

293.

Z. Frankengerger, Horní Černošice:

**K PROBLÉMU MORFOLOGICKÉHO PŮVODU HMYZÍCH KŘÍDEL.**

S 11 obrázky v textu.

S podporou Národní rady badatelské.

Otázka po morfologickém a fylogenetickém původu křídel hmyzu jest jednou z nejzajímavějších a nejdůležitějších ve vědecké entomologii. S řešením této otázky souvisí úzce i otázka po systematickém postavení Apterygogeneí: jsou tyto hmyzové bezkřídli prvotně, a stojí tedy právem na nejnižším stupni v systému hmyzu, či ztratili svoje křídla během fylogenetického vývoje, pocházejíce tedy z forem okřídlených, a představují formy redukované? A z čeho vznikla křídla Pterygot? Proč se vyvinula jen na 2. a 3. článku thorakálním? Jsou homologická žaberním plátkům tracheálních žaber larev některých amfibických forem (*Ephemeroptera*, *Neuroptera* atd.), či odpovídají rozšířeným okrajům tergítů (paratergítům)?

K tomuto poslednímu názoru kloní se dnes snad většina autorů, zabývající se otázkami fylogenie hmyzu. Handlirsch, který odvozoval hmyz od vodních korýšů, ano přímo Trilobitů, soudil, že původní hmyz žil ve vodě; palaeozoická *Palaeodictyoptera* měla podle něho larvy žijící ve vodě — asi jako dnešní *Ephemeroptera* — a vývojový pochod od Trilobitů k Insectům si musíme podle něho představovati tak, že z rozšířených pleur Trilobitů vznikla křídla, redukcí počtu končetin až na 3 první segmenty za hlavou (nehledě k ústrojům ústním) vzniklo pak rozdělení na thorax a abdomen. V důsledku tohoto názoru o původu hmyzu z forem původně vodních považuje ovšem Handlirsch *Apterygogenea* za sekundárně bezkřídla. Avšak většina autorů hledá dnes původ hmyzu na suché zemi, a to ať již odvozuji hmyz od korýšů, jako na př. Carpenter (1905) od *Isopod*, či od primitivnějších Tracheat (*Myriapoda*), jimž snad předcházelo stadium protracheátové. Z novějších autorů pouze Bugnion (1921) ještě považuje křídla za přeměněné respirační orgány živočichů vodních, vyslovuje se tedy ještě pro branchiogenní původ křídel; ale toto mínění možno dnes označiti za zcela opuštěné. Naproti tomu standardní příručky z doby nejnovější, jako kniha Weberova (1933) a Snodgrassova (1935) přijímají se vši rozhodnutí názor, že křídla Pterygot vznikla z rozšířených okrajů tergítů (paratergítů, paranot) hmyzu bezkřídleho.

Rozhodnou ránu všem pokusům, odvozovati křídlatý hmyz od primitivních forem vodních a hmyz bezkřídly teprve sekundárně od hmyzu křídlatého, zasadil K. Šulec (1927) svou prací o tracheální soustavě *Lepismy*, v níž ukázal nezvratně, že paratergity thorakálních segmentů *Lepismy* mají velmi význačnou tracheisaci odpovídající úplně primitivní žilnatině křídla Pterygot, a to jako stav primární, nikoliv jako redukcí ze stavu s původně lépe vyvinutými křídly. Tyto paratergity pak považuje Šulec za východisko ke vzniku křídel Pterygot.

»K otázce, ze kterých předků Thysanury povstaly, odpovídám jen: ze suchozemských. Jejich paratergity považuji za zařízení zprvu krycí, pasivně obranné a ochranné (útok, udržení vlhkosti), pak na thoraxu za padáky (již Redtenbacher 1886, *Machilis* skáče ...) — ze kterých se na souši vyvinula křídla (mutací?), čímž povstala *Pterygogenea*; se žábrovým zařízením (cf. larvy *Ephemerid*) nemají nic společného« (l. c. p. 228—230).

Ke srovnání se zkoumanými Apterygoty (*Lepisma*, *Atelura*, *Machilis*) vyvolil si Šulc larvy jepic (*Cloëon*), i mohl zde u zcela mladých larev zjistiti tracheální poměry v 2.—3. segmentu thorakálním, resp. právě v oněch rozšířených částech, jež se vyvíjejí v křídla, velmi podobné oněm v paratergitech u zmíněných Thysanur. Rozdíl jest jedině v tom, že v prothoraxu chybí ono, u *Lepismy* aspoň naznačené rozvětvení v základní žilky křídelní — »... zde jsou stejné poměry jako u *Lepismy*, — nehledíc k lehké pochopitelné redukci tracheí u *Cloëon*, když zde prothorax nevytvořil rozměrný, lalokovitý, deštičkovitý paratergit« (l. c. p. 285). A na str. 314, v souhrnu výsledků, praví: »32. Prothorax larev *Cloëon* nemá žádný paratergit, ale tracheisace zevní třetiny prothoraxu larev *Cloëon* jest taková, jako by tu byl paratergit, t. j. jednokmennou tr. paratergalis o jedné větvi vasomuskulární« atd.

Jestliže tedy poměry tracheální v paratergitech Apterygogeneí — obzvláště *Lepismy* — ukazují zřejmě na to, že v těchto paratergitech jest nám spatřovati orimenta křídel Pterygot, jest jistě oprávněno se tázati, zdali vlastní anatomická a histologická stavba těchto paratergitů jest taková, aby připouštěla přeměnu v křídla. Proto podjal jsem se úlohy, vyšetřiti histologickou stavbu jednak paratergitů různých Apterygogeneí, jednak různá vývojová stadia křídel Pterygot a provésti srovnání obojích útvarů jak za jejich vývoje, tak ve tvaru dospělém, za účelem přispění k otázce, zda Šulcem na základě tracheisace postulovaný fylogenetický vztah jest možný i po této stránce.

Materiál k těmto studiím jsem volil jednak z různých forem Thysanur, jednak z vývojových stadií Pterygogeneí. Vzhledem k tomu, že Šulc srovnával Thysanura — a především *Lepismu* — s *Ephemeropterami* (*Cloëon*), obrátil jsem svůj zřetel také především k této skupině hmyzí, jež ve své organizaci udržuje tolik primitivního na př. v úpravě ústních orgánů, že Börner (1909) je odděluje od ostatních Pterygot jako *Archipterygota*. Formy, jež tvořily materiál k této práci, byly hlavně tyto:

1. **Diplura:** *Campodea* sp.

2. **Thysanura:** *Lepisma sacharina* L.

*Machilis* sp.

*Machilis moravica* sp. n. Kratochvíl.

3. **Ephemeroptera:** *Baëtis* sp. — serie larev od zcela mladých, se sotva naznačenými pahýlky křídel, až k pokročilým stadiím s dobře vyvinutými pochvami křídelnými.

*Cloëon* sp.

*Caenis* sp.

*Leptophlebia* sp.

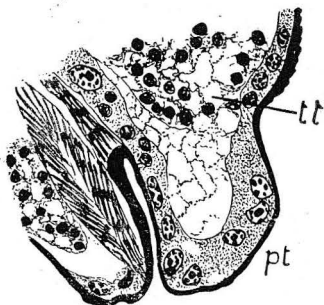
*Ecdyonurus* sp. (od těchto 4 rodů vesměs již pokročilejší larvy s dobře vyvinutými pochvami křídelnými).

Všechny jmenované formy hmyzu byly fixovány směsí: alkohol absol. 85, formol 10, kyselina octová ledová 5 dílů; pouze materiál *Machilis* byl fixován jen alkoholem, a také se tento materiál ukázal jako nevhodný pro řešení otázek, jež nás zajímaly. Avšak srovnáním s *Lepismou*, z níž jsem měl mnoho praeparátů histologicky velmi dobrých, lze souditi, že rozdíly mezi oběma formami nejsou veliké a proto se v následujících výkladech opíráme především o *Lepismu*.

Jmenované formy byly pak zality do parafinu a řezány na serie jednak příčné, jednak sagitální; pro naše účely vyhovovaly ovšem serie příčné daleko lépe. Tloušťku řezů volil jsem většinou 10  $\mu$ ; pro některé účely speciální zfoto-

vil jsem také řezy tenčí, avšak zvláštních výhod jsem v tom nezjistil. Barveny byly tyto serie buď haematoxylinem a eosinem, nebo železitým haematoxyli-  
dle Heidenhaina a orange G, nebo také methodou Malloryho.

U *Campodey* nejsou pravé paratergity dosud vyvinuty. Na příčném řezu (obr. 1) vidíme tu sice jakési malé rozšíření okraje tergitu, jež je tvořeno hypodermis vyšší než na jiných místech, a krytou tenkou blanou chitinovou;

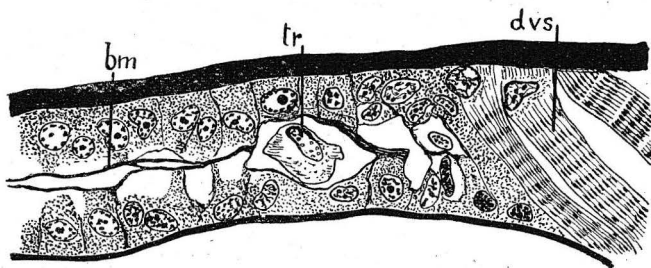


Obr. 10. Příčný řez prothorakálním paratergitem *Campodea* sp. Zvětš. 700×.

pt = paratergit; tt = tukové těleso.

toto rozšíření je v úzkém topografickém vztahu k chitinosní apodemě, vnikající do hloubky mezi krajinou tergální a pleurální, k níž se upínají příčně probíhající svaly. Mezi oba listy hypodermální duplikatury vniká tukové těleso, jež i jinak vyplňuje prostory mezi integumentem a vnitřními orgány. Myslím, že tuto výchlípku, toto rozšíření můžeme považovati za první naznačení paratergitů, které zde po celý život zůstávají na tomto nepatrném stupni vývoje.

*Lepisma saccharina* má paratergity thorakálních segmentů daleko více vyvinuty než *Campodea*. Jak vidíme z obrázků Šulcových, mají tyto paratergity na všech třech segmentech thorakálních tvar skutečně křídlovitých výběžků, do nichž zasahují trachee větvíci se ve své typické, pro křídla Pterygot tak charakteristické větve. Histologickou stavbu těchto mohutných paratergitů vidíme na obr. 2, znázorňujícím příčný řez paratergitem prothorakálním v jeho



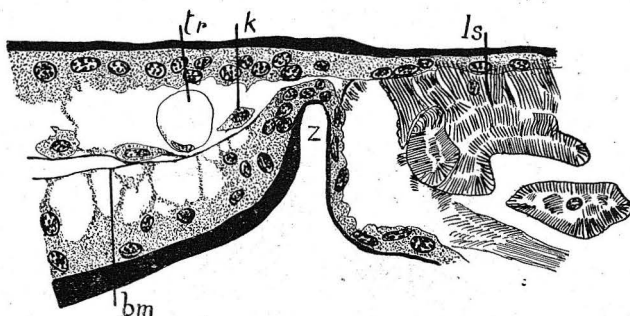
Obr. 2. Příčný řez prothorakálním paratergitem od *Lepisma saccharina* L. Zvětš. 700×.

bm = basální membrána; dvs = dorsoventrální svaly; tr = trachea.

proximální části. Na samou basi jeho přiléhají dorsoventrální svaly, upínající se do dosti mohutné chitinosní membrány tergitu. Průběh těchto svalů můžeme považovati za hranici mezi mediální částí vlastního prothoraxu a paratergitem. Stavba tohoto paratergitu jest z našeho obr. 2 zcela zřejmá. Vidíme, že horní (laterodorsální) i spodní (medioventrální) plocha je kryta chitinovou kutikulou, která je na horní straně mnohem silnější než spodní. Pod chiti-

nem nalézáme hypodermis, tvořenou více méně kubickými buňkami, jejichž hranice nejsou vždy zřetelné, s velikými, měchýřkovitými jádry. Basální plocha těchto buněk naléhá na tenkou, ale velmi zřetelnou, silně světlolomnou basální membránu. Basální membrány obou vrstev hypodermis v některých místech spolu úplně splývají, takže nelze rozeznati obě vrstvy; jinde však obě vrstvy se zřetelně rozesupují, čímž mezi sebou vynechávají buďto zcela nepravidelné, úzké, štěrbinovité mezery, v nichž proudí haemolymfa, nebo prostory širší, kanálkovité, ve kterých jsou uloženy vzdušnice. Jest tedy stavba těchto paratergitů úplně shodná se stavbou základů křídel, jak byly pro různé typy hmyzu již vícekrát popsány, u nás na př. v pěkné práci Klečkové (1914).

Jak vidíme na obr. 2, přisedá paratergit prothorakální k vlastnímu prothoraxu celou svou tloušťkou, takže hranice jest více méně zřetelně vyznačena průběhem dorsoventrálních svalů. U meso- a metathoraxu jest takovéto, v celé tloušťce paratergitu provedené spojení jen v nejkranialnější části těchto dvou segmentů thorakálních. V části kaudálnější jest paratergit oddělen od vlastní hmoty meso- resp. metathoraxu hlubokým zářezem, jenž ze spodní (medio-



Obr. 3. Příčný řez metathorakálním paratergithem od *Lepisma saccharina* L.  
Zvětš. 700×.

bm = basální membrána; k = krvinka; ls = longitudinální dorsální svaly;  
tr = trachea; z = zářez oddělující paratergit od pleury.

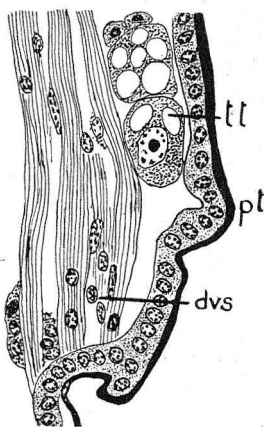
ventrální) strany vniká tak daleko směrem dorsálním, že obě vrstvy hypodermální se tu skoro těsně dotýkají, kdežto ve vlastním paratergitu jsou opět od sebe — aspoň v této basální části — oddáleny rozsáhlými prostory lymfatickými, v nichž opět probíhají trachee (obr. 3). Hypodermální epithel vykazuje tu zvláštní úpravu, upomínající na »redukcii« hypodermis v základech křídel u hmyzu křídlatého: povrchová vrstva buněk hypodermálních, k níž naléhá chitínová kutikula, zůstává zachována jako souvislá, kompaktní, solidní vrstva epitheliální, vrstvy hlubší však jsou redukovány na tenké, vláknité, plasmatické výběžky, jež zasahují stojánkovitě rozšířenými konci až k basální membráně.

Jestliže tato histologická stavba paratergitu podporuje vydatně teorii Šulcovu o původu křídel Pterygot z těchto paratergitů Apterygot, možno tuto úpravu připojení paratergitů meso- a metathoraxu k vlastním segmentům thorakálním uvést jako další podpůrný moment pro tento názor; neboť možno toto ztenčené spojení paratergitů považovati za místo, kde se v budoucnosti — při vývoji skutečných křídel z paratergitů — vyvine kloubní spojení křídla s meso-, resp. metathoraxem. Je pak v této souvislosti velmi zajímavé, že para-

tergit prothoraxu má úpravu — jak jsme viděli — docela jinou, bez hlubokého zářezu na spodní straně, naznačujícího příští křídlový kloub.

Můj materiál *Machilis* nedovoloval, jak již řečeno, následkem nevhodné fixace podrobnější analýsu histologickou, avšak z toho, co jsem mohl na prae-parátech zjistiti, zdá se zřejmým, že proti *Lepismě* není asi mnoho rozdílů; nemohu říci s jistotou, zda i tam jsou paratergity meso- a metathoraxu stejně připojeny jako u rybenky.

Přejděme nyní ke srovnání s některými typy Pterygot, a tu na prvním místě s larvami *Ephemeropter*. Šulc srovnával úpravu paratergitů *Lepismy* s úpravou základů křídelních u larev *Cloëon*; tu mohl provésti ovšem vlastně jen srovnání v oblasti mesothoraxu, neboť — jak sám praví — »zde prothorax nevytvořil rozměrný, lalokovitý, deštičkovitý paratergit« — a stejně chybí u *Cloëon* 2. pár křídel na metathoraxu; přes to však vykazují trachee proi metathoraxu u larev *Cloëon* chování, jež lze vysvětliti jenom uvedením na základní, původní poměry u *Lepismy* (chování proparatergální, resp. meta-paratergální trachey). Sám neměl jsem k dispozici většího materiálu od rodu *Cloëon*, za to však dosti bohatý materiál různě pokročilých stadií larev rodu



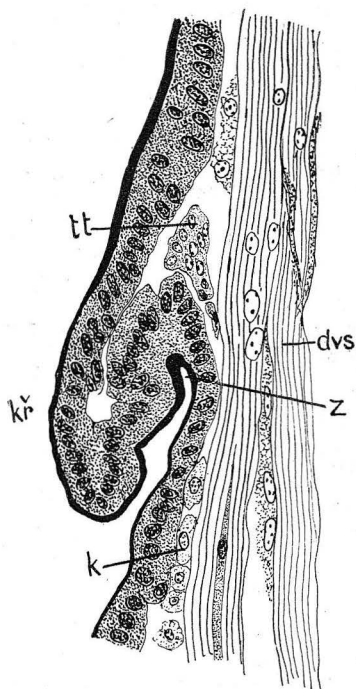
Obr. 4. Příčný řez prothoraxem velmi mladé larvy *Baëtis* sp. Zvětš. 700X.

dvs = dorsoventrální svaly; pt = paratergit;  
tt = tukové těleso.

*Baëtis*. Srovnáním serie řezů pokročilejší larvy *Cloëon* asi se stejně vyspělou larvou *Baëtis* jsem se však přesvědčil, že poměry u obou rodů jsou si velmi podobné, až na to že křídla druhého páru, ač značně redukováná, jsou u *Baëtis* přece ještě přítomna a v důsledku toho se také jejich základy vyvíjejí mnohem lépe než u *Cloëon*.

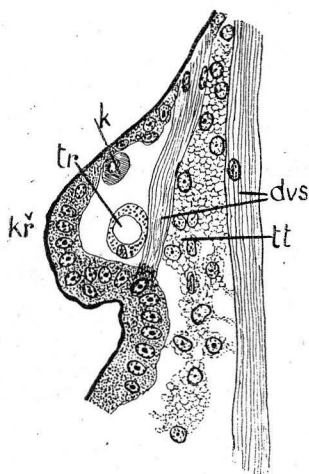
Na prothoraxu velmi mladé larvy *Baëtis*, u níž zevně nelze dosud mluvit o zřetelných základech křídel, nalézáme na příčném řezu nepatrnou duplikaturu integumentu, tvořenou chitinem i pod ním uloženou hypodermis (obr. 4). Pod hypodermis jsou uloženy lalůčky tukového tělesa, jež však nevnikají až do výchlípy hypodermis; sem vniká jen haemolymfatická dutina tělní. Mediálně odtud pak probíhají mocné svaly dorsoventrální, které svým dolním (ventrálním) koncem se upínají na fragmovitě dovnitř se vchlípující exoskelet. Toto nepatrné vyklenutí laterální stěny prothoraxu ujde ovšem velmi snadno pozornosti při prohlížení celého živočicha; u *Cloëon* nalezl jsem na prothoraxu cosi velmi podobného, a tak možno říci, že základ paratergitů jest zde (u *Baëtis* i *Cloëon*) velmi nepatrný.

Na mesothoraxu vidíme u téhož stadia základ křídel v podobě výchlípku integumentu daleko mohutnější (obr. 5). Chitínová kutikula je velmi tenká; zato hypodermis je velmi vysoká, tvořená buňkami, jejichž hranice jsou zcela nezřetelné, jejich plasma je husté, granulované, basální membrána tenoučká, ale dobře viditelná. Mezi obě vrstvy hypodermální vniká opět pokračování dutiny tělní, ač na jistou vzdálenost obě vrstvy skoro těsně na sebe naléhají. Při bazi vidíme tukové těleso, které cípovitě vniká do basální části základu křídlového; mediálně odtud pak probíhají zase mohutné dorsoventrální svaly. Spodní



Obr. 5. Příčný řez základem 1. páru křídel téže larvy *Baëtis* jako obr. 4. Zvětš. 700×.

dvs = dorsoventrální svaly; k = krvinky;  
kř = základ křídla; tt = tukové těleso;  
z = zářez oddělující zákl. křídla od pleury.



Obr. 6. Příčný řez základem 2. křídla téže larvy *Baëtis* sp. jako obr. 4. Zvětš. 700×.

dvs = dorsoventrální svaly; k = krvinka; kř = základ křídla; tr = trachea; tt = tukové těleso.

plocha přiléhá těsně k pleurální ploše mesothoraxu, a mezi obě tyto plochy vniká ze spodu zřetelný zářez — náznak příštího kloubního připojení křídla k mesothoraxu. Na obr. 5 nemáme zachycen žádný kmen tracheální — avšak na některých jiných řezech bychom je viděli; pro průběh větvíčky tracheální jest určena rozšířená šterbina v periferní části křídlové výchlípku.

Základ křídel 2. páru jest mnohem méně pokročilý než u páru prvního. Představuje (obr. 6) opět jen nepatrnou výchlípku stěny tělní, tvořenou hypodermis a k ní přilehlou vrstvou chitínovou; tukové těleso do ní nezasahuje, zato vidíme zde dosti mocný kmen tracheální. Mediálně odtud pak probíhají opět silné svaly dorsoventrální.

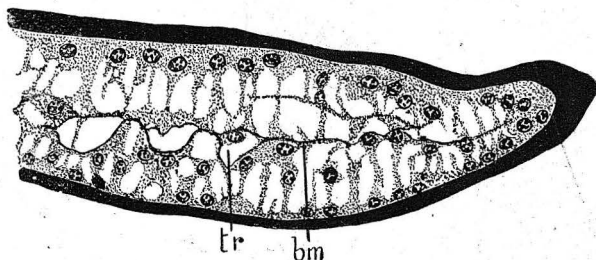
Podoba mezi histologickou stavbou nepatrného paratergitu — sit venia verbo — *Campodey* (obr. 1) na jedné, rovněž velmi nepatrného prothorakál-



ního paratergitu a základu metathorakálního křídla *Baëtis* (obr. 3 a 5) na druhé straně jest jistě taková, že není nejmenšího důvodu pochybovati o morfologické identitě, o homologii těchto útvarů; první základy křídel *Ephemeropter* podobají se tedy zcela nepatrným paratergitům jednoho z nejnižších zástupců Apterygogeneí — *Campodey*.

Nemám v úmyslu sledovati zde krok za krokem další vývoj křídel jepic; nevybočuje nikterak z rámce, daného dosud známými výzkumy o vývoji křídel hmyzích vůbec a Hemimetabol zvláště (viz na př. Klečka 1914). Také zde vidíme později přiložení obou basálních membrán na sebe, palisádovitě uspořádání buněk hypodermálních a jejich pokračující redukci, prostírky pro průběh tracheí, odpovídající hlavním žilkám křídelním atd. Obraťme se však k jiným zástupcům *Ephemeropter*, kteří nám poskytnou ještě širší výhledy v otázku původu hmyzích křídel.

U rodu *Leptophlebia* (larvy již s dobře vyvinutými pochvami křídelními) jsou na prothoraxu mohutné, daleko laterálně čnějící paratergity, složené z dvou vrstev hypodermálních velmi těsně na sebe paléhajících; basální membrána, resp. dvě basální membrány, které jsme tak zřetelně viděli na paratergitech



Obr. 7. Příčný řez prothorakálním paratergitem larvy *Ecdyonurus* sp.  
Zvětš. 400×.

bm = basální membrána; tr = trachea.

*Lepismy* a jež bývají dlouho zřetelný ve vyvíjejících se křídlech, nejsou zde zřetelný. Chitinová vrstva jest na dorsální straně velmi mocná, sestávající z endokutikuly, jež se barví methodou Malloryho modře, a z exokutikuly, zbarvené červeně. Na straně spodní (ventrální) jest chitin mnohem tenčí, a — soudě dle modrého zbarvení methodou Malloryho — odpovídá pouze endokutikule. Základy měso- i metathorakálních křídel mají stavbu zcela podobnou; také zde jsou obě vrstvy hypodermální velmi těsně k sobě stlačeny, basální membrána mezi nimi není viditelná, a není — aspoň na stadiích, která jsem vyšetřoval — také ještě ani stopy po redukci hypodermálních buněk.

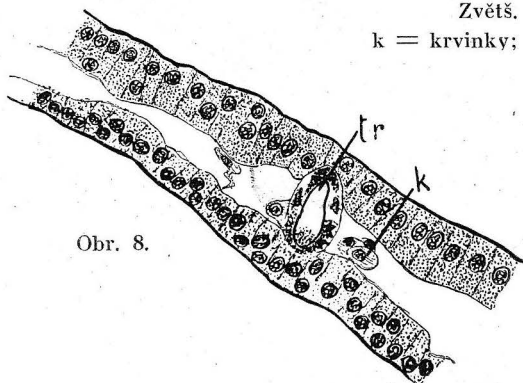
Ještě mohutnější jsou vyvinuty prothorakální paratergity u larev rodu *Ecdyonurus* (obr. 7). Souvisí to patrně s jejich oploštěným tvarem těla, adaptovaným k životu v prudce tekoucích vodách. Histologická stavba těchto paratergitů pak je velmi podobná oné, kterou jsme zjistili u *Lepismy*. Chitinová kutikula je značně silná; hypodermis sestává z buněk epitheliálních s velmi pokročilou redukcí, takže při samém chitinu zbývá poměrně úzká zóna souvislé plasmatické vrstvy — hranice jednotlivých buněk tu nerozeznáme, — a od ní vybíhají směrem dovnitř nepravidelné plasmatické výběžky, většinou dosahující až k basální membráně, jež po většině jest dobře viditelná. V převážné části svého průběhu jeví se tato membrána jednotná, na některých místech se však rozestupuje ve dvě vrstvy, jež tu pak mezi sebou ohraničují dosti neprá-

videlné mezery; zdali a jaký vztah mají tyto mezery k průběhu tracheí, nemohu říci s určitostí, ale aspoň v některých z nich trachee najdeme jistě. Jest to stavba, která až do detailů souhlasí se stavbou základů křídel téže larvy a naprosto jest odlišná od stavby plátek žaberních (obr. 8), které se vyznačují velice tenkou kutikulou chitinovou, solidní, souvislou hypodermis bez nejmenších náznaků splývání basálních membrán a redukce buněk, a sítě tracheí volně probíhající v haemolymfatickém prostoru mezi oběma vrstvami hypodermis, v němž nalézáme volně ležící krvinky.

Tento důležitý a nápadný rozdíl v histologické stavbě na jedné straně paratergitů a základů křídel, na druhé straně plátek žaberních mluví už sám velmi důrazně proti homologisaci obou útvarů. Za homologon žaberních plátek *Ephemeropter* chtěli někteří autoři pokládati křídla *Pterygot* (Oken 1831, Palmén 1877, Dohrn 1881, Bugnion 1921); naproti tomu Heymons (1896) a Börner (1908) považují žaberní plátky za homologon abdominálních končetin, a posléze jmenovaný autor nalézá dokonce v žaberních

Příčný řez žaberním plátkem larvy *Ecdyonurus* sp.  
Zvětš. 400×.

k = krvinky; tr = trachea.



Obr. 8.

plátcích larev *Cloëon* homologon subcoxy a coxy skutečných končetin. Tyto homologisace byly, myslím, definitivně vyvráceny Dürkenem (1907 a zvláště 1923), když dokázal, že žaberní plátky vznikají z tergítů jako jejich vychlípeniny; tento tergální jejich původ vylučuje samozřejmě jakoukoliv homologisaci s končetinami, a toto zamítavé stanovisko k názoru Heymonsovu a Börnerovu posiluje též Šulcův objev zcela odlišného zásobení tracheálního. Arci, ani s křídly nelze tyto žaberní plátky homologisovati, a tak jistě nejlépe vystihl jejich povahu Dürken, když je označuje za samostatně vzniklá dýchací zařízení jako přizpůsobení k amfibickému způsobu života.

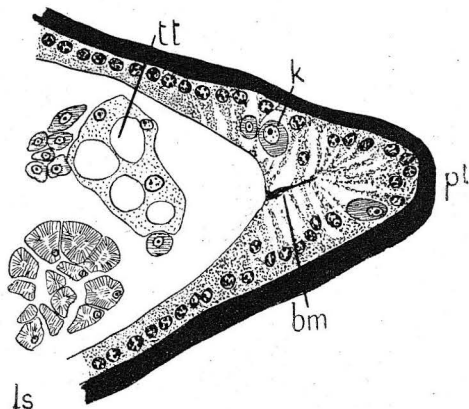
Jinak ovšem mohou i tergity abdominální vytvořiti rozšíření zcela homologické (homodynamní) paratergitům thorakálním. Nejmohutnější takové abdominální tergity známe od řady karbonských *Palaeodictyopter*, kde jistě neměly s dýchací funkcí nic společného; ano, zdá se velmi pochybné, zda larvy těchto *Palaeodictyopter* žily ve vodě a zda vůbec měly nějaké tracheální žábry — na způsob *Ephemeropter*, — jak se domnívá Handlirsch (1908, 1925) v souvislosti se svou teorií o trilobitovém původu hmyzu. U forem recentních jsou větší postranní rozšíření abdominálních tergítů zjevem celkem vzácným.



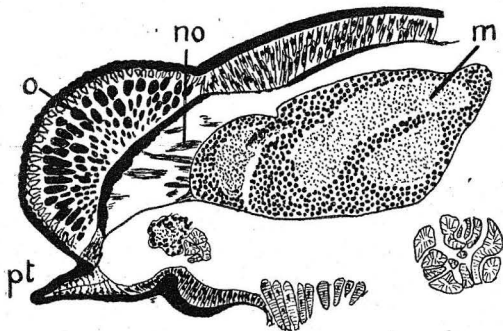
Přes to mohl jsem alespoň nevelké jich náznaky zjistiti také u larev rodu *Ecdyonurus* (obr. 9). V postranních částech abdominu se hypodermis nápadně zvyšuje, její buňky se stávají vysokými, mezi nimi se objevují štěrbiný, takže stavba této hypodermis opět živě upomíná na stavbu základu křídla s pokročilou redukcí buněk. Basální membrána, na kterou hypodermis nasedá, vniká na krátkou distanci dovnitř vzniklé tak výčlipky a jeví zřetelně stavbu ze

Obr. 9. Příčný řez abdominálním článkem larvy *Ecdyonurus* sp. Zvětš. 400×.

bm = basální membrána; k = krvinky; ls = longitudinální svaly ventrální; pt = paratergít; tt = tukové těleso.



splynulých dvou membrán. V štěrbinách mezi buňkami nalézáme ojedinělé krvinky, což je důkazem, že tyto štěrbiný skutečně existují i za živa a nejsou jen artefakty vyvolanými histotechnickými zákroky; jak se tyto krvinky dostávají basální blanou mezi epitheliální buňky, nemohl jsem zjistiti. Celý útvar můžeme jistě považovati za zmenšený paratergít, homologický s mohutnými paratergity abdominálních článků *Palaeodictyoptera*.



Obr. 10. Příčný řez hlavou larvy *Leptophlebia* sp. Zvětšeno 120×.

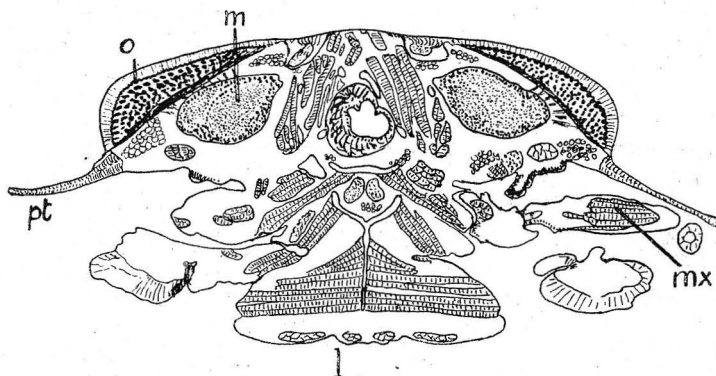
m = mozek; no = nervus opticus; o = oko; pt = paratergít.

Obraťme se nyní ke hlavě. Už u larev *Leptophlebie* můžeme pozorovati na příčných řezech hlavou (obr. 10) pod složenými očima postranní ploché lišty, které se na příčném řezu jeví tvořeny duplikaturou integumentu, složenou jednak z poměrně silné vrstvy chitinové, jednak z hypodermis, která sestává z buněk velmi vysokých, vláknitě protáhlých, nasedajících periferním rozšířeným koncem na chitinovou kutikulu, při níž tvoří souvislou plasmatickou vrstvu, koncem vnitřním pak na velmi zřetelnou basální membránu, oběma

vrstvám hypodermis společnou. Tato histologická stavba je tak podobná stavbě mladšího základu křídlového (viz na př. Klečka 1914, obr. 14, 15), že z důvodů úsporných upouštím zde od vyobrazení v silnějším zvětšení.

Ještě daleko mohutnější takové rozšířeniny postranních částí hlavy, pod složenýma očima, nalézáme u larev rodu *Ecdyonurus* (obr. 11). Také zde jest jejich stavba zcela identická se základy křídel; splynulé basální membrány se tu na četných místech rozestupují a ponechávají mezi sebou kanálkovité prostory, v nichž jednak probíhají vzdušnice, jednak v nich najdeme krvinky, pocházející z proudící zde haemolymfy.

Tyto rozšířeniny na hlavě larev *Leptophlebie* a *Ecdyonura* mají tedy stavbu zcela souhlasnou se stavbou thorakálních paratergitů *Lepismy*, prothorakálních paratergitů těchto larev a se základy křídel. Jejich topografická poloha ukazuje, že běží o deriváty většiny hlavových segmentů, totiž 2.—5. (6.?), a to jejich tergálních oddílů; máme tedy před sebou cefalické paratergity 2.—5. hlavového segmentu, jež spolu splývají — tak jako hlavové segmenty vůbec — v jednotné, u *Ecdyonura* přímo křídlovité rozšířeniny.



Obr. 11. Příčný řez hlavou larvy *Ecdyonurus* sp. Zvětšeno 28×.  
l = labium; m = mozek; mx = maxilla; o = oko; pt = paratergit.

V předešlém jsme tedy viděli, že za jistých okolností všechny segmenty tělní mají schopnost vytvářeti postranní rozšířeniny (paratergity), jež mají u všech vyšetřovaných forem v principu stejnou stavbu, ať běží o segmenty hlavové (*Leptophlebia*, *Ecdyonurus*), thorakální (všechny tři segmenty thorakální *Lepismy*, velmi slabou měrou i *Campodey*, prothorax *Leptophlebie* a *Ecdyonura*, velmi slabou měrou i *Baëtis* a skoro neznatelně *Cloëon*), či abdominální (*Palaeodictyoptera*, slabou měrou larva *Ecdyonurus*). Avšak pouze na zadních dvou segmentech thorakálních se z těchto paratergitů vyvinula skutečná, letu schopná křídla; u nejprimitivnějších Pterygot (*Palaeodictyoptera*) značný náběh k tomuto vývoji jeví i paratergity prothorakální, avšak i na největším svém rozvoji (*Stilbocrocis*, *Lithomantis*, *Lycocercus*, *Homoioptera*), kde Handlirsch předpokládá dokonce jistou jejich pohyblivost, nemohly míti významu skutečných křídel, plně fungujících za letu. Avšak asi takovou stavbu a formu, jako mají tato »prothorakální křídla« těchto některých *Palaeodictyopter*, měly asi i paratergity ostatních článků hrudních, dokud fungovaly jen jako padáky a klouzavé plochy; teprve zvětšením v skutečná křídla se samostatným svalstvem staly se orgány opravdového letu. Při tom musilo se vytvo-

řiti pohyblivé kloubní spojení; i viděli jsme náběh k takovému zařízení už u *Lepismy*, a u prve jmenovaných *Palaeodictyopter* bylo spojení křídel s trupem provedeno velmi jednoduchým kloubem; křídla přisedala k trupu velmi širokou (ve směru podélné osy tělní) basí, odstávala i za klidu vodorovně na strany a byla schopna jen mávavého pohybu nahoru a dolů. Zvláštní zájem v této souvislosti ovšem budí Bugnionův (1921) objev prothorakálních křídélek u mladých larev ceylonského *Arrhinotermes flavus*; ostatně i Handlirsch (1928) se zmiňuje u mladých larev *Calotermes rugosus* o nápadně, skoro křídlovitě vyvinutých paratergitech na pro- a mesothoraxu.

Ale proč se vyvinula křídla pouze na těchto dvou zadních segmentech thorakálních? Úvodem k této otázce jest vlastně otázka jiná: proč se křídla vůbec vyvinula jen na thoraxu, když morfologické předpoklady k jich vývoji, t. j. dostatečně široké paratergity, byly dány na všech segmentech tělních? Soudím, že praedispozice hrudníku pro vývoj křídel jest dána tím, že jen na hrudníku zůstaly zachovány končetiny (nohy), a tedy jen tyto, o nohy se opírající články hrudní mohly skýtatí dostatečnou oporu při startu k letu. Na tomto hrudníku pak z důvodů mechanických bylo nutno posunutí úpon křídel co možná dozadu, aby se docílilo aspoň jistého vyvážení mezi oběma partiemi tělními, ležícími jednak před, jednak za křídly. Pro význam tohoto vyvážení těla v zájmu dokonalosti letu podal přesvědčivé důkazy v užší skupině *Dipter* J. Komárek (1927), jenž ukázal, že se zkracováním zadečku a tak provedeným lepším vyvážením těla vzrůstá schopnost letu, jak ukáže na př. srovnání letu primitivní v tom směru *Tipuly* s dokonalým letem na př. *Muscid* nebo *Syrphid*. Křídla umístěná na prothoraxu snažila by se zdvihati svého majitele takřka svisle nahoru, neboť těžký zadeček by převážil celý trup do svislé polohy; umístění na meso- a metathoraxu aspoň veškerou možnou měrou tuto nevýhodu paralysuje, ač stará *Palaeodictyoptera* pravděpodobně stoupala při letu s tělem v poloze hodně šikmé.

#### Z á v ě r.

Ukázali jsme, že paratergity na thoraxu Apterygogeneí (*Thysanur*) mají histologickou stavbu velmi shodnou se stavbou křídel. *Campodea* má paratergity nepatrné, jako prvé základy křídel Pterygogeneí, *Lepisma* má paratergity mohutné, svou stavbou podobné dosti vyvinutým larválním křídlům; u meso- a metathorakálního paratergitu možno mluvit o náznaku (orimentu, ne rudimentu) kloubního připojení paratergitu k trupu. Schopnost vytvářeti tyto paratergity jest immanentní vlastností všech článků tělních, hlavových, hrudních i zadečkových. Pouze na hrudníku mohla se z těchto paratergitů vyvinouti křídla, a to proto, že zde nohy skýtaly bezpečnou oporu při startu. Při tom z důvodů aeronautických musila se posunutí křídla co nejvíce dozadu; proto se prothorakální základy křídel nemohly uplatnit tak jako meso- a metathorakální, a zakrněly. Plátky žaberní larev *Ephemeropter* nemají — přes svůj tergální původ, jenž vylučuje jejich homologisaci s končetinami — s paratergity a také s křídly nic společného, jsou to adaptace na amfibický způsob života sui generis.

## L I T E R A T U R A.

- Börner C., Die Tracheenkiemen der Ephemeriden. Zool. Anz. 33. 1909.  
 Bugnion E., Hexapoda. Handb. d. vergl. Morphol. d. wirbell. Tiere, Bd. 4. Jena 1921.  
 Dürken B., Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. Zts. f. wiss. Zool. 87. 1907.  
 — Die postembryonale Entwicklung der Tracheenkiemen und ihrer Muskulatur bei *Ephemerella ignita*. Zool. Jhrb., Abt. f. Anat., 44. 1923.  
 Handlirsch A., Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig 1906—8.  
 — Schröder's Handb. d. Entomol. Bd. I. 1928. Bd. III. 1925.  
 Heymons R., Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insecten. Morph. Jahrb. 24. 1896.  
 Klečka R., Vývoj křídel hmyzu. Věst. Král. čes. spol. nauk 1914.  
 Komárek J., Die Reduktion des Dipterenkörpers aus flugtechnischen Ursachen und die morphologisch-systematischen Folgen. Verh. des internat. zool. Kongr. Budapest 1926.  
 Snodgrass R. E., Principles of Insect Morphology. New York and London 1935.  
 Šulc K., Vzdušnicová soustava Lepismy (Thysanura) a původ křídlatého hmyzu. Práce mor. přír. spol. IV. 7. 1927.  
 Weber H., Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933.

\* \* \*

## S u m m a.

(Symbolae ad quaestionem originis morphologicae alarum Insectorum).

*Campodea* sp. in segmentis thoracalibus paratergites (paranota) haud conspicuos praebet (fig. 1). *Lepisma saccharina* L. in prothorace paratergitem magnum, trunco basi lata atque alta affixum (fig. 2), in meso- ac metathorace paratergites magnos, basi subtus incisura profunda valde attenuata cum trunco coniunctos (fig. 3) habet. In nymphis iuvenibus Ephemeridae *Baëtis* sp., quarum orimenta alarum anteriorum parva sunt (fig. 5), in prothorace paratergites minimi (fig. 4), in metathorace orimentum alae posterioris paratergite illo haud maius (fig. 6), paratergiti prothoracali eiusdem nymphae et paratergitibus *Campodeae* simillimi inveniuntur. Ephemeridarum generum *Leptophlebia* atque *Ecdyonurus* (fig. 7) nymphae aetate iam provectae in prothorace paratergitibus maximis munitae sunt. Constructio histologica paratergitum *Lepismae*, *Leptophlebiae*, *Ecdyonuri* illae alarum in nymphis iam maturioribus simillima est, a constructione certe pseudobranchiarum (generis *Ecdyonurus*, fig. 8) valde differens. In segmentis abdominalibus nymphae generis *Ecdyonurus* paratergites minimi, constructionis autem histologicae eiusdem adsunt (fig. 9). Sub oculis nymphae *Leptophlebiae* paratergites latiusculi (fig. 10), ibidem in genere *Ecdyonurus* (fig. 11) permagni observantur.

Hinc segmenta omnia corporis Insectorum potestatem paratergites producendi habere deduci potest. Paratergites thoracales Apterygogeneorum orimenta alarum in Pterygotis habenda esse cl. Šulc per ramificationem trachearum accuratius exposuit. Constructio histologica hunc deducendi modum valde confirmare mihi videtur. Qua de causa alae in meso- et metathorace tantum ortae sint, verosimiliter in conditionibus facultatis volandi requirendum est. Alae non nisi in thorace pedibus nixo volatum incipere possunt; hypomochlium autem alarum volandi causa quam proxime dimidio corporis ponendum est, ut cl. Komárek in Dipteris plane exposuit; itaque paratergites prothoracis alis nullis aut — in Palaeodictyopteris — minimis originem dederunt.