jsou zachována pouze dvě v nepůvodní poloze, výborně zachovaný abdomen se samčími genitáliemi v apikální části, lze dobře pozorovat jednotlivé abdominální články, patrné distálními částmi se překrývající forceps, část ochlupených cerků zachována.

**Rozměry:** celková délka těla 19,6 mm délka abdomenu 12,6 mm, šířka 3,6 mm.

Materiál: **CNU–NX1–613a** pozitiv a **CNU–NX1–613b** negativ: ♀, dobře zachovaný jedinec, hlavu nelze rozlišit, prothorakální končetiny zřetelné, thorax patrný, fragmenty křídel, téměř kompletně je zachované pouze jedno křídlo s body oddělení terminálních větví RP3 blízko sebe, kompletně zachovalý abdomen s dobře rozlišitelným ovipozitorem, je možné rozlišit jednotlivé valvuly, na konci abdomenu je vidět jen několik článků cerků.

Materiál: **CNU–NX1–614a** negativ a **CNU–NX1–614b** pozitiv: fragmentárně zachovaný jedinec, detailní struktury nezachovány, v náznaku zachována hlava s ústním ústrojím, patrná všechna čtyři křídla, zachovány tři abdominální články.

**Rozměry:** odhadované rozpětí křídel 36,5 mm, délka hlavy včetně ústního ústrojí 8,3 mm.

Materiál: **CNU–NX1–615a** negativ a **CNU–NX1–615b** pozitiv: dobře zachovaný jedinec, patrná hlava s velmi dlouhým ústním ústrojím, thorax zachovaný, zřetelné pouze končetiny prothoraxu, levá prothorakální končetina výborně zachovaná, všechna čtyři křídla jsou oddělena od pterothoraxu, lze pozorovat pouze dosti deformované bazální části křídel, zachovaných 5 abdominálních článků.

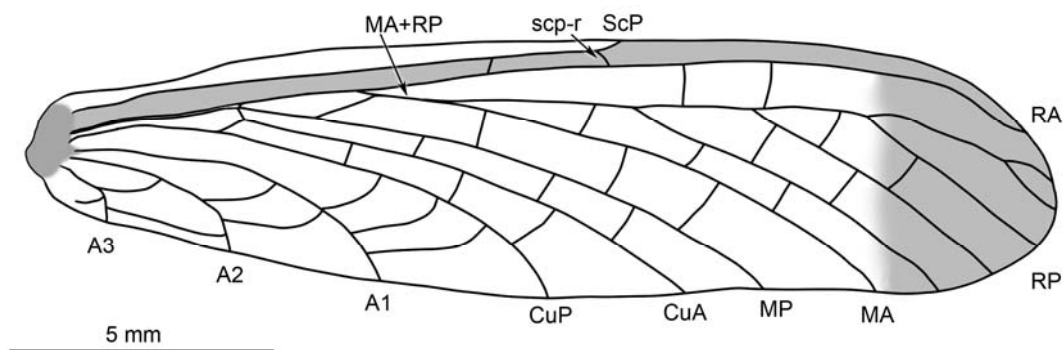
**Rozměry:** odhadované rozpětí křídel 36,5 mm, délka hlavy včetně ústního ústrojí 13,7 mm, délka thoraxu 6,5 mm.

Materiál: **CNU–NX1–617** pozitiv: ♂, výborně zachovaný jedinec, hlava velmi dobře rozlišitelná, ústní ústrojí kompletně zachované, všechny části thoraxu dobře zachované, lze pozorovat artikulační sklerity, zachované báze levých křídel a téměř kompletní pravá křídla, některé končetiny částečně překrývají abdomen, celý abdomen je velmi dobře zachovaný, hranice abdominálních článků se dají výborně rozlišit, samčí genitálie včetně gonopodů lze pozorovat z ventrálního pohledu, cerky jsou zachovány částečně.

**Rozměry:** celková délka těla 21,2 mm, odhadované rozpětí křídel 45,8 mm, délka hlavy včetně ústního ústrojí 11,6 mm, délka thoraxu 4,7 mm, celková délka abdomenu 11,3 mm, maximální šířka 3,9 mm.

Materiál: **CNU–NX1–621a** pozitiv a **CNU–NX1–621b** negativ: dobře zachovaný jedinec, hlava zachována včetně dlouhých nitřovitých tykadel, ústní ústrojí kompletně zachované, patrný thorax, metathorax zachován jen částečně, artikulační sklerity méně patrné, končetiny prothoraxu směřují dopředu k hlavě, mezothorakální končetiny jsou složeny pod tělem a částečně překrývají přední pár křídel, metathorakální končetiny zachovány jen částečně, zachované jsou bazální části všech křídel, levé přední křídlo kompletní, křídla jsou v původní klidové poloze, abdomen nezachován.

**Rozměry:** odhadované rozpětí křídel 42,2 mm, délka hlavy včetně ústního ústrojí 12,1 mm, délka tykadel 8,1 mm, přední a zadní křídla spolu svírají úhel 16°.



**Obr. 21:** *Brodioptera* sp. n., CNU–NX1–621ab (LP) – kresba křídla s vyznačenou oblastí propojení žilek MA+RP a s vyznačenou výraznou příčnou žilkou scp-r.

**Materiál:** CNU–NX1–624a pozitiv a CNU–NX1–624b negativ: ♀ dobře zachovaná apikální část jednoho křídla a oddálená posteriorní část zadečku s dobře zachovaným ovipozitorem (pravděpodobně patří jednomu jedinci), zachovaná část 7. abdominálního článku a dále celý 8., 9. a 10. (protáhlý) článek, mezi 7. a 8. článkem vychází ovipozitor s dobře patrnými valvulami V1, V2, na posledním 10. abdominálním článku lze pozorovat několik článků ochlupených cerků.

**Rozměry:** délka valvul V1 a V2 ovipozitoru 10,6 mm.

**Materiál:** CNU–NX1–632 negativ: výborně zachovaný jedinec, dobře zachovaná hlava včetně kompletního ústního ústrojí, lze pozorovat oči, klenutý clypeus, jeden maxilární palpus a část anteny, thorax dobře zachovaný, metathorax nekompletní, z větší části jsou zachované dvě končetiny, lze pozorovat všechny končetiny, zachovaná obě kompletní pravá křídla postrádající jakékoli zbarvení, abdomen nezachován.

**Rozměry:** délka hlavy včetně ústního ústrojí 6,8 mm, délka maxilární palpy 2,9 mm

**Materiál:** CNU–NX1–635 negativ: dobře zachovaný jedinec, hlava zachována částečně, všechny části thoraxu výborně zachovány, končetiny jsou zachovány jen v náznaku, patrné bazální části všech křídel včetně artikulačních skleritů, pravé zadní křídlo kompletní, zachováno 5 abdominálních článků.

**Rozměry:** odhadované rozpětí křídel 36,1 mm, délka thoraxu 5,4 mm.

**Materiál:** CNU–NX1–638 pozitiv: hlava nezachována, všechny části thoraxu zachovány poměrně dobře a kompletně zachováno pravé zadní křídlo s dobře patrnými artikulačními sklerity.

Materiál: **CNU–NX1–493a** pozitiv a **CNU–NX1–493b** negativ: ♀, dobře zachovaný jedinec, hlava není patrná, patrné všechny části thoraxu, zachována dvě křídla, pravé křídlo téměř kompletní bez malé části apexu, bazální polovina levého křídla, patrné artikulační sklerity, křídla odlomena od thoraxu, končetiny nejsou patrné, abdomen zachován téměř celý, poslední 10. abdominální článek s cerky kompletně chybí, zachován téměř celý ovipozitor, apikální část není viditelná.

Materiál: **CNU–NX1–494a** pozitiv a **CNU–NX1–494b** negativ: ♂, dobře zachovaný jedinec, hlava zachována jen z části, zachované všechny části thoraxu, viditelné bazální články několika končetin, téměř kompletně zachované jedno křídlo, zachovány všechny abdominální články včetně několika článků cerků na posledním článku, dobře zřetelné všechny části samčích genitálií.

**Rozměry:** délka thoraxu 4,9 mm, délka abdomenu 12,3 mm.

Materiál: **CNU–NX1–500a** negativ a **CNU–NX1–500b** pozitiv: dobře zachovaný jedinec, hlava kompletně zachovaná, lze pozorovat z laterálního pohledu, ústní ústrojí směřuje nad pravé přední křídlo, thorax kompletní, velmi dobře zachovaná metathorakální končetina, lze pozorovat artikulační sklerity a bazální části všech křídel, posteriorní části abdomenu nezachována, patrných 7 abdominálních článků.

**Rozměry:** délka thoraxu 6,3 mm.

Materiál: **CNU–NX1–506** negativ: ♂, dobře zachovaný jedinec, hlava nezachována, thorax patrný jen v náznaku, zachována 3 křídla, jedno křídlo zachováno téměř kompletně, abdomen deformovaný, všechny abdominální články patrné, samčí genitálie viditelné z ventrálního pohledu.

Materiál: **CNU–NX1–650a** a **CNU–NX1–650b**: ♀, jedinec zachovalý bez křídel, hlava není jasně odlišitelná, bazální části čtyř končetin dobře patrné, zachovalý abdomen bez apikální části s nekompletně zachovalým ovipozitorem.

**Materiál:** CNU–NX1–651a a CNU–NX1–651b: ♀, jedinec zachovalý bez křídel, tělní struktury viditelné z laterální strany, hlava výborně zachovalá s viditelnými stylety ústního ústrojí a patrnými svalovými vtisky, thorax zachován kompletně, patrné pouze dvě téměř kompletní končetiny, viditelné všechny abdominální články, včetně dlouhého rovného ovipozitoru, na konci abdomenu zachovány jen 4 články cerky.

**Rozměry:** celková délka těla 28,8 mm, délka hlavy včetně ústního ústrojí 16,1 mm, délka thoraxu 9,1 mm (2,0 mm prothorax, 3,5 mm mesothorax, 3,6 mm metathorax), délka abdomenu 19,8 mm, maximální šířka 4,7 mm, délka valvul V1 a V2 ovipozitoru 7,5 mm.



## 4.1.1 Diskuze

### 4.1.1.1 Křídelní žilnatina

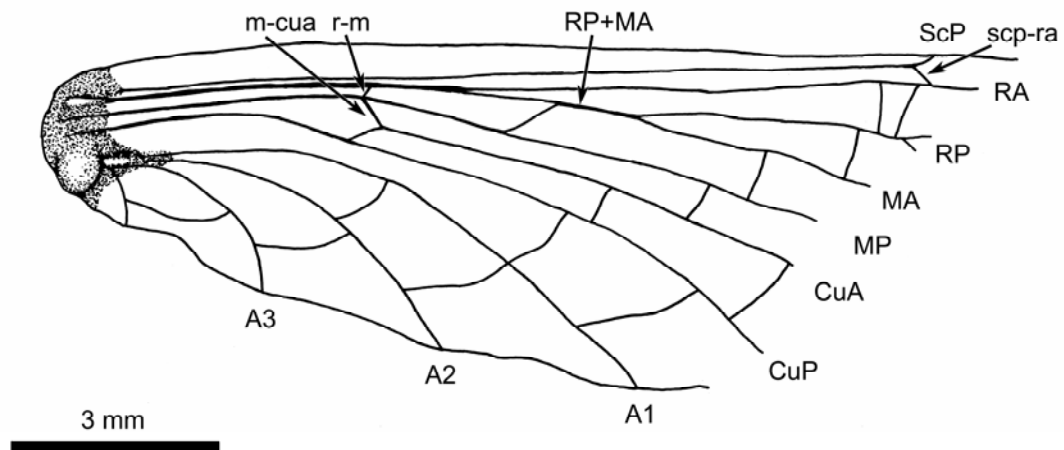
Společné znaky dosud známých druhů rodu *Brodioptera* a v této práci zkoumaného druhu *Brodioptera* sp. n., na základě kterých mohl být druh do rodu zařazen jsou: přední okraj křídla v proximální části téměř rovný, zadní okraj nepatrně prohnutý, apex zakulacený, křídla se směrem k bázi jen mírně zužují, ScP končí v costálním okraji, RA+RP u báze rovná, RA vybíhá do apexu, RP se rozděluje na několik terminálních větví, žilky MA, MP, CuA a CuP jednoduché, málo příčných žilek.

Křídla dvou dosud popsaných druhů – *Brodioptera cumberlandensis* (délka křídla 17 mm, šířka 4,5 mm) a *B. stricklani* (délka křídla 25 mm, šířka 8 mm) jsou hyalinní, nemají žádné zbarvení. Na rozdíl od nich má *Brodioptera* sp. n. tmavě zbarvené apexy křídel (jedinci 605, 609 a 632 postrádají jakékoli zbarvení), délka křídla se pohybuje v intervalu 17–24 mm, šířka 4–6 mm. Výrazná korugace žilek je patrná u *B. cumberlandensis* a *Brodioptera* sp. n. (u *B. stricklani* není patrná pravděpodobně z důvodu odlišného způsobu zachování). Žilky MA a CuA nejsou u *Brodioptera cumberlandensis* a *B. stricklani* v kontaktu se sousedními žilkami RP a M, žilka MA druhu *B. cumberlandensis* se však mnohem více přibližuje RP než u druhého druhu. Naproti tomu je u všech jedinců druhu *Brodioptera* sp. n. žilka MA přímo propojená s RP a žilka CuA je s M propojena výrazně konvexní sponou m-cua (tato spona se přímo napojuje na velmi krátkou konvexní sponu r-m). Posteriošní větev subcostální žilky druhu *B. cumberlandensis* končí v costálním okraji v distální třetině křídla (distálně od prvního rozdělení žilky RP), zatímco ScP *B. stricklani* končí přibližně v polovině křídla (proximálně od prvního rozdělení žilky RP) podobně jako u *Brodioptera* sp. n. Žilky RA+RP, M a Cu se u druhu *B. stricklani* rozdělují výrazně distálně oproti *B. cumberlandensis* a *Brodioptera* sp. n.. Žilka MA *B. stricklani* v proximální části nevybíhá tak ostře jako u *B. cumberlandensis*, MA *Brodioptera* sp. n. vybíhá velmi ostře a spojuje se s RP. Anální oblast *B. stricklani* a *Brodioptera* sp. n. je širší než u *B. cumberlandensis*. Zatímco u *B. cumberlandensis* lze pozorovat pouze jednu anální žilku, *B. stricklani* má 3 větve A a *Brodioptera* sp. n. 3–4 větve.

## Shodné prvky v křídelní žilnatině s ostatními čeleděmi

Carpenter (1963) ve své práci uvádí možnost příbuznosti čeledi Brodiopteridae s Corydaloididae a Sphecopteridae, ale tuto myšlenku blíže nezdůvodňuje (v té době měl však k dispozici pouze nekompletní izolované křídlo druhu *B. cumberlandensis*). Brodiopteridae charakterizují znaky, které se v rámci řádu Megasecoptera příliš často nevyskytují. K těmto znakům patří v první řadě absence stopkovité báze křídla, žilky MA, MP, CuA, CuP jsou jednoduché, velmi ojedinělý je také způsob větvení anální žilky (viz obr. 22).

Čeď Corydaloididae sdílí s Brodiopteridae tyto znaky: RP má několik terminálních větví, CuA a CuP jsou jednoduché. Většina znaků je však odlišná, Corydaloididae lze charakterizovat těmito znaky: tvar křídla trojúhelníkovitý, apex je ostře zašpičatělý, MP se vidlicovitě dělí na dvě větve, anální žilky se hřebenovitě oddělují, CuA je propojena s M. Znaky čeledi Sphecopteridae budou popsány dále. Nejvíce společných znaků sdílí Brodiopteridae s čeledí Xenopteridae: větve anální žilky se oddělují z jednoho bodu, protáhlá křídla se zakulaceným apexem, costální pole v jedné čtvrtině křídla nejširší, RA vybíhá do apexu, RP s několika terminálními větvemi, MA a CuA jednoduché, příčné žilky jsou uspořádány do dvou podélných řad.



**Obr. 22:** *Brodioptera* sp. n., CNU-NX1-503 – kresba bazální poloviny izolovaného křídla s vyznačenými sponami.

### 4.1.1.2 Caput

Morfologie hlavy Palaeodictyoptera je poměrně dobře prostudovaná (viz obr. 5, Kukulová-Peck, 1985, 1992, 2008) a je společná pro všechny řády. Délka ústního

ústrojí se však v rámci Palaeodictyoptera liší (viz kapitola Palaeodictyopteroidea). V rámci Megasecoptera je morfologie hlavy známá u čeledí Protohymenidae, Mischopteridae a Bardohymenidae. Protohymenidae mají ústní ústrojí velmi krátké, tykadla jsou dlouhá mnohočláneková a nitřovitá, hlava Mischoptera je ve srovnání s tělem velmi malá a nese krátká tykadla – ústní ústrojí není známé (Carpenter, 1951; Kukulová-Peck, 1971). Hlava Bardohymenidae je velmi malá, krátká a široká s vyčnívajícíma očima z obrysu (Kukulová-Peck, 1971).

Hlava s ústním ústojím není u druhu *Brodioptera stricklani* zachována zřetelně, je však zřejmé, že ústní ústrojí je taktéž styletovitého typu (Nelson a Tidwell, 1987).

Na hlavě *Brodioptera* sp. n. je patrné velmi dlouhé ústní ústrojí, které tvoří přibližně 80 % délky celé hlavy. Všechny stylety ústního ústrojí jsou rozlišitelné, maxilární palpy dosahují (jedinec 632, 651) poloviny délky celého ústního ústrojí. Tykadla jsou dlouhá nitřovitá a jsou mírně delší než ústní ústrojí (jedinec 602). Velmi nápadnou strukturou je klenutý klypeus a velké oči (např. jedinec 609).

#### 4.1.1.3 Thorax

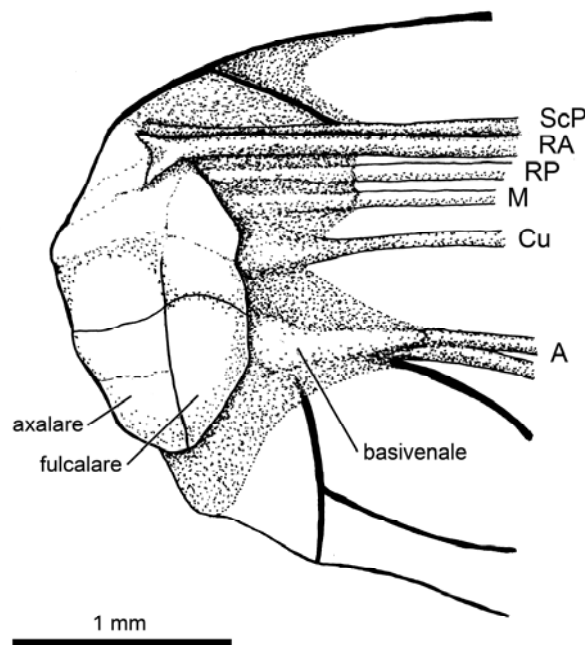
Thorax Megasecoptera byl popsán u zástupců čeledí Mischopteridae, Protohymenidae a Bardohymenidae. Prothorax druhu *Mischoptera nigra* je opatřen několika výraznými trny (podobný prothorax je znám u čeledi Aspidothoracidae), segmenty pterothoraxu jsou celkově větší a bez trnů, známé jsou pouze velmi krátké prothorakální končetiny (Carpenter, 1951). Podle rekonstrukce Kukulové-Peck (1971) jsou tergity thoraxu rodu *Protohymen* sklerotizované a vybíhají v anteriorní části v rohy mířící do stran, taktéž jsou známé pouze velmi krátké končetiny prothoraxu. Thorax Bardohymenidae se skládá z lichoběžníkovitého prothoraxu a velmi širokých segmentů pterothoraxu, končetiny jsou poměrně krátké (Kukulové-Peck, 1972).

Tergity thoraxu *Brodioptera* sp. n. jsou silně sklerotizované a směrem do stran vybíhají v rohy. V místě vrcholů těchto rohů na pterothoraxu artikulují křídla. Prothorax je lichoběžníkovitého tvaru a má poloviční délku než jednotlivé segmenty pterothoraxu, které jsou také širší. Končetiny jsou velmi dlouhé, nejdelší částí je tibia, femur je přibližně o jednu čtvrtinu kratší. Coxa je spíše krátká a robustní, patrný je i široký trochanter, mezi femurem a tibií se nachází nápadná patella. Tarsus dosahuje délky poloviny tibie a skládá se z pěti článků, z nichž poslední nese pár drápků. Bazální tarsální článek je širší a delší než čtyři další články, které jsou téměř homonomní.

#### 4.1.1.4 Artikulační sklerity

Pteralia jsou křídelní artikulační sklerity (také prealárie či axilárie) (Kukalová-Peck, 2008). Dorzální pteralia se dělí na čtyři sloupce (seřazené od nejbližších k thoraxu): první dva – **proxalare** a **axalare** jsou fragmenty epicoxální pleury, **fulcalare** jsou fragmenty báze křídelního exitu a **basivenale** jsou sklerotizované dutiny pro proudění hemolymfy. Ventrální pteralia se skládají z basalare a subalare, které představují fragmenty epicoxální pleury, která splynula pod křídlem poté co se přemístila nad křídlo. Pterálie se v horizontálním směru dělí na osm řad dle žilek, které z nich vycházejí: precostální, costální, subcostální, radiální, mediální, kubitální, anální, jugální.

Podle Kukalové-Peck (1974a) je stavba artikulačních skleritů jedním z mála znaků, které odlišují řád Megasecoptera od Palaeodictyoptera. Sklerity byly popsány na druhu *Protohymen permianus* z nejpočetnější čeledi řádu – Protohymenidae. Artikulační sklerity *Brodioptera* sp. n. se od nich však zřetelně liší. Lze na nich rozeznat tři sloupce: axalare, fulcalare a basivenale. Jednotlivé řady skleritů nelze od sebe jednoznačně odlišit.



**Obr. 23:** *Brodioptera* sp. n. CNU-NX1-503 – detailní kresba artikulačních skleritů izolovaného křídla

#### 4.1.1.5 Abdomen

Abdomen Megasecoptera je obecně válcovitý, poměrně štíhlý a skládá se z deseti článků, jehož poslední článek nese pár dlouhých mnohočlánekových cerců.

Abdomen druhu *Brodioptera stricklani* je mnohem kratší než u *Brodioptera* sp. n., je dlouhý 2/3 délky křídla. Desátý abdominální článek je prodloužený. Cerky dosahují délky dokonce dvounásobku délky těla.

Abdomen *Brodioptera* sp. n. je válcovitý, skládá se z deseti abdominálních článků a je přibližně stejně dlouhý jako křídla. Délka prvních osmi článků je přibližně 1/3 jejich šířky, devátý článek je u samic dvakrát delší než články 1–8 (také je mnohem vyšší, protože jsou v něm umístěny svaly ovládající ovipozitor), u samců je nepatrně kratší. Desátý článek je velmi štíhlý, jeho šířka je polovinou šířky článků 1–8, u samic je stejně dlouhý jako devátý, u samců je o něco delší než devátý článek. Na konci abdomenu vybíhá pár ochlupených dlouhých mnohočlánekových cerců. Cerky jsou nejlépe zachovány u jedince 602, jejich délka dosahuje délky těla (bez ústního ústrojí), ale mohly být i delší. Jednotlivé články cerců jsou válcovité, jejich šířka je dvojnásobkem délky a minimální pozorovaný počet je kolem 60 článků (viz např. obr. 24).

#### 4.1.1.6 Samčí genitálie

Nelson a Tidwell (1987) podotýkají, že samčí genitálie *Brodioptera stricklani* se nápadně podobají genitáliím recentních jepic. Carpenter (1939) popisuje samčí genitálie čeledi Protohymenidae (Megasecoptera) a uvádí podobnost s recentními jepicemi. Kukulová-Peck (2008, 27) ve své práci upozorňuje na podobnost samčích genitálií Diaphanopteroidea a recentních jepic čeledi Siphonuridae.

Samčí genitálie jepic se skládají ze subgenitální destičky (= styliger neboli báze forceps), která vybíhá z posteriorního okraje sternu 9. abdominálního článku. Z posteriorního okraje styligeru vybíhají článkované styli (forceps neboli gonopody), které samec používá při kopulaci k obejmutí a přidržení abdomenu samice. Další částí genitálií je penis, který se většinou skládá ze dvou laloků a je umístěn dorzo-mediálně na subgenitální destičce. Penis je v rámci Ephemeroptera tvarově velmi variabilní, často nese různé výběžky a ostny (Bauernfeind a Soldán, 2012).

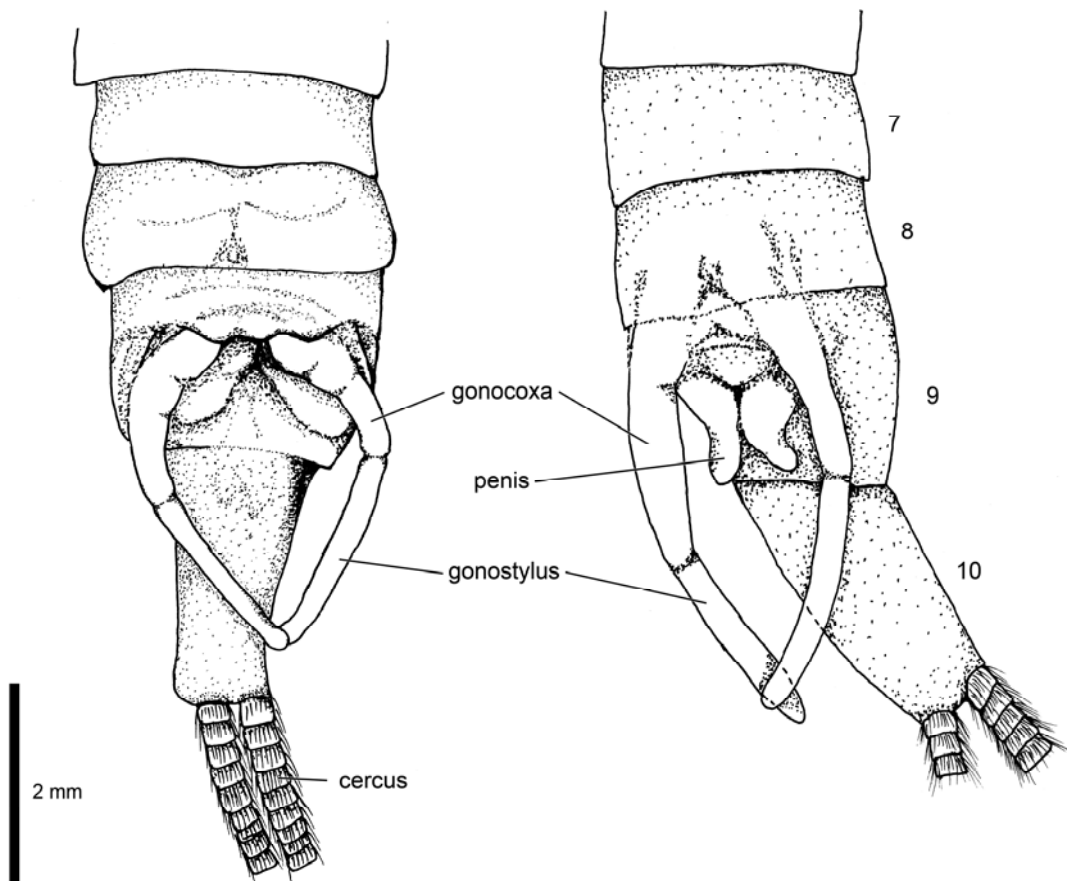
Samčí genitálie Diaphanopteroidea byly popsány v práci Kukulové-Peck (1992), ale podle následné revize materiálu Rasnitsyna a Novokshonova (1997) jsou její

rekonstrukce nepřesné. Genitálie jsou umístěny pod 8.–10. abdominálním článkem, který mírně přesahuje (Diaphanopteroidea mají poslední desátý článek mnohem kratší než devátý). Nejvýraznějšími strukturami jsou dlouhé gonocoxae (proximální část forceps), které jsou pohyblivě spojené s gonostyli (distální část forceps), méně výraznou a obtížně identifikovatelnou strukturou jsou pravděpodobně dva laloky rudimentálního penisu. [Kukalová-Peck \(1992\)](#) popisuje kromě článkovaných forceps také sklerotizovaný penis a méně sklerotizované gonapofýzy.

Stavba genitálií Protohymenidae je nápadně podobná genitáliím Diaphanopteroidea a recentních jepic. [Carpenter \(1939\)](#) jí popisuje na druhu *Permohymen schucherti* Tillyard, 1924. Genitálie se skládají z dvoučlánekových párových forceps (distální články nesou otisky malých výběžků) a párových menších výběžků (penis), obě struktury jsou zřejmě homologické s forceps a penisem recentních jepic.

Genitálie druhu *Brodioptera stricklani* se podle práce [Nelsona a Tidwella \(1987\)](#) skládají z laterálně umístěných forceps a mediálně umístěných gonapofýz, ani jedna struktura nejeví článkování.

Samčí genitálie druhu *Brodioptera* sp. n. se nejvíce podobají genitáliím zástupců čeledi Protohymenidae. Na některých jedincích *Brodioptera* sp. n. (např. 494, 617, [viz obr. 24](#)) jsou samčí genitálie poměrně dobře zachované. Patrně vycházejí mezi 8. a 9. abdominálním článkem. Skládají se z dlouhých zahnutých forceps, které se rozdělují stejně jako u Protohymenidae a Diaphanopteroidea na proximální gonocoxae s pohyblivě napojenými distálními gonostyli. Penis má dva laloky, které jsou proximálně přiblížené a distálně se jejich vrcholy oddalují. Jiné struktury nelze identifikovat.

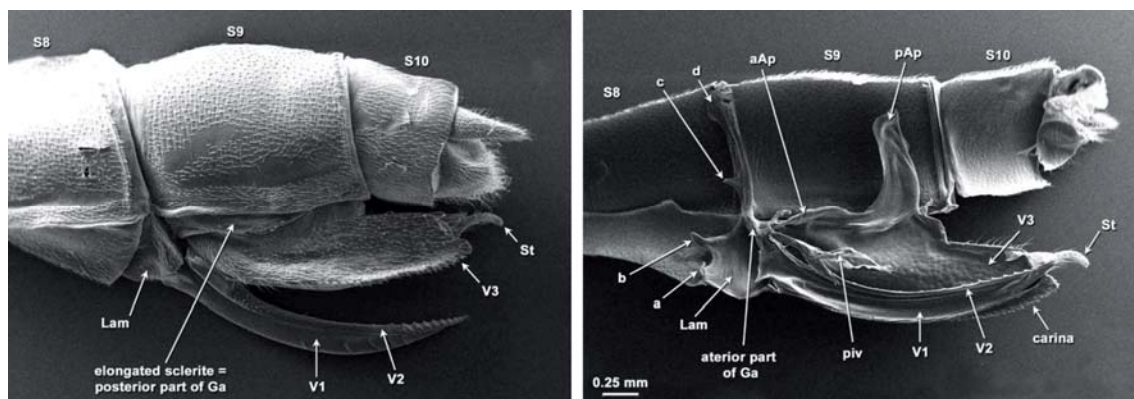


**Obr. 24:** *Brodioptera* sp. n. CNU-NX1-617 (vlevo) a CNU-NX1-494ab (vpravo) – kresby samčích genitálií, čísla 7–10 označují abdominální články.

#### 4.1.1.7 Samičí genitálie – ovipozitor

Ovipozitor *Brodioptera* sp. n. je jednoznačně endofytického typu a velmi se podobá ovipozitoru zástupců Diaphanopteroidea (Kukalová-Peck, 1992) a Odonata. Podobné stavby je i ovipozitor druhu *Permohymen schucherti* (čeleď Protohymenidae, Megasecoptera) (Carpenter, 1939).

Endofytický ovipozitor se objevuje u mnoha recentních Odonata. Mají ho všichni zástupci podřádu Zygoptera, většina Aeshnidae (podřád Anisoptera) a reliktní rod *Epiophlebia* (Matushkina a Lambret, 2011). Ovipozitor Odonata je včetně jeho osvalení velmi dobře prostudován dokonce i u larev (např. Matushkina, 2008). Samičí genitálie Odonata s endofytickým ovipozitorem se skládají z bazální destičky ovipozitoru, dvou párů valvul řezacích a jednoho páru valvul krycích. Bazální destička je složena ze tří splynulých skleritů a spojuje první valvuly s sternitem 8. článku a tergitem 9. článku. Pravé řezací valvuly jsou čtyři, dohromady se spojují pomocí podélných rýh. Dorzálně umístěné první valvuly (V1) jsou výběžkem 8. sternitu, na ně nasedají výběžky 9. sternitu – druhé valvuly (V2). Apikální části obou valvul jsou opatřeny pilkou, která slouží k narušení rostlinných pletiv. Mezi nimi se nachází gonoporus. Nepravé třetí valvuly (V3) v klidové pozici kryjí pravé valvuly. Endoskeletální část V3 je opatřena dvěma výběžky, na které se upínají svaly. Ventrální okraj vnější části V3 je opatřen řadou zubů (carina), o které se samice opírá během ovipozice. Na apexu V3 je umístěn stylus s mnohými senzily na povrchu, díky němuž může samice posoudit vhodnost substrátu pro naklazení vajíček (viz obr. 25; Matushkina a Lambret, 2011).



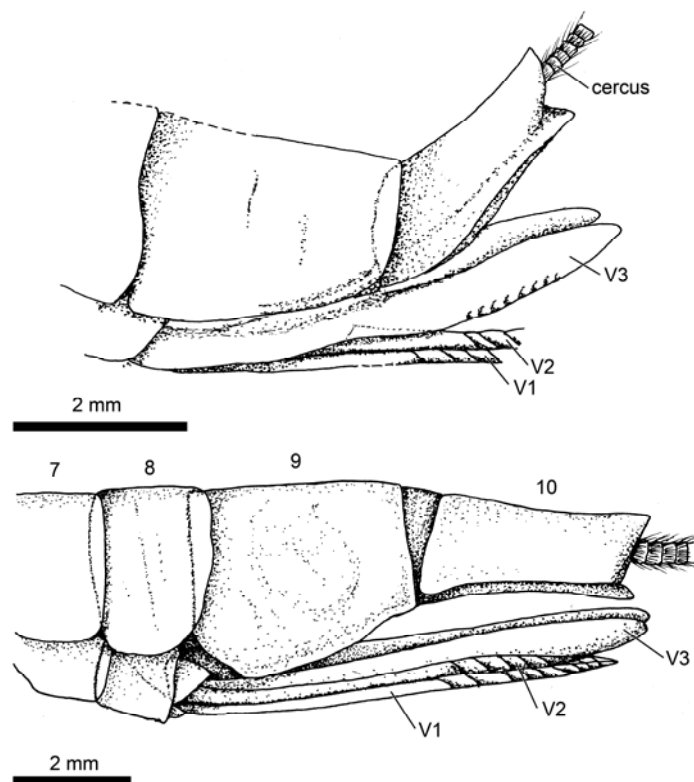
**Obr. 25:** *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) z podřádu Zygoptera – ovipozitor, snímky ze skenovacího elektronového mikroskopu, vlevo laterální pohled, vpravo laterální pohled – průřez; Lam – bazální destička; aAp, pAp – endoskeletální výběžky třetí valvuly; St – stylus; carina – řada zubů (převzato Matushkina a Lambret, 2011).



Samičí genitálie Diaphanopteroidea jsou velmi podobné stavby jako ovipozitor Odonata. [Kukalová-Peck \(1992\)](#) označuje strukturu nasedající na V1 a V2 jako gonocoxit. V práci [Rasnitsyna a Novokshonova \(1997\)](#) je tato struktura uváděna jako druhý valvifer, který kryje jen 70 % ovipozitoru.

Ovipozitor čeledi Protohymenidae (Megasecoptera) lze stavbou připodobnit ovipozitoru Diaphanopteroidea (viz obr. 7), přestože je zachován u druhu *Permohymen schucherti* jen v náznaku ([Carpenter, 1939](#)). *Vorkutia dimina* Novokshonov, 1998 (čeleď Vorkutiidae, Megasecoptera) se vyznačuje relativně krátkým a bazálně rozšířeným ovipozitorem ([Novokshonov, 1998](#)).

Ovipozitor *Brodioptera* sp. n. se tedy nejvíce podobá ovipozitoru Diaphanopteroidea. Valvuly 1 a 2 jsou však rovné a velmi dlouhé, dosahují až k posteriornímu okraji 10. abdominálního článku a v apikální části jsou ozubené. Nad nimi se nachází taktéž velmi dlouhá párová struktura, pravděpodobně homologická třetí valvule Odonata. Tyto valvuly (V3) jsou nepatrně delší než V1 a V2 a kryjí je. U jedince 613 (viz [obr. 26](#)) je nápadné zoubkování ventrálního okraje V3. Oproti Odonata a Diaphanopteroidea však nejsou na této struktuře žádné styli a nelze identifikovat struktury umístěné u báze V1 a V2.



**Obr. 26:** *Brodioptera* sp. n., CNU–NX1–613ab (nahore) a CNU–NX1–651ab (dole) – kresby samičích genitálií.

## 4.2 *Cyclocelis* sp. n.

čeleď **Sphecopteridae** Carpenter, 1951

rod *Cyclocelis* Brongniart, 1894

**Typový druh:** *Cyclocelis chatini* Brongniart, 1894

*Cyclocelis* sp. n.

Tabule IV–V; text obr. 27–29; tab. 4

**Diagnóza:** založena na rozdílech v křídelní žilnatině. Štíhlá stopkovitá křídla, RP se od RA odděluje v bazální polovině křídla, RP se třemi terminálními větvemi, MP hluboce vidlicovitě větvená, všechny ostatní žilky jednoduché (náznak rozvětvení CuP), příčné žilky rovné, rozmístěné v řadách, přední i zadní křídla mají tmavé zbarvení se světlými skvrnami. Na obou křídlech jsou žilky RP a MA propojené a žilka M je spojena s CuA krátkou příčnou žilkou (spona m-cua). Křídla bez zbarvení, ScP končí v RA distálně za polovinou křídla, proximálně od prvního rozdělení žilky RP, RP se rozděluje na 3–5 terminálních větví, MA je spojena s RP sponou r-ma (nebo je MA v jednobodovém kontaktu s RP), CuP je jednoduchá nebo se dělí na 2–3 větve (variabilní i v rámci jednoho jedince), A má jednu hlavní větev (rozděluje se na 3–5 dalších větví), příčné žilky tvoří podélně dvě neúplné řady.

**Materiál:** CNU–NX1–644a a CNU–NX1–644b: ♀, poměrně dobře zachovaný jedinec, lze rozpoznat hlavu bez zachovaného ústního ústrojí, prothorax zachován v náznaku, pterothorax ani končetiny nejsou zachovány, zachovány bazální části obou levých křídel, pravé přední a pravé zadní křídlo téměř kompletní, tvar křídel je deformován, abdomen zachován jen v náznaku, z proximální části abdomenu vyrůstá nápadný sklerotizovaný ovipozitor, z abdomenu vybíhá pár ochlupených mnohočlankových cerků

**Rozměry:** přibližná celková délka těla 10,7 mm, odhadované rozpětí křídel 34,9 mm

**Popis: Caput:** hlava je ve srovnání s tělem velmi malá, z hlavy vybíhají tenká niťovitá tykadla, tři vtisky pravděpodobně reprezentují oči a clypeus

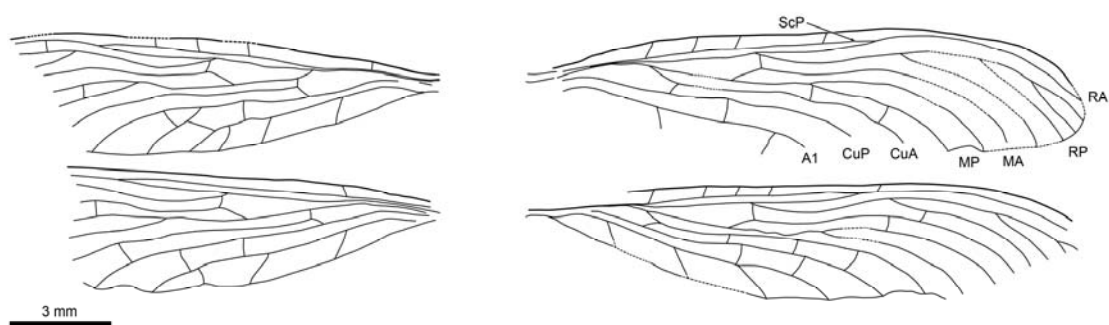
**Thorax:** prothorax lichoběžníkovitého tvaru

Křídla téměř homonomní, hyalinní (zcela bez zbarvení) a stopkovitá, costální okraj zesílený, v proximální části mírně konvexní; apex křídla mírně zašpičatělý; costální pole je u báze širší než v apexu; ScP probíhá zcela rovně podél RA+RP a končí v RA

distálně za polovinou křídla, proximálně od prvního rozdělení žilky RP; RA+RP probíhá od báze rovně a rozděluje se proximálně ve dvou pětinach celkové délky; RA je jednoduchá a v apikální části křídla se přibližuje ke costálnímu okraji, vybíhá do apexu; RP se po oddělení od RP mírně prohýbá a rozděluje se na čtyři terminální větve; M u báze probíhá velmi blízko RA+RP a na MA+MP se dělí proximálně od oddělení RA+RP; MA jednoduchá, s RP se v proximální části spojuje sponou r-ma, probíhá podél terminální větve RP až k posteriornímu okraji křídla, MP hluboce vidlicovitě rozdělená, bod rozdělení přibližně v polovině křídla; kmen Cu probíhá při bázi oddálen od M, Cu se rozděluje na CuA a CuP přibližně v první čtvrtině délky křídla; CuA jednoduchá, s M se propojuje délkově variabilní sponou m-cua a probíhá podél MP až k posteriornímu okraji křídla; CuP variabilní v počtu terminálních větví, jednoduchá a na jednom křídle rozvětvená na dvě terminální větve; jedna velmi dlouhá A se třemi hřebenovitě se oddělujícími větvemi; nízký počet příčných žilek, pravidelně rozmístěné ve dvou nekompletních podélných řadách, v costálním poli několik příčných žilek.

**Rozměry křídel:** Délka křídla 16,5 mm (PP), 16,2 mm (PZ), délka zachovalé části 12,5 mm (LP), 11,0 mm (LZ); šířka v místě bodu prvního rozdělení RP 3,6 mm (PP), 3,3 mm (PZ); vzdálenost připojení ScP do RA od báze 10,3 mm (LP), 9,9 mm (PP), 9,5 mm (LZ), 8,9 mm (PZ); CuP jednoduchá (PP, LZ, PZ) nebo rozdělená na dvě větve (jen LP), bod rozdělení vzdálen 7,5 mm od báze křídla; vzdálenost bodu rozvětvení MP od báze 9,2 mm (LP), 8,0 mm (PP), 8,1 mm (LZ), 7,9 mm (PZ).

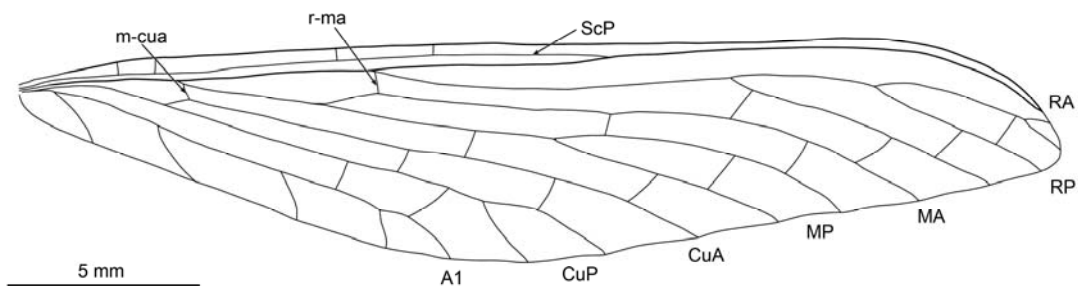
**Abdomen:** proximální část abdomenu není patrná, ovipozitor lze pozorovat z ventrální strany distální části abdomenu, báze valvul je kryta výběžkem sternitu, ozubené valvuly ovipozitoru vybíhají až mezi cerky, z posledního abdominálního článku vybíhá pár mnohočlánkových ochlupených cerků.



**Obr. 27:** Nákres křídel jedince CNU–NX1–644ab, křídla jsou zarovnána.

**Materiál:** CNU–NX1–641a a CNU–NX1–641b: izolované výborně zachované kompletní křídlo, oblast stopky křídla a artikulační sklerity nejsou zachovány, patrný původní tvar křídla včetně zašpičatělého apexu.

**Popis:** RP se rozděluje do čtyř terminálních větví, z toho dvě nejbližší apexu jsou velmi krátké, CuP je v distální části rozdělena na dvě větve, A1 velmi dlouhá se čtyřmi hřebenovitě se oddělujícími větvemi, spony r-ma a m-cua jsou poměrně dlouhé, příčné žilky tvoří podél posteriorního okraje dvě podélné řady.

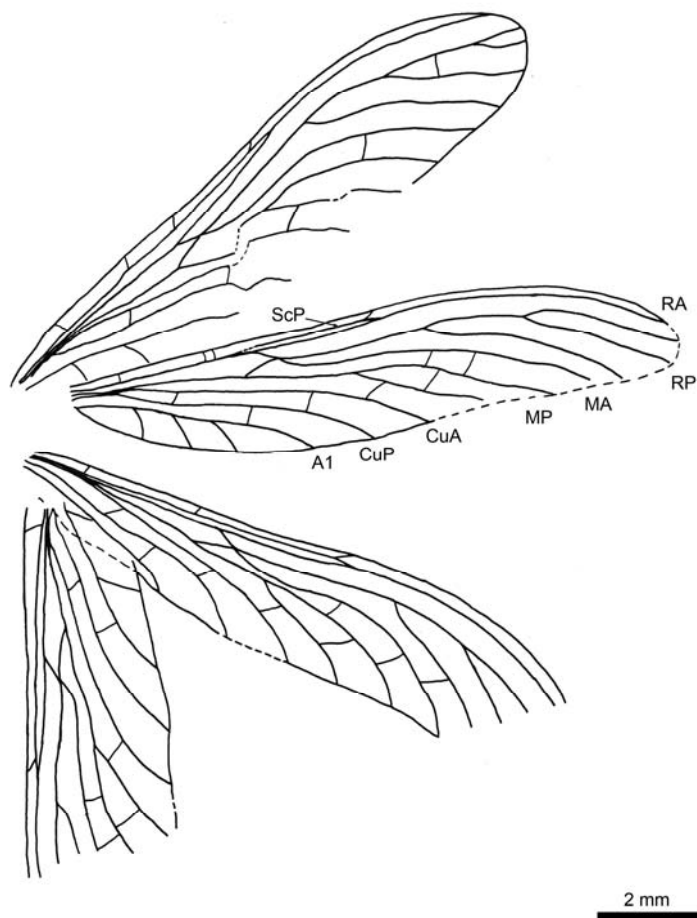


**Obr. 28:** Nákres izolovaného křídla CNU–NX1–641ab s vyznačením spon m-cua a r-ma.

**Materiál:** CNU–NX1–646b a CNU–NX1–646a: ♂, dobře zachovaný jedinec, v náznaku viditelné části hlavy oddálené od těla (nelze přesně určit jaké struktury jsou zachovány), dobře viditelné jedno velmi dlouhé tykadlo, zachována všechna křídla, téměř kompletní pravé přední a zadní křídlo (pravděpodobně v původní poloze), levé přední křídlo zachováno bez apexu a přeloženo směrem dozadu, zachované 2/3 levého zadního křídla, thorax ani abdomen nezachovány, genitálie zachovány jen v náznaku, z konce abdomenu vybíhá pár dlouhých ochlupených cerců.

**Rozměry:** celková délka těla 13,4 mm, odhadované rozpětí křídel 25,6 mm, délka tykadla 11,6 mm, délka cerců 6,4 mm.

**Popis:** křídelní žilnatina vykazuje odlišnosti od žilnatiny jedince 644: proximálně od napojení žilky ScP do RA je v costálním poli krátká příčná žilka mezi ScP a costálním okrajem, RP se dělí na 3–4 terminální větve, MA je s RP v kontaktu v jednom bodě, spona m-cua je velmi dlouhá.



**Obr. 29:** Nákres křídel jedince CNU–NX1–646ab, odshora dolů: pravé přední, pravé zadní, levé přední, levé zadní křídlo.

**Materiál:** CNU–NX1–647a pozitiv a CNU–NX1–647b negativ: ♂, lze rozpoznat oproti trupu velmi malou hlavu včetně proximální části ústního ústrojí, thorax není zachován, jsou zachovány dvě kompletní křídla a bazální části dalších dvou křídel, zachovány pouze sklerotizované samčí genitálie umístěné na apikální části abdomenu (patrné gonopody).

**Rozměry:** odhadovaná délka těla 28,2 mm, odhadované rozpětí křídel 33 mm.

## 4.2.1 Diskuze

### 4.2.1.1 Křídelní žilnatina

Znaky dosud známých dvou druhů rodu *Cyclocelis*, které sdílí s druhem *Cyclocelis* sp. n., a na základě kterých byl druh do rodu zařazen jsou: stopkovitá protáhlá křídla, ScP končí v RA, RP má několik terminálních větví, MP hluboce vidlicovitě větvená, žilky MA, CuA jednoduché, CuA je v kontaktu s M prostřednictvím spony m-cua, jedna anální žilka se hřebenovitě se oddělujícími větvemi (až 4 postranní větve).

Délka křídla dvou dosud popsáných druhů rodu *Cyclocelis* – *Cyclocelis chatini* je 55 mm a *C. obscura* je odhadována až na 70 mm. *Cyclocelis* sp. n. dosahuje menších rozměrů, největší křídlo je dlouhé 27 mm. Druhy *C. chatini* a *C. obscura* mají tmavé zbarvení s četnými světlými skvrnami. Na rozdíl od nich postrádají křídla *Cyclocelis* sp. n. jakékoli zbarvení. Z důvodu špatného zachování křídelní žilnatiny druhu *C. obscura*, nejsou další znaky patrné. Žilka ScP druhu *C. chatini* se připojuje do RA v apikální polovině křídla, distálně od bodu prvního rozdělení žilky RP, zatímco ScP druhu *Cyclocelis* sp. n. končí přibližně v polovině křídla, proximálně od bodu prvního rozdělení žilky RP. Žilka MA se u *C. chatini* propojuje na krátkou vzdálenost s RP. MA druhu *Cyclocelis* sp. n. je však s RP pouze spojena prostřednictvím spony r-ma nebo je MA s RP v jednobodovém kontaktu. CuP je u druhu *Cyclocelis* sp. n. variabilní (i v rámci jednoho jedince), jednoduchá či rozdělená do 2–3 větví, CuP druhu *C. chatini* je na předním křídle jednoduchá a na fragmentu zadního křídla jeví náznak rozdělení.

### Variabilita křídel

Variabilita velikosti křídel *Cyclocelis* sp. n. je značná. Největší křídlo (641) je 27 mm dlouhé a 4,8 mm široké (měřeno v bodě prvního rozdělení RP, maximální šířka je 5,6 mm) a nejmenší (646) je 12,7 mm dlouhé a 2,4 mm široké.

Dalším intraspecifickým znakem je variabilita v oblasti připojení MA k RP. Téměř všichni jedinci mají MA spojenou s RP sponou r-ma, délka této spony je však variabilní (u jedince 526 je velmi krátká). Jedinec 646 tuto sponu postádá úplně, MA je v bodovém kontaktu s RP. Významnou oblastí křídla je také rozvětvení žilky Cu, spona m-cua je ve své délce velmi variabilní – u jedince 641 je m-cua stejně dlouhá jako část CuA od bodu oddělení od CuP do bodu připojení této spony, u jedince 646 je však tato spona třikrát delší než část CuA. Délka spony se liší i v rámci jednoho jedince

(např. 644). Příčná žilka m-cua tak nemusí být sponou, ale spíše částí žilky CuA. Tuto hypotézu je nutné podložit dalšími důkazy, které bude pravděpodobně možné získat díky dalším zobrazovacím technikám.

Křídla se také liší v počtu větví RP (dělí se na 3–5 terminálních větví) a to i v rámci jednoho jedince (642, 646). Dalším variabilní žilkou je CuP, která je jednoduchá nebo se dělí na 2–3 terminální větve (i v rámci jednoho jedince, např. 644).

### **Shodné prvky v křídelní žilnatině s ostatními čeleděmi**

Čeď Sphecopteridae sdílí nejvíce znaků v křídelní žilnatině s čeleděmi Bardohymenidae a Aspidothoracidae. Všechny tři čeledi se vyznačují těmito znaky: stopkovitá protáhlá křídla, zašpičatělý apex, RP s několika terminálními větvemi, MA jednoduchá, CuA jednoduchá, Cu variabilní v počtu terminálních větví, jedna anální žilka s hřebenovitě se oddělujícími postranními větvemi, spony r-ma a m-cua vyvinuty. Na možnou příbuznost čeledi Sphecopteridae s Bardohymenidae poukazuje i podobnost ostatních tělních struktur (Kukalová-Peck, 1972).

#### **4.2.1.2 Caput**

Hlava *Cyclocelis* sp. n. je patrná pouze na dvou jedincích (646, 647), na jednom jedinci lze pozorovat i část styletů ústního ústrojí. Hlava je oproti tělu relativně malá a spíše širší, podle těchto znaků lze uvažovat o podobnosti s čeledí Bardohymenidae (např. *Sylvohymen sibiricus* Kukalová-Peck, 1972). Hlava jedince 646 nese dlouhá niťovitá tykadla, která jsou delší než celé tělo (minimální počet článků tykadla 60).

#### **4.2.1.3 Abdomen**

Abdomen je zachován u *Cyclocelis* sp. n. pouze v náznaku, jedinou lépe pozorovatelnou strukturou jsou genitálie a ochlupené cerky, které se skládají z mnoha článků (minimálně ze 30). Podle rozmístění viditelných struktur lze vyvodit, že abdomen byl velmi krátký, nedosahoval ani poloviny délky křídla. Podobné rozměry abdomenu nacházíme i u čeledi Bardohymenidae.

#### 4.2.1.4 Genitálie

Samčí genitálie jsou viditelně zachovány pouze u dvou jedinců (646, 647). Jedinou nepochybně rozlišitelnou strukturou jsou gonopody podobné stavby jako u *Brodioptera* sp. n.

Samičí genitálie jsou patrné pouze na jedinci 644 (viz tabule V), viditelné z ventrální strany. Skládají se ovipozitoru, jehož dvě pravé valvuly (V1, V2) jsou silně sklerotizované a dosahují až k posteriornímu okraji posledního abdominálního článku. Podle ozubení valvul lze vyvodit, že ovipozitor byl endofytického typu, pravděpodobně se stavbou příliš neodlišoval od ovipozitoru *Brodioptera* sp. n. Bázi valvul překrývá nepárová sklerotizovaná struktura, valvuly jsou ze stran obklopeny další párovou strukturou (pravděpodobně třetí krycí valvuly).



## 5 Závěr

Unikátní materiál ze svrchního karbonu pocházející z lokality Xiaheyan (Ningxia) v severní Číně řazený do řádu Megasecoptera a čítající 76 jedinců byl taxonomicky zhodnocen. Na základě morfologie křídelní žilnatiny byli všichni jedinci rozřazeni do dvou rodů – *Brodioptera* (čeleď Brodiopteridae) a *Cyclocelis* (čeleď Sphecopteridae).

Nový materiál náležící do rodu *Brodioptera* čítá celkem 57 jedinců, z nichž bylo identifikováno 7 samic a 7 samců. Noví jedinci se od dosud popsanych druhů (*B. cumberlandensis* a *B. stricklani*) odlišují na základě těchto znaků v křídelní žilnatině: křídla se zbarveným apexem (několik jedinců bez zbarvení), sklerotizace a zbarvení subcostální oblasti, ScP končí v costálním okraji přibližně v distální třetině křídla, v místě prvního rozdělení žilky RP, M je spojena s RA+RP krátkou výrazně konvexní sponou r-m, MA je v kontaktu s RP, CuA je propojena s M výrazně konvexní sponou m-cua (přímo se napojuje na r-m), 3–4 anální žilky, příčné žilky tvoří podélně dvě kompletní řady. Na základě uvedených diagnostických znaků bude možné v budoucnu nově designovat druh *Brodioptera* sp. n. K materiálu byly taktéž přiřazeny dvě apterní samice (CNU–NX1–650ab a CNU–NX1–651ab), které s alátními samicemi sdílejí proporce ostatních tělních struktur, např. styletů ústního ústrojí, hrudních a abdominálních segmentů a velmi dobře vyvinutého ovipozitoru. Není možné vyloučit existenci apterních forem v populaci, avšak velký podíl nalézanych izolovaných křídel spíše naznačuje možnost ztráty křídel v průběhu fosilizačního procesu odlomením v místě artikulace s hrudí.

Materiál náležící do rodu *Cyclocelis* tvoří soubor celkem 19 jedinců, z nichž byla identifikována jedna samice a 2 samci. Vzor křídelní žilnatiny se jednoznačně odlišuje od ostatních druhů rodu *Cyclocelis* (*C. chatini* a *C. obscura*) v následujících znacích: křídla postrádají jakékoli zbarvení, ScP končí v RA distálně za polovinou křídla, proximálně od prvního rozdělení žilky RP, MA je spojena s RP sponou r-ma (nebo je MA v jednobodovém kontaktu s RP), CuP je jednoduchá nebo se dělí na 2–3 větve (variabilní i v rámci jednoho jedince). Délka křídel ostatních druhů dosahuje minimálně dvojnásobku délky křídel nových jedinců. Na základě uvedených odlišností bude možné v budoucnu nově designovat druh *Cyclocelis* sp. n.

Gonopody samců a samičí ovipozitor endofytického typu se u obou skupin podobají a stavbou se shodují s již popsаныmi genitáliemi zástupců čeledi Protohymenidae (Carpenter, 1939). Rozsáhlý soubor jedinců umožňuje podrobné studium také dalších

morfologických struktur (např. artikulačních skleritů křídel), které přináší nové a cenné poznatky.

Metody geometrické morfometrie podpořily správnost zvoleného způsobu rozdělení jedinců do dvou druhů. Variabilita centroidové velikosti druhu *Cyclocelis* sp. n. je sice několikanásobně větší než u druhu *Brodioptera* sp. n., avšak centroidová velikost většiny jedinců se pohybuje v podobném intervalu, extrémní hodnoty u druhu *Cyclocelis* sp. n. jsou spíše ojedinělé. Výsledky analýzy hlavních komponent taktéž nenaznačily nutnost rozdělení jedinců do dalších skupin. Variabilita rozptylů význačných bodů je nejvyšší v blízkosti žilek, které mají různý počet větví, v bazální části křídel jsou význačné body poměrně stabilní. Výsledky zkresluje fakt, že byla analyzována přední i zadní křídla dohromady. Na kompletních jedincích je patrné, že zadní křídla jsou mírně širší než přední, avšak izolovaná křídla nelze určit. Metodou ohybných plátů byl zjištěn patrný vliv jednosměrné síly působící na fosílie, která způsobila deformaci křídel v jednom převládajícím směru (křídla jsou většinou uložena ve vzájemně rovnoběžných vrstvách).

Výsledky této práce budou přínosné pro další pochopení příbuznosti mezi čeleděmi Megasecoptera a vzájemných vztahů řádů v rámci celé skupiny Palaeodictyopteroidea.

## 6 Poděkování

Zde bych v první řadě poděkovala svému školiteli RNDr. Jakubu Prokopovi Ph.D. za cenné připomínky a všestrannou pomoc, dále pak kurátorovi sbírek Prof. Dongu Renovi (Capital Normal University) za poskytnutí čínského materiálu ke studiu, Mgr. Zdeňkovi Janovskému za neocenitelnou pomoc při statistickém zpracování a vyhodnocování výsledků analýz, RNDr. Václavu Krajíčkovi za objasnění ovládnání programu Morphome3cs 2.0, Bc. Stanislavě Frantové, DiS. a Ondřeji Klášterkovi za pomoc při závěrečné jazykové úpravě. Dále bych chtěla poděkovat také všem svým přátelům a kolegům za podporu v průběhu psaní této práce.

Výzkum byl finančně podpořen Grantovou agenturou Univerzity Karlovy (grant č. 596213/2013 – Komparativní morfologie a vývoj křídel u zástupců skupiny Palaeodictyopteroidea ze svrchního paleozoika (Insecta: Palaeoptera))

## 7 Literatura

**Adams, D. C., Otarola-Castillo, E.** (2013) Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 393–399.

**Barber-James, H. M., Gattolliat, J. L., Sartori, M., Hubbard, M. D.** (2008) Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 339–350.

**Bauernfeind, E., Soldán, T.** (2012) The Mayflies of Europe (Ephemeroptera). Apollo Books, Ollerup, Denmark, 781 s.

**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.

**Bechly, G.** (2007) Phylogenetic Systematics of Odonata [online] – Phylogenetic classification of fossil and extant odonates - poslední update 27. 11. 2007. Dostupné z: <http://www.bernstein.naturkundemuseum-bw.de/odonata/system.htm>

**Béthoux, O., Galtier, J., Nel, A.** (2004) Earliest evidence of insect endophytic oviposition. *Palaios* 19: 408–413.

**Béthoux, O., Kristensen, N. P., Engel, M. S.** (2008) Hennigian phylogenetic systematics and the ‘groundplan’ vs. ‘post-groundplan’ approaches: a reply to Kukalová-Peck. *Journal of Evolutionary Biology* 35: 317–323.

**Béthoux, O., Voigt, S., Schneider, J. W.** (2010) A Triassic palaeodictyopteran from Kyrgyzstan. *Palaeodiversity* 3: 9–13.

**Béthoux, O., Cui, Y., Kondratieff, B., Stark, B., Ren, D.** (2011) At last, a Pennsylvanian stem-stonefly (Plecoptera) discovered. *BMC Evolutionary Biology* 11(248): 1–12.

**Béthoux, O., Gu, J., Ren, D.** (2012a) A new Upper Carboniferous stem-orthopteran (Insecta) from Ningxia (China). *Insect Science* 19: 153–158.

**Béthoux, O., Gu, J., Yue, Y., Ren, D.** (2012b) *Miamia maimai* n. sp., a new Pennsylvanian stem-orthopteran insect, and a case study on the application of cladotypic nomenclature. *Fossil Record* 15: 103–113.

**Blakey, R.** (2011) Paleogeography library [online], dostupné z: <http://cpgeosystems.com/globaltext2.html>

**Blanke, A., Wipfler, B., Letsch, H., Koch M., Beckmann, F., Beutel, R., Misof, B.** (2012). Revival of Palaeoptera – head characters support a monophyletic origin of Odonata and Ephemeroptera (Insecta). *Cladistics* 28: 560–581.

**Blanke, A., Greve, C., Wipfler, B., Beutel, R. G., Holland, B. R., Misof, B.** (2013) The identification of concerted convergence in insect heads corroborates Palaeoptera. *Systematic Biology* 62(2): 250–263.

**Bookstein, F. L.** (1991) Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge University Press, Cambridge, 435 s.

**Börner, C.** (1909) Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beißmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung. *Archi- und Metapterygota. Zoologischer Anzeiger* 34: 100–125.

- Carle, F. L.** (1982) The wing vein homologies and phylogeny of the Odonata: A continuing debate. *Society of International Odonatologists Rapid Communications* 4: 1–66.
- 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* 5(21): 97–139.
- Carpenter, F. M.** (1939) The Lower Permian Insects of Kansas. Part 8: Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plectoptera and Protoperlaria. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 73(3): 29–70.
- Carpenter, F. M.** (1947) Lower Permian insects from Oklahoma. Part 1. Introduction and the orders Megasecoptera, Protodonata, and Odonata. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 76: 25–54.
- Carpenter, F. M.** (1951) Studies on Carboniferous insects from Commeny, France: Part II., The Megasecoptera. *Journal of Paleontology* 25(3): 336–355.
- Carpenter, F. M.** (1963) Studies on North American Carboniferous insects. 2. The genus Brodioptera, from the Maritime Provinces, Canada. *Psyche* 70(1): 59–63.
- Carpenter, F. M.** (1992) Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4, vols 3, 4 (Hexapoda). Lawrence: University of Kansas Press.
- Carpenter, F. M., Richardson, E. S., Jr.** (1968) Megasecopterous nymphs in Pennsylvanian concretions from Illinois. *Psyche* 75(4): 295–309.
- Carpenter, F. M., Richardson, E. S., Jr.** (1971) Additional insects in Pennsylvanian concretions from Illinois. *Psyche* 78: 268–295.
- Clausnitzer, V.** (1998) Territorial behaviour of a rainforest dragonfly *Notiothemis robertsi* (Odonata: Libellulide): proposed functions of specific behavioural patterns. *Journal of Zoology* 245: 121–127.
- Cohen, K. M., Finney, S., Gibbard** (2013) International Chronostratigraphic Chart v 2013/01. International Commission on Stratigraphy. [online], dostupné z: <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2013-01.jpg>
- Copeland, M. J.** (1957). The arthropod fauna of the Upper Carboniferous rocks of the Maritime Provinces. *Geological Survey of Canada Memorial* 286: 1–110.
- Corbet, P. S.** (1980) Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology* 25: 189–217.
- Crampton, G.C.** (1928) The grouping of the insect orders and their lines of descent. *Entomologist* 61: 82–85.
- Edmunds, G. F., McCafferty, W. P.** (1988) The Mayfly Subimago. *Annual Reviews* 33: 509–29.
- Engel, M. S., Davis, S. R., Prokop, J.** (2013) Chapter XII: Insect wings: The evolutionary development of Nature's first flyers. Pp. 269–298. In: Minelli, A., Boxshall, G., Fusco, G. (eds): *Arthropod Biology and Evolution – Molecules, Development, Morphology*. Springer.
- Feng, Z.** (2005) The study of the Mid-Late Namurian flora in Xiaheyan, Zhongwei, Northwest China. Master Thesis, Northwest Univ., 87 s. (v čínštině s abstraktem v angličtině)

- Feng, Z., Wang, J., Bek, J.** (2008) *Nudasporostrobis ningxicus* gen. et sp. nov., a novel sigillarian megasporangiate cone from the Bashkirian (Early Pennsylvanian) of Ningxia, northwestern China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 149: 150–162.
- Fleck, G., Bechly, G., Martínez-Delclòs, X., Jarzembowski, E. A., Nel A.** (2004) A revision of the Upper Jurassic-Lower Cretaceous dragonfly family Tarsophlebiidae, with a discussion on the phylogenetic positions of the Tarsophlebiidae and Sieblosiidae (Insecta, Odonatoptera, Panodonata). *Geodiversitas* 26(1): 33–59.
- Goodall, C.R.** (1991) Procrustes methods in the statistical analysis of shape (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 53: 285–339.
- Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Schmitz, M. D., Ogg, G. M.** (2013) Geologic TimeScale Foundation [online], dostupné z: <https://engineering.purdue.edu/Stratigraphy/resources/regcor.html>
- Grimaldi, D., Engel, M. S.** (2005) Evolution of the Insects. Cambridge: Cambridge University Press. 755 s.
- Green, L. F. B.** (1977) Aspects of the respiratory and excretory physiology of the nymph of *Uropetala carovei* (Odonata: Petaluridae). *New Zealand Journal of Zoology* 4(1): 39–43.
- Gu, J. J., Béthoux, O., Ren, D.** (2011) *Longzhua loculata* n. gen. and n. sp., one of the most completely documented Pennsylvanian Archaeorthoptera (Insecta; Ningxia, China). *Journal of Paleontology* 85: 303–314.
- Haas, F., Kukalová-Peck, J.** (2001) Dermaptera hindwing structure and folding: new evidence for familial, ordinal and superordinal relationships within Neoptera (Insecta). *European Journal of Entomology* 98: 445–509.
- Hammer, O., Harper, D. A. T., Ryan, P. D.** (2001) PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologica Electronica* 4(1): 9 s.
- Hong, Y.-C.** (1998) Establishment of fossil entomofaunas and their evolutionary succession in North China. *Entomol. Sin.* 5: 283–300.
- Kluge, N. J.** (1998). Phylogeny and higher classification of Ephemeroptera. *Zoosystematica Rossica* 7: 255–69.
- Kluge, N. J.** (2000) Modern systematics of insects. Part I. Principles of systematics of living organisms and general system of insects with classification of primary wingless and paleopterous insects. S-Petersburg, Lan': 336 s. (v ruštině).
- Kluge, N. J.** (2004) The Phylogenetic System of Ephemeroptera. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht/Boston/London. xiii + 442 s.
- Kukalová-Peck, J.** (1970) Revisional study of the Order Palaeodictyoptera in the Upper Carboniferous shales of Commeny, France. Part III. *Psyche* 77(1): 1–44.
- Kukalová-Peck, J.** (1972) Unusual structures in the Palaeozoic insect orders Megasecoptera and Palaeodictyoptera, with a description of a new family. *Psyche* 78: 306–318.
- Kukalová-Peck, J.** (1974a) Pteralia of the Paleozoic Insect Orders Palaeodictyoptera, Megasecoptera and Diaphanopteroidea (Palaeoptera). *Psyche* 81(3–4): 416–430.
- Kukalová-Peck, J.** (1974b) Wing-folding in the Paleozoic insect order Diaphanopteroidea (Palaeoptera), with a description of new representatives of the family Elmoidae. *Psyche* 81: 315–333.
- Kukalová-Peck, J.** (1983) Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. *Canadian Journal of Zoology* 61: 1618–1669.

- Kukalová-Peck, J.** (1985) Ephemeroïd wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemera). *Canadian Journal of Zoology* 63: 933–955.
- Kukalová-Peck, J.** (1991) Fossil history and the evolution of hexapod structures. Pages 141–179 in *Insects of Australia: A Textbook for Students and Research Workers*. Volume I and II. Second Edition. I. D. Naumann, P. B. Carne, J. F. Lawrence, E. S. Nielsen, J. P. Spradberry, R. W. Taylor, M. J. Whitten and M. J. Littlejohn eds. Carlton, Victoria, Melbourne University Press.
- Kukalová-Peck, J.** (1992) The ‘Uniramia’ do not exist: The ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Palaeodictyopteroidea). *Canadian Journal of Zoology* 70: 236–255.
- Kukalová-Peck, J.** (2008) Phylogeny of higher taxain Insecta: Finding synapomorphies in the extant fauna and separating them from homoplasies. *Journal of Evolutionary Biology* 35: 4–51.
- Kukalová-Peck, J.** (2009) Carboniferous protodonatoid dragonfly nymphs and the synapomorphies of Odonoptera and Ephemeroptera (Insecta: Palaeoptera). *Paleodiversity* 2: 169–198.
- Kukalová-Peck, J., Richardson, E. S.** (1983) New Homiopteridae (Insecta: Paleodictyoptera) with wing articulation from Upper Carboniferous strata of Mazon Creek, Illinois. *Canadian Journal of Zoology* 61: 1670–1687.
- Kukalová-Peck, J., Peters, J. G., Soldán, T.** (2009) Homologisation of the anterior articular plate in the wing base of Ephemeroptera and Odonoptera. – In: Staniczek, A. H. (ed.): *International Perspectives in Mayfly and Stonefly Research. Proceedings of the 12th International Conference on Ephemeroptera and the 16th International Symposium on Plecoptera, Stuttgart 2008. Aquatic Insects*: 31 (Supplement 1).
- Kukalová-Peck, J., Brauckmann, C.** (1990) Wing folding in pterygote insects, and the oldest Diaphanopteroidea from the early Late Carboniferous of West Germany. *Canadian Journal of Zoology* 68: 1104–1111.
- Labandeira, C. C., Phillips, T. L.** (1996) Insect fluid-feeding on Upper Pennsylvanian tree ferns (Palaeodictyoptera, Marattiales) and the early history of the piercing-and-sucking functional feeding group. *Annals of the Entomological Society of America* 89: 157–183.
- Lemche, H.** (1940) The origin of winged insects. *Videnskabelige Meddelelser fra dansk naturhistorisk Forening i København* 104: 127–168.
- Li, Y., Béthoux, O., Pang, H., Ren, D.** (2013) Early Pennsylvanian Odonoptera from the Xiaheyan locality (Ningxia, China): new material, taxa, and perspectives. *Fossil Record* 16: 117–139.
- Li, Y., Ren, D., Pecharová, M., Prokop, J.** (2013) A new palaeodictyopterid (Insecta: Palaeodictyoptera: Spilapteridae) from the Upper Carboniferous of China supports a close relationship between insect faunas of Quilianshian (northern China) and Laurussia. *Alcheringa*.
- Liu, Y., Ren, D., Prokop, J.** (2009) Discovery of a new Namurian archaeorthopterid from Ningxia, China (Insecta: Archaeorthoptera). *Zootaxa* 2032: 63–68.
- Lu L., Fang, X., Ji, S., Pang, Q.** (2002) A contribution to the knowledge of the Namurian in Ningxia. *Acta Geoscientia Sinica* 23: 165–168.

- Martynov, A. V.** (1923). [On two basic types of insect wings and their significance for the general classification of insects.] In: Deryugina, K. M. (editor). *Trudy Pervogo Vserossijskogo S'ezda Zoologov, Anatomov i Gistologov* 1: 88–89 (v ruštině).
- Matsuda, R.** (1970) Morphology and evolution of the insect thorax. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 76: 334–355.
- Matushkina, N. A.** (2008) Skeletomuscular development of genital segments in the dragonfly *Anax imperator* (Odonata, Aeshnidae) during metamorphosis and its implications for the evolutionary morphology of the insect ovipositor. *Arthropod Structure and Development* 37(4): 321–332.
- Matushkina, N. A., Lambret, P.H.** (2011) Ovipositor morphology and egg laying behaviour in the dragonfly *Lestes macrostigma* (Zygoptera: Lestidae). *International Journal of Odonatology* 14(1): 69–82.
- McCafferty, W. P.** (1991) Toward a phylogenetic classification of the Ephemeroptera (Insecta): a commentary on systematics. *Annals of the Entomological Society of America* 84: 343–360.
- Menning, M., Alekseev, A. S., Chuvashov, B. I., Davydov, V. I., Devuyt, F.-X., Forke, H. C., Grunt, T. A., Hance, L., Heckel, P. H., Izokh, N. G., Jin, Y.-G., Jones, P. J., Kotlyar, G. V., Kozur, H. W., Nemyrovska, T. I., Schneider, J. W., Wang, X.-D., Weddige, K., Weyer, D. and Work, D. M.,** (2006) Global time scale and regional stratigraphic reference scales of Central and West Europe, East Europe, Tethys, South China, and North America as used in the Devonian–Carboniferous–Permian Correlation Chart 2003 (DCP 2003). *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 240: 318–372.
- Meulemeester, T., Michez, D., Aytekin, A. M., Danforth, B. N.** (2012). Taxonomic affinity of halictid bee fossils (Hymenoptera: Anthophila) based on geometric morphometrics analyses of wing shape. *Journal of Systematic Palaeontology* 10(4): 755–764.
- Nelson, C. R., Tidwell, W. D.** (1987) *Brodioptera stricklani* n. sp. (Megasecoptera: Brodiopteridae), a new fossil insect from the Upper Manning Canyon Shale Formation, Utah (lowermost Namurian B). *Psyche* 94: 309–316.
- Novokshonov, V. G.** (1998) New insects (Insecta: Hypoperlida, Mischopterida, Jurinida) from the Lower Permian of the Middle Urals. *Paleontologicheskii Zhurnal* 1998(1): 50–57.
- Ogden, T. H., Whiting, M. F.** (2003). The problem with " the Palaeoptera Problem:" sense and sensitivity. *Cladistics* 19: 432–442.
- Ogden, T.H., Gattolliat, J.L., Sartori, M., Staniczek, A.H., Soldán, T., Whiting, M.F.** (2009) Towards a new paradigm in mayfly phylogeny (Ephemeroptera): combined analysis of morphological and molecular data. *Systematic Entomology* 34: 616–634.
- 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–Neuroethology, Sensory, Neural, Behavioral Physiology* 193: 685–93.
- Peng, D., Hong, Y., Zhang, Z.** (2005) Namurian insects (Diaphanopteroidea) from Qilianshan Mountains, China. *Geol. Bull. China* 24: 219–234.
- Pinto, I. D.** (1986) Carboniferous insects from Argentina III familia Xenopteridae Pinto, nov. ordo Megasecoptera. *Pesquisas* 18: 23–29.



- Pinto, I. D.** (1994) *Sphécorydaloides lucchesei*, a new Carboniferous megasecopteran Insecta from Argentina. *Pesquisas* 21: 85–9.
- Prokop, J., Nel, A., Tenny, A.** (2010) On the phylogenetic position of the palaeopteran Syntonopteroidea (Insecta: Ephemeroptera), with a new species from the Upper Carboniferous of England. *Organisms Diversity and Evolution* 10: 331–340.
- Prokop, J., Ren, D.** (2007) New significant fossil insects from the Upper Carboniferous of Ningxia in northern China (Palaeodictyoptera, Archaeorthoptera). *European Journal of Entomology* 104: 267–275.
- Prokop, J., Nel, A., Tenny, A.** (2010) On the Phylogenetic position of the palaeopteran Syntonopteroidea (Insecta: Ephemeroptera), with a new species from the Upper Carboniferous of England. *Organisms Diversity & Evolution* 10: 331–340.
- Rasnitsyn, A.P., Novokshonov, V.G.** (1997) On the morphology of *Uralia maculata* (Insecta: Diaphanoptera) from the Early Permian (Kungurian) of Ural (Russia), *Entomologica Scandinavica* 28: 27–38.
- Ren, D., Nel, A., Prokop, J.** (2008) New early griffenfly, *Sinomeganeura huangheensis* from the Late Carboniferous of northern China (Meganisoptera: Meganeuridae). *Insect Systematics and Evolution* 38, 223–229.
- Riek, E. F.** (1976) Neosecoptera, a new insect suborder based on specimen discovered in the late Carboniferous of Tasmania. *Alcheringa* 1: 227–234.
- Shcherbakov, D. E.** (2011) The alleged Triassic palaeodictyopteran is a member of Titanoptera. *Zootaxa* 3044: 65–68.
- Schwanwitsch, B. N.** (1943) Subdivision of Insecta Pterygota into subordinate groups. *Nature* 152: 727–728.
- 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.
- Sinitshenkova, N. D.** (1993) A new insect family Aykhalidae from the upper Palaeozoic of Yakutia-Zakha (Insecta: Mischoptera = Megasecoptera). *Paleontological Journal* 27(1A): 131–134.
- Sinitshenkova, N. D.** (2002) Superorder Dictyoneuridea Handlirsch, 1906 (= Palaeodictyopteroidea), str. 120–133, v Rasnitsyn, A. P., Quicke, D. L. J. (editoři), History of Insects. Kluwer Academic Publishers; Dordrecht, the Netherlands; xii, 517 s.
- Su, Y., Zhang, Z., Hong, Y.,** (2012) Two new ancient griffenflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurian of Ningxia, China. *Insect Systematics & Evolution* 43: 1–10.
- Sun, L., Sabo, A., Meyer, M.D., Randolph, R.P., Jacobus, L.M., McCafferty, W.P., Ferris, V.R.** (2006) Tests of current hypotheses of mayfly (Ephemeroptera) phylogeny using molecular (18s rDNA) data. *Annals of the Entomological Society of America*, 99: 241–252.
- Thomas, J. A., Trueman, J. W. H., Rambaut, A., Welch, J. J.** (2013) Relaxed phylogenetics and the Palaeoptera problem: resolving deep ancestral splits in the insect phylogeny. *Systematic Biology* 62(2): 285–297.
- Tidwell, W. D.** (1975) Common fossil plants of western North America. *Brigham Young University Press*, Provo, Utah., 197 s.
- Trueman, J. W. H.** (2007) A brief history of the classification and nomenclature of Odonata. *Zootaxa* 1668: 381–394.

- Wang, J.** (2010) Late Paleozoic macrofloral assemblages from Weibei Coalfield, with reference to vegetational change through the Late Paleozoic Ice-age in the North China Block. *International Journal of Coal Geology* 83: 292–317.
- Wei, D.D., Béthoux, O., Guo, Y.X., Schneider, J.W., Ren D.** (v tisku) New data on the singularly rare ‘cockroachoids’ from Xiaheyan (Pennsylvanian; Ningxia, China). *Alcheringa*.
- Wootton, R. J., Kukalová-Peck, J.** (2000) Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta). *Biological Reviews* 75: 129–167.
- Xie, X.P., Wang, Y.D., Shen, H.T.** (2004) Facies analysis and sedimentary environment reconstruction of the Late Carboniferous in Zhongwei, Ningxia. *Acta Sedimentologica Sinica* 22 (1): 19–28 (v čínštině s abstraktem v angličtině).
- Zhang, Z., Hong, Y., Lu, L., Fang, X., Jin, Y.** (2006) *Shenzhousia qilianshanensis* gen. et sp. nov. (Protodonata, Meganeuridae), a giant dragonfly from the Upper Carboniferous of China. *Progress in Natural Science* 16, 328–330.
- Zhang, Z., Schneider, J. W., Hong, Y.** (2013) The most ancient roach (Blattodea): a new genus and species from the earliest Late Carboniferous (Namurian) of China, with a discussion of the phylomorphogeny of early blattids. *Journal of Systematic Palaeontology* 11: 27–40.

# Příloha 1

**Tab. 2:** Přehled čeledí Megasecoptera (podle [Carpenter, 1992](#); [Sinitshenkova, 1993](#); [Pinto, 1986, 1994](#)).

čeleď, rod, druh	stáří	lokality
<b>Alectoneuridae</b>		
<i>Alectoneura</i>	P, cisural, sakmar	Obora, Česká republika
<i>A. europaea</i> Kukalová-Peck, 1975		
<b>Anchineuridae</b>		
<i>Anchineura</i>	C, svrchní pennsylvan, kasimov	La Magdalena, Španělsko
<i>A. hispanica</i> Carpenter, 1963		
<b>Ancopteridae</b>		
<i>Agaeoleptoptera</i>	C, spodní pennsylvan, baškir	Union Chapel Mine, Alabama
<i>A. uniotempla</i> Beckemeyer a Engel, 2011		
<i>Ancoptera</i>	P, cisural, sakmar	Obora, Česká republika
<i>A. permiana</i> Kukalová-Peck, 1975		
<i>Anthracopalara</i>	C, střední pennsylvan, moskov	Flénu, Belgie
<i>A. falcipennis</i> Handlirsch, 1904		
<b>Arcioneuridae</b>		
<i>Arcioneura</i>	P, cisural, sakmar	Obora, Česká republika
<i>A. havlatai</i> Kukalová-Peck, 1975		
<i>Arcioneura</i>	P, cisural, sakmar	Obora, Česká republika
<i>A. juveniles</i> Kukalová-Peck, 1975		
<b>Aspidothoracidae</b>		
<i>Aspidothorax</i>	C, střední pennsylvan, moskov	důl Piesberg, Německo
<i>A. aestatis</i> Brauckmann, 1991		
<i>A. triangularis</i> Brongniart, 1894	C, svrchní pennsylvan, gžel	Commentry, Francie
<i>A. tristriata</i> Brauckmann a Herd, 2002	C, střední pennsylvan, moskov	důl Piesberg, Německo
<b>Aykhalidae</b>		
<i>Aykhal</i>	C, svrchní pennsylvan, gžel	Aykhal, Ruská federace
<i>A. helenae</i> Sinitshenkova, 1993		
<b>Bardohymenidae</b>		
<i>Actinohymen</i>	P, cisural, artinsk	Baylor County, Texas, USA
<i>A. russelli</i> Carpenter, 1962		
<i>Alexahymen</i>	P, cisural, sakmar	Obora, Česká republika
<i>A. maruska</i> Kukalová-Peck, 1972		
<i>Calohymen</i>	P, cisural, artinsk	Midco, Oklahoma, USA
<i>C. permianus</i> Carpenter, 1947		
<i>Sylvohymen</i>	P, cisural, artinsk	Midco, Oklahoma, USA
<i>S. ingens</i> Carpenter, 1947		
<i>S. robustus</i> Martynov, 1940	P, cisural, kungur	Chekarda, Ruská federace
<i>S. sibiricus</i> Kukalová-Peck, 1972	P, cisural, kungur	Chekarda, Ruská federace
<b>Brodiiidae</b>		
<i>Brodia</i>	C, střední pennsylvan, moskov	Coseley, Dudley, Británie
<i>B. furcata</i> Handlirsch, 1919		
<i>B. priscotincta</i> Scudder, 1881	C, střední pennsylvan, moskov	Tipton, Británie
<i>Eubrodia</i>	C, střední pennsylvan, moskov	Mazon Creek, Illinois, USA
<i>E. dabasinskasi</i> Carpenter, 1967		
<i>Pyebrodia</i>	C, střední pennsylvan, moskov	důl Piesberg, Německo
<i>P. janseni</i> Zessin, 2006		

<i>P. martinsnetoi</i> Brauckmann a Herd, 2002	C, střední pennsylvan, moskov	důl Piesberg, Německo
<b>Brodiopteridae</b> Carpenter 1963		
<i>Brodioptera</i>		
<i>B. cumberlandensis</i> Copeland, 1957	C, spodní pennsylvan, baškir	West Bay, Parrsboro, Kanada
<i>B. stricklani</i> Nelson a Tidwell, 1987	C, spodní pennsylvan, baškir	Manning Canyon, Utah, USA
<b>Caulopteridae</b>		
<i>Cauloptera</i>		
<i>C. colorata</i> Kukalová-Pec, k 1975	P, cisural, sakmar	Obora, Česká republika
<b>Corydaloididae</b>		
<i>Corydaloides</i>		
<i>C. scudderi</i> Brongniart, 1885	C, svrchní pennsylvan, gžel	Commentry, Francie
<b>Dictyoneurellidae</b> Kukalová-Peck, 1975		
<i>Dictyoneurella</i>		
<i>D. perfecta</i> Laurentiaux, 1949	C, westphal	sever Francie
<b>Engisopteridae</b>		
<i>Engisoptera</i>		
<i>E. simplices</i> Kukalová-Peck, 1975	P, cisural, sakmar	Obora, Česká republika
<b>Foririidae</b>		
<i>Foriria</i>		
<i>F. maculata</i> Meunier, 1908	C, svrchní pennsylvan, gžel	Commentry, Francie
<b>Ischnoptilidae</b>		
<i>Ischnoptilus</i>		
<i>I. elegans</i> Brongniart, 1894	C, svrchní pennsylvan, gžel	Commentry, Francie
<b>Mischopteridae</b>		
<i>Mischoptera</i>		
<i>M. nigra</i> Brongniart, 1885	C, svrchní pennsylvan, gžel	Commentry, Francie
<i>Psilothorax</i>		
<i>P. longicauda</i> Brongniart 1885	C, svrchní pennsylvan, gžel	Commentry, Francie
<b>Moravohymenidae</b>		
<i>Moravohymen</i>		
<i>M. vitreus</i> Kukalová-Peck, 1972	P, cisural, sakmar	Obora, Česká republika
<i>Palaeopalara</i>		
<i>P. gracilis</i> Handlirsch, 1904	C, střední pennsylvan, moskov	Flénu, Belgie
<b>Parabrodiidae</b>		
<i>Parabrodia</i>		
<i>P. carbonaria</i> Carpenter, 1934	C, svrchní pennsylvan, kasimov	Kansas, USA
<i>Piesbergala</i>		
<i>P. leipnerae</i> Brauckmann & Herd, 2002	C, střední pennsylvan, moskov	důl Piesberg, Německo
<b>Personidae</b>		
<i>Persona</i>		
<i>P. incognita</i> Novokshonov, 1995	P, cisural, kungur	Chekarda, Ruská federace
<b>Protohymenidae</b>		
<i>Ivahymen</i>		
<i>I. constrictus</i> Martynov, 1932	P, guadalup, road	Soyana, Ruská federace
<i>Permohymen</i>		
<i>P. schucherti</i> Tillyard, 1924	P, cisural, artinsk	Elmo, Kansas, USA
<i>Protohymen</i>		
<i>P. anomalus</i> Zimmerman, 1962	P, cisural, artinsk	Oklahoma, USA
<i>P. bifurcatus</i> Zimmerman, 1962	P, cisural, artinsk	Oklahoma, USA
<i>P. curvatus</i> Carpenter, 1947	P, cisural, artinsk	Midco, Oklahoma, USA
<i>P. elongatus</i> Carpenter, 1930	P, cisural, artinsk	Elmo, Kansas, USA
<i>P. largus</i> Carpenter, 1947	P, cisural, artinsk	Midco, Oklahoma, USA
<i>P. latus</i> Carpenter, 1947	P, cisural, artinsk	Midco, Oklahoma, USA
<i>P. permianus</i> Tillyard, 1924	P, cisural, artinsk	Elmo, Kansas, USA

<i>P. pictus</i> Zimmerman, 1962	P, cisural, artinsk	Oklahoma, USA
<i>P. readi</i> Carpenter, 1933	P, cisural, artinsk	Elmo, Kansas, USA
<i>P. shafferi</i> Zimmerman, 1962	P, cisural, artinsk	Oklahoma, USA
<i>P. tenuis</i> Carpenter, 1939	P, cisural, artinsk	Elmo, Kansas, USA
<i>P. venustus</i> Carpenter, 1947	P, cisural, artinsk	Midco, Oklahoma, USA
<i>Pseudohymen</i>		
<i>P. angustipennis</i> Martynov, 1932	P, cisural, kungur	Posadskij Log, Ruská federace
<i>P. carpenteri</i> Novokshonov, 1995	P, cisural, kungur	Chekarda, Ruská federace
<i>P. sylvagensis</i> Martynov, 1940	P, cisural, kungur	Chekarda, Ruská federace
<b>Scytohymenidae</b>		
<i>Karoohymen</i>		
<i>K. delicatulus</i> Riek, 1976	P, loping, changhsing	řeka Mooi, jižní Afrika
<i>K. minutus</i> van Dijk & Geertsema, 1999	P, loping, changhsing	řeka Mooi, jižní Afrika
<i>Oceanoptera</i>		
<i>O. elenae</i> Shcherbakov, 2009	P, cisural, kungur	Russky ostrov, Ruská federace
<i>Scytohymen</i>		
<i>S. extremus</i> Martynov, 1937	P, cisural, kungur	Savino-Potukhovo, Ruská federace
<i>Tshekardohymen</i>		
<i>T. martynovi</i> Rohdendorf, 1940	P, cisural, kungur	Chekarda, Ruská federace
<b>Sphecopteridae</b>		
<i>Cyclocelis</i>		
<i>C. chatini</i> Brongniart, 1894	C, svrchní pennsylvan, gžel	Commentry, Francie
<i>C. obscura</i> Brongniart, 1894	C, svrchní pennsylvan, gžel	Commentry, Francie
<i>Sphecoptera</i> Brongniart, 1894		
<i>S. brongniarti</i> Meunier, 1908	C, svrchní pennsylvan, gžel	Commentry, Francie
<i>S. elegantissima</i> Meunier, 1908	C, svrchní pennsylvan, gžel	Commentry, Francie
<i>S. gracilis</i> Brongniart, 1894	C, svrchní pennsylvan, gžel	Commentry, Francie
<i>S. minor</i> Brongniart, 1894	C, svrchní pennsylvan, gžel	Commentry, Francie
<b>Sphecorydaloididae</b>		
<i>Sphecorydaloides</i>		
<i>S. lucchesei</i> Pinto, 1995	C, pennsylvan	Bajo de Velis, San Luis, Argentina
<b>Vorkutiidae</b>		
<i>Fragmohymen</i>		
<i>F. submissus</i> Novokshonov, 1995	P, cisural, kungur	Chekarda, Ruská federace
<i>Siberiohymen</i>		
<i>S. asiaticus</i> Rohdendorf, 1961	C, svrchní pennsylvan, gžel	Verkhotomskoye, Ruská federace
<i>Vorkutia</i>		
<i>V. dimina</i> Novokshonov, 1998	P, cisural, kungur	Chekarda, Ruská federace
<b>Xenopteridae</b>		
<i>Xenoptera</i>		
<i>X. riojaensis</i> Pinto, 1986	C, spodní pennsylvan, baškir	Malanzán, Cuesta de la Herradura, Argentina
<b>Neznámá čeleď</b>		
<i>Lameereites</i>		
<i>L. curvipennis</i> Handlirsch, 1911	C, střední pennsylvan, moskov	Mazon Creek, Illinois, USA

## **Příloha 2**

### **Tabule I**

*Brodioptera* sp. n.

**A** – jedinec CNU–NX1–600b, měřítko 5 mm

**B** – detail báze křídla a artikulačních skleritů CNU–NX1–618, měřítko 2 mm

**C** – detail střední části křídla CNU–NX1–628b, měřítko 2 mm

**D** – izolované křídlo CNU–NX1–503, měřítko 3 mm

**E** – izolované křídlo CNU–NX1–501a, měřítko 5 mm

**F** – caput, thorax, končetiny a dvě křídla jedince CNU–NX1–632, měřítko 10 mm

#### **použité zkratky:**

abd – abdomen, zadeček

art – artikulační sklerity

cap – caput, hlava

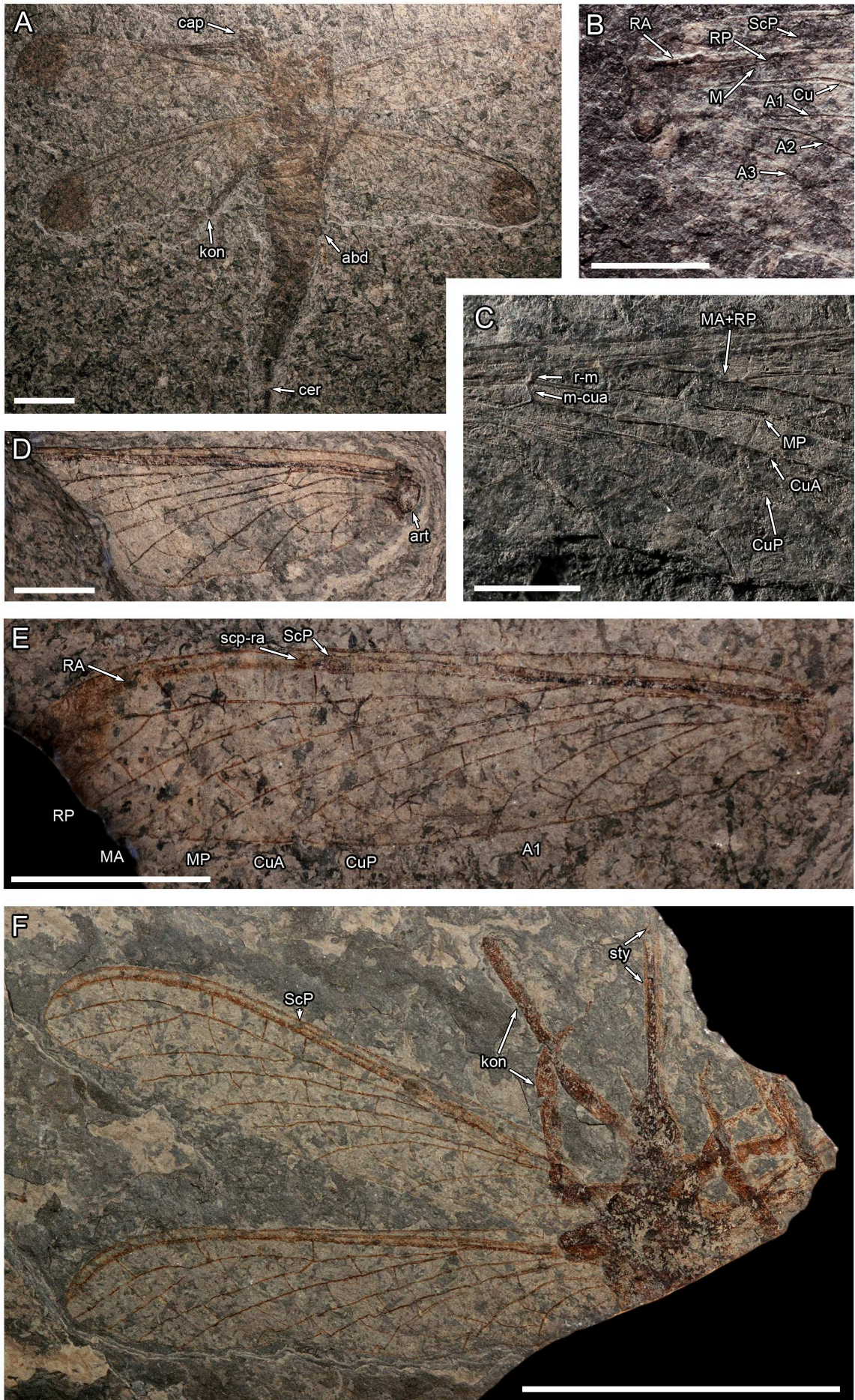
cer – cercus, cerky

kon – končetiny, thorakální končetiny

sty – stylety, jednotlivé stylety ústního ústrojí

pozn. – označení žilek křídelní žilnatiny a křídel viz podkapitola 3.3 Materiál

# Tabule I



## **Tabule II**

*Brodioptera* sp. n.

**A** – caput jedince CNU–NX1–609b, měřítko 3 mm

**B** – caput a prothorax s končetinami jedince CNU–NX1–621a, měřítko 5 mm

**C** – caput, thorax, báze dvou křídel a končetina jedince CNU–NX1–631, měřítko 3 mm

**D** – dvě končetiny jedince CNU–NX1–605b, měřítko 2 mm

**E** – část caputu, thorax a artikulační sklerity jedince CNU–NX1–617, měřítko 2 mm

### **použité zkratky:**

an – antena, tykadlo

art – artikulační sklerity

cap – caput, hlava

cly – clypeus, čelní štítek

cox – coxa, kyčel

fem – femur, stehno

oko – složené oko

meso – mesothorax, středohrud'

meta – metathorax, zadohrud'

pat – patella, čéška

pre – pretarsus, drápky

pro – prothorax, předohrud'

sty – stylety, jednotlivé stylety ústního ústrojí

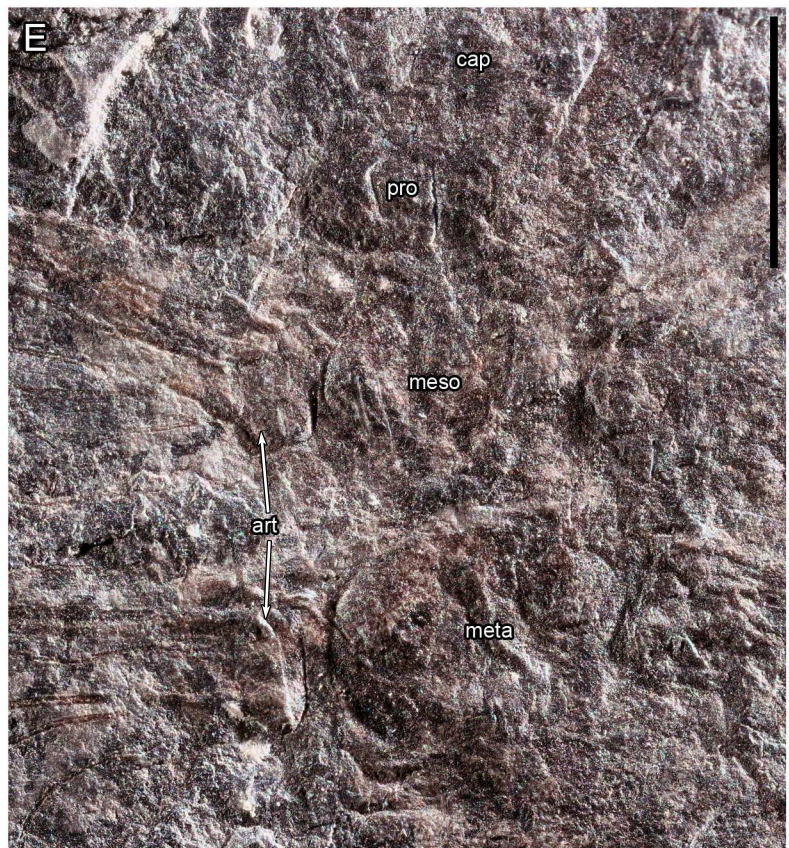
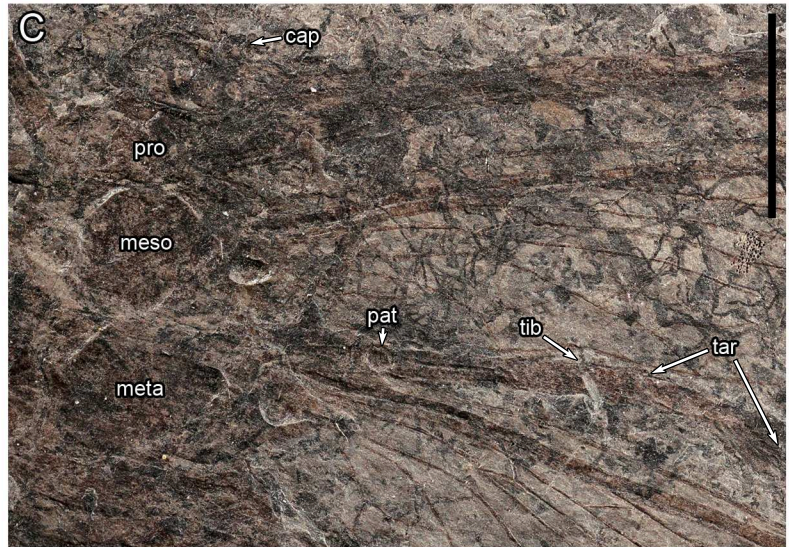
tar – tarsus, chodidlo

tib – tibia, hleň

tr – trochanter, příkyčlí



Tabule II



### **Tabule III**

#### *Brodioptera* sp. n.

**A** – ♀, jedinec CNU–NX1–651a, měřítko 10 mm

**B** – ♀, detail ovipozitoru jedince CNU–NX1–651a, měřítko 5 mm

**C** – ♀, detail ovipozitoru jedince CNU–NX1–624a, měřítko 5 mm

**D** – ♂, detail genitálií jedince CNU–NX1–610b, měřítko 5 mm

**E** – ♂, abdomen a genitálie jedince CNU–NX1–601a, měřítko 3 mm

#### **použité zkratky:**

1–10 – články abdomenu

cap – caput, hlava

cer – cercus, cerky

gon – gonopody, forceps

goncx – gonocoxa

gonsty – gonostylus

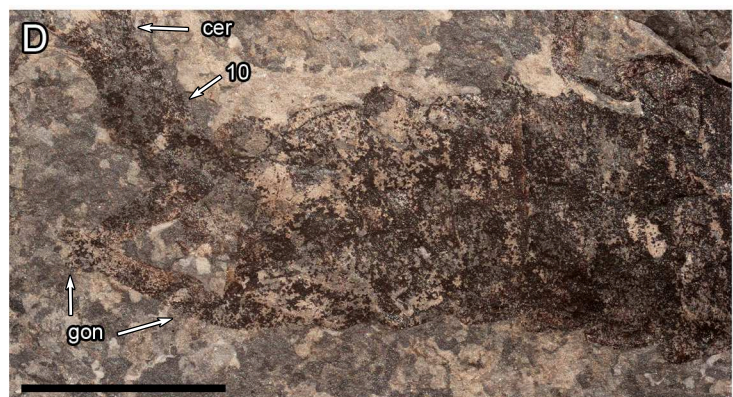
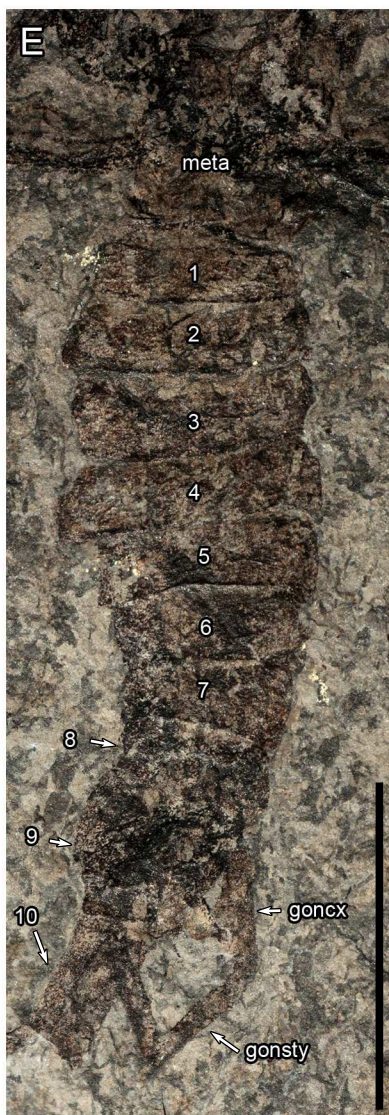
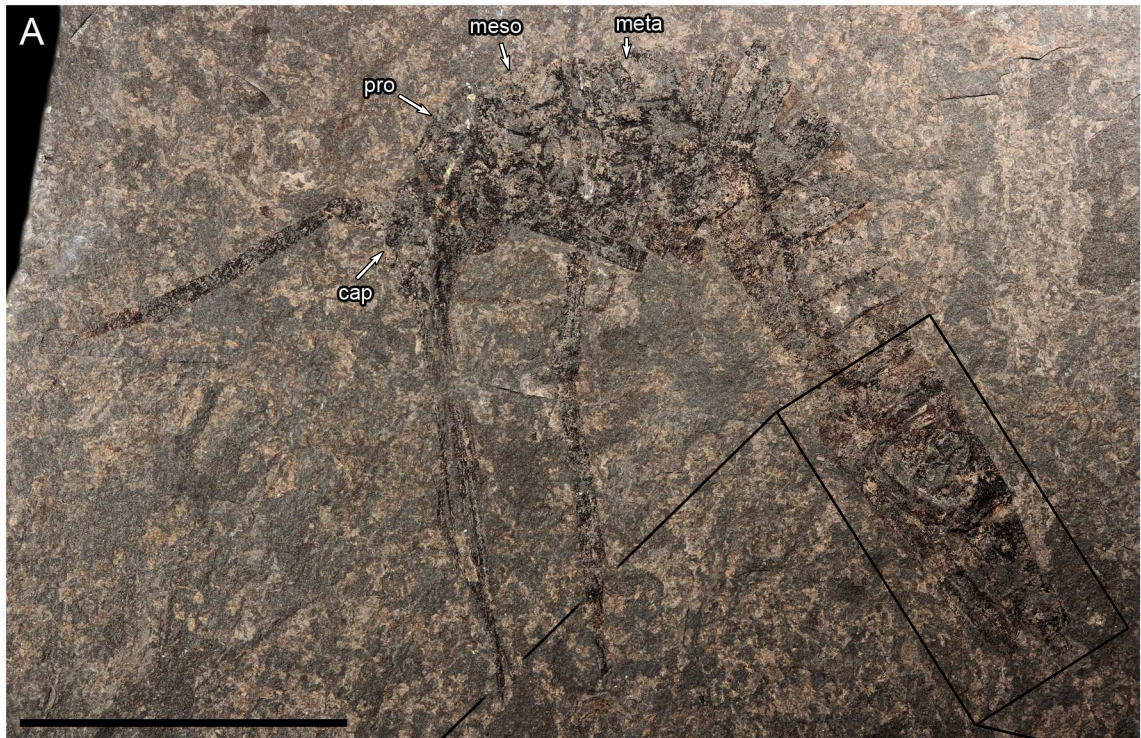
meso – mesothorax, středohrud'

meta – metathorax, zadohrud'

pro – prothorax, předohrud'

V1 – V3 – valvuly ovipozitoru

Tabule III



## **Tabule IV**

*Cyclocelis* sp. n.

**A** – caput a křídlo jedince CNU–NX1–647a, měřítko 5 mm

**B** – detail caputu jedince CNU–NX1–647a, měřítko 1 mm

**C** – izolované křídlo CNU–NX1–641a, měřítko 5 mm

**D** – detail caputu s antenou jedince CNU–NX1–646b, měřítko 1 mm

**E** – detail samčích genitálií s cercami jedince CNU–NX1–646b, měřítko 1 mm

**F** – detail bázi křídel jedince CNU–NX1–646b, měřítko 3 mm

**G** – jedinec CNU–NX1–646b, detaily D, E, F, měřítko 5 mm

### **použité zkratky:**

an – antena, tykadlo

cap – caput, hlava

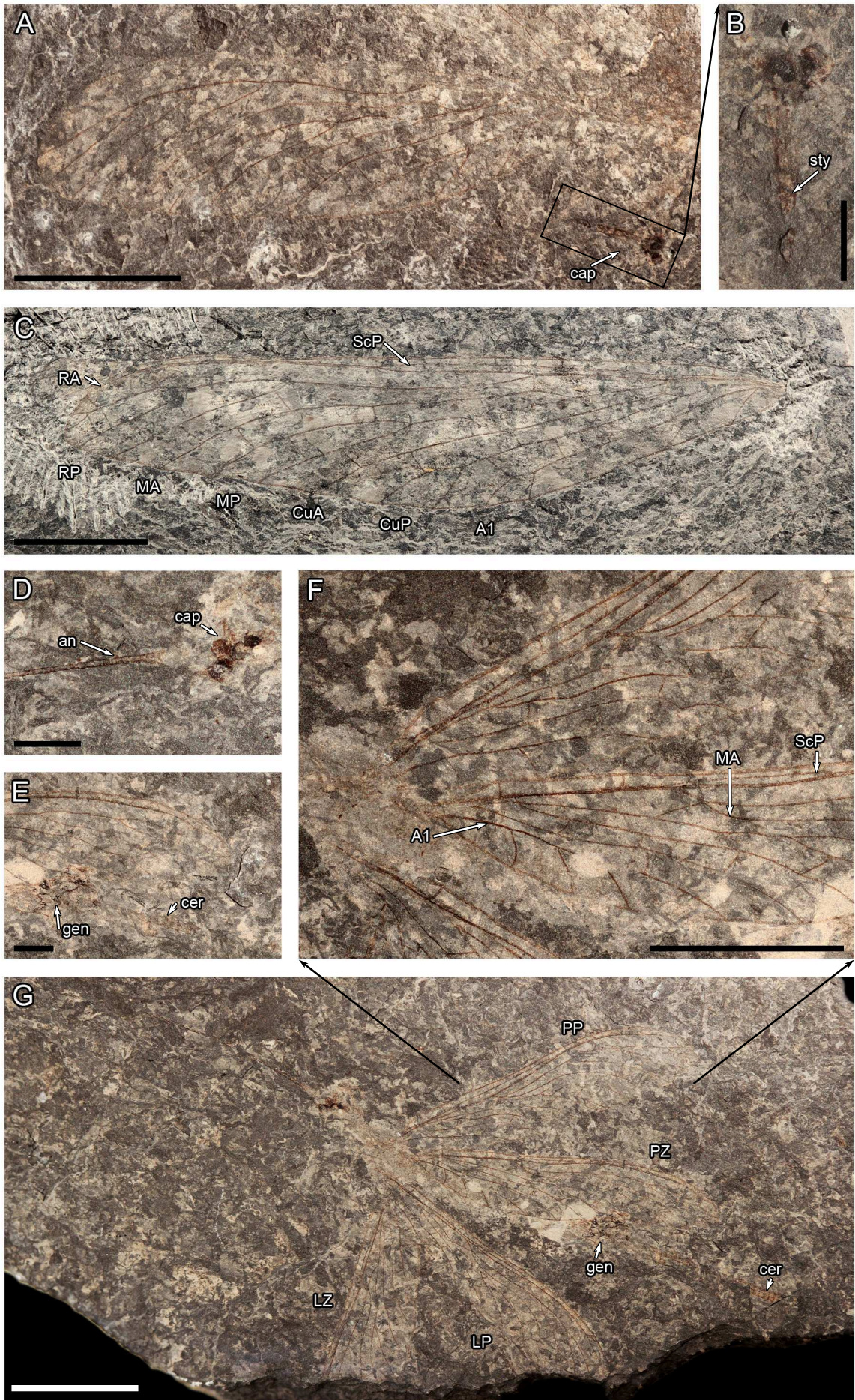
cer – cercus, cerky

gen – genitálie

sty – stylety, jednotlivé stylety ústního ústrojí

pozn. – označení žilek křídelní žilnatiny a křídel viz podkapitola 3.3 Materiál

Tabule IV



## **Tabule V**

*Cyclocelis* sp. n.

**A** – bazální části křídel jedince CNU–NX1–644b, měřítko 3 mm

**B** – ♀, ovipozitor CNU–NX1–644a, měřítko 2 mm

**C** – detail střední části izolovaného křídla CNU–NX1–524, měřítko 3 mm

**D** – křídlo jedince CNU–NX1–644b, měřítko 3 mm

**E** – izolované křídlo CNU–NX1–526, měřítko 3 mm

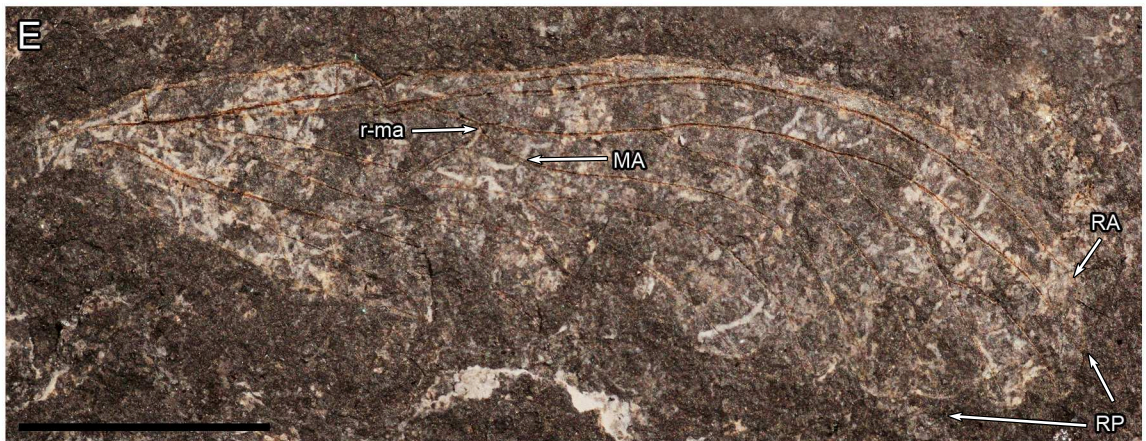
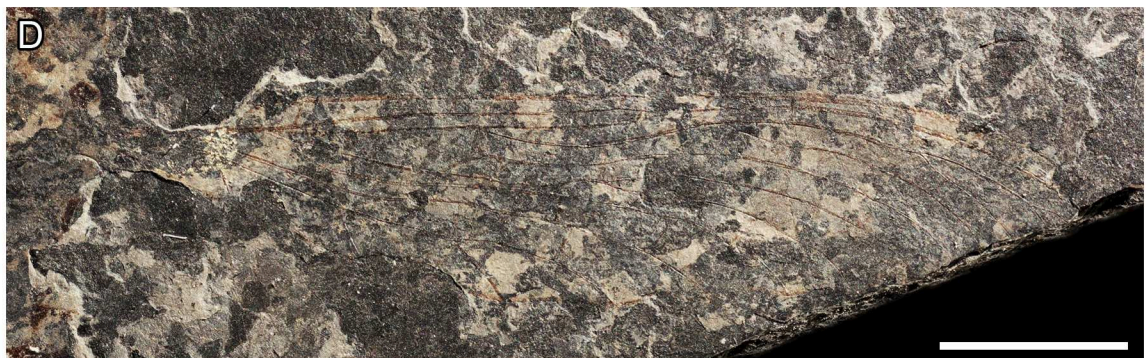
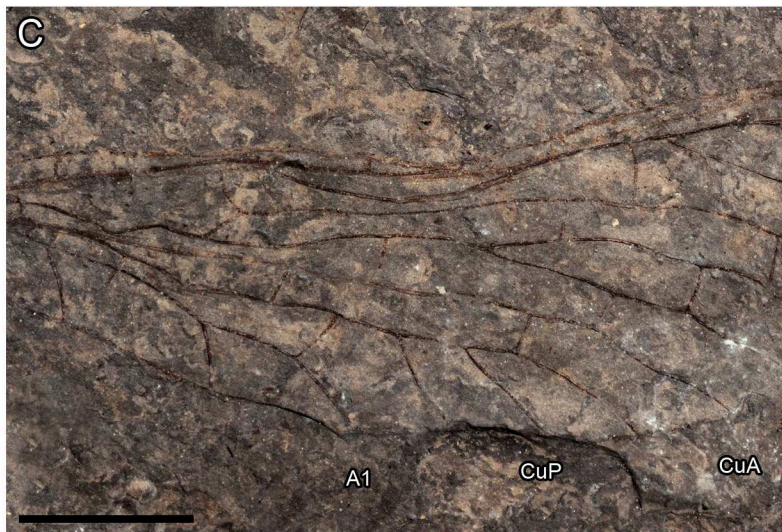
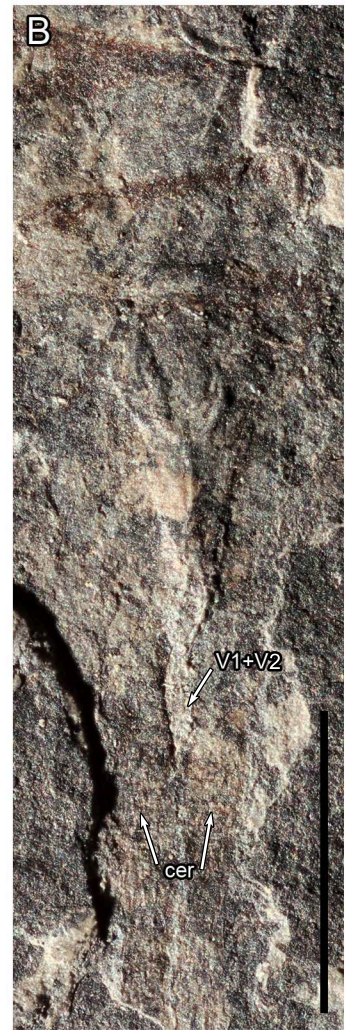
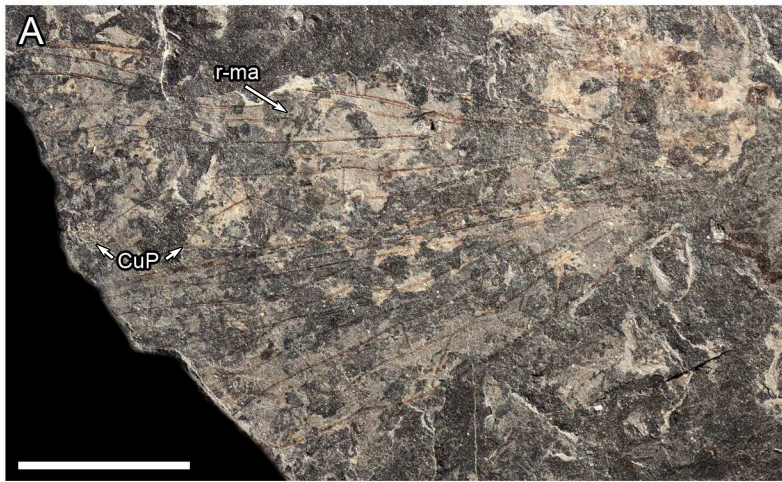
### **použité zkratky:**

cer – cercus, cerky

V1 – V2 – valvuly ovipozitoru

pozn. – označení žilek křídelní žilnatiny a křídel viz podkapitola 3.3 Materiál

Tabule V



## Příloha 3

Tab. 3: Rozměry křídel jedinců druhu *Brodioptera* sp. n.

číslo	poz./neg.	křídlo	délka celk.	délka Cu-RP	šířka RP	šířka M	ap.	R P	A	pozn.
493	+(a)/-(b)	PZ	(20,2)	9,6	5,2	4,8	Z	-	4	téměř kompl., bez apexu
494	+(a)/-(b)	PZ	(15,4)	-	(4,2)	-	Z	3	-	kompletní, velká def.
498	+(a)/-(b)	izo	23,3	10,1	4,4	4,0	Z	3	3	kompletní
499	+	izo	(19,7)	8,8	4,0	3,8	Z	3	-	bez oblasti art. skler.
500	+(b)/-(a)	LP	(13,4)	8,2	5,2	4,8	-	-	3	baz. část, CuA, CuP, A
		PP	(9,5)	-	-	4,5	-	-	3	baz. část, A
		LZ	(4,6)	-	-	(5,0)	-	-	3	baz. část, A
		PZ	(11,9)	-	5,5	4,9	-	-	3	baz. část, CuP, A
501	+(a)/-(b)	izo	20,5	8,8	4,9	4,4	Z	3	4	téměř kompletní, chybí RA, RP
503	+	izo	(14,5)	8,2	-	4,7	-	-	3	baz. část, CuP, A
506	-	PZ	17,7	7,2	4,1	3,4	Z	5	4	kompletní, mírná def.
507	+	izo	(21,4)	9,1	5,6	-	Z	4	-	chybí art. sk a A
513	+	izo	(11,9)	6,8	-	4,6	-	-	4	jen A
514	-	izo	(5,6)	-	(3,3)	-	Z	-	-	jen RA, RP1 a 2
515	-	izo	(10,3)	-	(3,9)	-	Z	-	-	velká def.
516	-	izo	(13,9)	-	-	4,3	-	-	3	báze, Cu, A
517	-	izo	(10,0)	-	(4,2)	-	Z	4	-	velká def. RA, RP, MA, MP
518	+(a)/-(b)	izo	(9,4)	-	3,2	-	Z	4	-	def., bez A
600	+(b)/-(a)	LP	21,0	9,0	5,0	4,4	Z	3	-	chybí A
		PP	(15,2)	8,7	5,0	4,5	(Z)	-	3	chybí RA, RP, MA
		LZ	20,3	8,5	5,6	5,4	Z	3	3	kompl.
		PZ	20,7	8,7	5,6	5,4	Z	4	3	kompl.
601	+(a)/-(b)	PP	17,9	7,8	4,0	-	Z	3	-	def. oblasti Cu, A
		PZ	17,8	7,0	4,2	3,4	Z	4	-	def. A, celkově mírná def.
602	+(a)/-(b)	LP	19,4	7,8	3,4	2,7	Z	4	3	kompl., mírná def. A oblasti
		PP	19,2	7,4	3,6	3,0	Z	4	3	kompl., mírná def. A oblasti
		LZ	18,8	7,3	4,1	3,7	Z	4	3	kompl.
		PZ	18,5	7,4	4,1	3,4	Z	4	3	kompl.
603	+(b)/-(a)	izo	(17,6)	9,9	4,9	3,9	Z	3	-	chybí A, silná def.
604	+(b)/-(a)	izo	19,8	8,3	(5,1)	4,0	Z	4	3	velká deformace, rozměry nepřesné
605	+(b)/-(a)	LP	18,6	-	3,8	-	N	3	-	velká def. v A obl.
		LZ	(17,4)	-	-	-	N	-	-	celk. velká def.
606	+	LP	18,8	8,3	3,9	3,1	Z	3	3	kompletní
		LZ	(13,7)	8,3	-	-	(Z)	-	3	jen ant. část baz. č.
607	-	izo	(13,0)	5,5	3,6	3,1	Z	3	-	chybí báze, část An
608	-	izo	(21,0)	-	-	5,7	Z	3	-	velká def. apexu



609	+(b)/-(a)	LP	(20,7)	10,5	5,4	4,9	N	3	-	def. báze
		PP	23,4	-	-	-	N	3	-	velká celk. def.
		LZ	(17,0)	9,8	5,3	4,9	N	-	-	chybí apik. polovina
		PZ	24,1	11,5	(4,9)	4,6	N	3	-	celk. mírná def.
610	+(b)/-(a)	PP	(16,3)	-	(4,5)	-	Z	-	-	velká def baz.
		PZ	(16,0)	-	(4,6)	-	Z	-	-	velká def baz.
611	+(b)/-(a)	izo	(21,8)	-	6,0	-	Z	4	-	velká celk def., téměř kompl.
612	+(b)/-(a)	izo	18,9	7,4	4,5	3,6	Z	4	4	kompletní
613	+(a)/-(b)	izo	18,3	-	4,5	-	Z	4	-	3 větve RP vybíhají blízko
614	+(b)/-(a)	LP	16,8	6,4	3,6	3,1	Z	4	3	kompl.
		PP	(7,1)	-	-	-	(Z)	-	-	jen báze
		LZ	18,8	6,8	3,9	3,6	Z	4	3	kompl., tělní struktury překrývají žilky
		PZ	(5,9)	-	-	-	(Z)	-	-	jen báze
615	+(b)/-(a)	LP	(7,6)	-	-	-	-	-	-	báze
		PP	(16,1)	8,0	4,8	-	-	-	-	chybí apex
		LZ	(5,62)	-	-	-	-	-	-	chybí apex
		PZ	(13,4)	-	-	3,2	-	-	3	chybí apex
616	+(b)/-(a)	izo	20,2	9,7	(4,2)	4,0	Z	-	-	velká def. apik. části
617	+	LP	(7,1)	-	-	-	(Z)	-	3	báze
		PP	18,7	7,7	4,2	3,5	Z	3	3	kompletní
		LZ	(8,0)	-	(3,4)	-	(Z)	-	3	báze
		PZ	18,2	8,0	4,7	3,6	Z	3	3	téměř kompl., chybí část apexu
618	+	izo	(6,2)	-	-	4,9	-	-	3	báze
619	+	izo	22,3	9,1	(5,4)	(3,7)	Z	4	3	def. střední části
620	+	LP	(10,2)	-	-	(2,5)	(Z)	-	3	chybí apikální část
		PP	(2,9)	-	-	-	(Z)	-	3	báze
		PZ	16,4	6,2	(3,7)	-	Z	4	3	kompl., velká def.
621	+(a)/-(b)	LP	19,5	7,8	4,8	4,2	Z	5	3	kompletní
		PP	(14,4)	7,7	4,8	4,1	(Z)	-	3	bazální polovina
		LZ	19,2	7,6	(4,7)	-	Z	-	3	chybí posteriorní část
		PZ	(8,6)	-	-	-	(Z)	-	-	báze
622	+(a)/-(b)	izo	(17,1)	-	-	4,6	-	-	3	bazální polovina
623	+(b)/-(a)	izo	(18,8)	-	5,0	4,2	Z	4	-	apikální část
624	+(a)/-(b)	izo	(14,9)	-	5,0	-	Z	4	-	apikální část
625	+	izo	(11,0)	-	(3,7)	-	Z	4	-	apikální část
626	-	izo	22,1	-	4,4	(3,0)	Z	4	-	def. bazální části
627	+	izo	18,3	8,2	4,3	3,8	Z	3	3	téměř kompl., chybí apex
628	+(b)/-(a)	izo	(18,4)	8,7	5,0	4,3	Z	3	-	apikální část
629	+	izo	(18,8)	8,1	5,6	(4,0)	-	-	-	bazální část, def. An
630	+	izo	(19,5)	11,0	6,3	6,4	Z	-	3	chybí art. sk., def. apex
631	-	LP	(14,0)	8,4	3,8	3,1	-	-	3	chybí apex
		LZ	(13,7)	8,3	4,0	3,5	-	-	3	chybí apex
632	-	PP	19,4	8,3	3,9	3,4	N	3	-	kompletní, zakrytá A oblast
		PZ	18,4	8,3	(3,7)	3,9	N	3	3	kompl., mírná def.
633	-	izo	(21,2)	-	4,9	4,2	Z	4	-	chybí báze, celk. def.
634	-	izo	(15,4)	9,5	(3,7)	-	Z	4	-	chybí báze, def. posteriorní č.

635	-	LP	(4,7)	-	-	-	(Z)	-	-	báze
		PP	(5,0)	-	-	-	(Z)	-	-	báze, def.
		LZ	(3,9)	-	-	-	(Z)	-	-	báze
		PZ	16,6	7,5	(3,3)	-	Z	3	-	kompletní, def. báze
636	+	izo	15,3	-	5,1	-	Z	5	-	apikální polovina
637	+	izo	17,8	8,0	3,9	3,6	Z	3	-	kompletní, def. báze
638	+	PZ	17,8	7,0	3,7	2,4	Z	4	-	kompletní, def. A obl.
639	-	izo	(11,8)	7,1	3,9	2,9	(Z)	-	3	bazální polovina, def.

### Legenda:

číslo	číslo jedince
poz./neg.	+(x) pozitivní otisk (x = písmeno otisku a/b) -(x) negativní otisk (x = písmeno otisku a/b)
křídlo	přední/zadní, levé/pravé křídlo (viz kapitola 3.3 Materiál), izo – izolované křídlo
délka celk. [mm]	délka křídla od artikulačních skleritů až k apexu
délka Cu–RP [mm]	vzdálenost od rozdělení žilky Cu k bodu prvního oddělení terminální větve RP
šířka RP [mm]	šířka křídla v bodě prvního oddělení terminální větve RP
šířka M [mm]	šířka křídla v bodu rozdělení žilky M
ap.	Z (Z) – zbarvený apex (křídlo nemá zachovaný apex, na základě jiných viditelných křídel lze odhadnout, že má také zbarvený apex), N – křídlo postrádá zbarvení apexu
RP	počet terminálních větví RP
A	počet větví anální žilky
pozn.	poznámky k zachování křídla, kompl. – kompletně zachované křídlo, def. – deformace

pozn. v závorce uvedené rozměry jsou rozměry nekompletních křídel

**Tab. 4:** Rozměry křídel jedinců druhu *Cyclocelis* sp. n.

číslo	otisk	křídlo	délka celk.	délka Cu-RP	šířka RP	šířka M	ScP-RP	M-MP	RP	Cu	A	pozn.
520	ab	izo	(21,1)	14,2	(4,7)	5,0	4,6	3,5	-	2	3	bazální část
521	ab	izo	(19,2)	8,1	4,1	3,3	1,4	3,2	5	1	4	chybí malá část báze
522	ab	izo	(15,9)	7,1	4,5	4,2	1,2	2,8	5	1	3	více křídel přes sebe (vybráno nejlepší)
523	ab	izo	(20,0)	9,1	5,8	(3,8)	1,6	4,4	5	2	-	def. báze
524	-	izo	23,6	-	5,6	4,3	-	4,9	-	3	3	def., chybí apex
525	-	izo	(17,8)	9,3	4,5	3,6	2,2	2,8	3	2	-	chybí báze
526	-	izo	13,5	5,4	3,4	2,9	0,5	1,5	4	1	3	def., rozvětvení RP2
X3	ab	izo	(14,3)	-	-	3,9	-	5,2	-	2	-	velká def., báze
X4	-	izo	(7,7)	-	(3,3)	-	0,9	-	3	2	-	apex, def.
640	-	izo	13,4	7,4	3,2	2,5	2,4	2,4	3	1	3	více křídel ležící přes sebe, vybráno jedno
641	ab	izo	27,0	14,5	4,8	4,7	3,3	6,0	4	2	5	kompletní
642	-	1*	17,0	7,4	3,5	3,0	1,2	3,4	4	1	5	kompletní
		2*	17,3	8,4	3,6	2,9	1,2	2,8	4	1	5	kompletní
		3*	17,1	8,0	3,4	2,9	1,6	2,8	3	1	4	kompletní (báze nezřetelná)
		4*	(14,8)	-	-	-	-	-	4	-	-	v polovině přeložené
644	ab	LP	(12,5)	6,9	-	3,8	0,8	2,8	-	2	4	bazální 1/2
		PP	16,5	6,8	3,6	-	0,8	2,4	4	1	-	téměř kompl.
		LZ	(11,0)	-	-	3,0	-	2,3	-	1	4	bazální 1/2
		PZ	16,2	7,3	3,3	3,0	1,0	2,7	4	1	4	téměř kompl.
645	ab	izo	(20,3)	12,0	(5,3)	(5,0)	-	6,0	-	2	5	def., bazální 2/3
646	ab	LP	(12,3)	6,7	2,5	2,0	1,2	1,6	-	1	-	bez apexu
		PP	12,8	6,2	2,8	2,2	0,8	2,2	4	1	-	kompl., def. A
		LZ	(7,4)	5,3	3,0	2,4	1,0	2,3	-	1	-	bez apexu
		PZ	12,7	6,2	2,4	2,2	0,9	2,2	3	1	4	kompl.
647	ab	PP	18,0	7,2	4,9	3,8	1,4	3,5	4	1	4	kompl.
		PZ	18,6	9,0	4,9	4,1	1,8	3,6	4	1	4	méně zřetelná An část
648	-	PP	(8,9)	-	-	(2,1)	-	-	-	-	-	bazální fragment
		PZ	(11,0)	6,2	2,8	2,2	0,6	2,6	-	1	5	bazální část
		LP+LZ	12,8	6,7	2,9	2,3	1,0	2,6	3	1	4	dvě křídla jsou na sobě (měřeno zadní)
649	-	izo	(18,7)	13,1	4,8	3,7	-	4,8	-	3	6	def. část křídla bez apexu

\* – nelze určit, které křídlo levé/pravé/přední/zadní, první křídlo je oddálené ostatním, která jsou očíslována po směru chodu hodinových ručiček

**Legenda:**

číslo	číslo jedince
otisk	ab – otisk i protiotisk, - –otisk bez protiotisku
křídlo	přední/zadní, levé/pravé křídlo (viz kapitola 3.3 Materiál), izo – izolované křídlo
délka celk. [mm]	délka křídla od artikulačních skleritů až k apexu
délka Cu–RP [mm]	vzdálenost od rozdělení žilky Cu k bodu prvního oddělení terminální větve RP
šířka RP [mm]	šířka křídla v bodě prvního oddělení terminální větve RP
šířka M [mm]	šířka křídla v bodu rozdělení žilky M
ScP–RP [mm]	vzdálenost bodu napojení ScP do RA a bodu prvního oddělení terminální větve RP
M–MP [mm]	vzdálenost bodu rozdělení M a bodu rozdělení žilky MP
RP	počet terminálních větví RP
A	počet větví hřebenovitě se oddělujících od žilky A1
pozn.	poznámky k zachování křídla, kompl. – kompletně zachované křídlo, def. – deformace

pozn. v závorce uvedené rozměry jsou rozměry nekompletních křídel

## Příloha 4

**Tab. 5:** Karbon – srovnání mezinárodního (vlevo) a regionálního členění období (převzato z [Grandstein a kol., 2013](#))

Carboniferous Regional Subdivisions						
AGE (Ma)	Epoch/Stage	Russia	Western Europe	North America	China	
299.0	<b>Permian</b>					Zisongian
300	Late Penn.	Gzhelian	Melekhovian Noginskian	Virgilian	Xiaoyaoan	Zisongian
303.4						
305	Middle Penn.	Moscovian	Dorogomilovian Khamovnikian Krevyakinian	Missourian	Dalaan	
307.2						Bashkirian
310	Early Penn.	Moscovian	(D) Asturian	Atokan	Dalaan	
311.7						Bashkirian
315	Late Miss.	Serpukhovian	(B) Duckmantian (A) Langsettian	Chesterian	Luosuan	
318.1						Serpukhovian
320	Middle Mississippian	Visean	Arnsbergian	Chesterian	Dewuan	
325						Visean
328.3	Visean	Visean	Varnantian	Meramecian	Shanghsian	
330						Visean
335	Visean	Visean	Livian	Meramecian	Jiusian	
340						Visean
345	Early Mississippian	Tournaisian	Moliniacian	Osagean	Tangbagouan	
345.3						Tournaisian
350	Tournaisian	Tournaisian	Ivorian	Kinderhookian	Tangbagouan	
355						Tournaisian
359.2	Devonian	Tournaisian	Courseyan	Chautauquan	Gelaohuan	
360						Devonian

**Tab. 6:** Perm – srovnání mezinárodního (vlevo) a regionálního členění období (převzato z [Grandstein a kol., 2013](#))

Permian Regional Subdivisions							
AGE (Ma)	Epoch/Age (Stage)	Western Europe	Russia	Tethys	North America	China	
250	251.0 Triassic						Feixianguanian
255	Lopingian Changhsingian 253.8	Zechstein	Tatarian Vyatkian	Dorashamian		Lopingian	Changhsingian
260	260.4 Wuchiapingian			Dzhulfian	Ochoan		Wuchiapingian
265	Guadalupian Capitanian 265.8		Severodvinian	Laibinian	Capitanian	Yanghsingian	Lengwuan
270	268.0 Wordian	Saxonian	Blairian Urzhumian	Murgabian	Wordian		Kuhfengian
275	270.6 Roadian		Kazanian	Kubergandian	Roadian		Xiangboan
280	Cisuralian Kungurian 275.6	Rottliegend	Ufimian	Bolorian	Cathedralian		Luodianian
285	284.4 Artinskian		Artinskian	Yakhtashian	Leonardian Hessian	Chuanshanian	Longlinian
290	Sakmarian	Autunian	Sakmarian	Sakmarian	Wolfcampian Lenoxian		Zisongian
295	294.6 Asselian		Asselian	Asselian	Nealian		
300	299.0 Carboniferous		Orenburgian	Orenburgian		Mapingian	Xiacyaoan

## **Příloha 5**

Článek:

**Li, Y., Ren, D., Pecharová, M., Prokop, J.** (2013) A new palaeodictyopterid (Insecta: Palaeodictyoptera: Spilapteridae) from the Upper Carboniferous of China supports a close relationship between insect faunas of Quilianshian (northern China) and Laurussia. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, DOI:10.1080/03115518.2013.793024

# A new palaeodictyopterid (Insecta: Palaeodictyoptera: Spilapteridae) from the Upper Carboniferous of China supports a close relationship between insect faunas of Quilianshan (northern China) and Laurussia

YONGJUN LI, DONG REN, MARTINA PECHAROVÁ and JAKUB PROKOP

LI, Y., REN D., PECHAROVÁ, M. & PROKOP, J., 2013. A new palaeodictyopterid (Insecta: Palaeodictyoptera: Spilapteridae) from the Upper Carboniferous of China supports a close relationship between insect faunas of Quilianshan (northern China) and Laurussia. *Alcheringa* 37, 1–9. ISSN 0311-5518.

A new palaeodictyopterid *Sinodunbaria jarmilae* gen. et sp. nov. (Spilapteridae) is described and illustrated from the Upper Carboniferous (Namurian) Tupo Formation of northern China (Ningxia Hui Autonomous Region). The new taxon, based on the fore- and hindwing venation pattern, is attributed to Spilapteridae and compared with other spilapterid genera within Spilapteroidea. A character matrix was assembled to separate the genera of three families within Spilapteroidea and the systematics of Spilapteridae is re-evaluated. We restore the attribution of *Bojoptera* (monotypic, *B. colorata* Kukalová, 1958) to Spilapteridae based on re-examination of the holotype and point out several corrections to the original description. Moreover, owing to fragmentary preservation and a new interpretation of the wing venation of *Sheltoweptera* Brauckmann, Chesnut & Jennings, 1993 (based on *S. redbirdi* from the Middle Pennsylvanian of Kentucky, USA), we consider that genus to be a junior synonym of *Homaloneura* Brongniart, 1885. Differences between the insect faunas of Euramerica and North China during the early Late Carboniferous (Bashkirian) possibly reflected a faunal contrast between tropical and temperate zones.

Yongjun Li [liyongjun\_sysu@126.com]. College of Life Science, Capital Normal University, 105 Xisanhuanbeilu, Haidian District, Beijing 100048, China, and State Key Laboratory of Biocontrol and Institute of Entomology, Sun Yat-Sen University, Guangzhou, China. Dong Ren [rendong@mail.cnu.edu.cn], Key Lab of Insect Evolution & Environmental Changes, College of Life Science, Capital Normal University, Beijing 100048, PR China. Martina Pecharová [martina.pecharova@natur.cuni.cz] and Jakub Prokop [jprokop@natur.cuni.cz], Charles University in Prague, Faculty of Science, Department of Zoology, Viničná 7, CZ-128 44, Praha 2, Czech Republic. Received 30.1.2013; revised 25.3.2013; accepted 3.4.2013.

Key words: Palaeodictyopteroidea, Spilapteroidea, Early Pennsylvanian, Bashkirian, Inner Mongolia, China, biogeography.

PALAEODICTYOPTERA is a well-known, diverse and specialized late Palaeozoic insect group, which incorporates eight superfamilies that did not survive the end-Permian mass extinction (Riek 1976, Labandeira & Sepkoski 1993, Sinitshenkova 2002, Grimaldi & Engel 2005). The Triassic fossils *Thuringopterix gimmi* Kuhn, 1937 and *Paratitan reliquia* (Béthoux *et al.*, 2010), previously attributed to this group, have been revised and excluded from Palaeodictyoptera (Willmann 2008, Shcherbakov 2011). The group is considered part of the superorder Palaeodictyopteroidea *sensu* Bechly (1996) or Palaeodictyopteroidea *sensu* Kukalová-Peck (1991), which also includes the orders Diaphanopteroidea, Megaseoptera and Permothemistida. Members of all these orders bear mouthparts that are uniquely haustellate in the form of a rostrum with five stylets in contrast to the chewing mouthparts of other coeval palaeopteran groups, such as Ephemeroptera and Odonoptera

(Kukalová-Peck 1991, Nel *et al.* 2009, Prokop *et al.* 2010). However, the monophyly of Palaeodictyopteroidea has long been questioned owing to the heterogeneity of its included groups, e.g., Diaphanopteroidea, which strongly differs from all others by its members having the ability to fold their wings roof-wise in a flexed position (Kukalová-Peck & Brauckmann 1990, Grimaldi & Engel 2005). The Megaseoptera lack autapomorphies and seem to be a specialized lineage of Palaeodictyoptera with basally narrow wings allowing slow flight and hovering (see Carpenter 1992, p. 46; Wootton & Kukalová-Peck 2000).

Spilapteridae is the largest family of Palaeodictyoptera including 18 genera with 32 species from lower Upper Carboniferous (Bashkirian) to Upper Permian (Wuchiapingian) deposits of Europe, North America and Russia (Carpenter 1992, Brauckmann *et al.* 1993, Brauckmann & Schneider 1996, Sinitshenkova 2002). Moreover, *Delitzschala bitterfeldensis* Brauckmann & Schneider, 1996 known from Namurian A (Bashkirian equivalent) strata of Germany is considered one of the oldest Pterygota apart from the record of Archaeorthoptera from the Upper



Silesian Coal Basin (Prokop *et al.* 2005). Spilapterids were probably most diverse during the Stephanian (Kasimovian) as revealed mainly from the famous insect faunas of the Commeny Basin (France) first described by Brongniart (1893). Kukalová (1969) undertook the first comprehensive revision of Palaeodictyoptera from this locality including descriptions of several new taxa of Spilapteridae.

Early Late Carboniferous insects from the Tupo Formation, known as the Qilianshan entomofauna, collected close to Xiaheyan village (Zhongwei City, Ningxia autonomous region, China), have been intensively studied by a team led by one of us (DR). This entomofauna includes representatives of such insect groups as Odonoptera (Zhang *et al.* 2006, Ren *et al.* 2008, Su *et al.* 2012, Li *et al.* 2013), Palaeodictyoptera (Prokop & Ren 2007), stem-Plecoptera (Béthoux *et al.* 2011), Archaeorthoptera (Prokop & Ren 2007, Liu *et al.* 2009, Gu *et al.* 2011, Béthoux *et al.* 2012a, b), stem-Grylloblattodea (Peng *et al.* 2005, Cui *et al.* 2011) and Blattodea (Zhang *et al.* 2013). Some of the material has been published, though much awaits description and is currently being prepared. The significance of this locality lies mainly in the Bashkirian (=Namurian B–C) age and in its remote palaeogeographical location with respect to coeval entomofaunas (Lu *et al.* 2002).

## Material and methods

All specimens are housed in the Key Laboratory of Insect Evolution and Environmental Changes at Capital Normal University (prefix CNU-) in Beijing (China). The fossil specimens were examined using Leica MZ12.5 and Nikon SMZ 645 stereomicroscopes in a dry state and under a film of ethyl alcohol. Venation line drawings were composed using a stereomicroscope and camera lucida attachment. Photographs were taken with a Canon D550 digital camera equipped with MP-E 65 mm and EF-S 60 mm macro lenses. Original photographs were processed using the image-editing software Adobe Photoshop 8.0.

Palaeodictyopterid systematics follows mainly Sinitshenkova (2002), based on the conception of Riek (1976) and partly Carpenter (1992). Wing venation nomenclature generally follows the scheme of Kukalová-Peck (1991). Morphological concepts of Spilapteridae follow the study of *Dunbaria fasciipennis* Tillyard, 1924 undertaken by Kukalová-Peck (1971). Wing venation abbreviations: ScP, subcosta posterior; RA/RP, radius anterior/posterior; MA/MP, media anterior/posterior; CuA/CuP, cubitus anterior/posterior; A1/A2, first/second anal vein.

## Systematic palaeontology

Superorder PALAEODICTYOPTEROIDA Bechly, 1996  
Order PALAEODICTYOPTERA Goldenberg, 1877  
Superfamily SPILAPTEROIDEA Brongniart, 1893  
Family SPILAPTERIDAE Handlirsch, 1906

List of included genera after Carpenter (1992), supplemented by Brauckmann *et al.* (1993) and Brauckmann & Schneider (1996): *Abaptilon* Zalesky, 1946; *Baeoneura* Sinitshenkova in Sharov & Sinitshenkova, 1977; *Becquerelia* Brongniart, 1885; *Delitzschala* Brauckmann & Schneider, 1996; *Dunbaria* Tillyard in Dunbar & Tillyard, 1924; *Epitethe* Handlirsch, 1906; *Homaloneura* Brongniart, 1885; *Lamproptilia* Brongniart, 1885; *Mcluckiepteron* Richardson, 1956; *Neuburgia* Martynov, 1931; *Palaeoptilus* Brongniart, 1885; *Paradunbaria* Sharov & Sinitshenkova, 1977; *Permiakovia* Martynov, 1940; *Spilaptera* Brongniart, 1885 (type genus); *Spiloptilus* Handlirsch, 1906; *Sheltoweptera* Brauckmann, Chesnut & Jennings, 1993 considered a junior synonym of *Homaloneura* (see below); *Sinodunbaria* gen. nov.; *Tectoptylus* Kukalová, 1969; *Vorkutoneura* Sinitshenkova in Sharov & Sinitshenkova, 1977.

### *Sinodunbaria* gen. nov.

*Type species.* *Sinodunbaria jarmilae* sp. nov. here designated.

*Etymology.* Composite name after the Latin: *Sinae* (China) and *Dunbaria*; feminine in gender.

*Diagnosis.* Fore wing and hind wing venation: costal margin serrate and reinforced, deeply concave in mid-wing; RA and RP diverging at the same level as division of M into MA and MP; first branch of RP deeply bifurcated; MA and MP both ending with two long branches; CuA pectinate ending with five or six terminal branches.

### *Sinodunbaria jarmilae* sp. nov. (Figs 1 and 2)

*Etymology.* The epithet honours Dr Jarmila Kukalová-Peck (Carleton University, Ottawa, Canada), world-famous palaeoentomologist.

*Holotype.* CNU-NX1-338, a nearly complete imprint of a well-preserved insect with partly preserved head, thorax bearing small triangular prothoracic winglets and outstretched meso- and metathoracic wings, incomplete abdomen, and fragmentary counter-imprint of basal part of mesothoracic wing and anterior margin of metathoracic wing; housed in the collections of Capital Normal University, Beijing, China.

*Age and locality.* Tupo Formation, Upper Carboniferous, Bashkirian, (equivalent to Namurian B–C), Xiaheyan Village, Zhongwei County, Ningxia Hui Autonomous Region, China.

*Description.* Body stout with a relatively small head, broad thorax and stout, incomplete abdomen. Head triangular, partly preserved, with prominent elliptical, bulging eyes, clypeus trapezoidal, labrum triangular, fragmentary antennae with long antennomeres

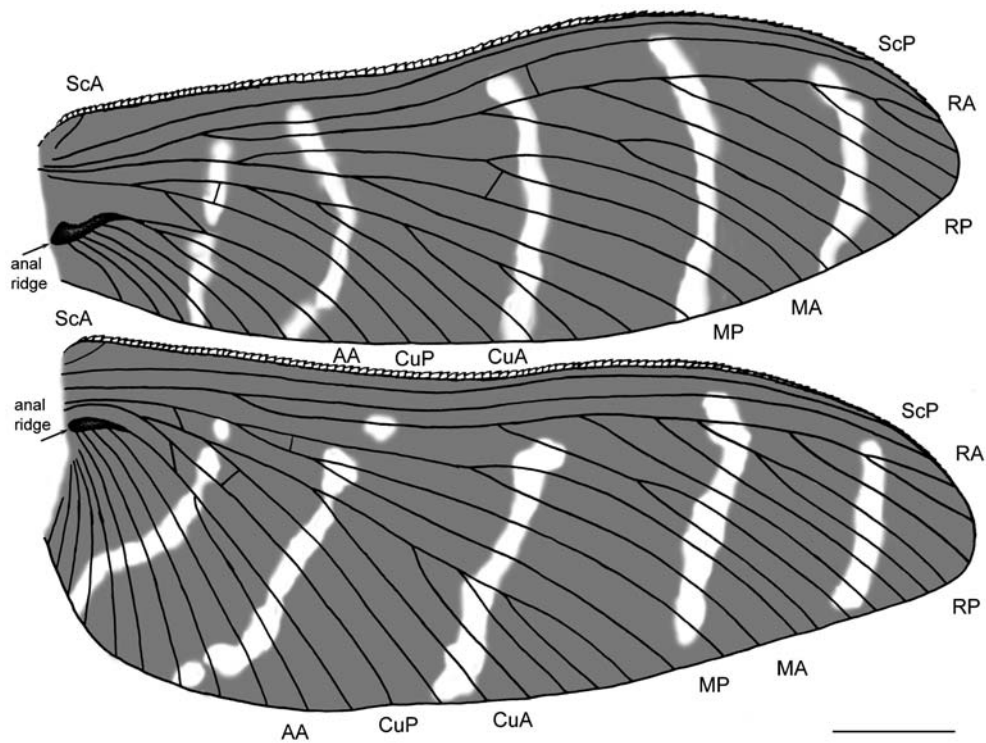


Fig. 1. *Sinodunbaria jarmilae* gen. et sp. nov., drawing of fore- and hindwing venation of holotype, CNU-NX1-338. Scale bar = 3 mm.

(Fig. 2B). Thorax broad, prothorax with well-developed small, pointed prothoracic winglets (length 1.5 mm, width 1.3 mm); mesothorax and metathorax rectangular, strongly sclerotized and about of equal size in dorsal view; meso- and metathoracic wings bearing original colour pattern of five transverse bands with dark

membrane; anterior margin of both wings strongly concave in mid-wing; hindwings basally broader than forewings; both pairs of wings with sparse simple, straight cross-veins.

Forewing with broadest part in distal third, costal margin serrate and reinforced; short convex ScA



Fig. 2. *Sinodunbaria jarmilae* gen. et sp. nov., holotype CNU-NX1-338. **A**, Photograph of habitus; **B**, Detail of head (an, fragmentary antennae with elongate antennomeres; ce, compound eyes; cl, clypeus; lb, labrum partially preserved) and prothorax with pronotal winglets (pw). Scale bars in **A** = 5 mm, **B** = 1 mm.

reaching costal margin 1.8 mm from wing base; undulate ScP running parallel to costal margin ending 2.1 mm from wing apex; veins RA + RP basally connected and straight, separation of RA and RP about 4.2 mm from wing base, simple convex RA running parallel to ScP ending close to wing apex, RP distally pectinate, ending with seven main branches covering whole wing apex area, first branch of RP secondarily branched, dichotomously emerging at about mid-wing from RA; division MA and MP only 0.2 mm more distal than separation of RA and RP; convex MA branched at the level of first offshoot of RP ending with two long branches; concave MP deeply branched 2.7 mm distal to the division of MA and MP ending with two long branches; division of CuA and CuP 2.3 mm from wing base; CuA pectinate, ending with five simple branches, concave CuP simple; anal area basally connected by prominent anal ridge formed by stiffened membrane and ending with 11 branches.

Hindwing venation pattern similar to forewing with concave costal margin strongly serrate, short convex ScA reaching costal margin about 1.7 mm from wing base; concave ScP running parallel to costal wing margin, prominently undulate, ending close to wing apex, RP pectinate with seven main branches, first and fourth secondarily forked; division MA and MP very close to separation of RA and RP; CuA ending with six terminal branches, anal area broad, veins basally reinforced by

well-developed prominent anal ridge formed by stiffened membrane, anal veins ending with 10 terminal branches.

Abdomen incompletely preserved with basal first five segments of moderate size and rather stout; width of the 1st tergite 4.5 mm.

*Dimensions.* Holotype CNU-NX1-338: Length of head 1.9 mm, width about 3.9 mm; thorax length 8.8 mm, width 5.9 mm; forewing length 21.6 mm, maximum width 7.3 mm, hindwing length 22.4 mm, maximum width 8.2 mm, estimated wingspan *ca* 49.0 mm; incomplete abdomen length 8.1 mm, width 4.3 mm, estimated total body length about 17.0 mm.

*Discussion.* Riek (1976, p. 230) proposed dividing the Eupalaeodictyoptera, based on wing venation pattern, into six superfamilies (Calvertielloidea, Breyerioidea, Dictyoneuroidea, Dictyloptiloidea, Homioopteroidea and Spilapteroidea) and provided a simplified key to these taxa. Sinitshenkova (2002, fig. 138) partly followed this concept suggesting a hypothetical phylogeny and classification of the superorder Dictyoneurida Handlirsch, 1906 (=Palaeodictyopteroidea *sensu* Bechly, 1996). However, this system is not based on a strict use of cladistic methodology, even if it uses cladistic terminology. Nevertheless, we provisionally follow that proposed higher classification in this paper. In addition to formal description of a new taxon, we supplemented our study by compiling a matrix of characters for genera assigned

Table 1. Character mix used to separate the Palaeodictyopterid families of Spilapteroidea (Spilapteridae + Fouqueidae + Mecynostomatidae) and Eubleptidae considered to be a closely related family *sensu* Carpenter (1965).

Spilapteroidea + Eubleptidae	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<b>Spilapteridae Brongniart, 1893</b>																
<i>Abaptilon</i> Zalesky, 1946	0	?	?	2	0	?	1	0	0	1	0	1	?	?	0	1
<i>Baeoneura</i> Sinitshenkova in Sharov & Sinitshenkova, 1977	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	2	1
<i>Becquerelia</i> Brongniart, 1885	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Bojoptera</i> Kukulová, 1958	0	0	0	?	0	0	1	1	1	1	1	?	0	?	2	1
<i>Delitzschala</i> Brauckmann & Schneider, 1996	0	1	0	2	?	0	0	1	0	0	0	0	?	?	?	0
<i>Dunbaria</i> Tillyard in Dunbar & Tillyard, 1924	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epitethe</i> Handlirsch, 1906	1	1	?	1	1	1	?	0	?	1	1	1	1	?	2	1
<i>Homaloneura</i> Brongniart, 1885	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	1
<i>Lamproptilia</i> Brongniart, 1885	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	2	1
<i>Mcluckiepterion</i> Richardson, 1956	0	0	?	1	?	1	0	1	0	?	1	1	1	0	2	?
<i>Neuburgia</i> Martynov, 1931	0	?	?	2	0	0	?	1	0	1	0	1	0	?	2	1
<i>Palaeoptilus</i> Brongniart, 1885	1	1	0	0	1	0	0	0	?	1	1	1	?	?	0	1
<i>Paradunbaria</i> Sharov & Sinitshenkova, 1977	0	0	1	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	?	0	1
<i>Permiakovia</i> Martynov, 1940	0	1	?	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Sinodunbaria</i> gen. nov.	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Spilaptera</i> Brongniart, 1885	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>Spiloptilus</i> Handlirsch, 1906	?	?	?	0	?	1	?	?	0	1	1	1	1	?	?	1
<i>Tectoptilus</i> Kukulová, 1969	0	1	0	0	0	1	0	?	1	1	1	1	1	0	?	1
<i>Vorkutoneura</i> Sinitshenkova in Sharov & Sinitshenkova, 1977	0	1	?	2	?	1	?	?	0	1	?	1	1	0	1	1
<b>Fouqueidae Handlirsch, 1906</b>																
<i>Fouquea</i> Brongniart, 1893	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	2	0
<i>Neofouquea</i> Carpenter	?	1	?	0	?	0	?	?	1	?	1	1	1	?	?	?
<b>Mecynostomatidae Kukulová, 1969</b>																
<i>Mecynostomata</i> Metcalf, 1952	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0
<b>Eubleptidae Handlirsch, 1906</b>																
<i>Eubleptus</i> Handlirsch, 1906	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0

to three families within Spilapteroidea (Table 1, Appendix) following the previous matrices developed for Breyerioidea, Eugereonoidea and Homiopteroidea (Prokop & Nel 2004, p. 588; Prokop & Ren 2007, p. 270).

*Sinodunbaria* gen. nov. is attributed to the Spilapteridae owing to the combination of the following characters in its wing venation: (1) anterior wing margin more or less concave, wings with banded colour pattern; (2) RP pectinate, ending with seven branches; (3) MA and MP with two terminal branches; (4) CuA with 5–6 terminal branches; (5) hind wings broader than forewings and with more developed anal area; (6) well-developed pointed pronotal winglets. The Spilapteridae comprises 18 genera from Upper Carboniferous to Upper Permian deposits of Euramerica and the Asian part of Russia (Carpenter 1992, Brauckmann & Schneider 1996, Sinitshenkova 2002).

The monotypic *Sheltoweepetera* Brauckmann, Chesnut & Jennings, 1993 (type species *S. redbirdi* Brauckmann, Chesnut & Jennings, 1993) is based on a rather fragmentary wing from the Middle Pennsylvanian Breathitt Formation, Kentucky, USA and is considered a junior synonym of *Homaloneura* Brongniart, 1885 based on re-interpretation of the wing venation. Brauckmann *et al.* (1993) considered the separation of veins CuA and CuP to be rather distal, about 1/3 of the wing length and consequently, CuP had three terminal branches. This is an unusual pattern for Spilapteridae, even compared with the pattern in *Tectoptylus* Kukulová, 1969 where CuA and CuP diverge close to the wing base. The supposed first simple anal vein AA

indicated in the original drawing by Brauckmann *et al.* (1993, p. 643, fig. 1) has a different polarity from branches of CuA and corresponds to the concave CuP in our interpretation.

*Bojoptera* Kukulová, 1958 (monotypic, *B. colorata* Kukulová, 1958), known from the Bolsavian of the Kladno-Rakovník Basin in central Bohemia (Czech Republic), is based on forewing venation with a deeply concave and serrate costal wing margin and partly preserved broader hindwing. Both wings bear a colour pattern of transverse bands and a venation with main veins characteristic of Spilapteridae. Carpenter (1992, p. 43) placed this genus in Palaeodictyoptera without assigning it to a family (*contra* Kukulová 1958), mainly based on the following forewing characters: basally broad costal area, ScP terminating well before apex, RP arising before mid-wing with many branches, MA with only three branches, MP extensively branched, CuA and its branches strongly curved, forming a prominent loop toward Cu, and CuP curved with two terminal branches. We restore the attribution of *Bojoptera* to Spilapteridae based on re-examination of the holotype (Fig. 3). We outline several corrections to the original description and clarify uncertainties resulting from the rather poor state of preservation as follows: (1) the forewing costal margin is not as broad as indicated in the original drawing; (2) the termination of ScP at the costal margin is not discernible; (3) MP is pectinate, ending with three main branches; (4) CuA is simple or with terminal branches; (5) CuP has three branches; (6) the anal area is basally connected by a prominent anal ridge formed by a stiffened membrane, and the first anal



Fig. 3. *Bojoptera colorata* Kukulová, 1958, photograph of fore- and hindwing venation of holotype Br – 978 Charles University, Institute of Geology and Palaeontology collection (a.r. process, anal ridge process). Scale bar = 5 mm.

vein is deeply forked. Additionally, the hindwing is markedly broader basally than the forewing and the colour pattern in the form of stripes supports placement within Spilapteridae. *Bojoptera* differs from *Sinodunbaria* mainly by its more expanded MP and CuP, and less developed CuA.

*Sinodunbaria* gen. nov. differs from *Spilaptera* Brongniart, 1885 (with five known species, *S. americana* Carpenter & Richardson, 1971, *S. libelluloides* Brongniart, 1885, *S. packardi* Brongniart, 1885, *S. tanaica* Sharov & Sinitshenkova, 1977, *S. vetusta* Brongniart, 1885) in having a more concave and serrate anterior wing margin and a free area between RA and RP without strongly oblique cross-veins (Kukalová 1969).

*Abaptilon* Zalesky, 1946 (monotypic, *A. sibiricum* Zalesky, 1946 based on an apical fragment of a hind wing) differs from *Sinodunbaria* by its more developed MA and MP with three branches and the division of RA and RP being in a more distal position close to the mid-wing. However, its systematic assignment within the spilapterids was considered doubtful owing to its fragmentary preservation (Rohdendorf 1962, Carpenter 1992).

*Baeoneura* Sinitshenkova in Sharov & Sinitshenkova, 1977 (monotypic, *B. obscura* Sinitshenkova in Sharov & Sinitshenkova, 1977) shares with *Sinodunbaria* the secondarily branched first offshoot of RP and the closely positioned separation of RA/RP and MA/MP near the wing base. *Sinodunbaria* differs mainly in having only two branches of MP instead of four in *Baeoneura*.

*Bequerelia* Brongniart, 1885 (with two species, *B. elegans* Brongniart, 1885 and *B. superba* Handlirsch, 1922) and *Homaloneura* Brongniart, 1885 [with nine species: *H. bonnieri* Brongniart, 1885, *H. berenice* Brauckmann & Groening, 1998, *H. kiliani* Brauckmann, Herd & Leipner 2009, *H. lehmani* Kukalová, 1969, *H. ligeia* Brauckmann, 1986, *H. joannae* Brongniart, 1885, *H. dabasinskasi* Carpenter, 1964, *H. elegans* Brongniart, 1885, *H. redbirdi* (Brauckmann, Chesnut & Jennings, 1993)] both differ from *Sinodunbaria* by having slightly concave anterior wing margins without serration and more numerous cross-veins. In addition, *Homaloneura* has a strongly developed anal ridge extending to the radius.

*Dunbaria* Tillyard in Dunbar & Tillyard, 1924 (with two species, *D. fasciipennis* Tillyard in Dunbar & Tillyard 1924 and *D. borealis* Sharov & Sinitshenkova 1977) shares with *Sinodunbaria* the distinctly concave anterior wing margin with prominent serration, a short anal ridge and banded colour pattern on both pairs of wings. Kukalová-Peck (1971) assessed intra-specific variability of *D. fasciipennis* on the basis of nine well-preserved specimens from the Lower Permian of Kansas (USA). These fossils varied to some extent in the secondary branching of the main veins, the level of origin of RP and the size of the anal area. Beckemeyer & Byers (2001) used quantitative measurements of wing

slenderness and confirmed two distinct groups exactly as proposed by Kukalová for the intra-specific variability in this taxon. Kukalová-Peck (1971) also recognized the stability of certain venation characters such as the relative positions of divergence of the main veins RA/RP, MA/MP, and CuA/CuP in this taxon. *Dunbaria* differs from *Sinodunbaria* mainly by the division of RA/RP in the forewing being more basal and markedly distant from the MA/MP division instead of being at about the same level, and in having simple branches of RP.

*Epitethe* Handlirsch, 1906 [monotypic *E. meunieri* (Brongniart, 1893)], *Palaeoptilus* Brongniart, 1893 (monotypic, *P. brullei* Brongniart, 1893), *Tectoptilus* Kukalová, 1969 [*B. grehanti* (Brongniart, 1893)], *Lamproptilia* Brongniart, 1885 (with two species *L. grandeuryi* Brongniart, 1885 and *L. tenuitegminata* Bolton, 1911) all differ mainly by the presence of numerous cross-veins in the venation of fore- and hindwings. In addition, *Lamproptilia* has a large cubitoanal area in the hindwing forming an unusually distinct lobe (Kukalová 1969).

*Mcluckiepteron* Richardson, 1956 (monotypic, *M. luciae* Richardson, 1956 based on a fragmentary hindwing) differs mainly by the presence of its extensively branched MP and numerous cross-veins in the posterior part (Richardson 1956). Carpenter (1992) considered this fossil's familial assignment doubtful probably owing to its poor state of preservation, but without elaborating.

*Spiloptilus* Handlirsch, 1906 [monotypic, *S. ramondi* (Brongniart, 1893)] differs by the division of RA/RP distad of the origin of MA/MP, and its broadly developed branches of MA and MP. Moreover, this taxon is based on a poorly preserved fossil with doubtful familial assignment (Kukalová 1969, Carpenter 1992).

*Neuburgia* Martynov, 1931 (monotypic, *N. altaica* Martynov, 1931) shares with *Sinodunbaria* the division of RA/RP at the level of the origin of MA/MP. However the dichotomously branched RP, and MA and MP with numerous branches is unlike *Sinodunbaria*. Rohdendorf (1961) established the new family Neuburgiidae for *Neuburgia* mainly on the basis of a dichotomous division of RP. Sharov & Sinitshenkova (1977) later transferred the genus back to Spilapteridae based on discoveries of other taxa with a dichotomous RP (e.g., *Baeoneura obscura* Sinitshenkova in Sharov & Sinitshenkova, 1977).

*Paradunbaria* Sharov & Sinitshenkova, 1977 (monotypic, *P. pectinata* Sharov & Sinitshenkova, 1977) has only simple branches of RP, MP with four terminal branches, and CuA ending with six or seven terminal branches, unlike *Sinodunbaria*.

*Permiakovia* Martynov, 1940 (monotypic, *P. quinquefasciata* Martynov, 1940) has a similarly organized RP to *Sinodunbaria*. However, it differs in the MA and MP division being distad of the origin, RP, and MP having three terminal branches.

*Vorkutoneura* Sinitshenkova in Sharov & Sinitshenkova, 1977 (monotypic, *V. variabilis* Sinitshenkova in Sharov & Sinitshenkova, 1977) is based on a hindwing with nearly triangular wing shape, a relatively broad anal area, MP veins ending with four terminal branches, and CuP deeply branched, ending with four terminal branches, unlike in *Sinodunbaria* where terminal branches are less numerous.

*Delitzschala* Brauckmann & Schneider, 1996 (monotypic, *D. bitterfeldensis* Brauckmann & Schneider, 1996) is known as the oldest palaeodictyopteran from the Namurian A of Germany (Brauckmann & Schneider, 1996). It differs from *Sinodunbaria* by possessing fewer main branches of RP (5), simple MA, and CuA with only two main branches instead of five or six. This fossil has a different colour pattern that is not arranged in transverse rows as in *Sinodunbaria*. *Delitzschala* has a distinct venation pattern with division RA/RP positioned distad of division MA/MP as in *Spiloptilus*, and MA simple. However, the last character is incompatible with the diagnosis of the family proposed in the review by Carpenter (1992). We propose emending the family's diagnosis to include vein MA being simple or branched.

Therefore, we consider *Sinodunbaria* to be probably closely related to *Dunbaria* based on the distinctly concave anterior wing margin and prominent serrations, short anal ridge and banded colour pattern on both wing pairs. However, *Dunbaria* differs by the presence of branches RP lacking secondary forks and the division of RA/RP being distant from that of MA/MP instead of being at about the same level from the wing base as evident in *Sinodunbaria*. Nevertheless, other genera, such as *Permiakovia*, *Paradunbaria* and *Baeoneura*, all described from Upper Carboniferous and Permian of Russia, also resemble the venation pattern of *Sinodunbaria* suggesting their possible close relationships as well.

## Conclusions

The newly established monotypic spilapterid genus *Sinodunbaria*, including *Sinodunbaria jarmilae* sp. nov. (type species), adds to the entomofaunal diversity of the Tupo Formation. Surprisingly, it represents only the second record of Palaeodictyoptera after *Namuroningxia elegans* Prokop & Ren, 2007 suggesting that this group was rare in the palaeoecosystem at Ningxia. Although *Namuroningxia* bears an unusual mosaic of characters that required establishment of a new family, Namuroningxiidae, the pattern of venation in *Sinodunbaria* is clearly attributable to Spilapteridae. The new genus has a marked resemblance to genera previously known from the Upper Carboniferous and Permian of Russia (*Permiakovia*, *Paradunbaria* and *Baeoneura*) and the Lower Permian of Kansas, USA (*Dunbaria*), suggesting a close relationship between these faunas. It is notable that paoliid insects occur in European (e.g., Upper Sile-

sian Coal Basin and Ruhr Basin) entomofaunas, but this group is completely absent at the Ningxia (Xiaheyuan) locality (Ilger & Brauckmann 2012, Prokop *et al.* 2012). This faunal difference might be attributable to the different (tropical versus temperate) settings of these localities during the early Late Carboniferous.

## Acknowledgements

We are grateful to Dr Stephen McLoughlin (Swedish Museum of Natural History, Sweden), Dr Steven R. Davis (University of Kansas, USA) and two anonymous referees for constructive comments and improvements to the English text. This work was supported by the National Basic Research Program of China 973 Program Grant 2012CB821906; National Natural Science Foundation of China Grants 31230065 and 41272006; Great Wall Scholar and Key Project of the Beijing Municipal Commission of Education Grant KZ201310028033; China Geological Survey Grant 1212011120116. JP acknowledges research support from the Grant Agency of the Czech Republic No. P210/10/0633.

## References

- BECHLY, G., 1996. Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der Odonata. *Petalura, Special Volume 2*, 1–402.
- BECKEMEYER, R.J. & BYERS, G.W., 2001. Forewing morphology of *Dunbaria fasciipennis* Tillyard (Palaeodictyoptera: Spilapteridae), with notes on a specimen from the University of Kansas Natural History Museum. *Journal of the Kansas Entomological Society* 74, 221–230.
- BÉTHOUX, O., VOIGT, S. & SCHNEIDER, J.W., 2010. A Triassic palaeodictyopteran from Kyrgyzstan. *Palaeodiversity* 3, 9–13.
- BÉTHOUX, O., CUI, Y., KONDRATIEFF, B., STARK, B. & REN, D., 2011. At last, a Pennsylvanian stem-stonefly (Plecoptera) discovered. *BMC Evolutionary Biology* 2011 (11), 248.
- BÉTHOUX, O., GU, J. & REN, D., 2012a. A new Upper Carboniferous stem-orthopteran (Insecta) from Ningxia (China). *Insect Science* 19, 153–158.
- BÉTHOUX, O., GU, J., YUE, Y. & REN, D., 2012b. *Miamia maimai* n. sp., a new Pennsylvanian stem-orthopteran insect, and a case study on the application of cladotypic nomenclature. *Fossil Record* 15, 103–113.
- BOLTON, H., 1911. Insect remains from the South Wales coalfield. *Quarterly Journal of the Geological Society* 67, 149–174.
- BRAUCKMANN, C., 1986. Eine neue Spilapteriden-Art aus dem Namurium B von Hagen-Vorhalle (Insecta: Palaeodictyoptera) (Ober-Karbon, West-Deutschland). *Dortmunder Beiträge zur Landeskunde, Naturwissenschaften Mitteilungen* 20, 57–64.
- BRAUCKMANN, C. & GRÖNING, E., 1998. A new species of *Homaloneura* (Palaeodictyoptera: Spilapteridae) from the Namurian (Upper Carboniferous) of Hagen-Vorhalle (Germany). *Entomologia Generalis* 23, 77–84.
- BRAUCKMANN, C. & SCHNEIDER, J., 1996. Ein unter-karbonisches Insekt aus dem Raum Bitterfeld/Delitzsch (Pterygota, Arnsbergium, Deutschland). [A Lower Carboniferous insect from the Bitterfeld/Delitzsch area (Pterygota, Arnsbergian, Germany)]. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1996, 17–30.
- BRAUCKMANN, C., CHESNUT, D.R.Jr & JENNINGS, J.R., 1993. New spilapterid insect from the Breathitt Formation of Eastern Kentucky, USA. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1993, 641–647.

- BRAUCKMANN, C., HERD, K.J. & LEIPNER, A., 2009. Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland). Nachtrag 1: Palaeodictyopteroidea. *Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen* 35, 1–30.
- BRONGNIART, C., 1885. Les insectes fossiles des terrains primaires. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de Rouen* 1885, 50–68.
- BRONGNIART, C., 1893. Recherches pour servir à l'histoire des insectes fossiles des temps primaires précédées d'une étude sur la nervation des ailes des insectes. *Bulletin de la Société d'Industrie Minière de Saint-Etienne* 3(7), 4, 1–491.
- CARPENTER, F.M., 1964. Studies on North American Carboniferous insects. Part 3. A splapterid from the vicinity of Mazon Creek, Illinois (Palaeodictyoptera). *Psyche* 71, 117–124.
- CARPENTER, F.M., 1965. Studies on North American Carboniferous insects. 4. The genera *Metropator*, *Eubleptus*, *Hapaloptera* and *Hadentomum*. *Psyche* 72, 175–190.
- CARPENTER, F.M., 1967. Studies of North American Carboniferous insects: 5. Paleodictyoptera and Megasecoptera from Illinois and Tennessee, with a discussion of the Order Sypharopteroidea. *Psyche* 74, 58–83.
- CARPENTER, F.M., 1992. Superclass Hexapoda, (Part R), Arthropoda 4, 3/4. In *Treatise on Invertebrate Paleontology*. MOORE, R.C. & KAESLER, R.L., eds, The Geological Society of America and the University of Kansas, Boulder, CO., xxii + 655 pp.
- CARPENTER, F.M. & RICHARDSON, E.S., 1971. Additional insects in Pennsylvanian concretions from Illinois. *Psyche* 78, 267–295.
- CUI, Y., BÉTHOUX, O. & REN, D., 2011. Intraindividual variability in *Sinonamuropteridae* forewing venation (Grylloblattida; Late Carboniferous): taxonomic and nomenclatural implications. *Systematic Entomology* 36, 44–56.
- DUNBAR, C.O. & TILLYARD, J.R., 1924. Kansas Permian insects. 1. The geologic occurrence and the environment of the insects. *American Journal of Science* 5 (7), 172–209.
- GOLDENBERG, F., 1877. *Fauna Saraepontana Fossilis. Die fossilen Thiere aus der Steinkohlenformation von Saarbrücken*. Saarbrücken, Mollinger, 54 pp.
- GRIMALDI, D.A. & ENGEL, M.S., 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge, xv + 755 pp.
- GU, J., BÉTHOUX, O. & REN, D., 2011. *Longzhua loculata* n. gen. and n. sp., one of the most completely documented Pennsylvanian Archaeorthoptera (Insecta; Ningxia, China). *Journal of Paleontology* 85, 303–314.
- HANDLIRSCH, A., 1906 (1906–1908). *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen*. Engelmann, V.W. publ., Leipzig, 1430 pp.
- HANDLIRSCH, A., 1922. *Animalia Insecta Palaeozoica. Fossilium Catalogus*. Junk, W. (publ.), Berlin, 16, 230 pp.
- ILGER, J.-M. & BRAUCKMANN, C., 2012. First report of Namurian insects (Palaeodictyoptera; Megasecoptera; 'basal Neoptera') from the Küchenberg near Fröndenberg/Ruhr (Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 86, 161–174.
- KUHN, O., 1937. Insekten aus dem Buntsandstein von Thüringen. *Beiträge zur Geologie von Thüringen* 4, 190–193.
- KUKALOVÁ, J., 1958. On Czechoslovakian Spilapteridae Handlirsch (Insecta—Palaeodictyoptera). *Acta Universitatis Carolinae, Geologica* 3, 231–240.
- KUKALOVÁ, J., 1969. Revisional study of the order Palaeodictyoptera in the Upper Carboniferous shales of Commeny, France, Part 1. *Psyche* 76, 163–215.
- KUKALOVÁ-PECK, J., 1971. The structure of *Dunbaria* (Palaeodictyoptera). *Psyche* 78, 306–318.
- KUKALOVÁ-PECK, J., 1991. Chapter 6: Fossil history and the evolution of hexapod structures. In *The Insects of Australia, a textbook for students and research workers* (2nd ed.). NAUMANN, I.D., ed., Melbourne University Press, Melbourne, 542 pp.
- KUKALOVÁ-PECK, J. & BRAUCKMANN, C., 1990. Wing folding in pterygote insects, and the oldest Diaphanopteroidea from the early Late Carboniferous of West Germany. *Canadian Journal of Zoology* 68, 1104–1111.
- LABANDEIRA, C.C. & SEPkoski, J.J.Jr, 1993. Insect diversity in the fossil record. *Science* 261, 310–315.
- LI, Y., BÉTHOUX, O., PANG, H. & REN, D., 2013. Early Pennsylvanian Odonatoptera from the Xiaheyan locality (Ningxia, China): new material, taxa, and perspectives. *Fossil Record* 16, 117–139.
- LIU, Y., REN, D. & PROKOP, J., 2009. Discovery of a new Namurian archaeorthopterid from Ningxia, China (Insecta: Archaeorthoptera). *Zootaxa* 2032, 63–68.
- LU, L., FANG, X., JI, S. & PANG, Q., 2002. A contribution to the knowledge of the Namurian in Ningxia. *Acta Geoscientia Sinica* 23, 165–168.
- MARTYNOV, A.V., 1931. [Paleozoic insects from the Kuznetsk Basin.] *Izvestiya glavnogo geolorazvedochnogo upravleniya* 49, 1221–1248.
- MARTYNOV, A.V., 1940. [Permian fossil insects from Tshekarda.] *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii nauk SSSR* 11, 1–62. [in Russian, with a summary in English]
- METCALF, Z.P., 1952. New names in the Homoptera. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 42, 226–231.
- NEL, A., FLECK, G., GARROUSTE, R., GAND, G., LAPEYRIE, J., BYBEE, S. M. & PROKOP, J., 2009. Revision of Permo-Carboniferous griffenflies (Insecta: Odonatoptera: Meganisoptera) based upon new species and redescription of selected poorly known taxa from Eurasia. *Palaeontographica A* 289, 89–121.
- PENG, D., HONG, Y. & ZHANG, Z., 2005. Namurian insects (Diaphanopteroidea) from Qilianshan Mountains, China. *Geological Bulletin of China* 24, 219–234.
- PROKOP, J. & NEL, A., 2004. A new genus and species of Homiopteroidea from the Upper Carboniferous of the Intra-Sudetic Basin, Czech Republic (Insecta, Palaeodictyoptera). *European Journal of Entomology* 101, 583–589.
- PROKOP, J. & REN, D., 2007. New significant fossil insects from the Upper Carboniferous of Ningxia in northern China (Insecta: Palaeodictyoptera, Archaeorthoptera). *European Journal of Entomology* 104, 267–275.
- PROKOP, J., NEL, A. & HOCH, I., 2005. Discovery of the oldest known Pterygota in the Lower Carboniferous of the Upper Silesian Basin in the Czech Republic (Insecta: Archaeorthoptera). *Geobios* 38, 383–387.
- PROKOP, J., NEL, A. & TENNY, A., 2010. On the phylogenetic position of the palaeopteran Syntonopteroidea (Insecta: Ephemeroptera), with a new species from the Upper Carboniferous of England. *Organisms Diversity & Evolution* 10, 331–340.
- PROKOP, J., KRZEMIŃSKI, W., KRZEMIŃSKA, E. & WOJTECHOWSKI, D., 2012. Paoliida, a putative stem-group of winged insects: Morphology of new taxa from the Upper Carboniferous of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 57, 161–173.
- REN, D., NEL, A. & PROKOP, J., 2008. New early griffenfly, *Sinomeganeura huangheensis* from the Late Carboniferous of northern China (Meganisoptera: Meganeuridae). *Insect Systematics and Evolution* 38, 223–229.
- RICHARDSON, E.S.Jr, 1956. Pennsylvanian invertebrates of the Mazon Creek area, Illinois. *Insects. Fieldiana, Geology* 12, 15–56.
- RIEK, E.F., 1976. Neosecoptera, a new insect suborder based on specimen discovered in the Late Carboniferous of Tasmania. *Alcheringa* 1, 227–234.
- ROHDENDORF, B.B., 1961. *Podklass Pterygota* [Subclass Pterygota]. In ROHDENDORF, B.B., BECKER-MIGDISOVA, E.E., MARTYNOVA, O.M. & SHAROV, A., eds, *Paleozojskie nasekomye kuznetskogo bassejna [Palaeozoic insects of the Kuznetsk Basin]*. Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii nauk SSSR, 85, Moscow, 69–88.
- ROHDENDORF, B.B., 1962. Podtip Mandibulata zhvalonosnye chlenistonogie [Subphylum Mandibulata or Prototracheata]. In *Osnovy paleontologii. Chlenistonogie. Trakheinye I kheliterovyye* [Fundamentals of Palaeontology. Arthropoda, Tracheata, Chelicerata]. ROHDENDORF, B.B., ed., Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moscow, 9, 560 pp. [English translation in 1991. Smithsonian Institution Libraries and the National Science Foundation, Washington, DC]
- SHAROV, A.G. & SINITSHENKOVA, N.D., 1977. Novye Paleodictyoptera s territory SSSR. [New Palaeodictyoptera from the USSR.] *Paleontologicheskij Zhurnal* 1977, 48–63. [English translation in *Paleontological Journal* 11, 48–63.]
- SHCHERBAKOV, D.E., 2011. The alleged Triassic palaeodictyopteran is a member of Titanoptera. *Zootaxa* 3044, 65–68.

- SINITSHENKOVA, N.D., 2002. Chapter 2.2.1.2.3. Superorder Dictyoneurida Handlirsch, 1906 (=Palaeodictyopteroidea). In *History of Insects*. RASNITSYN, A.P. & QUICKE, D.L.J., eds, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 115–124.
- SU, Y., ZHANG, Z. & HONG, Y., 2012. Two new ancient griffenflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurian of Ningxia, China. *Insect Systematics & Evolution* 43, 1–10.
- TILLYARD, R.J., 1924. Kansas Permian insects. 1. The geologic occurrence and the environment of the insects with description of a new palaeodictyopterid. *American Journal of Science* 5 (7), 203–208.
- WILLMANN, R., 2008. *Thuringopteryx*—eine ‘permische’ Eintagsfliege im Buntsandstein (Insecta, Pterygota). *Paläontologische Zeitschrift* 82, 95–99.
- WOOTTON, R.J. & KUKALOVÁ-PECK, J., 2000. Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta). *Biological Review* 75, 129–167.
- ZALESKY, G.M., 1946. Sur le nouveau représentant de l'ordre des Palaeodictyoptères du Paléozoïque supérieur du bassin de Kousnetz. *Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou, Section Biologique* 51, 58–61.
- ZHANG, Z., HONG, Y., LU, L., FANG, X. & JIN, Y., 2006. *Shenzhousia qilianshanensis* gen. et sp. nov. (Protodonata, Meganeuridae), a giant dragonfly from the Upper Carboniferous of China. *Progress in Natural Science* 16, 328–330.
- ZHANG, Z., SCHNEIDER, J.W. & HONG, Y., 2013. The most ancient roach (Blattodea): a new genus and species from the earliest Late Carboniferous (Namurian) of China, with a discussion of the phylogenetic morphology of early blattids. *Journal of Systematic Palaeontology* 11, 27–40.

## Appendix

List of coding characters used to separate the genera of Spilapteridae Brongniart, 1893, Fouqueidae Handlirsch, 1906, Mecynostomatidae Kukalová, 1969 and Eubleptidae Handlirsch, 1906 based on wing venation pattern (see Table 1)

- (1) Wing shape: anterior wing margin more or less concave [0]; anterior wing margin nearly straight or clearly convex [1].
- (2) Costal margin: serrate and markedly reinforced [0]; not serrate and strongly reinforced [1].
- (3) Wing shape (fore wing): wing considerably elongated, broadest in the mid-wing [0]; wing not elongated or broadest in distal third [1].
- (4) Cross-veins: dense network of cross-veins [0]; coarse network of simple straight or oblique cross-veins [1]; cross-veins almost absent or few and simple [2].
- (5) Forewing costal area basally rather broad: markedly narrowing in the mid-wing: present [0]; not broad, usually gradually narrowing [1].
- (6) Wings marked with original colour pattern of spots or bands: present [0]; absent [1].
- (7) ScP: ending on apex of the wing or very close [0]; ending well before apex of the wing: [1].
- (8) RP: with six or more primary branches [0]; with less than six primary branches [1].
- (9) Division of MA & MP: closer to wing base or at the same level as RA & RP [0]; MA & MP well distad of division of RA & RP [1].
- (10) MA: with two branches or simple [0]; with three or more branches [1].
- (11) MP: ending with three or less main branches [0]; ending with four or more main branches [1].
- (12) CuA: with three or less terminal branches [0]; pectinate, ending with four or more branches [1].
- (13) CuP: simple or with only short terminal twigging [0]; forked [1].
- (14) Anal ridge extending to stem of R: present [0]; absent [1].
- (15) First branch of RP: simple [0]; deeply bifurcated [1]; with more than two branches [2].
- (16) MA deeply bifurcate, ending with two long branches: present [0]; absent [1].