

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**  
**Katedra zoologie**

Studijní program: Zoologie



**Mgr. Dominik Vondráček**

Larvální morfologie, fylogeografie a automatická identifikace vybraných  
zlatohlávkovitých brouků (Scarabaeidae: Cetoniinae)

Larval morphology, phylogeography and automatic identification of chosen  
flower chafer beetles (Scarabaeidae: Cetoniinae)

Doktorská práce  
Školitel: Mgr. Petr Šípek, Ph.D.

Praha, 2022





*Oxythyrea albopicta* (Motschulsky, 1845) © Dominik Vondráček

## **PROHLÁŠENÍ**

Prohlašuji, že tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu, a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Práci jsem zpracoval samostatně.

V Praze dne 1. 1. 2022

Mgr. Dominik Vondráček



## PODĚKOVÁNÍ

V prvé řadě bych rád poděkoval svému školiteli Petru Šípkovi za dlouhé roky vedení během celého mého studia na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy, a to již od dob bakalářských. Díky němu jsem se blíže dostal nejen k listorohým broukům, a to jak z vědeckého, tak i chovatelského hlediska, ale i k popularizaci naší činnosti. Přibližování světa bezobratlých široké veřejnosti včetně jeho ochrany považuji díky Petrovi za nedílnou součást naší práce a každý impakt v této sféře mě těší mnohem více než „impakty“, které neustále řešíme při našem vědeckém publikování. Nejen jemu, ale i dalším kolegům a kamarádům z katedry zoologie a jiných kateder biologické sekce PŘF UK patří velké poděkování také za veškerá formální i neformální setkání na akademické půdě i mimo ni, díky čemuž jsem se pohyboval ve velmi příjemném a přátelském prostředí.

Velký dík patří všem spoluautorům článků i kolegům a známým, kteří nám věnovali do našich studií, byť jen jediného brouka a samozřejmě také všem kolegům a kamarádům, kteří mě doprovázeli při mnoha společných expedicích a exkurzích. Rád bych také poděkoval spolupracovníkům z entomologického oddělení Národního muzea, kde již několik let pracuji. Velmi si vážím našeho přátelského kolektivu a práce s vámi.

Pozorný čtenář zjistil, že v podstatě nikoho nejmenuji. Důvody jsou prozaické. Je vás tolik, které bych chtěl přímo jmenovat, že bych s největší pravděpodobností na někoho zapomněl, což by mě opravdu hodně mrzelo. Na závěr bych ale přeci jen pár nejbližších zmínil. Chtěl bych poděkovat svému tátovi, který mě od malička podporoval, bez něho by má studia nebyla možná a samozřejmě mé milované ženě Zuzce, která toleruje moje entomologické záliby, chovy či dlouhé expedice. Děkuji ji z celého srdce, že mi i přes všechny tyto podivné rozmary dala šanci společně vychovávat dva syny, Štěpánka a Kubíka, kterým už v jejich předškolním věku mohu předávat tak „důležité“ zkušenosti, jako je například rozpoznávání různých druhů zlatohlávků.

Výzkumy v této práci byly finančně podpořeny níže uvedenými grantovými projekty:

- ❖ STARS (Supporting TAlented PhD Research)
- ❖ SVV (2013-267, 260 434/2017, 260 434/2018, 260 571/2020)
- ❖ GAUK (95410, 416411, 592513)
- ❖ Charles University Research Centre program No. 204069
- ❖ DKRVO (2014/13, 2018/13, 2018/14, 2019-2023/5.I.b)
- ❖ Horizon 2020 (642241)
- ❖ Synthesys (FR-TAF-5869)



## **OBSAH**

<b>ABSTRAKT .....</b>	<b>8</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>9</b>
<b>CÍLE PRÁCE .....</b>	<b>10</b>
<b>SEZNAM PUBLIKACÍ AUTORA .....</b>	<b>11</b>
<b>PŘÍSPĚNÍ AUTORA K PUBLIKACÍM .....</b>	<b>11</b>
<b>ÚVOD.....</b>	<b>12</b>
<b>VYŠŠÍ KLASIFIKACE ZLATOHLÁVKŮ.....</b>	<b>13</b>
<b>LARVÁLNÍ MORFOLOGIE .....</b>	<b>16</b>
<b>VYUŽITÍ MOLEKULÁRNÍCH DAT.....</b>	<b>20</b>
<b>AUTOMATICKÁ IDENTIFIKACE.....</b>	<b>24</b>
<b>BUDOUCÍ ZAMĚŘENÍ VÝZKUMU.....</b>	<b>31</b>
<b>ZÁVĚRY.....</b>	<b>32</b>
<b>POUŽITÁ LITERATURA .....</b>	<b>34</b>
<b>PUBLIKACE I.....</b>	<b>43</b>
<b>PUBLIKACE II.....</b>	<b>79</b>
<b>PUBLIKACE III.....</b>	<b>115</b>
<b>PUBLIKACE IV.....</b>	<b>143</b>
<b>PUBLIKACE V.....</b>	<b>171</b>
<b>PUBLIKACE VI.....</b>	<b>193</b>

## ABSTRAKT

V současné době je popsáno přes 4300 druhů zlatohlávkovitých brouků (Scarabaeidae: Cetoniinae) ve více jak 485 rodech, přičemž počet rodů, druhů a poddruhů přibývá každým rokem o desítky nových taxonů. Především v minulosti se však objevovaly i poměrně vágní a strohé popisy operující jen se zbarvením brouků, případně s extrémně jemnými rozdíly na samčích genitáliích bez podpory dalších dat a analýz. V disertační práci jsem se zaměřil na využití různých dat a metodických přístupů, které mohou pomoci pochopit evoluční procesy uvnitř této skupiny a její komplikovanou taxonomii i systematiku. Ta je i na vyšších taxonomických úrovních dosud značně neustálená.

Ve dvou pracích jsme studovali morfologii nedospělých stadií zlatohlávků a jejich bionomii. V případě tribu Taenioderini, jehož imaturní stadia nebyla do té doby známá, jsme u osmi druhů objevili překvapivě výraznou morfologickou variabilitu, která je u larev zlatohlávků neobvyklá. Ve druhé práci jsme se věnovali rodu *Oxythyrea*. Popsali jsme larvy devíti z deseti aktuálně známých druhů a konfrontovali získané údaje s již existujícími popisy larev zlatohlávků subtribu Leucocelina, kam studovaný rod patří.

Následovaly dvě fylogeografické studie, ve kterých jsme využili molekulární data k porovnání s morfologií dospělců. První práce se týkala tvarově uniformního, avšak barevně variabilního druhového komplexu *Proatetia (Potosia) cuprea*, který je díky chybějícím komparativním studiím zatížen extrémně vysokým množstvím taxonů. Zjistili jsme, že právě barevná nestálost do značné míry zapříčinila nadhodnocení skutečné diverzity uvnitř tohoto druhového komplexu a zbarvení brouků téměř vůbec nekoreluje s fylogenezí skupiny. V dalším článku jsme se zabývali izolovanými a hojně zpochybňovanými populacemi vzácných druhů rodu *Oxythyrea* na území Evropy. Nejen, že jsme potvrdili jejich existenci, ale díky molekulárním analýzám i jejich reliktní status. Zaměřili jsme se i na ochranný potenciál vzácných biotopů, kde se tyto brouci vyskytují.

V poslední části disertační práce jsme se věnovali poměrně inovativním metodickým přístupům, které by mohly být v budoucnu výrazně nápomocným prvkem v rámci systematiky a taxonomie nejen zlatohlávkovitých, ale i dalších skupin hmyzu. Jde o využití konvolučních neuronových sítí k determinaci jedinců z fotografií. Ve dvou publikovaných pracích jsme dosáhli velmi vysokých úspěšností identifikace překonávající i experty z řad entomologů. Do budoucna by tak mohlo jít o široce vyhledávané metody, které urychlí a zjednoduší entomologickou práci a zároveň by mohly například pomoci při objevování nových taxonů.



## ABSTRACT

Currently, over 4.300 species of flower chafer beetles (Scarabaeidae: Cetoniinae) are described in more than 485 genera, with the number of genera, species and subspecies increasing by dozens of new taxa each year. Especially in the past, some of the species descriptions were relatively vague and short operating only with the coloration of beetles, or with extremely subtle differences on the male genitalia without any support of other data and analyses. In this dissertation, I focused on the use of various data and methodological approaches that can help understand the evolutionary processes within this group and its complicated taxonomy and systematics, which is also still very unstable even at higher taxonomic ranks.

In two works we studied the morphology of immature stages of flower chafers and their bionomy. In the case of the Taenioderini tribe, whose immature stages were not known until then, we found surprisingly significant morphological variability in the eight described species, which is unusual in larval stages of flower chafers. In the second work, we focused on the genus *Oxythyrea*. We described the larvae of nine of the ten currently known species and confronted the obtained data with the already existing descriptions of the larvae of the Leucocelina subtribe, to which the studied genus belongs.

Two phylogeographic studies followed, in which we used molecular data in comparison with the morphology of adults. The first work concerned the morphologically uniform, but colour variable species complex *Proatetia (Potosia) cuprea*, which is burdened by an extremely high number of taxa due to the lack of comparative studies. We found that it was the colour variability that largely caused an overestimation of the true diversity within this species complex, and the coloration of the beetles hardly correlates with the group's phylogeny. In the next article, we dealt with isolated and often questioned populations of rare species of the genus *Oxythyrea* in Europe. We confirm their existence, but thanks to molecular analyses their relict status as well. We also focused on the conservation potential of the rare habitats, where these beetles occur.

In the last part of the dissertation, we focused on relatively innovative methodological approaches, which could be a significantly helpful element in the future in the systematics and taxonomy not only of flower chafers, but also other groups of insects. It is the use of convolutional neural networks to determine individuals from photographs. In two published works, we have achieved very high identification success rates, surpassing even those of entomologists. In the future, these could be sought-after methods that will speed up and simplify entomological work and at the same time help for example in the discovery of new taxa.

## CÍLE PRÁCE

1. Studium morfologie nedospělých stadií a bionomie vybraných zlatohlávkovitých brouků (rod *Oxythyrea* a tribus Taenioderini). Využití těchto poznatků v rámci systematiky a fylogeneze studovaných skupin na různých taxonomických úrovních. Tento cíl byl naplněn publikacemi I a II.
2. Studium populační struktury prostřednictvím fylogeografických přístupů využívajících molekulární data v konfrontaci s morfologií dospělců. Cíl byl naplněn publikacemi III a IV, které se zabývají uniformním druhovým komplexem *Protaetia (Potosia) cuprea* na území západního palearktu a izolovanými populacemi vzácných druhů rodu *Oxythyrea* v Evropě.
3. Testování a maximalizace výkonu inovativních metodických přístupů na poli identifikace a taxonomie různých skupin hmyzu včetně zlatohlávků (rod *Oxythyrea*). Konkrétně jde o determinaci jedinců z fotografií za pomoci konvolučních neuronových sítí a dalších prvků „umělé inteligence“. Poslední cíl byl naplněn publikacemi V a VI.

## SEZNAM PUBLIKACÍ AUTORA

Disertační práce je založena na těchto článcích, na které je v textu odkazováno formou uvedených římských číslic:

- I. Vendl T., **Vondráček D.**, Kubáň V. & Šípek P. (2014): Immature stages of Taenioderini (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae): a report of hidden morphological diversity. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* **54(2)**, 571–604.
- II. **Vondráček D.**, Hadjiconstantis M. & Šípek P. (2018): Immature stages of the genus *Oxythyrea* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) with a key to third instar larvae, and notes on the biology of the genus. *Zootaxa* **4486(4)**, 401–434.
- III. **Vondráček D.**, Fuchsová A., Ahrens D., Král D. & Šípek P. (2018): Phylogeography and DNA-based species delimitation provide insight into the taxonomy of the polymorphic rose chafer *Protaetia (Potosia) cuprea* species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) in the Western Palearctic. *PLoS ONE* **13(2)**, e0192349.
- IV. **Vondráček D.**, Král D. & Šípek P. (2022): Cryptic diversity of *Oxythyrea* flower chafers and its implication for conservation of non-forest biotopes in the Balkans. Manuskript připravený k submitaci do časopisu *Insect Conservation and Diversity*.
- V. Valan M., Makonyi K., Maki A., **Vondráček D.** & Ronquist F. (2019): Automated taxonomic identification of insects with expert-level accuracy using effective feature transfer from convolutional networks. *Systematic Biology* **68(6)**, 876–895.
- VI. Valan M., **Vondráček D.** & Ronquist F. (2021): Awakening a taxonomist's third eye: exploring the utility of computer vision and deep learning in insect systematics. *Systematic Entomology* **46(4)**, 757–766.

## PŘÍSPĚNÍ AUTORA K PUBLIKACÍM

způsob příspěvní	I	II	III	IV	V	VI
návrh projektu	o	x	x	x	o	x
sběr materiálu	x	x	x	x	-	-
chov jedinců	x	x	x	-	-	-
získávání dat	o	x	x	x	x	x
analýza dat	o	x	x	x	o	o
vyhodnocení výsledků	o	x	x	x	x	x
tvorba manuskriptu	o	x	x	x	x	x
finalizace manuskriptu	x	x	x	x	x	x

x = přispěl, o = nepřispěl, - = nebylo součástí studie

## Úvod

Dle recentních katalogů a checklistů je známo přibližně 4300 popsaných druhů zlatohlávkovitých brouků (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae), řazených do více jak 485 rodů. Značná část této diverzity je navíc rozšířena o velké množství poddruhů. Zároveň je ale taxonomie skupiny zatížena spoustou dnes již synonymizovaných jmen hojně spjatých s nevalidními taxonomickými jednotkami typu varieta, aberace či forma (Krajčík 1998, 1999, 2012; Bezděk 2016). Za aktuálním stavem zřejmě stojí atraktivní vzhled této celosvětově rozšířené a barevně i velikostně silně diverzifikované skupiny brouků. Extrémní zájem entomologické komunity je navíc spojen s relativně snadným chovem velkého množství druhů, ať už se jedná o drobné zástupce rodu *Oxythyrea* Mulsant, 1842 nebo největší zlatohlávky rodu *Goliathus* Lamarck, 1802 (publikace II; Meier 2003; McMonigle 2006).

Díky pokračujícímu sběratelskému a chovatelskému zájmu jsou i v současné době stále popisovány nové druhy zlatohlávkovitých brouků. Kromě strohých prací obsahujících jen velmi stručný popis a fotografii brouka (např. Krajčík 2002; Montreuil & Legrand 2008), jsou v současné době publikovány i obsáhlejší studie (např. Perissinotto et al. 2019; Jákl 2021; Mückstein 2021). Některé z nich jsou doplněné i o ekologická a biologická data (De Palma & Malec 2020) včetně popisu nedospělých stádií (např. Perissinotto et al. 2014; Král et al. 2019; Perissinotto & Šípek 2019). Publikovány jsou i studie revizního charakteru (např. Orozco 2012; Ratcliffe 2014; Perissinotto 2020) a vzácně jsou popisy nových taxonů opřeny o genetická data (Seidel 2016). Sporadické využití molekulárních dat ve fylogenetických a fylogeografických studiích bylo shrnuto v práci Mitchella a kol. (2020).

V našem výzkumu jsme se zaměřili na studium několika skupin zlatohlávkovitých brouků různorodými metodickými přístupy včetně jejich alespoň částečné kombinace. Jde o studium larvální i adultní morfologie, bionomie a dále fylogeografie a fylogeneze za využití molekulárních dat. Mezi zkoumané zlatohlávky patří palearktisko-orientální tribus Taenioderini (publikace I) a palearktický druhový komplex *Protaetia* (*Potosia*) *cuprea* (Fabricius, 1775); (publikace III). V publikacích II a IV jsme se zabývali palearktickým rodem *Oxythyrea*. Díky dlouhodobému studiu tohoto rodu čítající sběr a chov stovek až tisíců exemplářů napříč druhovým spektrem jsme mohli využít nashromážděný materiál k poměrně odlišnému, přesto velmi inovativnímu metodickému přístupu. Konkrétně jde o využití neuronových sítí a dalších dnes již standardně používaných prvků tzv. umělé inteligence v rámci automatické identifikace jedinců z fotografií. Tyto přístupy jsou v posledních letech relativně běžné (např. Mayo & Watson 2007; Lytle et al. 2010; Wang et al. 2012; Martineau et al. 2017), ale v rámci našeho výzkumu jde o první implementaci těchto metod ve studiu zlatohlávkovitých brouků (publikace V a VI).

## VYŠŠÍ KLASIFIKACE ZLATOHLÁVKŮ

Na tribální a subtribální úrovni jsou fylogenetické vztahy a systematika celé podčeledi stále nedořešeny a v průběhu historie se objevilo mnoho hypotéz o vnitřním členění této skupiny. Samotná monofylie zlatohlávkovitých byla ale opakovaně podpořena jak morfologickými (např. Scholtz & Grebennikov 2005; Micó et al. 2008) tak molekulárními studii (např. Smith et al. 2006; Ahrens et al. 2014; Šípek et al. 2016). Ve většině publikovaných prací vychází zlatohlávci jako sesterská linie k listokazům (Rutelinae) a nosorožíkům (Dynastinae) v rámci čeledi vrubounovitých brouků (Scarabaeidae); viz výše uvedené práce a dále např. McKenna et al. 2019. Odlišné hypotézy byly formulovány kupříkladu ve dvou pracích Šípka a kol., ve kterých se zlatohlávkovití objevili buď jako sesterští všem pleurostiktiním<sup>1</sup> vrubounů (2011), nebo všem vyjma dlouhonožců (Euchirini); (2009).

Tradiční klasifikace zlatohlávkovitých brouků zahrnuje tři hlavní skupiny: zlatohlávky (Cetoniinae), zdobence (Trichiinae) a křivonožce (Valginae). Schenkling (1921, 1922) s těmito taxony, ve kterých definoval 10 tribů, pracuje jako s podčeleděmi uvnitř vrubounů (Scarabaeidae). Stejný systém podčeledí přejal například Janssens (1949), který navíc rozdělil křivonožce do dvou dalších tribů. U zlatohlávků však pracuje pouze s dvěma triby. Balthasar (1963) naopak považuje tři hlavní podčeledi jako zástupce čeledi zlatohlávkovitých (Cetoniidae) uvnitř Scarabaeoidea a zachovává tribální členění dle Schenklinga, v případě křivonožců dle Janssens. Mikšić (1976, 1977a, 1982a, 1987), který se věnoval pouze zlatohlávkům palearktické a orientální oblasti, redefinoval některé triby a opět operoval se zlatohlávkovitými jako s podčeledí vrubounů (Scarabaeidae: Cetoniinae). Mezitím Krikken (1984) provedl rozsáhlou komparativní morfologickou analýzu všech zlatohlávkovitých. V jeho případě opětovně povýšených na samostatnou čeleď Cetoniidae, dělenou na tři hlavní podčeledi a 17 tribů. Následovaly různé práce, které představily alespoň částečně pozměněné klasifikace a zároveň upozornily na několik zásadních bodů uvedených dále (např. Scholtz & Chown 1995; Browne & Scholtz 1998; Ratcliffe & Jameson 2002; Scholtz & Grebennikov 2005; Smith et al. 2006). Jako dobře definovatelné a monofyletické skupiny se jeví zlatohlávci (ať už je jejich vnitřní členění jakékoliv) a křivonožci, u kterých se povětšinou upustilo od dělení do dvou podskupin (Microvalgini a Valgini). Problematickou a nesourodou skupinou jsou pak zdobenci, kteří se dle různých studií jeví jako parafyletičtí, nebo polyfyletičtí. Podstatní jsou z nich páchníci (Osmodermatini, dříve Osmodermi), kteří se v různých pracích objevili na různých pozicích. Například došlo k jejich vyčlenění ze zdobenců a povýšení na samostatnou podčeleď Osmoderminae (Scholtz & Chown 1995). Nezřídka bývá i upozorňováno na jejich případnou blízkou příbuznost se zlatohlávkami (Browne & Scholtz 1998; Micó et al. 2008). V širším kontextu se však už se zlatohlávkovitými nepracuje jako se samostatnou čeledí. Tento koncept byl již překonán, což dokládá celá řada prací, viz tento odstavec a dále např. Ahrens et al. 2014; Šípek et al. 2016. Aktuálně se hojně používá i systém zlatohlávkovitých publikovaný Ratcliffem a

---

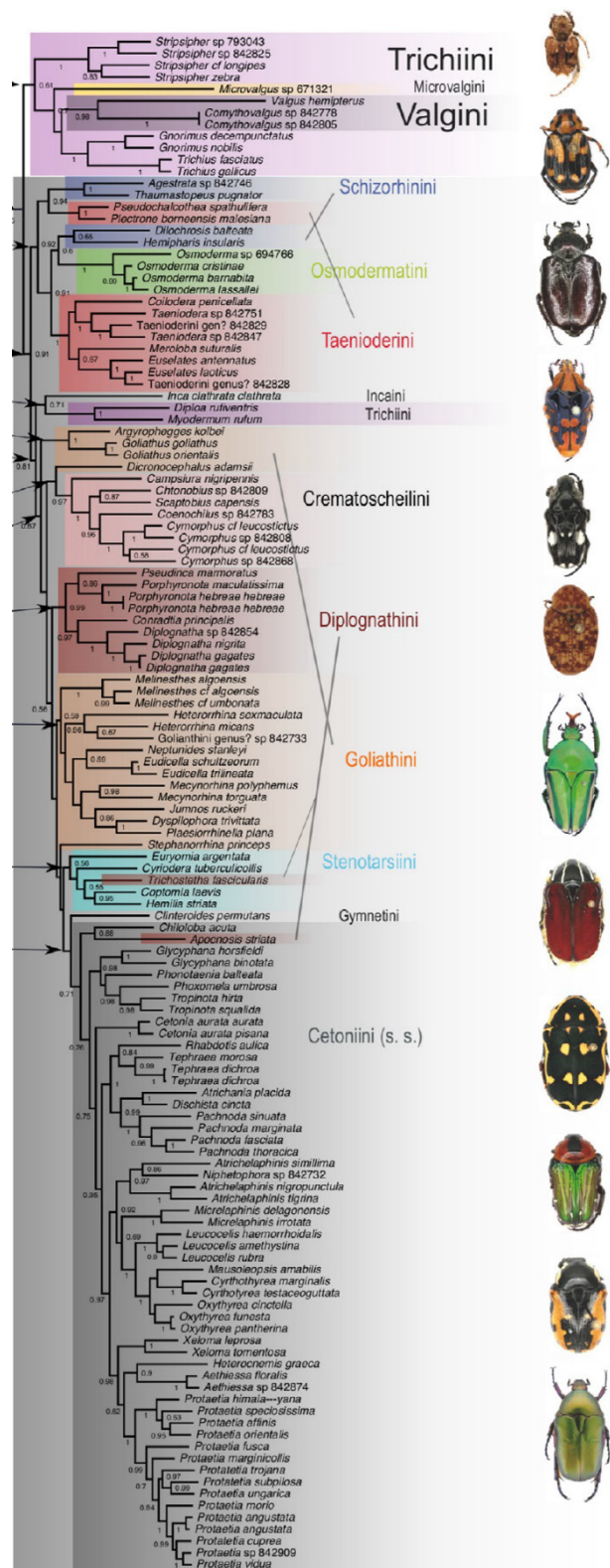
<sup>1</sup> Myšleno všem fytofágním skupinám čeledi Scarabaeidae = Dynastinae, Rutelinae a Melolonthinae.

Jamesonovou (2002). Ti rozdělili podčeď zlatohlávkovitých na 12 tribů, přičemž deset z nich náleží zlatohlávkům (dle Krikkenova tribálního členění podčeďi Cetoniinae) a dále jde o tribus Trichiini a Valgini, u kterých jsou Krikkenovi triby zdobenců a křivonožců uvedeny jako subtriby. S touto koncepcí se můžeme setkat i v moderních pracích (např. Moesender et al. 2019). Různé pojetí klasifikace zlatohlávkovitých je názorněji nastíněno níže (Tab. 1).

Schenkling 1921, 1922	Janssens 1949	Balthasar 1963	Krikken 1984	Ratcliffe & Jameson 2002	Scholtz & Grebbenikov 2005	Šípek & Král 2012
<b>Scarabaeidae</b>	<b>Scarabaeidae</b>	<b>Cetoniidae</b>	<b>Cetoniidae</b>	<b>Scarabaeidae</b>	<b>Scarabaeidae</b>	<b>Scarabaeidae</b>
<b>Cetoniinae</b>	<b>Cetoniinae</b>	<b>Cetoniinae</b>	<b>Cetoniinae</b>	<b>Cetoniinae</b>	<b>Cetoniinae</b>	<b>Cetoniinae</b>
					<b>Cetoniini</b>	
Cetoniini	Cetoniini	Cetoniini	Cetoniini	Cetoniini	Cetoniina	Cetoniini
Coptomiini		Coptomiini				
Cremastochilini	Cremastochilini	Cremastochilini	Cremastochelini	Cremastochelini	Cremastochelina	Cremastochelini
Diplognathini		Diplognathini	Diplognathini	Diplognathini	Diplognathina	Diplognathini
Goliathini		Goliathini	Goliathini	Goliathini	Goliathina	Goliathini
Gymnetini		Gymnetini	Gymnetini	Gymnetini	Gymnetina	Gymnetini
			Phaedimini	Phaedimini	Phaedimina	Phaedimini
Schizorhinini		Schizorhinini	Schizorhinini	Schizorhinini	Schizorhinina	Schizorhinini
			Stenotarsiini	Stenotarsiini	Stenotarsiina	Stenotarsiini
			Taenioderini	Taenioderini	Taenioderina	Taenioderini
			Xiphoscelidini	Xiphoscelidini	Xiphoscelidina	Xiphoscelidini
<b>Trichiinae</b>	<b>Trichiinae</b>	<b>Trichiinae</b>	<b>Trichiinae</b>	<b>Trichiini</b>	<b>Trichiini</b>	
Cryptodontini	Cryptodontini	Cryptodontini	Cryptodontini	Cryptodontina	Cryptodontina	Cryptodontini
Osmodermini	Osmodermini	Osmodermini	Osmodermini	Osmodermina	Osmodermina	Osmodermini
Trichiini	Trichiini	Trichiini	Trichiini	Trichiina	Trichiina	Trichiini
			Incaini	Incaina	Incaina	Incaini
			Platygeniini	Platygeniina	Platygeniina	Platygeniini
<b>Valginae</b>	<b>Valginae</b>	<b>Valginae</b>	<b>Valginae</b>	<b>Valgini</b>	<b>Valginae</b>	
	Microvalgini	Microvalgini	Microvalgini	Microvalgina		Microvalgini
	Valgini	Valgini	Valgini	Valgina		Valgini

Tab. 1: Výběr několika prací s odlišnou klasifikací zlatohlávkovitých brouků (Cetoniinae). Za pozornost stojí ponížení taxonomické úrovně u skupiny Trichiinae a Valginae v podání Ratcliffa a Jamesonové (2002). Další výraznou změnou je klasifikace Scholtze a Grebbenikova (2005), kteří dělili zlatohlávkovité na dvě podčeďi (Cetoniinae a Valginae), přičemž v rámci podčeďi Cetoniinae vytvořili systém dvou tribů Cetoniini a Trichiini a Krikkenovi triby (1984) ponížili na subtriby. Šípek a Král (2012) převzali Krikkenův systém 17 tribů, který ale nikterak nečlení do dílčích skupin (zlatohlávci, zdobenci a křivonožci). Krajčák (1998, 1999, 2012), který zde není uveden, převzal ve svých katalozích Krikkenův systém (1984).

První a zatím poslední publikovaná molekulární práce zabývající se fylogenezí většiny zlatohlávkovitých identifikovala dva základní klády (Šípek et al. 2016). Jeden je složen ze zástupců tribů Trichiini, uvnitř kterých se objevují i křivonožci skupin Microvalgini a Valgini, čímž se zdobenci jeví jako polyfyletičtí. Druhý klád je složen ze zlatohlávků (Obr. 1). Zvláštností je ale pozice tří dalších zdobenců ze skupiny Incini<sup>2</sup> a Trichiini uvnitř této zlatohlávkví větve, stejně jako pozice tribu Osmodermatini uvnitř polyfyletických skupin zlatohlávků Schizorhinini a Taenioderini. I když se tyto výsledky mohou zdát mírně kontroverzní, jelikož byli páchníci v minulosti řazeni mezi zdobence, tuto hypotézu podporují i morfologická, ekofyziologická a bionomická data (Browne & Scholtze 1998; Micó et al. 2008; Dubois et al. 2009; Šípek et al. 2012). Z výše uvedených informací je zřejmé, že klasifikace zdobenců představuje asi největší výzvu v rámci fylogeneze zlatohlávkovitých brouků. Dále Šípek a kol. (2016) upozornili na polyfylii většiny dalších tribů zlatohlávků, jmenovitě Cetiini, Diplognathini, Goliathini, Schizorhinini, Stenotarsiini a Taenioderini. Jedinou výjimkou je tribus Cremastocheilini.



Obr. 1: Fylogenetický strom zlatohlávkovitých brouků (Cetoniinae) zrekonstruovaný za pomoci Bayesiánské analýzy na základě tří genetických markerů. Z výsledků je patná parafylie, či polyfylii většiny tribů. Převzato a upraveno z práce Šípek et al. 2016.

<sup>2</sup> Dříve byl tribus označován jako Incaini, více v práci Seidela a kol. (2018).

## LARVÁLNÍ MORFOLOGIE

V průběhu let se ukázalo, že larvální morfologie je při studiu fylogeneze nejen zlatohlávkovitých (např. Micó et al. 2008; Šípek et al. 2009; Kouklík 2017), ale i dalších listorohých brouků důležitým zdrojem dat (např. Sawada 1991; Grebennikov et al. 2004; Verdú et al. 2004; Šípek et al. 2011). Oproti morfologii dospělců jsou totiž larvální znaky brouků více konzervativní, a tedy všeobecně vhodnější a informativnější pro studium evolučně starších fylogenetických událostí (Archangelsky 1998). Nežrídka jde však o práce kombinující více zdrojů dat, neboť samotná morfologie larev nemusí vždy podávat dostatečně silný fylogenetický signál, na což upozornil například Grebennikov a Scholtz (2004). Pro stanovení fylogenetické hypotézy celé podčeledi Cetoniinae, ale i k řešení dalších otázek uvnitř této skupiny však existuje velmi malé množství druhů, které mají popsáné larvy. Šípek a Král (2012) publikovali přehled již existujících larválních popisů a dopátrali se k celkovému číslu 194 druhů (pouhých 4,5 % známé fauny). Navíc jsou některé především starší popisy nekompletní, velmi stručné a odchylují se od standardní terminologie. U velké části takovýchto prací chybí i kvalitní obrazová dokumentace. Z těchto důvodů jsou pro dnešní fylogenetické účely nepoužitelné (např. Medvedev 1952; Jerath & Unny 1965; Shabalin & Tsarkov 2020). Celkový počet druhů s popsánými imaturními stadii se od roku 2012 zvýšil minimálně na 210 díky těmto pracím: Kumbhar et al. 2012; Perissinotto & Orozco 2013; Perissinotto et al. 2014; Verdugo 2014; Rodrigues et al. 2016; Vendl & Šípek 2016; Ibarra-Polesel et al. 2017; Sousa et al. 2018; Král et al. 2019; Perissinotto & Šípek 2019; Dong et al. 2020; Shabalin & Tsarkov 2020. Našimi dvěma publikacemi I a II jsme přispěli novými popisy dalších 14 druhů zlatohlávků. Aktuálně jsou tedy známy larvy (ponravy) minimálně 224 druhů.

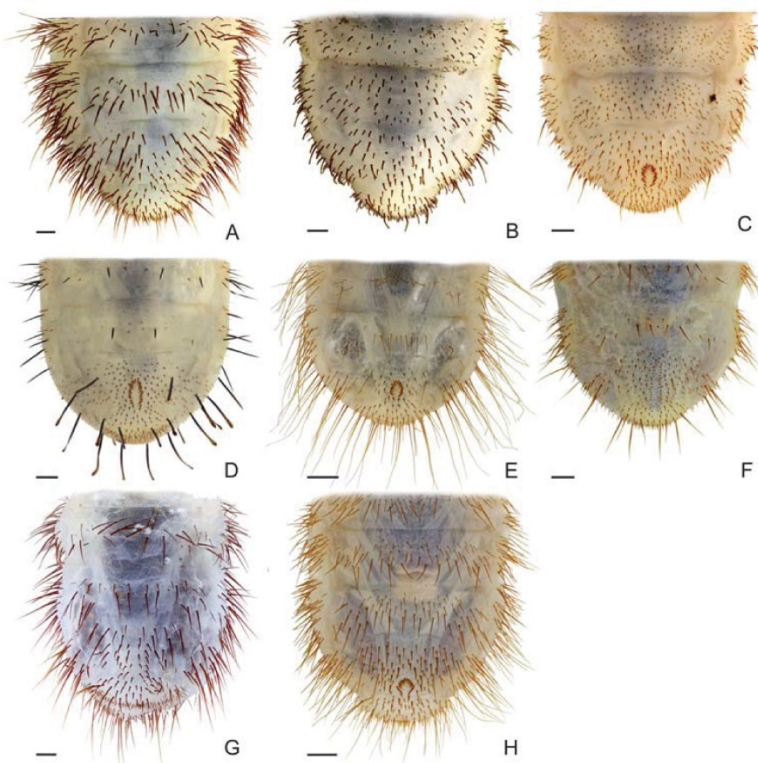
Na vzdory uniformnímu vzhledu mají ponravy zlatohlávkovitých celou řadu znaků diagnostické povahy. Jde o morfologii a chaetotaxii jednotlivých částí ústního ústrojí (např. mandibuly, maxily, epipharynx a hypopharynx) včetně specializovaných struktur stridulačního aparátu. Mezi další důležité diagnostické znaky patří chaetotaxie a povrchová struktura hlavové kapsule, včetně tvarů švů oddělující jednotlivé sklerity. Vhodné znaky jsou i na konci abdomenu, kde jde především o chaetotaxii rasteru, což je specifická oblast na ventrální části posledního abdominálního článku. Sleduje se i morfologie končetin, tykadel či spirakul. Studium výše uvedených struktur a znaků může pomoci s řešením fylogenetické hypotézy celé podčeledi Cetoniinae, na což upozornili i autoři souhrnného přehledu Šípek a Král (2012). Z jejich práce zároveň vyplynulo, že k vyřešení této otázky prozatím brání několik problémů. Základními úskalími jsou velmi neurčité a strohé popisy larev skupiny Platygeniini (Jerath & Unny 1965), a poté zcela chybějící popisy larev tribů Microvalgini, Phaedinini a Taenioderini.

Zástupci posledně zmíněného tribu Taenioderini děleného na subtriby Taenioderina a Chalcotheina se vyskytují zejména v orientální oblasti, ale také ve východním palearktu a v případě jednoho rodu i v australské oblasti (Krikken 1984; Bezděk 2016). Dříve byly všichni zástupci řazeni do tribu Gymnetini (Mikšić 1976), ale na základě morfologické analýzy dospělců byly následně vyčleněny do samostatného



tribu Taenioderini (Krikken 1984). Nám se postupně podařilo získat larvální stadia osmi druhů těchto brouků a přispěli jsme tak dalšímu prohloubení znalostí larvální morfologie zlatohlávkovitých brouků (publikace I). V práci jsme detailně popsali zástupce těchto druhů: *Chalcothea neglecta* Ritsema, 1882; *Coilodera diardi* (Gory & Percheron, 1833); *Coilodera penicillata* Hope, 1831; *Euselates cineraceus* (Gory & Percheron, 1833); *Euselates laoticus* Mikšić, 1974; *Meroloba suturalis* (Snellen van Vollenhoven, 1858); *Plectrone tristis* (Westwood, 1842) a *Taeniodera* cf. *idolica* Janson, 1909.

Zjistili jsme, že se jedná o skupinu zlatohlávků s extrémně variabilní larvální morfologií, která je ve srovnání s jinými triby velmi neobvyklá. Mezi hlavní příklady variabilních znaků larev tribu Taenioderini patří chaetotaxie celého těla včetně posledního zadečkového článku a existence, či absence rasteru (Obr. 2).



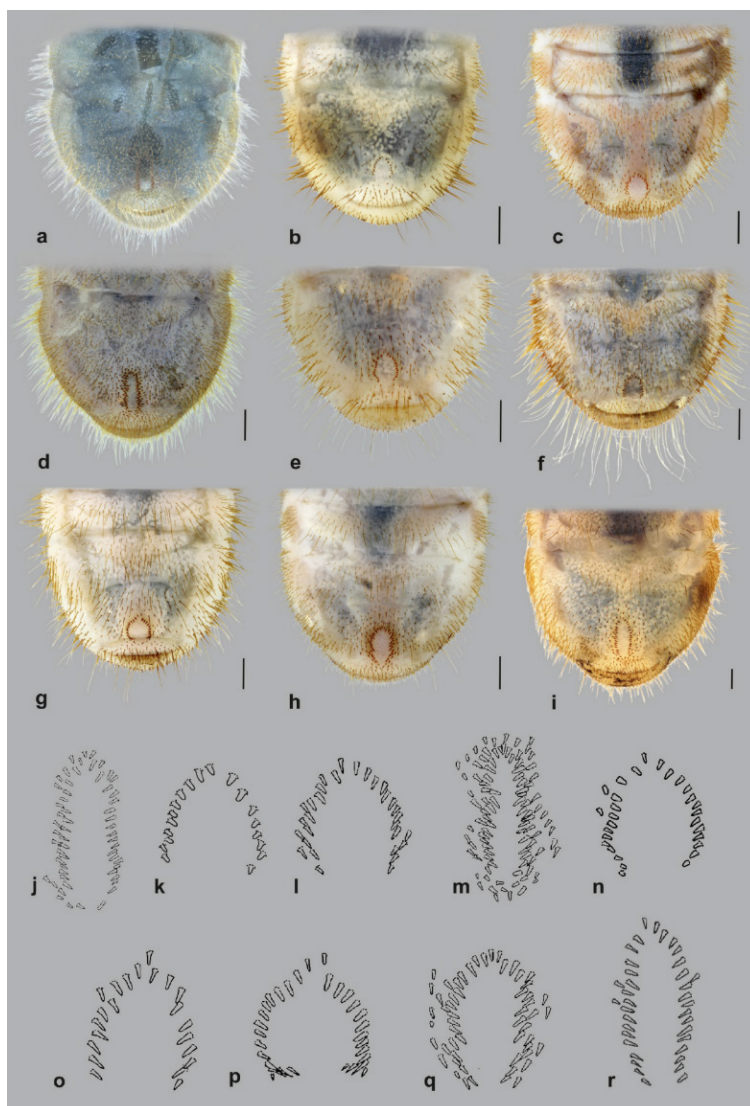
Obr. 2: Variabilita chaetotaxie posledních abdominálních článků a rasteru u studovaných larev tribu Taenioderini (ventrální pohled): A – *Chalcothea neglecta*, B – *Coilodera diardi*, C – *Coilodera penicillata*, D – *Euselates cineraceus*, E – *Euselates laoticus*, F – *Meroloba suturalis*, G – *Plectrone tristis*, H – *Taeniodera* cf. *idolica*. Měřítko = 1 mm. Publikace I.

Značná variabilita byla pozorována i na těchto strukturách: haptomerum, maxily, mandibulární a maxilární stridulační aparát. Překvapením byla nejen diverzita napříč šesti studovanými rody, ale i vnitrorodová variabilita, například přítomnost, nebo absence rasteru mezi různými druhy rodu *Coilodera* Hope, 1831. Pro aktuální subtribální členění (Krikken 1984) se nám podařilo nalézt larvální diagnostické znaky podporující tuto hypotézu (rozdílný stridulační aparát; absence či přítomnost epipharyngeální laeotormy). Vše je však založeno pouze na čtyřech rodech subtribu Taenioderina a dvou rodech subtribu Chalcotheina, výsledky je třeba vnímat spíše jako předběžné.

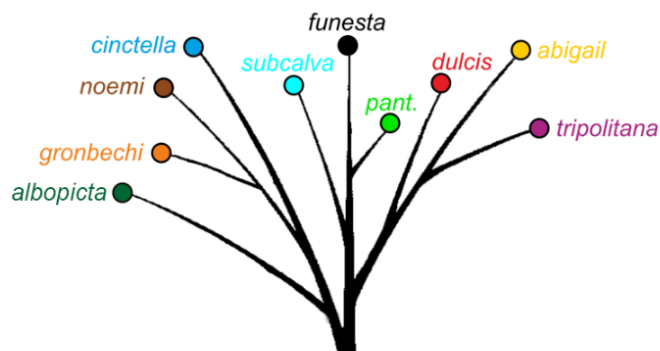
Vysoká morfologická variabilita imaturních stadií nám znemožnila definovat synapomorfii tribu či alespoň jeho diferenciální diagnózu od zbylých skupin zlatohlávků. Vysvětlením pozorované variability může být delší doba trvání evolučních procesů u této skupiny, neboť se řadí mezi vývojově primitivnější zlatohlávky (Šípek et al. 2016). Další hypotéza vysvětlující tento stav se opírá o mimořádně stabilní podmínky pralesů jihovýchodní Asie, které mohly podpořit lokálně vyšší speciální rychlosti u těchto brouků, což se následně projevilo na larvální diverzitě tribu. Nelze ani vyloučit možnost čistě vyšší evoluční rychlosti u zlatohlávků tribu Taenioderini vůči ostatním zástupcům podčeledi. Bionomie námi studovaných druhů navzdory vysoké variabilitě imaturních stadií nebyla příliš rozmanitá a většinu jedinců jsme našli v kompaktním hniječím dřevě často prostoupeném bílými plísněmi.

V druhé práci (publikace II) jsme se zaměřili na variabilitu larválních stadií blízké příbuzných druhů a případnou možnost využití těchto dat při rekonstrukci fylogeneze studované skupiny. V průběhu let se nám podařilo odchovat larvy devíti z deseti dnes platných druhů rodu *Oxythyrea*, který je řazen do tribu Cetoniini. Rod je rozšířen v západním palearktu s těžištěm diverzity v oblasti Mediteránu, některé druhy pak zasahují i do východní části palearktické oblasti (Bezděk 2016). Naše publikace obsahuje deskripci imaturních stadií šesti druhů: *Oxythyrea abigail* Reiche & Sauley, 1856; *O. albopicta* (Motschulsky, 1845); *O. dulcis* Reitter, 1899; *O. noemi* Reiche & Sauley, 1856; *O. subcalva* Marseul, 1878; *O. tripolitana* (Reitter, 1891) a redeskripci dalších třech: *O. cinctella* (Schaum, 1841); *O. funesta* (Poda von Neuhaus, 1761); *O. pantherina* (Gory & Percheron, 1833). Jediným chybějícím druhem v naší studii je *O. gronbechi* Petrovitz, 1955, který je endemitém pro oblast Afghánistánu a Kašmíru (Bezděk 2016).

Ve srovnání se studovanými zástupci tribu Taenioderini jsme nenarazili na tak extrémní variabilitu, přesto lze vyzkoušet několik zvláštností, kterých lze využít i pro fylogenetickou rekonstrukci rodu. Zásadní rozdíly byly pozorovány ve tvaru rasteru (Obr. 3), celkové chaetotaxii posledního zadečkového článku a dále na následujících strukturách: zygum, epipharynx a stridulační aparát na mandibulách. I přes problematické rozlišení druhu *O. abigail* od *O. dulcis* a druhů *O. funesta*, *O. pantherina* a *O. subcalva*, bylo nalezeno několik významných rozdílů, které dělí tyto zlatohlávky do tří skupin. Ty odpovídají druhovým skupinám navržených Sabatinellim (1981, 1984) na základě morfologické analýzy dospělců a samčích genitálů včetně skleritů endophallu (Obr. 4). Veškerá publikovaná data korelují i s fylogenetickou hypotézou na základě molekulárních dat (Vondráček et al. unpubl.). Práci jsme doplnili i detailními bionomickými pozorováními, přičemž i obývané biotopy, klimatické podmínky těchto území či potenciální potrava larev více či méně korespondují s navrhovanou fylogenezí. Jak již bylo zmíněno, uvnitř rodu *Oxythyrea* lze pozorovat různé formy rasteru. Druhy *O. abigail*, *O. dulcis* a *O. tripolitana* mají výrazně protažený tvar rasteru, zatímco zbylé druhy mají podkovovitý tvar. Tyto dva morfologické rozdíly jsou poměrně překvapující s ohledem na závěry některých autorů, že larvy zlatohlávků subtribu Leucocelina, kam studovaný rod patří, mají tvar rasteru výlučně podkovovitý (Donaldson 1987; Micó & Galante 2003). To tvrzení náš výzkum vyvrací, stejně jako práce s popisem larvy druhu *Paleira femorata* (Illiger, 1803) od Verduga (2014).



Obr. 3: Dva typy rasteru na posledním zadečkovém článku (a–i) u devíti druhů rodu *Oxythyrea* včetně detailního překreslení (j–r): a, j – *O. abigail*; b, k – *O. albopicta*; c, l – *O. cinctella*; d, m – *O. dulcis*; e, n – *O. funesta*; f, o – *O. noemi*; g, p – *O. pantherina*; h, q – *O. subcalva*; i, r – *O. tripolitana*. Měřítko = 1 mm (a–i). Publikace II.



Obr. 4: Fylogenetická hypotéza rodu *Oxythyrea* na základě morfologických znaků dospělců a samčích genitálů dle publikací Sabatinelliho (1981, 1984). Druh *O. albopicta* nebyl Sabatinellim studován. Jeho pozice byla vyhodnocena a zakreslena na základě našich dat (Publikace II; Vondráček et al. unpubl.).

## VYUŽITÍ MOLEKULÁRNÍCH DAT

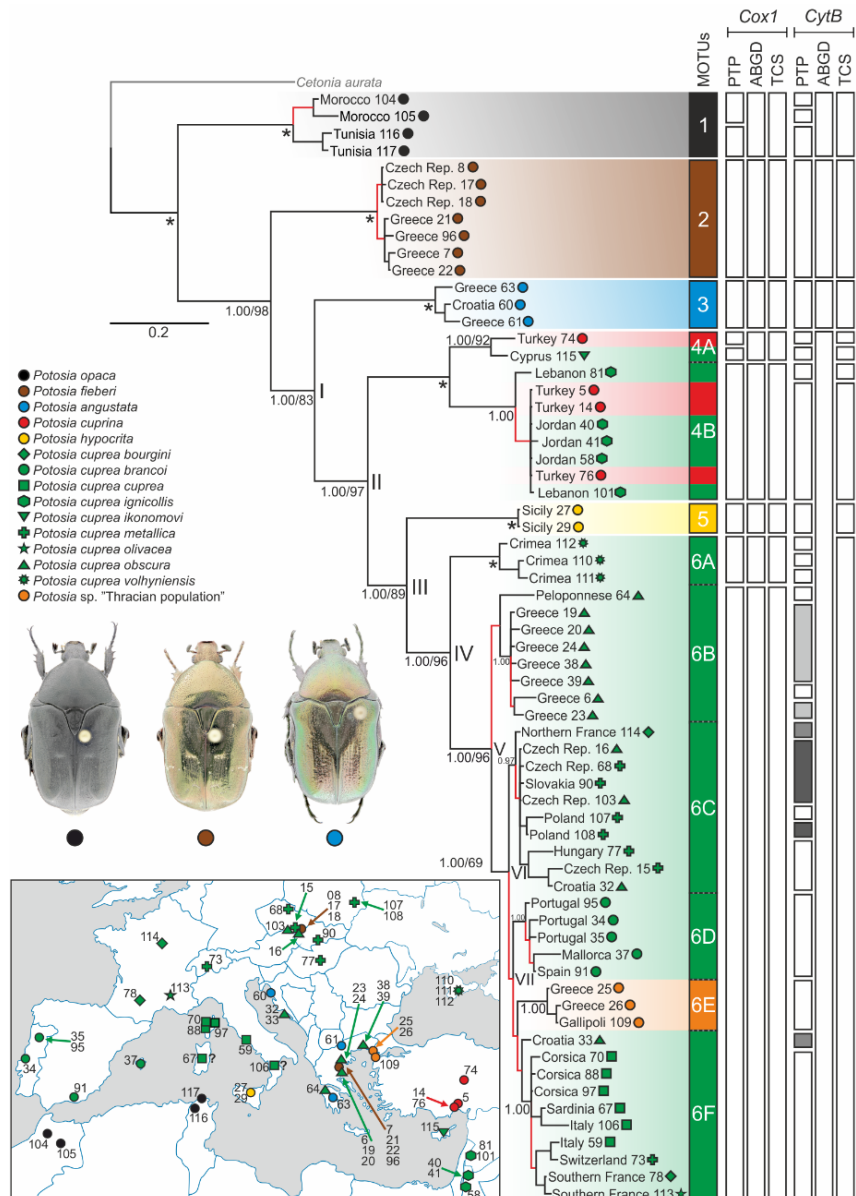
Fylogenetická pozice zlatohlávkovitých brouků v rámci čeledi Scarabaeidae, případně uvnitř celé nadčeledi Scarabaeoidea byla řešena s využitím molekulárních dat například v pracích Ahrense a kol. (2014), McKenny a kol. (2014, 2019) či Songa a Zhanga (2018). Zlatohlávkovití se shodně objevili v pozici sesterské skupiny k nosorožíkům a listokazům. Takovéto výsledky se pak objevují i v pracích, které se soustředí na jiné podčeledi vroubounovitých, ale součástí datasetu jsou i další skupiny včetně zlatohlávkovitých, aby byla zachována celková robustnost stromu a případně se potvrdila monofylie vybrané skupiny (např. Gunter et al. 2016). Samotnou fylogenezi zlatohlávkovitých brouků na základě molekulárních dat doplněnou o analýzu morfologie krovek se zabýval Šípek a kol. (2016). Od té doby se však nikdo této problematice nevěnoval, až na prozatím nepublikované výsledky magisterské práce Kouklíka (2017), který konfrontoval molekulární data vybraných zlatohlávkovitých zástupců napříč různými triby s morfologií larev. Studie zaměřené na nižší taxonomické úrovně těchto brouků byly víceméně shrnuty v úvodu práce specializované na barcoding australských zlatohlávků (Mitchell et al. 2020), ve které se autorům podařilo nashromáždit 68 aktuálně platných druhů, což je téměř 50 % místní fauny. Barcoding však poukázal na dalších 27 potenciálních, dosud nepopsaných kryptických taxonů.

Fylogenezi na úrovni rodů se zabýval Lee a kol. (2015), kteří se věnovali východo-palearktickému rodu *Dicronocephalus* Hope, 1831, což přineslo zajímavé srovnání s dosud existujícími morfologicky zaměřenými pracemi (Kurosawa 1986, Young 2012). Na základě molekulárních dat tak bylo zjištěno, že některé poddruhy nemají žádnou podporu a měly by být synonymizovány, a naopak jiné poddruhy by měly být povýšeny na druhovou úroveň. Druhá práce se týká severoamerického rodu *Trichiotinus* Casey, 1915, u kterého byla stanovena fylogenetická hypotéza celého rodu na základě jak molekulárních, tak morfologických dat. Oba fylogenetické stromy vykazovaly téměř 100% topologickou shodu (Philips et al. 2016). Seidel (2016) v téže roce využil genetických dat a morfologie dospělců k popisu nového druhu zlatohlávka *Eudicella nana* Seidel, 2016, jehož sekvence porovnal s vybranými, blízkými příbuznými druhy rodu. De Palma a kol. (2020, 2021) publikovali taxonomické revize dvou atraktivních rodů *Goliathus* a *Eudicella* White, 1839, které obsahovaly i molekulární analýzy.

Ahrens a kol. (2013) provedli fylogeografickou analýzu zlatohlávka zlatého *Cetonia aurata* (Linné, 1761) na základě studia jak mitochondriálního a nukleárního markeru, tak i morfologie dospělců. I přes integraci různých dat autoři nenašli podporu pro tradiční taxonomický koncept této skupiny zlatohlávků a zpochybňují validitu například poddruhu *C. aurata pallida* (Drury, 1773). Dle veškerých výsledků sice zlatohlávek zlatý po poslední době ledové rekolonizoval Evropu z jižních refugií, ale v důsledku silné mobility těchto brouků a možná i lidského faktoru došlo k výraznému promísení těchto populací a následné částečné izolaci některých z nich, což vedlo k opětovnému rozrůznění (Ahrens et al. 2013).

My jsme se zaměřili na západopalearktické zlatohlávky druhové skupiny *Protaetia* (*Potosia*) *cuprea* (publikace III), která je zatížena extrémně velkým množstvím druhů i poddruhů včetně vysokého množství synonym (Bezdek 2016). Komplex zlatohlávka hladkého (*P. cuprea*) patří mezi nápadné a barevně vysoce variabilní zlatohlávky. Morfologie dospělců je však poměrně uniformní a znaky rozlišující jednotlivé taxony, zejména poddruhy, jsou povětšinou velmi nenápadné, vykazují kontinuální přechody, nebo jsou nejasně definované. Jde o odlišné zbarvení různých částí těla, skulpturu krovek a štítu nebo o miniaturní rozdíly na samčích genitálech či mesometaventrálním výběžku.

Naše studie se orientovala na zástupce západní části palearktické oblasti se zaměřením na Evropu. Konfrontací dat získaných ze dvou mitochondriálních markerů a matice morfologických znaků spolu s geometrickou morfometrií vybraných struktur jsme se pokusili objasnit fylogeografii a evoluční historii druhového komplexu *P. cuprea*. Podařilo se nám identifikovat tři zřetelně oddělené linie tohoto komplexu na území západního palearktu, u kterých se dá uvažovat o druhovém statusu (Obr. 5).



Obr. 5: Fylogenetický strom zlatohlávků podrodu *Potosia* z území západního palearktu včetně geografického rozmístění jednotlivých jedinců. Topologie stromů je doplněna výsledky delimitačních analýz pro jednotlivé mtDNA markery. Publikace III.

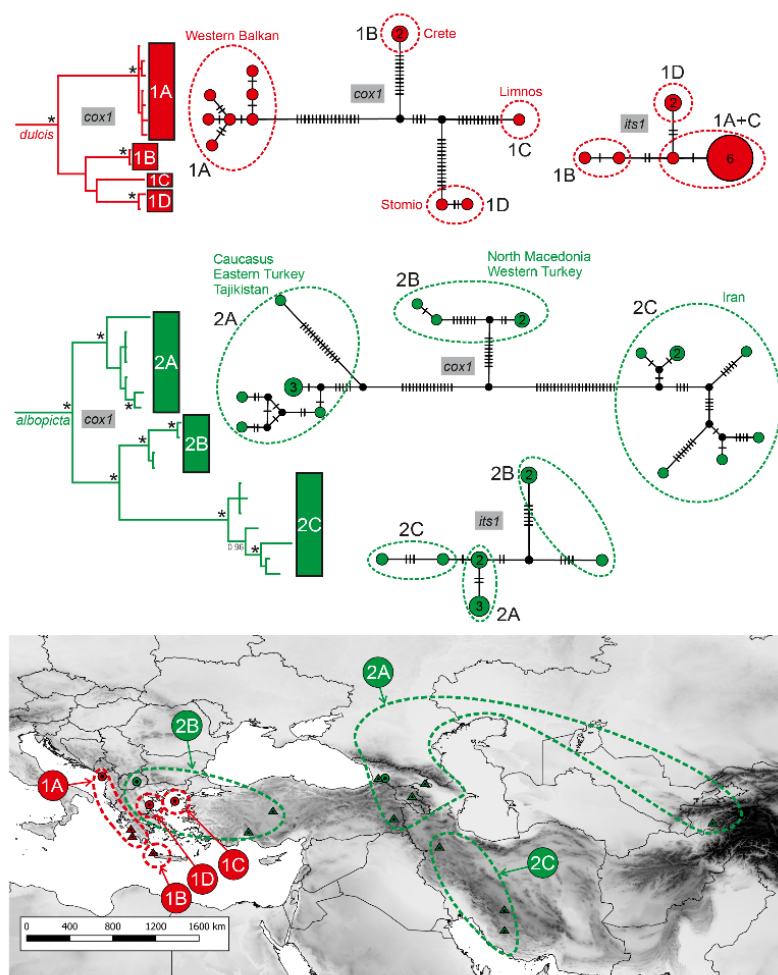
Mezi identifikované větve patří linie všech evropských jedinců aktuálně řazených do druhu *P. cuprea*, endemická linie sicilského druhu *P. hypocrita* (Ragusa, 1905) a linie levantsko-tureckých vzorků druhů *P. cuprea* a *P. cuprina* (Motschulsky, 1849). V případě evropské větve zlatohlávků hladkých lze poukázat například na nevhodnost povyšování poddruhu *P. cuprea metallica* (Herbst, 1782) na samostatný druh *P. metallica*, (např. Tausin 2015; Thomaes et al. 2015) přestože většina autorů akceptuje jeho poddruhovou úroveň (např. Mikšić 1987; Krajčák 1998; Bezděk 2016). Dále naše výsledky podporují separátní status taxonu *P. hypocrita* od evropských populací *P. cuprea*, ke kterým byl dříve řazen pod názvem *P. cuprea incerta* (Costa, 1852); (např. Mikšić 1987, Krajčák 1998). Situaci však komplikuje pozice třetí levantsko-turecké linie obsahující polyfyleticky uspořádané taxony *P. cuprea* a *P. cuprina*. Uvnitř jednotlivých linií se nám podařilo najít podporu pro validitu pouze velmi malého počtu studovaných poddruhů, které jen výjimečně tvořily monofyletické větve. Většinou jde o geograficky výrazně oddělené populace, např. *P. cuprea brancoi* Baraud, 1992 z Pyrenejského poloostrova, či *P. cuprea volhyniensis* (Gory & Percheron, 1833) z Krymu. Zároveň ani jeden z 29 zkoumaných morfologických znaků, které se běžně využívají v taxonomii skupiny, nekoreloval s kompletní topologií fylogenetického stromu. Podobně se projevíly i výsledky geometrické morfometrie mesometaventrálního výběžku, samčího genitálu, štítu a krovek.

Jinou fylogeografickou prací s ochránářským přesahem byla studie zabývající se evropskými páchníky rodu *Osmoderma* Lepeltier & Serville, 1828 (Audisio et al. 2008). Páchníci jsou v Evropě považováni za deštníkové druhy saproxylofágních společenstev vázaných na velmi staré listnáče s dutinami (Ranius et al. 2005) a v důsledku jejich ohrožení jsou zařazeni i v soustavě Natura 2000. Molekulární analýza odhalila čtyři výrazně odlišené genetické linie odpovídající čtyřem různým druhům, což se následně projevilo v taxonomii rodu a vyústilo v přehodnocení distribučních areálů jednotlivých taxonů. Do studie byl zařazen i pátý jihoitalský druh *O. italicum* Sparacio, 2001, autoři však pro něj v analýzách nenašli výraznou podporu a upozornili na nutnost dalšího prověření jeho taxonomického postavení. V rámci České republiky je páchník hnědý u nás chráněn vyhláškou č. 395/1992 Sb., ve které je ale veden pod jménem *O. eremita* (Scopoli, 1763). Výše uvedenou prací (Audisio et al. 2008) se však zjistilo, že populace vyskytující se na českém území patří východnímu druhu *O. barnabita* Motschulsky, 1845. Vzhledem k povaze rodu (deštníkový druh, legislativní ochrana v mnoha státech Evropy apod.) je i nadále poměrně často podrobován dalším analýzám (Svensson et al. 2009; Landvik et al. 2013, 2017; Zauli et al. 2016), které se snaží hlouběji řešit evoluční historii páchníků na území Evropy, taxonomii rodu *Osmoderma*, ale i ochranu stanovišť. Doposud jde ale o práce využívající pouze jediný mitochondriální marker (cytochrom oxidáza I), což může výsledky zkreslovat (viz Ahrens et al. 2013).

Za ochránářsky významné zlatohlávkovité brouky na území Evropy jsou považovány pouze saproxylofágní druhy vázané na staré solitérní listnáče. Jde například o zlatohlávka skvostného *Protaetia speciosissima* (Scopoli, 1786) či různé zdobence rodu *Trichius* Fabricius, 1775 a *Gnorimus*

Le Peletier & Audinet-Serville, 1828 nebo jmenovaného páchníka (Ranius et al. 2005; Trizzino et al. 2013; Thomaes et al. 2015; Cáliz et al. 2018). Nicméně existují i zlatohlávci, kteří se vyskytují na specifických a v mnoha ohledech ohrožených nelesních stanovištích jakými jsou stepi, písčné duny apod. (Mikšić 1982a; Baraud 1992). V další práci jsme se věnovali enigmatickým, silně izolovaným evropským populacím dvou druhů rodu *Oxythyrea* (publikace IV). Jde o psamofilní druh *O. dulcis*, který se vyskytuje výhradně na písčných dunách mořského pobřeží východního Řecka, západního Turecka a na ostrovech Egejského moře. Na přelomu 70. a 80. let minulého století byl dokumentován výskyt tohoto druhu na jediné písčné pláži v Černé Hoře (Mikšić 1977b, 1978, 1982b), přičemž tato populace byla popsána jako samostatný poddruh *O. dulcis abigailoides* Mikšić, 1978. Od té doby však tento poddruh nebyl pozorován (Nikčević 2010) a později byl synonymizován (Bezděk 2016). Druhým studovaným druhem je *O. albopicta* obývající Malou Asii, Kavkaz, a další území ve Střední Asii a okolí. V Evropě byl nalezen pouze dvakrát v letech 1937 a 1999 na jediné lokalitě v Severní Makedonii v celkovém počtu 15 jedinců (Dahlgren 1972; Mikšić 1977b, 1982a, 1982b; Rozner & Rozner 2009).

Nám se během několika expedic podařilo potvrdit výskyt *O. dulcis* v Černé Hoře po více jak 30 letech (pět živých jedinců a několik uhynulých kusů). Také jsme prokázali výskyt *O. albopicta* v Severní Makedonii, kde se nám podařilo pozorovat řádově stovky brouků. Tyto populace jsme podrobili molekulárním analýzám a jejich evidentní geografická izolace se promítla do fylogenetické struktury (jeden mitochondriální a jeden jaderný marker); (Obr. 6).



Obr. 6: Geografické rozšíření zjištěných genetických linií druhů *O. dulcis* a *O. albopicta* včetně haplotypových sítí založených na mitochondriálním (*cox1*) a jaderném markeru (*its1*). Studované reliktní evropské populace těchto druhů spadají do linií 1A (*O. dulcis*) a 2B (*O. albopicta*).

Vzhledem k výrazným genetickým divergencím od běžných populací obou druhů se zdá, že jde o reliktní, dlouhodobě oddělené enklávy (5-8 % u mtDNA markeru). Na základě kritického vyhodnocení získaných dat včetně morfologie dospělců jsme dospěli k závěru, že poddruhové jméno *O. dulcis abigailoides* by mělo být obnoveno pro pobřežní populace Jaderského a Iónského moře. U evropské populace<sup>3</sup> zlatohlávka *O. albopicta* jsme v rámci studia morfologie dospělců pro podobný krok podporu nenašli. V případě obou druhů jde o populace vyskytující se na regionálně vzácných stanovištích. Konkrétně jde písčité biotopy s typickou psamofilní faunou a flórou v Černé Hoře (Šilc et al. 2020) a stepní lokality v centrální části Severní Makedonie s celou řadou endemických rostlin i živočichů (Matevski et al. 2008). Obě jmenované oblasti by si zasloužily zvýšenou územní ochranu, čemuž by mohly výrazně přispět znalosti o reliktních populacích živočichů vázaných výhradně na zmíněná stanoviště, jejichž stabilita v čase je značně nejistá. Především písčná pláž v Černé Hoře je silně antropomorfizovaná a je otázkou času, kdy námi studovaný zlatohlávek z této lokality vymizí úplně.

#### AUTOMATICKÁ IDENTIFIKACE

Díky dlouholetému sběru zlatohlávkovitých brouků včetně blízkce příbuzných a velmi podobných druhů, jsme měli příležitost se zapojit do inovativního výzkumu, který se zabývá odlišným metodickým přístupem při určování jednotlivých taxonů. Konkrétně jde o automatickou determinaci jedinců z fotografií za pomoci různých prvků tzv. umělé inteligence (UI), což je relativně zjednodušený termín. Jednotlivé prvky, které se pod UI v tomto odvětví skrývají, se využívají na poli identifikace hmyzu již více jak čtvrt století (např. Schröder 1995; Weeks et al. 1997, 1999a, 1999b). Ale až poslední dekáda přinesla obrovský posun vpřed, který byl spojen s technologickým a metodologickým pokrokem, výrazně většími možnostmi výpočetního výkonu nutného k těmto postupům, a dále bezproblémový přístup k obrovskému množství dat (fotografií), mimo jiné i z internetu.

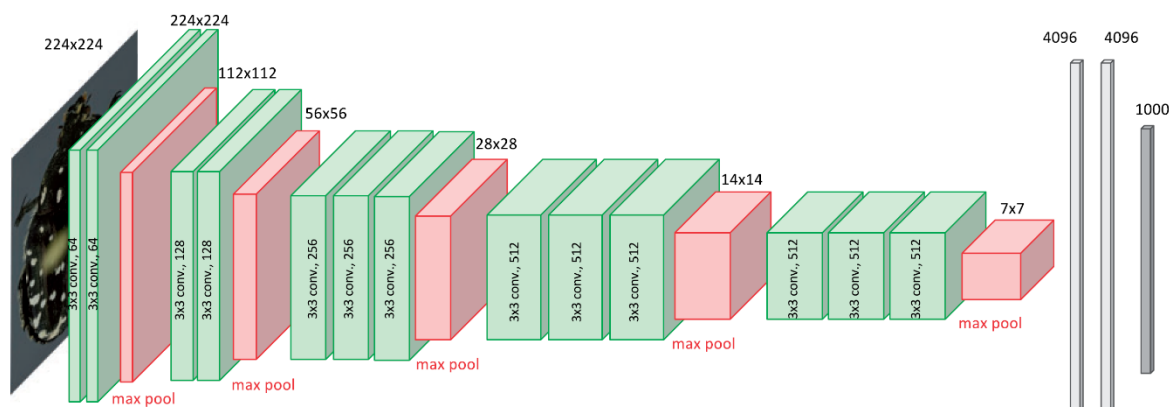
Stěžejním prvkem těchto metod je tzv. počítačové vidění (computer vision) a na něj navázané neuronové sítě. Obor počítačového vidění se snaží pomocí hardwaru a softwaru zajistit procesy detailního vnímání obrazové informace podobně jako je tomu u lidí a tyto přístupy následně využít například v automatizovaných úkolech (Huang 1996). Pro účely klasifikace (rozpoznávání) objektů v rámci počítačového vidění se pak využívají neuronové sítě. Ty jsou tvořeny jednotlivými vrstvami, které jsou navzájem propojené, přičemž zde existuje vstupní vrstva, výstupní vrstva a neurčitý počet vrstev skrytých, které jsou mezi nimi. Samotné neurony svou strukturou a funkcí napodobují neurony biologické (Hopfield 1982). Klasické neuronové sítě se postupně učí (machine learning) a přizpůsobují vstupním datům, nejsou však vhodné pro fotografie s vysokým rozlišením, s jakými běžně entomologové pracují. Nejen pro tyto účely byly vyvinuty tzv. konvoluční neuronové sítě, které v rámci

---

<sup>3</sup> Respektive i pro vzorky ze západního Turecka, které jsou v blízké příbuznosti s jedinou evropskou populací *O. albopicta*.



skrytých vrstev obsahují konvoluční a „poolingové“ vrstvy (Obr. 7). Tyto vrstvy dokážou vstupní data postupně zjednodušit, čímž výrazně sníží počet parametrů při procesu učení. Díky tomu se učení zrychlí a celý proces může proběhnout mnohem rychleji a efektivněji (Schmidhuber 2015).



Obr. 7: Architektura převzaté konvoluční neuronové sítě VGG16, která byla využívána v našich studiích (publikace V a VI). Zeleně jsou značeny konvoluční vrstvy, červeně „poolingové“. Poslední šedivé vrstvy jsou tzv. plně propojené neuronové vrstvy. Publikace V.

V případě konvolučních neuronových sítí se jedná o tzv. hluboké učení (deep learning), jelikož mají tyto sítě mnoho „hluboko“ uložených vrstev, což je zapotřebí k efektivní klasifikaci obrázků, která se pak vyrovnává lidským možnostem a leckdy je i překonává (LeCun et al. 2015). K urychlení celého procesu a jeho zefektivnění je taktéž důležitý tzv. transfer learning neboli přenosové učení, kdy je pro data použita jiná, již předučená konvoluční neuronová síť (Bengio 2011; Yosinski et al. 2014).

Ze starších studií můžeme zmínit automatické identifikování 774 živých jedinců 35 druhů nočních motýlů Velké Británie s úspěšností 85 % (Mayo & Watson 2007). Jiný výzkum se zaměřil na fixované larvy devíti druhů pošvatek (Plecoptera). Celkem 3845 obrázků bylo určeno do správného druhu s úspěšností 94,5 % (Lytle et al. 2010). V další studii se podařilo identifikovat vypreparovaný hmyz do jednoho z devíti řádů s úspěšností 93 % z celkového počtu 225 jedinců (Wang et al. 2012). Všechny tyto studie však využívaly dnes již zastaralé přístupy bez použití sofistikovanějších konvolučních neuronových sítí a automatické extrakce znaků. To znamená, že autoři museli dopředu specifikovat svým neuronovým sítím znaky (features), které by měly být využity při učení. Jde o jakési nápovědy, například poměr délky hrudi k délce zadečku, počet párů blanitých křídel, maximální a minimální délky určitých struktur apod. Problematické se jeví i pozadí na fotografiích, které je opět nutné dopředu ošetřit, aby nedošlo ke zkreslení výsledků. Tato předpříprava je samozřejmě časově náročná a dnešní konvoluční neuronové sítě takovéto údaje a přípravu nepotřebují. V modernějších studiích využívajících propracovaných konvolučních sítí se autoři zabývali například vypreparovanými motýly ve dvou datasetech (Rodner et al. 2015). První obsahoval 2120 fotografií od 675 geneticky validních druhů ekvádorských pídálek (Geometridae) zahrnující i blízkce příbuzné a kryptické taxony. Druhý dataset byl zaměřen na kostarické motýly různých čeledí (3224 fotografií od 331 druhů).

V případě ekvádorských píďalek dosáhli autoři úspěšnosti 55,7 % a u kostarických motýlů to bylo 79,5 %. Marques a jeho tým (2018) pracoval s více jak 44 tisíci jedinci různých, na sucho preparovaných mravenců, kteří byli fotografováni opakovaně. Dataset tedy obsahoval přes 150 tisíc snímků. Úspěšnost správného zařazení mravence do jednoho z několika set rodů dosahovala i více než 90 % dle zvolené metodiky.

Na výše představené metody je zároveň navázána celá řada projektů občanské vědy (citizen science), které spoléhají na všudypřítomnost dnešních mobilních zařízení a jednoduchou instalaci i obsluhu různých aplikací, díky čemuž se může do pozorování zapojit téměř každý. Nepřetržité akumulování dat postupně zlepšuje přesnost určování organismů z fotografie v dané aplikaci (více vstupních informací pro učení) a zároveň může být v budoucnu zajímavým zdrojem dat pro faunistické, taxonomické či ekologické studie. Zásadním bodem pro všechny tyto aplikace je práce s fotografiemi, které zachycují organismy ve volné přírodě z různých úhlů pohledu a vzdáleností, včetně rozmanitého pozadí dle momentální situace. To je podstatný rozdíl oproti většině prací, které byly zmíněny výše a věnovaly se většinou fixovanému, na sucho preparovanému hmyzu. Aplikací, které využívají konvolučních neuronových sítí k identifikaci organismů z fotografií je již velké množství. Jde o lokální aplikace, které se objevují v různých státech. Příkladem pro Českou republiku může být několik aplikací určujících běžně sbírané druhy hub na našem území, např. Aplikace na houby (Vocom software) nebo Rozpoznávání hub (Steinhauser 2017). V celosvětovém měřítku existuje již celá řada aplikací věnujících se určování rostlin. Stejně jako u hub je totiž výrazně jednodušší pracovat s fotografiemi nepohyblivých objektů. Mezi nejznámější patří celosvětově zaměřený Pl@ntNet (Goëau et al. 2014; Joly et al. 2014), nebo Leafsnap cílící na severoamerické a britské druhy stromů (Kumar et al. 2012). Vzhledem k tomu, že si konvoluční neuronové sítě bez problémů poradí i se zvukovými daty, existují pro rozpoznávání zvířat specifické aplikace pracující třeba se zvuky ptáků, např. BirdNET (Kahl et al. 2021). V rámci určování nejen hmyzu, ale i ostatních živočichů, rostlin, hub či lišejníků je dnes nejznámější a nejpoužívanější aplikací po celém světě iNaturalist (přístupno z <https://www.inaturalist.org>).

Ke konci roku 2021 obsahovala aplikace iNaturalist přes 86,7 milionů pozorování (vyfotografovaných jedinců), řazených do více jak 345 tisíců druhů. Tzv. výzkumného stupně dosáhlo přes 52 milionů pozorování. Pozorování získá status výzkumného stupně v momentě, kdy je objekt na fotografii, při jehož identifikaci mohla pomoci UI, validován minimálně jedním dalším člověkem. Díky těmto enormním datům, včetně GPS lokalit a datací u fotografií, byla publikována celá řada studií zaměřená na faunistiku hmyzu (např. Parys et al. 2015; Beckham & Atkinson 2017; van der Heyden 2017). Hojně se jedná i o práce sledující nepůvodní a invazní druhy (např. van der Heyden 2018; Grehan & Landry 2018; Werenkraut et al. 2020; Seidel et al. 2021) a lze se setkat i s popisy nových druhů, ve kterých je publikován distribuční areál rozšířený o údaje z aplikace iNaturalist (např. Martoni & Armstrong 2019). Rozsáhlá data mají i významný dopad v rámci ochrany přírody, jelikož se zde objevují

fotografie i silně ohrožených druhů (Wilson et al. 2020), včetně takových, které na určitých územích nikdo nepozoroval i více než 100 let (Guariento & Franzini 2021).

V našich publikacích V a VI jsme pracovali výhradně se vzorky z muzejních sbírek. Šlo tedy vždy o na sucho vypreparované jedince, až na jednu výjimku, ve které jsme pro účely porovnání výsledků využili již publikovaného datasetu larev pošvatek (Lytle et al. 2010). Zde se jednalo o jedince fixované v lihu, fotografovaných z různých úhlů v Petriho miskách. V první studii (publikace V) jsme se zaměřili na maximalizaci úspěšnosti identifikace fixovaného hmyzu s pomocí počítačového vidění, konvolučních neuronových sítí a transfer learningu. Zároveň jsme sledovali několik dalších faktorů a jejich vliv na míru úspěšnosti. Vzhledem k tomu, že v muzeích je soustředěno značné množství materiálu<sup>4</sup>, je v podstatě nemožné lidskými silami tento materiál zpracovat, a to bohužel i přesto, že ukrývá obrovské kvantum dat o druhovém bohatství naší planety, včetně faunistických údajů a zcela jistě velké množství ještě nepopsaných taxonů. Základní otázkou našeho výzkumu tedy bylo, zdali by mohla UI pomoci?

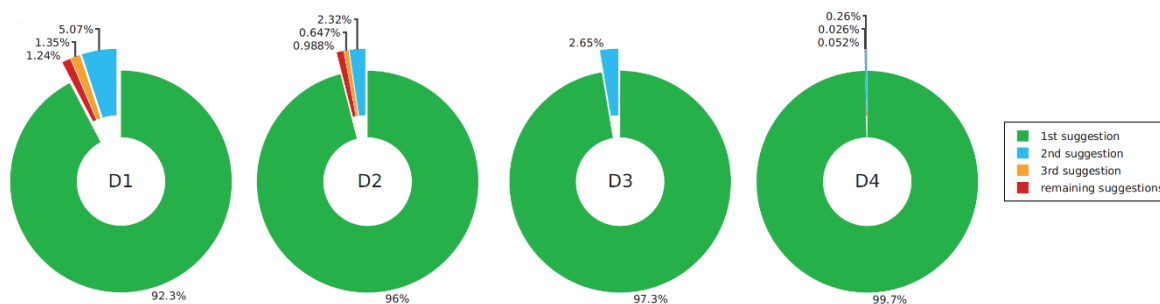
V rámci taxonomické a systematické práce entomologů je potřeba získávaný materiál třídit do vyšších skupin (řádů a čeledí), což je časově velmi náročné. Následné třídění a určování do rodů a druhů je navíc i velmi obtížné, pokud nejde o skupinu hmyzu, které se konstantně věnujete. V tomto případě je zapotřebí mnoho specialistů, kterých je reálně ale taktéž málo a jsou časově obvykle velmi vytížení. Z těchto důvodů jsme do první publikace zařadili čtyři různé datasety (Tab. 2).

dataset	taxon	počet kategorií	počet obrázků na taxon	typ fotografie	zdroj
D1	dvoukřídlí	11 čeledí	24–159	frontální pohled: hlava	www.idigbio.org
D2	brouci	14 čeledí	18–900	dorsální pohled: tělo	www.idigbio.org
D3	brouci	3 druhy	40–205	dorsální pohled: tělo	tato studie
D4	pošvatky	9 druhů	107–505	různé úhly: tělo	Lytle et al. 2010

Tab. 2: Přehled základních údajů čtyř datasetů použitých v publikaci V. Datasety D1 a D2 byly zaměřeny na determinaci jedinců do čeledí a D3 a D4 do druhů.

Pro naše výpočty jsme využili transfer learningu, tudíž jsme převzali již existující konvoluční neuronovou síť VGG 16 předučenou na ImageNet datasetu (Simonyan & Zisserman 2015). Díky několika krokové optimalizaci jsme dosáhli velmi dobrých výsledků pohybujících se mezi 92,3 až 99,7 % dle zvoleného datasetu (Obr. 8). V případě datasetu D4 se nám podařilo vylepšit výsledky originální studie (Lytle et al. 2010) z 94,5 % na 99,7 %. Naším metodickým postupům jsme podrobili i další volně dostupné datasety (Tab. 3), u většiny z nich jsme dosáhli výrazného zlepšení.

<sup>4</sup> Například cirka 7 milionů kusů vypreparovaného hmyzu a několik dalších milionů nevypreparovaných jedinců na entomologickém oddělení Národního muzea.



Obr. 8: Grafické znázornění úspěšnosti konvoluční neuronové sítě u datasetů D1 až D4. Barevně jsou odlišeny úspěšnosti sítě při dalších pokusech, pokud se nepodařilo určit jedince na poprvé, případně i na podruhé a potřetí. Publikace V.

dataset	počet kategorií	úspěšnost originální studie	úspěšnost našich metod	zdroj dat
ClearedLeaf	19 čeledí	71 %	88,7 %	Wilf et al. 2016
CRLeaves	255 druhů	51 %	94,67 %	Carranza-Rojas et al. 2017
EcuadorMoths	675 druhů	55,7 (57,19) %	55,4 (58,2) %	Rodner et al. 2015 (Wei et al. 2017)
Flavia	32 druhů	99,65 %	99,95 %	Sun et al. 2017
Pollen23	23 druhů	64 %	94,8 %	Gonçalves et al. 2016

Tab. 3: Úspěšnost identifikace organismů z originálních studií ve srovnání s úspěšností za použití našich metod.

V rámci datasetu D2 jsme sledovali problematiku šumu ve vstupních datech, tedy jakým způsobem zareaguje UI, pokud do celého procesu vložíme špatně determinované fotografie. Dataset D2 obsahoval 2936 různých jedinců, přičemž jsme zjistili, že sedm z nich bylo špatně určeno. Čtyři ze sedmi těchto vyfotografovaných zástupců bylo neuronovou sítí určeno do správné čeledi. Pátý jedinec nepatřil do ani jedné ze 14 analyzovaných čeledí a byl následně určen do fylogeneticky nejbližší čeledi, která v našem datasetu byla obsažena. Poslední dvě fotografie se neuronové síti nepodařilo určit. V rámci datasetu D2 a D3 jsme porovnali výkonnost neuronové sítě s experty na dané skupiny z řad profesionálních entomologů. Z broučí čeledi Scarabaeidae (D2) jsme vyextrahovali fotografie chroustů rodů *Diplotaxis* Kirby, 1837 a *Phyllophaga* Harris, 1827. Oba rody jsou navíc řazeny do odlišných subtribů (*Diplotaxina* a *Rhizotrogina*). Vzhledem k této informaci je v podstatě velmi jednoduché dané jedince rozřadit, pokud vidíte abdomen a ústní ústrojí z ventrálního pohledu, což ale na fotografiích nebylo možné. Neuronová síť si s touto úlohou snadno poradila (97,3 %), srovnatelně jako expert věnující se chroustům více než 20 let, jeho úspěšnost však byla nepatrně nižší (95,9 %). U kompletního datasetu D3 byl taktéž patrný rozdíl ve výkonnosti neuronové sítě a entomologa ve prospěch sítě (97,3 % versus 95 %). Jedním ze zajímavých faktorů, které jsme při optimalizaci sledovali, byla velikost fotografie nutná pro správnou determinaci neuronovou sítí. I když by se mohlo zdát, že čím kvalitnější fotografie má neuronová síť k dispozici, tím lepší podá výsledky, není tomu tak. Fotografie, které běžně pořizujeme do publikací

apod. (20 Mpx a výše) jsou pro tyto analýzy naprosto zbytečné. Takto velká data mohou naopak celý proces ochromit a díky přehlcení a následnému přeparametrizování může být výpočet výrazně zpomalen a nezdědká tím může být snížena i jeho výsledná úspěšnost. V rámci našich dat se jeví rozlišení 416 x 416 pixelů jako nejvhodnější a při dalším zvětšení (512 x 512) jsme dosáhli stejných, v některých případech i nepatrně horších výsledků.

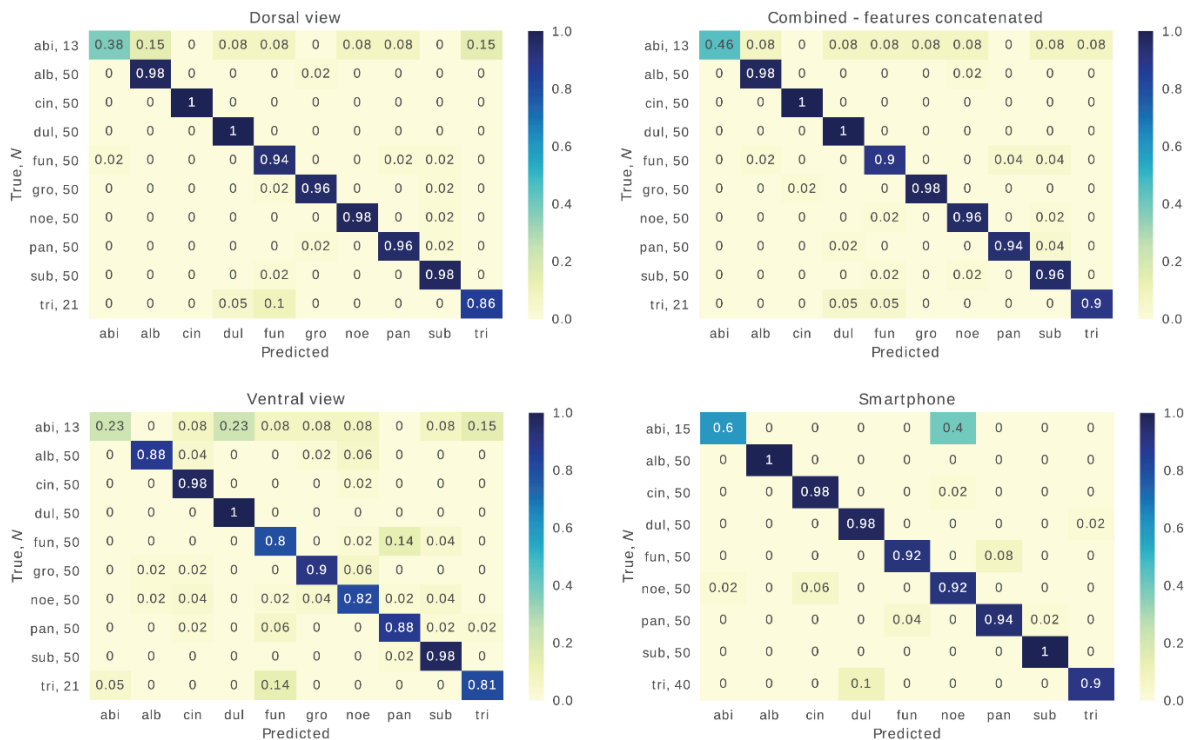
V druhé publikaci (VI) jsme se věnovali opět zlatohlávkům rodu *Oxythyrea*, tentokrát však s odlišným cílem. Chtěli jsme poukázat na další možnosti těchto metod a představit je širší entomologické společnosti, která by je v budoucnu mohla využívat. Do publikace jsme zařadili všech 10 druhů rodu. Snažili jsme se vyfotografovat 50 jedinců od každého z nich, a to jak z dorsálního, tak ventrálního pohledu. Zároveň byla snaha udržet poměr pohlaví 1:1. Úspěšnost našich metod při použití pouze dorsálního pohledu se pohybovala mezi 94 až 100 % dle zvoleného druhu. Nižší hodnoty jsme získali jen v případě druhů *O. abigail* a *O. tripolitana*, kde se nám podařilo vyfotografovat pouze 13 (úspěšnost 38 %), respektive 21 jedinců (86 %).<sup>5</sup> Oproti tomu ventrální pohled se jeví pro neuronovou síť jako méně informativní. Úspěšnosti byly v tomto případě 80 až 100 % dle zvoleného druhu, respektive 23 % a 81 % u druhů *O. abigail* a *O. tripolitana*. Kombinace obou pohledů v podstatě nepřinesla žádné zlepšení (Obr. 9). Z praktického hlediska jsme dále porovnali výkonost neuronové sítě při různé kvalitě vstupních dat u dorsálního pohledu. Konfrontovány byly fotografie z kvalitní zrcadlovky a průměrného mobilního telefonu opatřeného speciální makro předsádkou, kterou lze zakoupit v cenové relaci 100 Kč. V obou případech byl rozměr fotografií snížen na 224 x 224 pixelů. Úspěšnost identifikace z fotografií z mobilního telefonu se pohybovala v rozsahu 92 až 100 % a v případě druhů *O. abigail* a *O. tripolitana* to bylo 60 % a 90 % (Obr. 9). Tento výsledek nás velmi překvapil a jak je vidět, neuronové síti stačí i takto jednoduché, provizorně připravené snímky, na jejichž pořízení je potřeba nesrovnatelně méně času než u použití kvalitní zrcadlovky.

V další části výzkumu jsme se zaměřili na determinaci pohlaví. U zlatohlávků rodu *Oxythyrea* neexistuje jediný morfologický znak rozlišující pohlaví dospělého brouka z dorsálního pohledu (např. Mikšić 1982a; Baraud 1985, 1992; Sabatinelli 1981, 1984). Dimorfismus se nepodařilo prokázat ani geometrickou morfometrií analyzující tvar krovky, štítu a štítku (Vendl et al. 2018). Z ventrálního pohledu je situace odlišná. Šest z deseti druhů má jasně patrný dimorfismus v podobě přítomných (samci), či nepřítomných (samice) skvrn v mediální oblasti zadečkových článků. U zbylých čtyř druhů tento znak není a pohlaví lze určit jen důslednou examinací abdomenu a vysledování specifické a velmi nepatrné mediální rýhy, která je přítomná u samců. Úspěšnost určení druhu a zároveň i pohlaví byla z logiky věci vyšší u ventrálně vyfotografovaných jedinců. Hodnoty se pohybovali v rozmezí od 42 % do 100 % dle druhu a pohlaví. Z dostupných dat je patrné, že výsledky jsou zřejmě ovlivněny počtem vyfotografovaných samic a samců, kdy se ne vždy podařilo zachovat rovnoměrný poměr pohlaví, tedy

---

<sup>5</sup> Tyto druhy jsou ve sbírkách všeobecně vzácněji zastoupeny. Nepodařilo se jich tedy získat více.

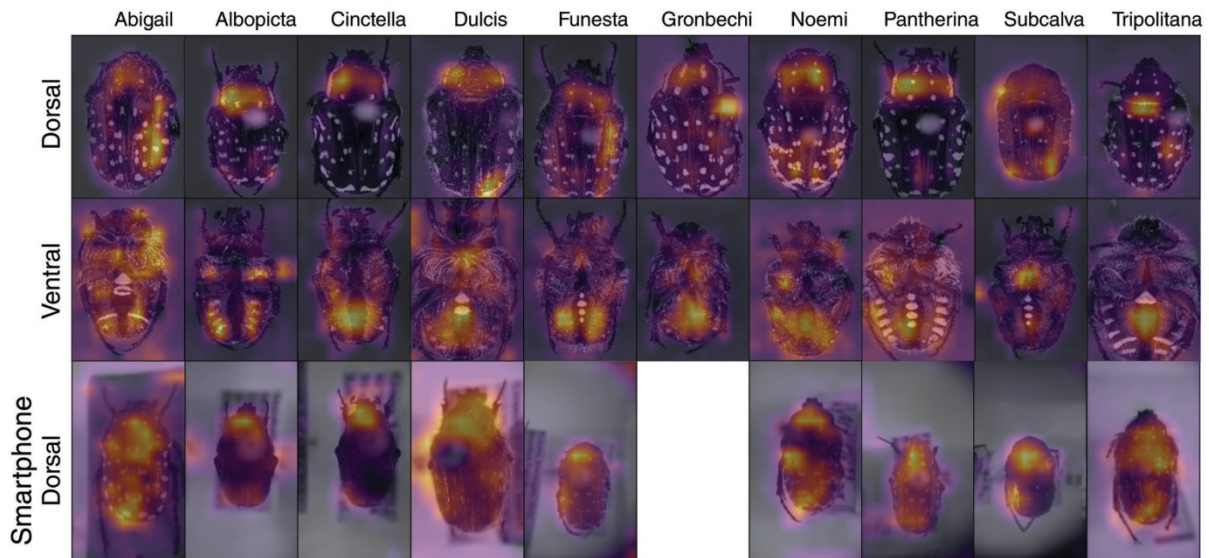
25 samic a 25 samců. V případě druhu *O. abigail* byla úspěšnost 0 % (určení samic) respektive 14 % (určení samců), zde byl poměr jedinců pouhých 6:7. Z dalších výsledků je zajímavé, že si neuronová síť zdárně poradila i s na první pohled nedimorfními druhy, jako je *O. cinctella*, u kterého byla úspěšnost shodně 92 % pro určování samic i samců. V případě dorsálního pohledu je pro člověka šance na správné určení pohlaví v podstatě 50 na 50, jelikož pro něj neexistují žádná vodítka. I v tomto úkolu dopadla neuronová síť lépe. Hodnoty úspěšného určení do druhu a pohlaví z dorsálního pohledu se pohybovaly téměř vždy nad 50 %. U některých druhů to bylo i více než 80–90 %.



Obr. 9: Konfuzní matice s výsledky automatické identifikace všech druhů rodu *Oxythyrea*. Vstupní data: vlevo nahoře – dorsální pohled, vlevo dole – ventrální pohled, vpravo nahoře – kombinovaná data, vpravo dole – fotografie z mobilního telefonu. Úspěšnosti určení pro jednotlivé druhy jsou na diagonále. Zkratky odkazují na jednotlivé druhy: abi = *O. abigail*, alb = *O. albopicta*, cin = *O. cinctella*, dul = *O. dulcis*, fun = *O. funesta*, gro = *O. gronbechi*, noe = *O. noemi*, pan = *O. pantherina*, sub = *O. subcalva*, tri = *O. tripolitana*. Za zkratkou je uveden počet jedinců, který byl k dispozici. Publikace VI.

Častou otázkou z řad entomologů je, na co se neuronové sítě při určování jedinců z fotografií soustředí. Jde o podobné struktury, na které se soustředíme i my, pokud chceme dané jedince identifikovat do druhu? Pro tyto účely jsme vytvořili tzv. class activation maps. Tato technika zvýrazní specifické regiony v podobě teplotních map, ze kterých je následně patrné, které oblasti jsou pro neuronovou síť důležité při klasifikaci obrázků do kategorií (druhů). V případě rodu *Oxythyrea* tyto aktivační mapy korelují se znalostmi, které využívají entomologové (Obr. 10). Neuronová síť se, podobně jako my, soustředí u dorsálního pohledu primárně na skvrnění štítu a následně krovek. V případě ventrálního pohledu jde o skvrny na zadečku a mesometaventrální výběžek, i když ten se při determinaci do druhů u rodu *Oxythyrea* v podstatě nepoužívá. Pokud jde o určení pohlaví z ventrálního pohledu, sleduje UI

opět skvrnění na zadečku a s velkou pravděpodobností se soustředí i na oblast, kde se vyskytuje mediální rýha v případě téměř nedimorfních druhů. U dorsálního pohledu je situace podobná jako při určování do druhů a nelze tedy s jistotou vysledovat, jaké struktury stojí za relativně úspěšnou determinací pohlaví z tohoto pohledu, které entomologové prozatím ještě nebyli schopni definovat.



Obr. 10: Klasifikační aktivační mapy pro jednotlivé druhy rodu *Oxythyrea*. Tato technika zvýrazní specifické regiony pro jednotlivé kategorie (druhy) v podobě tzv. teplotních map. V případě datasetu fotografií zajištěných mobilním telefonem (spodní řada) nebyly jedinci druhu *O. gronbechi* již k dispozici, a proto zde i v analýzách chybí. Publikace VI.

## BUDOUCÍ ZAMĚŘENÍ VÝZKUMU

V případě vyšší klasifikace zlatohlávkovitých brouků se chceme více zaměřit na chybějící kruciální taxony v dosavadních studiích a s pomocí získaných dat (morfologie larev a dospělců i DNA sekvence) nastínit evoluci celé podčeledi. Širší vzorkování napříč všemi triby a subtriby včetně zcela chybějících zástupců tribů Phaedimini (DNA i larvy) a Microvalgini (larvy) by mohlo pomoci jasněji vymezit jednotlivé evoluční větve zlatohlávkovitých, které se dle aktuálních analýz nacházejí v problematickém stavu. Většina z nich se teď jeví jako polyfyletická, či parafyletická. S velkou pravděpodobností však bude muset dojít i k redefinování jednotlivých skupin a nalezení jejich synapomorfí. Pro tuto část výzkumu se postupně snažíme získávat další materiál, z čehož už vyplynul například první popis larválního stadia rodu *Xiphoscelis* Burmeister, 1842 (Perissinotto & Šípek 2019), což je nominotypický zástupce tribu Xiphoscelidini. Data o larvální morfologii tohoto rodu stejně jako DNA sekvence se již promítli v diplomové práci Kouklíka (2017). Nedávno se nám podařilo získat do chovů také představitele tribu Platygeniini, jejichž začlenění by mohlo pomoci objasnit situaci okolo různých skupin zdobenců.

V rámci nižších taxonomických jednotek se dále soustředíme na zástupce západního palearktu, které z historického hlediska patří k nejprobádanějším skupinám v rámci zlatohlávků. Z důvodu enormního zájmu předchozích generací koleopterologů o tuto skupinu brouků však máme v současnosti poměrně komplikovanou situaci, neboť tyto skupiny jsou často zatíženy celou řadou, z pohledu taxonomického postavení sporných jmen. Aktuálně tak výrazně rozšiřujeme dataset zástupců rodu *Proaetia* Burmeister, 1842 napříč rozsáhlým distribučním areálem a snažíme se i zvýšit počet genetických markerů včetně jaderných, které v naší první analýze zcela chyběly (publikace III). Tato studie by tak mohla ozřejmit složitou situaci kolem druhového komplexu *P. cuprea* a zasadit tuto hypotézu do širšího evolučního kontextu v rámci celého rodu. Dále se chceme zaměřit na kompletní fylogenetickou hypotézu rodu *Oxythyrea* na základě několika genetických markerů, morfologických dat larev i dospělců a ekologicko-bionomických údajů, které máme k dispozici. V delším časovém horizontu se poté budeme věnovat fylogenezi celého subtribu Leucocelina, kam rod *Oxythyrea* patří.

Ve studiu konvolučních neuronových sítí se chceme zaměřit na další praktičtější využití těchto metod v entomologii v podobě určovacích aplikací na vybrané skupiny hmyzu, včetně zlatohlávků. Aplikace by mohly významně urychlit muzejní práci (při identifikaci jedinců do druhů), popřípadě zjednodušit určité kroky nutné k dalšímu studiu exemplářů. Například bezchybné určování pohlaví jedinců nalepených na štítcích by mohlo dopředu pomoci vytipovat samce (nebo samice), aniž by bylo nutné je nejprve odlepot a preparovat jim genitálie za účelem pouhého zjištění, o jaké pohlaví jde. Výzkum v této oblasti postupuje tak rychle, že je jen otázkou času, kdy dojde k podobné revoluci, jako tomu bylo v době, kdy se standardně začalo využívat DNA sekvenování pro potřeby taxonomie a systematiky hmyzu (Høye et al. 2021). Zásadním bodem pak zřejmě bude spojení těchto dvou metod, tedy konvolučních neuronových sítí kombinující vizuální a sekvenční data (Badirli et al. 2021; Yang et al. 2021), na což se u rodu *Oxythyrea* chceme výhledově též zaměřit.

## ZÁVĚRY

Během našeho výzkumu jsme využili různých typů dat a přístupů v jejich zpracování s cílem: i) blíže prozkoumat larvální morfologii a bionomii skupiny Taenioderini, primitivního tribu zlatohlávků (publikace I), u kterého jsme narazili na neobvyklou variabilitu imaturních stadií. Poté ii) jsme poodhalili evoluční historii vybraných rodů zlatohlávků na území západního palearktu. Zde jsme se věnovali rodu *Oxythyrea*, jak z pohledu larvální morfologie (publikace II), kterou jsme promítli do již existující fylogenetické hypotézy na základě morfologie dospělců (Sabatinelli 1981, 1984), tak i z pohledu molekulárních dat, díky kterým jsme potvrdili reliktní status dvou enigmatických populací dvou druhů na Balkánském poloostrově (publikace IV). Tyto populace jsme označili jako potenciálně deštníkové pro ohrožené typy stanovišť a jde tak o první zlatohlávky s podobným statutem, kteří nevyužívají ke svému vývoji staré stromy. Dále jsme se zabývali druhovým komplexem *P. cuprea*, který



je zatížený extrémně složitou taxonomickou situací. Kombinací molekulárních a morfologických dat se nám podařilo nastínit možné evoluční pozadí této skupiny a budoucí pohled na řešení její taxonomie a systematiky (publikace III). Časté povyšování některých poddruhů na samostatné druhy se ve světle našich výsledků jeví jako špatný krok, čemuž nasvědčuje i nízká, někdy i nulová podpora pro existenci některých poddruhů. Ve výše uvedených výzkumech jsme nově popsali larvální morfologii osmi druhů zástupců tribu Taenioderini (publikace I) a šesti druhů rodu *Oxythyrea* (publikace II). V rámci tohoto rodu jsme taktéž provedli redeskripci larválních popisů tří dalších druhů. U všech těchto taxonů jsme poukázali i na jejich bionomické a ekologické nároky.

Z výše uvedených výsledků je patrné, že tzv. integrativní taxonomie, tedy studium odlišných typů dat a jejich kombinace, může pomoci objasnit různé problémy a eliminovat mnohé otázky. Navíc se i nadále ukazuje, že studium larválních stadií přináší zajímavá a do budoucna využitelná data pro fylogenetické účely a je tedy zapotřebí nadále rozšiřovat znalosti v tomto směru.

V rámci našich výzkumů jsme se věnovali i progresivnímu odvětví, jakým je využití počítačového vidění a konvolučních neuronových sítí za účelem automatické identifikace hmyzu včetně zlatohlávků. Podařilo se nám dosáhnout výborných výsledků, kde efektivita těchto metod předčí i experty z řad entomologů (publikace V). Následně jsme se zaměřili na praktičtější využití těchto metod na muzejních exemplářích (publikace VI), což by do budoucna mohlo přinést zrychlení a zjednodušení entomologické praxe v muzeích, ale zároveň i potenciální využití při objevování a popisování nových taxonů.

## POUŽITÁ LITERATURA

- Ahrens D., Fabrizi S., Šípek P. & Lago P. K. (2013): Integrative analysis of DNA phylogeography and morphology of the European rose chafer (*Cetonia aurata*) to infer species taxonomy and patterns of postglacial colonisation in Europe. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **69**, 83–94.
- Ahrens D., Schwarzer J. & Vogler A. P. (2014): The evolution of scarab beetles tracks the sequential rise of angiosperms and mammals. *Proceedings of the Royal Society B* **281(1791)**, 20141470.
- Audisio P., Brustel H., Carpaneto G. M., Coletti G., Mancine E., Trizzino M., Antonini G. & Biase de A. (2008): Data on molecular taxonomy and genetic diversification of the European Hermit beetles, a species complex of endangered insects (Coleoptera: Scarabaeidae, Cetoniinae, *Osmoderma*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **47**, 88–95.
- Archangelsky M. (1998): Phylogeny of Hydrophiloidea (Coleoptera: Staphyliniformia) using characters from adult and preimaginal stages. *Systematic Entomology* **23**, 9–24.
- Badirli S., Picard C. J., Mohler G., Akata Z. & Dundar M. (2021): Classifying the unknown: Identification of insects by deep open-set bayesian learning. *bioRxiv* 2021.09.15.460492.
- Balthasar V. (1963): Monographie der Scarabaeidae und Aphodidae der palaearktischen und Orientalischen Region. *Tschechoslowakische Akademie der Wissenschaften Prag* **1**, 1–391.
- Baraud J. (1985): *Coléoptères Scarabaeoidea, Fauna du Nord de l'Afrique, du Maroc au Sinaï. Encyclopédie Entomologique*. Éditions Lechevalier, Paris, 650 pp.
- Baraud J. (1992): Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe. *Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles & Société Linnéenne de Lyon, Faune de France* **78**, 1–856.
- Beckham J. L. & Atkinson S. (2017): An updated understanding of Texas bumble bee (Hymenoptera: Apidae) species presence and potential distributions in Texas, USA. *PeerJ* **5**, e3612.
- Bengio Y. (2012): Deep learning of representations for unsupervised and transfer learning. *JMLR Workshop and Conference Proceedings* **27**, 17–37.
- Bezděk A. (2016): Subfamily Cetoniinae, pp. 367–412. In: Löbl I. & Löbl D. (Eds.): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea–Scirtoidea–Dasciloidea–Buprestoidea–Byrrhoidea. Revised and Updated Edition*. E. J. Brill, Leiden.
- Browne J. & Scholtz C. H. (1998): Evolution of the scarab hindwing articulation and wing base: a contribution toward the phylogeny of the Scarabaeidae (Scarabaeoidea: Coleoptera). *Systematic Entomology* **23**, 307–326.
- Cálix M., Alexander K. N. A., Nieto A., Dodelin B., Soldati F., Telnov D., Vazquez-Albalade X., Aleksandrowicz O., Audisio P., Istrate P., Jansson N., Legakis A., Liberto A., Makris C., Merkl O., Mugerwa Pettersson R., Schlaghamersky J., Bologna M. A., Brustel H., Buse J., Novák V. & Purchart L. (2018): *European Red List of Saproxylic Beetles*. IUCN, Brussels, 24 pp.
- Carranza-Rojas J., Goeau H., Bonnet P., Mata-Montero E. & Joly A. (2017): Going deeper in the automated identification of Herbarium specimens. *BMC Evolutionary Biology* **17**, 181.
- Dahlgren G. (1972): Zur taxonomie der gattungen *Aethiessa*, *Oxythyrea*, *Tropinota* und *Musurgus*. *Entomologica scandinavica* **3(2)**, 161–168.
- De Palma M., Takano H., Léonard P. & Bouyer T. (2020): Barcoding analysis and taxonomic revision of *Goliathus* Lamarck, 1802 (Scarabaeidae, Cetoniinae). *Entomologia Africana* **25(1)**, 11–32.
- De Palma M. & Malec P. (2020): *Pachytephraea attenboroughi* n. gen., n. sp., an atypical small Cetoniine from Tanzania (Scarabaeidae, Cetoniinae). *Entomologia Africana* **25(2)**, 1–6.
- De Palma M., Takano H., Léonard P. & Bouyer T. (2021): Taxonomic revision of the *Eudicella* White, 1839 complex, with description of three new subgenera (Scarabaeidae, Cetoniinae, Goliathini). *Entomologia Africana* **26(2)**, 11–24.
- Donaldson M. I. J. (1987): Descriptions of, and a key to larvae of some South African Cetoniinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomologist's Monthly Magazine* **123**, 1–13.

- Dong X. M., Jia Z. C. & Jiang L. (2020): Morphological description of the third instar larva of *Lasiotrichius succinctus hananoi* (Sawada) (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Trichiini), using scanning electron microscopy. *Microscopy Research and Technique* **84**(2), 368–375.
- Dubois G. F., Vernon F. & Brustel H. (2009): A flight mill for large beetles such as *Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae), pp. 219–224. In: Buse J., Alexander K. N. A., Ranius T. & Assmann T. (Eds.): *Saproxylic Beetles – Their Role and Diversity in European Woodland and Tree Habitats. Proceedings of the 5th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles*. Pensoft Publishers, Sophia, Moscow.
- Goëau H., Bonnet P., Joly A., Affouard A., Bakić V., Barbe J., Dufour S., Selmi S., Yahiaoui I., Vignau C., Barthelemy D. & Boujemaa N. (2014): Pl@ntNet Mobile 2014: Android port and new features. *ICMR: International Conference on Multimedia Retrieval*, 527–530.
- Gonçalves A. B., Souza J. S., da Silva G. G., Cereda M. P., Pott A., Naka M. H. & Pistori H. (2016): Feature extraction and machine learning for the classification of Brazilian Savannah pollen grains. *PLoS ONE* **11**, e0157044.
- Grebennikov V. V. & Scholtz C. H. (2004): The basal phylogeny of Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) inferred from larval morphology. *Invertebrate Systematics* **18**, 321–348.
- Grebennikov V. V., Ballerio A., Ocampo F. C. & Scholtz C. H. (2004): Larvae of Ceratocanthidae and Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea): study of morphology, phylogenetic analysis and evidence of paraphyly of Hybosoridae. *Systematic Entomology* **29**, 524–543.
- Grehan J. R. & Landry J. F. (2018): Surreptitious invasion into North America by the European ghost moth *Korscheltellus lupulina* (Lepidoptera: Hepialidae). *News of the Lepidopterists' Society* **60**(4), 202–204.
- Guariento E. & Franzini G. (2021): *Attalus minimus* (Insecta, Melyridae) recently rediscovered in South Tyrol after 109 years. *Gredleriana* **21**, 169–171.
- Gunter N. L., Weir T. A., Slipinski A., Bocak L. & Cameron S. L. (2016): If dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) arose in association with dinosaurs, did they also suffer a mass co-extinction at the K-Pg boundary? *PloS ONE* **11**(5), e0153570.
- Hopfield J. J. (1982): Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **79**, 2554–2558.
- Høye T. T., Årje J., Bjerger K., Hansen O. L. P., Iosifidis A., Leese F., Mann H. M. R., Meissner K., Melvad C. & Raitoharju J. (2021): Deep learning and computer vision will transform entomology. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **118**(2), e2002545117.
- Huang T. S. (1996): Computer vision: evolution and promise, pp. 21–25. In: Vandoni C. E. (Ed): *1996 Cern School of Computing*. CERN, Geneva.
- Ibarra-Polesel M. G., Neita-Moreno J. C., Larrea D. D. & Damborsky M. P. (2017): Description of the larva and pupa of *Neocorvicoana reticulata* (Kirby, 1819) (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Gymnetini). *Zootaxa* **4358**(3), 430–440.
- Jákl S. (2021): Taxonomical notes about *Miksicus* Özdikmen & Turgut, 2009 and *Miksicoprotaetia* Legrand & Chew Kea Foo, 2010, subgenera of *Protaetia* Burmeister, 1842, with descriptions of new species (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). *Studies and Reports, Taxonomical Series* **17**(2): 297–313.
- Janssens A. (1949): Contribution a l'étude des Coléoptères Lamellicornes. XIII. Table synoptique et essai de classification pratique des Coléoptères Scarabaeidae. *Bulletin Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* **25**(15), 1–30.
- Jerath M. L. & Unny K. L. (1965): Larvae of six genera of Cetoniinae from eastern Nigeria (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin* **19**, 59–64.

- Joly A., Goëau H., Bonnet P., Bakić V., Barbe J., Selmi S., Yahiaoui I., Carré J., Mouysset E., Molino J. F., Boujemaa N. & Barthélémy D. (2013): Interactive plant identification based on social image data. *Ecological Informatics* **23**, 22–34.
- Kahl S., Wood C. M., Eibl M. & Klinck H. (2021): BirdNET: A deep learning solution for avian diversity monitoring. *Ecological Informatics* **61**, 101236.
- Kouklík O. (2017): *Larvální morfologie tribu Goliathini (Coleoptera: Cetoniinae) a její využití při studiu fylogeneze zlatohlávků*. Diplomová práce, Karlova Univerzita v Praze, Praha, 86 pp.
- Krajčík M. (1998): *Cetoniidae of the World. Catalogue–Part I. (Coleoptera: Cetoniidae)*. Typos Studio Most, Most, 132 pp.
- Krajčík M. (1999): *Cetoniidae of the World. Catalogue–Part II. (Coleoptera: Cetoniidae)*. Typos Studio Most, Most, 106 pp.
- Krajčík M. (2002): A new species of the genus *Pachnoda* from Oman. *Cetoniimania* **2(1)**, 16–18.
- Krajčík M. (2012): Checklist of the world Scarabaeoidea. *Animma X* **5**, 1–278.
- Král D., Hružová L., Šípek P., Awale A. I., Hurre A. A. & Sommer D. (2019): *Pachnoda iskuulka* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae), a new species from Somaliland, including description of its mature larva. *Zootaxa* **4604(3)**, 482–496.
- Krikken J. (1984): A new key to the suprageneric taxa in the beetle family Cetoniidae. *Zoologische Verhandelingen* **210**, 1–75.
- Kumar N., Belhumeur P. N., Biswas A., Jacobs D. W., Kress W. J., Lopez I. & Soares J. V. B. (2012): Leafsnap: A computer vision system for automatic plant species identification, pp. 502–516. In: Fitzgibbon A., Lazebnik S., Perona P., Sato Y. & Schmid C. (Eds): *Computer Vision – ECCV 2012*. Springer, Berlin.
- Kumbhar S. M., Mamlayya A. B., Patil S. J. & Bhawane G. P. (2012): Biology of *Chiloloba orientalis*. *Journal of Insect Science* **12(127)**, 1–15.
- Kurosawa Y. (1986): Occurrence of fourth *Dicronocephalus* species in Formosa, with description of a new subspecies of *Dicronocephalus yui* Y. Kurosawa (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin of the National Museum of Nature and Science Series A* **12(1)**, 31–35.
- Landvik M., Wahlberg N. & Roslin T. (2013): The identity of the Finnish *Osmoderma* (Coleoptera: Scarabaeidae, Cetoniinae) population established by COI sequencing. *Entomologica Fennica* **24**, 147–155.
- Landvik M., Miraldo A., Niemelä P., Valainis U., Cibulskis R. & Roslin T. (2017): Evidence for geographic substructuring of mtDNA variation in the East European Hermit beetle (*Osmoderma barnabita*). *Nature Conservation* **19**, 171–189.
- LeCun Y., Bengio Y. & Hinton G. (2015): Deep learning. *Nature* **521**, 436–444.
- Lee G. E., Han T., Jeong J., Kim S. H., Park I. G. & Park H. (2015): Molecular phylogeny of the genus *Dicronocephalus* (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae) based on mtCOI and 16S rRNA genes. *ZooKeys* **501**, 63–87.
- Lytle D. A., Martínez-Muñoz G., Zhang W., Larios N., Shapiro L., Paasch R., Moldenke A., Mortensen E. N., Todorovic S. & Dietterich T. G. (2010): Automated processing and identification of benthic invertebrate samples. *Journal of the North American Benthological Society* **29(3)**, 867–874.
- Marques A. C. R., Raimundo M. M., Cavalheiro E. M. B., Salles L. F. P., Lyra C. & Von Zuben F. J. (2018): Ant genera identification using an ensemble of convolutional neural networks. *PLoS ONE* **13(1)**, e0192011.
- Martineau M., Conte D., Raveaux R., Arnault I., Munier D. & Venturini G. (2017): A survey on image-based insects classification. *Pattern Recognition* **65**, 273–284.
- Martoni F. & Armstrong K. F. (2019): *Acizzia errabunda* sp. nov. and *Ctenarytaina insularis* sp. nov.: Descriptions of two new species of psyllids (Hemiptera: Psylloidea) discovered on exotic host plants in New Zealand. *PLoS ONE* **14(4)**, e0214220.

- Matevski V., Čarni A., Kostadinovski M., Košir P., Šilc U. & Zelnik I. (2008): *Flora and vegetation of the Macedonian steppe*. Založba, Ljubljana, 98pp.
- Mayo M. & Watson A. T. (2006): Automatic species identification of live moths. *Knowledge-Based Systems* **20**, 195–202.
- McKenna D. D., Farrell B. D., Caterino M. S., Farnum C. W., Hawks D. C., Maddison D. R., Seago A. E., Short A. E. Z., Newton A. F. & Thayer M. K. (2014): Phylogeny and evolution of Staphyliniformia and Scarabaeiformia: forest litter as a stepping stone for diversification of nonphytophagous beetles. *Systematic Entomology* **40(1)**, 35–60.
- McKenna D. D., Shin S., Ahrens D., Balke M., Beza-Beza C., Clarke D. J., Donath A., Escalona H. E., Friedrich F., Letsch H., Liu S., Maddison D., Mayer C., Misof B., Murin P. J., Niehuis O., Peters R. S., Podsiadlowski L., Pohl H., Scully E. D., Yan E. V., Zhou X., Ślipiński A. & Beutel R. G. (2019): The evolution and genomic basis of beetle diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **116**, 24729–24737.
- McMonigle O. (2006): *The complete guide to rearing flower and jewel scarabs*. Elytra and Antenna, Brunswick Hills, Ohio, 44 pp.
- Medvedev S. I. (1952): *Lichinki plastinchatousykh zhukov fauny SSSR. Opredeliteli po faune SSSR 47*. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moskva and Leningrad, 342 pp.
- Meier K. (2003): Breeding the Goliath beetle. *Invertebrates-Magazine* **2**, 4–9.
- Micó E. & Galante E. (2003): Biology and new larval descriptions for three cetoniine beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Cetoniini: Cetoniina, Leucocelina). *Annals of the Entomological Society of America* **96**, 95–106.
- Micó E., Morón M. Á., Šípek P. & Galante E. (2008): Larval morphology enhances phylogenetic reconstruction in Cetoniidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) and allows the interpretation of the evolution of larval feeding habits. *Systematic Entomology* **33**, 128–144.
- Mikšić R. (1976): *Monographie der Cetoniinae der Palaearktischen und Orientalischen region. Band 1. Allgemeiner Teil. Systematischer Teil. Gymnetini (Taenioderina, Chalcotheina)*. Forstinstitut in Sarajevo, Sarajevo, 444 pp.
- Mikšić R. (1977a): *Monographie der Cetoniinae der Palaearktischen und Orientalischen region. Band 2. Systematischer Teil. Gymnetini (Lomapterina, Clinteriina), Phaedimini, Gnathocerini, Heterorrhini*. Forstinstitut in Sarajevo, Sarajevo, 399 pp.
- Mikšić R. (1977b): *Oxythyrea abigail* Reiche eine für Europa und Jugoslawien neue Cetoniinae-Art. *Acta Entomologica Jugoslavica* **13(1–2)**, 41–44.
- Mikšić R. (1978): Eine weiterer Beitrag zur Kenntnis der jugoslawischen *Oxythyrea*-Arten. *Acta Entomologica Jugoslavica* **14(1–2)**, 69–71.
- Mikšić R. (1982a): *Monographie der Cetoniinae der Palaearktischen und Orientalischen region. Band 3. Systematischer Teil. Cetoniini I Teil*. Forstinstitut in Sarajevo, Sarajevo, 529 pp.
- Mikšić R. (1982b): Eine vorläufige übersicht und bestimmungstabelle der Cetoniinae der Balkanländer. *Entomologische Abhandlungen und Berichte aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden* **45(4)**, 65–89.
- Mikšić R. (1987): *Monographie der Cetoniinae der Palaearktischen und Orientalischen region. Band 4. Systematischer Teil. Cetoniini II Teil*. Grafički Zavod Hrvatske, Zagreb, 607 pp.
- Mitchell A., Moeseneder C. H. & Hutchinson P. M. (2020): Hiding in plain sight: DNA barcoding suggests cryptic species in all 'well-known' Australian flower beetles (Scarabaeidae: Cetoniinae). *PeerJ* **8**, e9348.
- Moeseneder C. H., Weir T. A., Lemann C. & Hutchinson P. M. (2019): Scarabaeidae: Cetoniinae Leach, 1815, pp. 531–553. In Ślipiński A. & Lawrence J. F. (Eds.): *Australian Beetles. Volume 2. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga (part)*. CSIRO Publishing, Clayton South.

- Montreuil O. & Legrand J. P. (2008): Nouvelles *Oxythyrea* Mulsant, 1842, *Netocia* Costa, 1852, et *Potosia* Mulsant & Rey, 1871, d'Iran (Coleoptera: Cetoniidae). *Cetoniimania* **3(4)**, 156–164.
- Mückstein P. (2021): A new species and a new country record in the genus *Protaetia* Burmeister, 1842 (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) from Vietnam. *Zootaxa* **4952(1)**, 192–200.
- Nikčević J. (2010): Some ecological data of Coleoptera in a beach dunes system of long Ulcinj beach in Montenegro. *Natura Montenegrina* **10**, 41–48.
- Orozco J. (2012): Monographic revision of the American genus *Euphoria* Burmeister, 1842 (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). *The Coleopterists Bulletin* **11**, 1–182.
- Parys K. A., Tripodi A. D. & Sampson B. J. (2015): The giant resin bee, *Megachile sculpturalis* Smith: New distributional records for the Mid- and Gulfsouth USA. *Biodiversity Journal* **3**, e6733.
- Perissinotto R. & Orozco J. (2013): *Eudicella trimeni* Janson, 1884 (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Goliathini): Description of larva with notes on conservation status, biology and taxonomy. *African Invertebrates* **54(2)**, 417–426.
- Perissinotto R., Šípek P. & Ball J. B. (2014): Description of adult and third instar larva of *Trichostetha curlei* sp. n. (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae) from the Cape region of South Africa. *ZooKeys* **428**, 41–56.
- Perissinotto R., Clennell L. & Beinhundner (2019): *Lophorrhinides muelleriae* (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae): a new genus and species from southern Tanzania. *ZooKeys* **833**, 75–84.
- Perissinotto R. & Šípek P. (2019): New species of *Xiphoscelis* Burmeister, 1842 (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae) from arid regions of South Africa and Namibia. *ZooKeys* **879**, 57–89.
- Perissinotto R. (2020): Systematics and biology of the Ichnestomina, including new genera and species (Coleoptera: Scarabaeidae, Cetoniinae). *Fragmenta entomologica* **52(2)**, 217–320.
- Philips T. K., Callahan M., Orozco J. & Rowland N. (2016): Phylogenetic analysis of the North American beetle genus *Trichiotinus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Trichiinae). *Psyche* **2016**, 1584962.
- Ranius T., Aguado L. O., Antonsson K., Audisio P., Ballerio A., Carpaneto G. M., Chobot K., Gjurasin B., Hanssen O., Huijbregts H., Lakatos F., Martin O., Neculiseanu Z., Nikitsky N. B., Paill W., Pirnat A., Rizun V., Ruicanescu A., Stegner J., Süda I., Szwalko P., Tamutis V., Telnov D., Tsinkevich V., Versteirt V., Vignon V., Vögeli M. & Zach P. (2005): *Osmoderma eremita* (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae) in Europe. *Animal Biodiversity and Conservation* **28**, 1–44.
- Ratcliffe B. C. & Jameson M. L. (2002): Superfamily Scarabaeoidea Latreille 1802, pp. 39–81. In Arnett R. H., Thomas M. C., Skelley P. E. & Frank J. H. (Eds.): *American Beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Volume 2*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Ratcliffe B. C. (2014): A Review of the Neotropical Genera *Badelina* Thomson, 1880, *Balsameda* Thomson, 1880, *Guatemalica* Neervoort van de Poll, 1886, and *Heterocotinis* Martínez, 1948 (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Gymnetini). *The Coleopterists Bulletin* **68(2)**, 241–262.
- Rodner E., Simon M., Brehm G., Pietsch S., Wägele J. W. & Denzler J. (2015): Fine-grained recognition datasets for biodiversity analysis. Přístupno z: arXiv:1507.00913.
- Rodrigues S. R., Garcia F. P., Falco J. S. & Morón M. A. (2016): Biology and description of immature stages of *Gymnetis rufilateris* (Illiger, 1800) (Coleoptera: Cetoniidae: Cetoniinae). *Biota Neotropica* **16(3)**, e20140176.
- Rozner I. & Rozner G. (2009): Data to the Lamellicornia fauna of the Republic of Macedonia (Coleoptera: Lamellicornia). *Natura Somogyiensis* **15**, 57–68.
- Sabatinelli G. (1981): Le *Oxythyrea* Muls. del Mediterraneo: studi morfologici sistematici (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Fragmenta Entomologica* **16**, 45–60.

- Sabatinelli, G. (1984): Studi sul genere *Oxythyrea*: note sulle specie del gruppo *Cinctella*. *Bollettino della Societa Entomologica Italiana* **116(4-7)**, 102–104.
- Sawada H. (1991): *Morphological and phylogenetical study on the larvae of pleurostict Lamellicornia in Japan*. Tokyo University of Agriculture Press, Tokyo, 289 pp.
- Schenkling S. (1921): Pars 72: Scarabaeidae: Cetoniinae, pp. 1–431. In: Junk W. (Ed.): *Coleopterorum Catalogus*. Berlin.
- Schenkling S. (1922): Pars 75: Scarabaeidae: Trichiinae, Valgine, pp. 1–58. In: Junk W. (Ed.): *Coleopterorum Catalogus*. Berlin.
- Schmidhuber J. (2015): Deep learning in neural networks: An overview. *Neural Networks* **61**, 85–117.
- Scholtz C. H. & Chown S. L. (1995) The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach, pp. 355–374. In: Pakaluk J. & Slipinski A. S. (Eds.): *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Museum I Institut Zoologii PAN, Warszawa.
- Scholtz C. H. & Grebennikov V. V. (2005): 12. Scarabaeiformia Crowson, 1960, pp. 345–425. In: Beutel R. G. & Leschen R. A. B. (Eds): *Handbook of Zoology. A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Vol. 4 Arthropoda: Insecta, Part 38. Coleoptera, Beetles Vol. 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyhaga partim.)*. Walter de Gruyter, Berlin – New York.
- Schröder S., Drescher W., Steinhage V. & Kastenholz B. (1995): *An automated method for the identification of bee species (Hymenoptera: Apoidea)*. Proceedings of the International Symposium on Conserving Europe's Bees. London (UK): International Bee Research Association & Linnean Society, London, p. 6–7.
- Seidel M. (2016): Morphology and DNA barcoding reveal a new species of *Eudicella* from East Africa (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). *Zootaxa* **4137(4)**, 435–544.
- Seidel M., Arriaga-Varela E. & Sousa R. (2018): Catalogue of the Incini with the description of the first *Archedinus* species from Honduras (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* **58(2)**, 389–405.
- Seidel M., Lüttke M., Cocquempot C., Potts K., Heeney W. J. & Husemann M. (2021): Citizen scientists significantly improve our knowledge on the non-native longhorn beetle *Chlorophorus annularis* (Fabricius, 1787) (Coleoptera, Cerambycidae) in Europe. *BioRisk* **16**, 1–13.
- Shabalín S. A. & Tsarkov S. V. (2020): Description of the larva of *Protaetia (Cetonischema) speciosa speciosa* (Adams, 1817) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Far Eastern Entomologist* **420**, 20–24.
- Simonyan K. & Zisserman A. (2015): Very deep convolutional networks for large-scale image recognition. Přístupné z: arXiv:1409.1556.
- Smith A. B. T., Hawks D. C. & Heraty J. M. (2006): An overview of the classification and evolution of the major scarab beetle clades (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on preliminary molecular analyses. *Coleopterists Society Monograph* **5**, 35–46.
- Song N. & Zhang H. (2018): The mitochondrial genomes of phytophagous scarab beetles and systematic implications. *Journal of Insect Science* **18(6)**, 1–11.
- Sousa R., Fuhrmann J., Kouklík O. & Šípek P. (2018): Immature stages of three species of *Inca* LePeletier & Serville, 1828 (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) and morphology of phytophagous scarab beetle pupa. *Zootaxa* **4434(1)**, 65–88.
- Steinhauser D. (2017): *Detekce a rozpoznání hub v přirozeném prostředí*. Diplomová práce, Vysoké učení technické v Brně, Brno, 52 pp.
- Sun Y., Liu Y., Wang G. & Zhang H. (2017): Deep learning for plant identification in natural environment. *Computational Intelligence and Neuroscience* **2017**, 7361042.

- Šilc U., Stešević D., Luković M. & Caković D. (2020): Changes of a sand dune system and vegetation between 1950 and 2015 on Velika plaža (Montenegro, E Mediterranean). *Regional Studies in Marine Science* **35**, 101139.
- Šípek P., Gill B. D. & Grebennikov V. V. (2009): Afromontane *Coelocorynus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae): Larval descriptions, biological notes and phylogenetic placement. *European Journal of Entomology* **106**, 95–106.
- Šípek P., Janšta P. & Král D. (2011): Immature stages of Euchirinae (Coleoptera: Scarabaeoidea): genera *Cheirotonus* and *Propomacrus* with comments on their phylogeny based on larval and adult characters. *Invertebrate Systematics* **25**, 282–302.
- Šípek P. & Král D. (2012): Immature stages of the rose chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae): a historical overview. *Zootaxa* **3323**, 1–26.
- Šípek P., Ricchiardi E. & Perissinotto R. (2012): Immature stages and ecology of two species of the South African genus *Stripsipher* Gory & Percheron, 1833 (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae, Trichiini). *ZooKeys* **180**, 19–40.
- Šípek P., Fabrizi S., Eberle J. & Ahrens D. (2016): A molecular phylogeny of rose chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) reveals a complex and concerted morphological evolution related to their flight mode. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **101**, 163–175.
- Svensson G. P., Oleksa A., Gawroński R, Lassance J. M. & Larsson M. C. (2009): Enantiomeric conservation of the male-produced sex pheromone facilitates monitoring of threatened European hermit beetles (*Osmoderma* spp.). *Entomologia Experimentalis et Applicata* **133**, 276–282.
- Tauzin P. H. (2015): Chorologie du complexe spécifique *Protaetia* (*Potosia*) *cuprea* Fabricius, 1775 en France (Coleoptera, Cetoniinae, Cetoniini). *Lambillionea CXV* **2**, 99–174.
- Thomaes A., Drumont A., Crevecoeur L. & Maes D. (2015): Red List of the saproxylic scarab beetles (Coleoptera: Lucanidae, Cetoniidae and Dynastidae) for Flanders. *Bulletin de la Société royale belge d'Entomologie* **151**, 210–219.
- Trizzino M., Bisi F., Morelli C. E., Preatoni D. G., Wauters L. A. & Martinolli A. (2013): Spatial niche partitioning of two saproxylic sibling species (Coleoptera, Cetoniidae, genus *Gnorimus*). *Insect Conservation and Diversity* **7**(3), 223–231.
- van der Heyden T. (2017): Notes on *Plinachtus imitator* (Reuter, 1891), including the first records for Albania (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Coreinae: Gonocerini). *BV news Publicaciones Científicas* **6**(77), 68–73.
- van der Heyden T. (2018): First record of *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Heteroptera: Coreidae: Coreinae: Anisoscellini) in Albania. *Revista Chilena de Entomología* **44**(3), 355–356.
- Vendl T. & Šípek P. (2016): Immature stages of giants: morphology and growth characteristics of *Goliathus* Lamarck, 1801 larvae indicate a predatory way of life (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae). *ZooKeys* **619**, 25–44.
- Vendl T., Šípek P., Kouklík O. & Kratochvíl L. (2018): Hidden complexity in the ontogeny of sexual size dimorphism in male-larger beetles. *Scientific Reports* **8**, 5871.
- Verdú J. R., Galante E., Lumaret J. P. & Cabrero-Sañudo F. J. (2004): Phylogenetic analysis of Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) based on larvae. *Systematic Entomology* **29**, 509–523.
- Verdugo A. (2014): *Paleira femorata* (Illiger, 1803) (Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae): ontogenia, biología y ecología en la provincia de Cádiz, España. *Revista gaditana de Entomología* **5**, 117–132.
- Wang J., Lin C., Ji L. & Liang A. (2012): A new automatic identification system of insect images at the order level. *Knowledge-Based Systems* **33**, 102–110.
- Weeks P. J. D., Gauld I. D., Gaston K. J. & O'Neill M. A. (1997): Automating the identification of insects: a new solution to an old problem. *Bulletin of Entomological Research* **87**, 203–211.



- Weeks P. J. D., O'Neill M. A., Gaston K. J. & Gauld I. D. (1999a): Species–identification of wasps using principal component associative memories. *Image and Vision Computing* **17**, 861–866.
- Weeks P. J. D., O'Neill M. A., Gaston K. J. & Gauld I. D. (1999b): Automating insect identification: exploring the limitations of a prototype system. *Journal of Applied Entomology* **123**, 1–8.
- Wei X.-S., Luo J.-H., Wu J. & Zhou Z.-H. (2017): Selective convolutional descriptor aggregation for fine-grained image retrieval. *IEEE Transactions on Image Processing* **26**, 2868–2881.
- Werenkraut V., Baudino F. & Roy H. E. (2020): Citizen science reveals the distribution of the invasive harlequin ladybird (*Harmonia axyridis* Pallas) in Argentina. *Biological Invasions* **22**, 2915–2921.
- Wilf P., Zhang S., Chikkerur S., Little S. A., Wing S. L. & Serre T. (2016): Computer vision cracks the leaf code. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **113**, 3305–3310.
- Wilson J. S., Pan A. D., General D. E. M. & Koch J. B. (2020): More eyes on the prize: an observation of a very rare, threatened species of Philippine Bumble bee, *Bombus irisanensis*, on iNaturalist and the importance of citizen science in conservation biology. *Journal of Insect Conservation* **24**, 727–729.
- Yang B., Zhang Z., Yang C., Wang Y., Orr M. C., Wang H. & Zhang A. (2021): Identification of species by combining molecular and morphological data using convolutional neural networks. *Systematic Biology* **syab076**.
- Yosinski J., Clune J., Bengio Y. & Lipson H. (2014): How transferable are features in deep neural networks? *Advances in Neural Information Processing Systems* **27**, 1–9.
- Young R. M. (2012): A diminutive new species of *Dicronocephalus* Hope (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) from Xizang Zizhiqu (Tibet Autonomous Region), China, with a distributional analysis of the genus. *The Coleopterists bulletin* **66(3)**, 203–208.
- Zauli A., Carpaneto G. M., Chiari S., Mancini E., Nyabuga F. N., De Zan L. R., Romiti F., Sabbani S., Audisio P. A., Hedenström E., Bologna M. A. & Svensson G. P. (2016): Assessing the taxonomic status of *Osmoderma cristinae* (Coleoptera: Scarabaeidae), endemic to Sicily, by genetic, morphological and pheromonal analyses. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **54(3)**, 206–214.



## PUBLIKACE I

Vendl T., **Vondráček D.**, Kubáň V. & Šípek P. (2014): Immature stages of Taenioderini (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae): a report of hidden morphological diversity. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* **54(2)**, 571–604.



## PUBLIKACE II

**Vondráček D.**, Hadjiconstantis M. & Šípek P. (2018): Immature stages of the genus *Oxythyrea* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) with a key to third instar larvae, and notes on the biology of the genus. *Zootaxa* **4486(4)**, 401–434.



### **PUBLIKACE III**

**Vondráček D.**, Fuchsová A., Ahrens D., Král D. & Šípek P. (2018): Phylogeography and DNA-based species delimitation provide insight into the taxonomy of the polymorphic rose chafer *Protaetia* (*Potosia*) *cuprea* species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) in the Western Palearctic. *PLoS ONE* **13(2)**, e0192349.





#### **PUBLIKACE IV**

**Vondráček D.**, Král D. & Šípek P. (2022): Cryptic diversity of *Oxythyrea* flower chafers and its implication for conservation of non-forest biotopes in the Balkans.  
Manuskript připravený k submitaci do časopisu *Insect Conservation and Diversity*.



## PUBLIKACE V

Valan M., Makonyi K., Maki A., **Vondráček D.** & Ronquist F. (2019): Automated taxonomic identification of insects with expert-level accuracy using effective feature transfer from convolutional networks. *Systematic Biology* **68(6)**, 876–895.



## PUBLIKACE VI

Valan M., **Vondráček D.** & Ronquist F. (2021): Awakening a taxonomist's third eye: exploring the utility of computer vision and deep learning in insect systematics. *Systematic Entomology* **46(4)**, 757–766.

