

Wielkie ważki paleozoiku. Dlaczego były tak wielkie i dlaczego nie ma obecnie podobnie wielkich?

The large dragonflies of the Palaeozoic. Why were they so large and why do similar huge insects not exist nowadays?

Edwin SIEREDZIŃSKI

autor niezależny, ul. Górna 24, 26-600 Radom, mail: colonelvolf@gmail.com

Abstract The body sizes of recent insects are rather small; enormous body lengths or wingspans of several dozen cm are rare. For example, the largest contemporary damselfly *Megaloprepus caerulatus* has a wingspan of 19 cm. But during the Carboniferous and Permian periods, bigger “dragonflies” (griffenflies from the order Meganisoptera) did exist; with wingspans of over 70 cm, the Meganeuridae were the largest ever flying insects. To explain these great sizes, factors such as oxygen concentration and the evolutionary arms race between herbivorous and carnivorous insects have been invoked. However, these explanations do not go far enough, because many other factors have not been taken into consideration, for example, the evolution of higher vertebrates during the late Palaeozoic, and the morphological and physiological limitations of the insect body. These aspects will have been crucial to the existence of giant insects such as *Meganeura* and *Meganeuropsis*. Most probably, such large dragonflies and damselflies (as well as other insects) are no longer extant because the bodies of higher vertebrates are more efficient. Large insects simply lose out against small and medium-sized vertebrates, as demonstrated by the competition between the New Zealand weta and rodents (kiore and brown rat), and the extinction of *Labidura herculeana*.

Key Words. Palaeozoic, Odonata, dragonflies, size, *Meganeura*, palaeontology

Wstęp

Współczesne owady najczęściej kojarzą się ze zwierzętami o relatywnie niewielkich rozmiarach ciała. We współczesnej faunie można znaleźć niewielu przedstawicieli różnych rzędów osiagających znaczne – jak na tą gromadę – rozmiary ciała rzędu kilkudziesięciu centymetrów. Za najdłuższego owada uważany jest obecnie patyczak *Phryganistria chinensis* ZHAO, 2016 o długości ciała 66,2 cm (MILLS 2019), za najbardziej masywnego nowozelandzka weta *Deinacrida heteracantha* WHITE, 1842 o masie przekraczającej 70 g (THORNBURROW & WATTS 2011), natomiast największą rozpiętość skrzydeł ma motyl *Thysania agrippina* (CRAMER, 1776) – 30 cm, niewiele mniej mają inni przedstawiciele tego rzędu – *Ornithoptera alexandrae* ROTSCHILD, 1907 i *Attacus atlas* (LINNAEUS, 1758) (MAKARIEVA i in. 2005). Nieco mniejsze rozpiętości skrzydeł osiagają prostoskrzydłe z rodzajów *Arachnacris* GIEBEL, 1861 i *Tropidacris* SCUDDER, 1869 (FLINDT 2006). Dla porównania największy przedstawiciel rzędu ważek reprezentowany we współczesnej faunie – *Megaloprepus caerulatus* (DRURY, 1782) ma rozpiętość skrzydeł 19 cm (CORBET 1999). Można tutaj zauważyć, że względem latających kręgowców takich jak ptaki i nietoperze owady są zdecydowanie mniejsze, nie mówiąc już o przedstawicielach kręgowców nie wykazujących tak znacznej specjalizacji jak przystosowanie do lotu aktywnego; ciała największych lądowych kręgowców osiagają masę

5 ton (w przypadku słonia afrykańskiego), co stanowi różnicę sześciu rzędów wielkości względem najbardziej masywnych współczesnych owadów (SCHMIDT-NIELSEN 1984).

Trzeba jednak pamiętać, że wspomniane różnice w wymiarach ciała odnoszą się do czasów współczesnych. W erze paleozoicznej – w karbonie i w permie – stawonogi miały zdecydowanie większe rozmiary ciała niż obecnie (GRIMALDI & ENGEL 2005); przynajmniej takie formy są wykrywane w stanie kopalnym. Wtedy również pojawiły się największe latające owady kiedykolwiek wykryte – rodzina Meganeuridae (GRIMALDI & ENGEL 2005, NEL i in. 2018). Ich przedstawiciele mieli generalnie wielkie rozpiętości skrzydeł – w rodzaju *Megatypus* TILLYARD, 1925 dochodziła ona do 70 cm (PENNEY & JEPSON 2014), u *Bohemiatopus elegans* PROKOP ET NEL, 2010 osiągała ona 52 cm (PROKOP & NEL 2010), istnieli także mniejsi przedstawiciele rodziny jak *Sinomeganeura huangheensis* REN, NEL ET PROKOP, 2008 z raptem 15 cm rozpiętości skrzydeł (REN i in. 2008). Jednakże dwa gatunki – występująca w karbonie *Meganeura monyi* BROGNIART, 1884 oraz permska *Meganeuropis permiana* CARPENTER, 1939 – przekroczyły 70 cm rozpiętości skrzydeł (TAYLOR & LEWIS 2007, PENNEY & JEPSON 2014). Ów fakt czyni je największymi opisanymi do tej pory aktywnie latającymi owadami. W publicystyce popularnonaukowej oraz starszej literaturze entomologicznej Meganeuridae nazywane były ważkami. Później określane były one jako Protoodonata, co miało sugerować związek ze współcześnie występującymi przedstawicielami ważek. Obecnie włączane są one do kopalnego rzędu Meganisoptera, choć związku Meganeuridae (oraz samego tego rzędu) z ważkami się nie wyklucza – chociażby ze względu na podobieństwo użytkowania skrzydeł (GRIMALDI & ENGEL 2005). Stąd podobieństwo ich do współczesnych ważek może nie stanowić tylko i wyłącznie konwergencji związanej z drapieżnym trybem życia. Bez szczególnego zagłębiania się w kwestie systematyczne i filogenetyczne na użytek niniejszej pracy Meganeuridae określane będą mianem ważek; tak też są one w wielu opracowaniach określane.

Od co najmniej stu lat dyskutowana jest kwestia wielkich rozmiarów tych kopalnych owadów – już HARLÉ & HARLÉ (1911) zaproponowali wyjaśnienie dotyczące wyższej zawartości tlenu w atmosferze w erze paleozoicznej. Do tej pory wielu autorów wskazuje to jako możliwe rozwiązanie zagadki wielkości owadów, występuje ono stosunkowo często w literaturze. W tym wypadku autorzy czynią założenie oparcia działania układu oddechowego owadów wyłącznie o procesy prostej dyfuzji, co ma skutecznie ograniczać rozmiar tych zwierząt. Ponieważ w następnych epokach geologicznych – według nich – ilość tlenu spadła, owady również stały się takie małe, jakie znamy je współcześnie. Konkurencyjne hipotezy zakładają występowanie wodnych stadiów larwalnych oraz ewolucyjny wyścig zbrojeń owadów i kręgowców (DUDLEY 1998). W pierwszym przypadku czynione jest założenie, że w środowisku wodnym zwierzęta generalnie mogą być większe, tylko można zauważyć na podstawie entomofauny współczesnej, iż wariacja rozmiarów owadów lądowych nie będzie się mocno różniła od tej w przypadku wodnych, w obydwu przypadkach obserwujemy zarówno stosunkowo niewielkie owady wodne i lądowe, jak również owady bardzo duże – jako przykłady wymienić tutaj można wodne pluskwiaki *Lethocerus maximus* (LINNAEUS, 1758) i *L. grandis* (LINNAEUS, 1758) oraz lądowego chrząszcza *Dynastes hercules* (LINNAEUS, 1758) (FLINDT 2006). Ekologiczna koncepcja związana z wyścigiem zbrojeń zakłada wzrost rozmiarów roślinożernych owadów w odpowiedzi na presję drapieżników w postaci kręgowców oraz w efekcie wzrost rozmiarów drapieżnych owadów. Nie zauważono tu faktu możliwości konkurencji między drapieżnymi kręgowcami oraz wyżej wspomnianymi już Meganeuridae oraz kwestii fizjologicznej wydajności zarówno owada jak i kręgowca.

Uwzględnić jeszcze należy fakt, iż w karbonie nie istniały kręgowce mogące zająć niszę szybowników oraz konkurować w niej z owadami. Ewolucja gadów dopiero wówczas się zaczynała (LAURIN & REISZ 1995). Można zatem postawić wniosek, że wiele wyjaśnień dotyczących znacznych rozmiarów Meganeuridae ma niepełny charakter i nie uwzględnia wszystkich zmiennych związanych z morfologią i fizjologią oraz wiążącymi się z nimi kwestiami oddziaływań ekologicznych z innymi zwierzętami. Włączyć w to należy potencjalnych konkurentów w postaci rozwijających się od karbonu wyższych kręgowców. Wobec powyższych w zasadzie wszystkie koncepcje związane z wielkimi rozmiarami – uważanymi za niezwykle w świecie owadów (przy ekstrapolacji danych z entomofauny – oraz odonatofauny – współczesnej) – mają charakter niepełny i nie następuje całościowa analiza tego problemu.

Czynniki limitujące rozmiar ciała owada

Za SCHMIDTEM-NIELSENEM (1984) można przyjąć, że rozmiar każdego zwierzęcia będzie ograniczany przez jego anatomię. W przypadku owadów występuje tu szereg elementów, jakie siłą rzeczy będą limitować wielkość i masę tych w znacznej mierze lądowych stawonogów. W tym kontekście wymieniana jest bardzo często struktura układu oddechowego owadów. Wielu badaczy – również stojących w obronie hipotezy HARLÉ & HARLÉ (1911) o wysokim stężeniu tlenu w atmosferze – uważa, iż ma on zbyt prostą strukturę, aby zapewnić skuteczną wentylację większego organizmu. Tymczasem nietrudno zauważyć, iż współcześnie występują owady mające kilkadziesiąt centymetrów długości, o masie zapewne zbliżonej do *Meganeura* BROGNIART, 1884 czy *Meganeuropsis* CARPENTER, 1939 – wymienić tutaj należy patyczaki *Phryganistria sinensis* ZHAO 2016, *Phoebaticus chani* BRAGG, 2008 oraz *P. serratipes* (GRAY, 1835) (HENNEMANN & CONLE 2008). W tym wypadku układ oddechowy oparty o tchawki spełnia swoją funkcję. Założenie o prostej dyfuzji i zwiększania powierzchni dyfuzji przez samo zwiększanie powierzchni układu oddechowego tutaj nie działa. Pamiętać należy, że wymiana gazowa będzie proporcjonalna do powierzchni, a ta będzie się zwiększała z kwadratem wymiarów ciała. Metabolizm będzie proporcjonalny do objętości, ta rośnie proporcjonalnie do sześcianu wymiarów ciała (SCHMIDT-NIELSEN 1984). W związku z tym próg wydolności układu opierającego się na prostej dyfuzji zostanie osiągnięty stosunkowo szybko i prawdopodobnie muszą występować dodatkowe procesy usprawniające wymianę oddechową – jak zmiana rozmiarów tchawek w głowie i odwłoku oraz elementy wentylacji mechanicznej w związku ze skurczami mięśni odwłoka (WESTNEAT i in. 2003). Jeżeli z takimi mamy do czynienia, to teoretycznie owady mogłyby być znacznie większe. Z pewnych powodów jednak nie obserwujemy w obecnej faunie ważek o takiej rozpiętości skrzydeł, jak rozważane tutaj największe Meganeuridae.

Następnym elementem jest kwestia integracji takiego organizmu. Wiąże się to ze strukturą układu nerwowego. Kręgowce są w stanie osiągać duże rozmiary dzięki występowaniu zmielinizowanych włókien nerwowych, w wyniku czego potencjały czynnościowe są w stanie znacznie szybciej się przemieszczać niż w przypadku neuronów niezmielinizowanych. Zbliżona adaptacja u bezkręgowców pojawia się rzadko, między innymi u niektórych dziesięcionogów (HEUSER & DOGGENWEILER 1966). U owadów nie spotkano się z występowaniem zbliżonych struktur w układach nerwowych. W świecie bezkręgowców występują natomiast tak zwane aksony olbrzymie w motoneuronach. Wzrost prędkości przewodzenia jest w tym wypadku proporcjonalny do pierwiastka promienia takiego aksonu i też znajduje dość szybko ograniczenia (SCHMIDT-NIELSEN 1997). Z tego powodu olbrzymie

bezkęgowce są raczej stosunkowo rzadkie – dotyczy to niektórych skąposzczetów, kałamarnic oraz wstężnic. W przypadku owadów zapewne również może tłumaczyć fakt, że nigdy nie powstało tego typu zwierzę o rozmiarach nosorożca.

Kolejnym elementem jest struktura i metabolizm mięśni. Wbrew pozorom owady wcale nie są silniejsze od kręgowców, wrażenie ich wielkiej siły wywodzi się z tego, że są one małe. Rozmiar sarkomerów u nich jest taki sam jak u kręgowców; największe w świecie zwierząt występują w adduktorach małży (SCHMIDT-NIELSEN 1997). Stąd, patrząc na sam rozmiar sarkomerów, owad powiększony do rozmiarów kręgowca powinien być tak samo silny jak ów kręgowiec; ale w tym momencie głównym atutem jest jego niewielki rozmiar względem kręgowców. Metabolizm mięśni w czasie wysiłku generuje alaninę i kwas mlekowy, jakie u kręgowców przekształcane są do cukrów w ramach cyklu Corich (procesów glukoneogenezy zachodzących w wątrobie). U owadów tego typu procesy nie występują, stąd metabolizm ich mięśni będzie mniej wydajny; nie została u nich stwierdzona przestrzenna separacja tych procesów, dodatkowo mięśnie poruszające skrzydłami muszą dodatkowo pobierać prolinę (TEULIER i in. 2016). Stąd sam metabolizm mięśni w czasie wysiłku będzie mniej wydajny niż w przypadku kręgowców. Powiększając owada do rozmiarów – dajmy na to indyka albo psa – otrzymalibyśmy zwierzę bardzo ociężałe względem wspomnianych wcześniej indyka albo psa. W przypadku występowania zbliżonych adaptacji jak cykl Corich u owadów byłyby one dodatkowo kłopotliwe ze względu na otwarty system krwionośny i trudności w kontroli równowagi kwasowo-zasadowej organizmu. Budowa układu krwionośnego owadów stanowi kolejny czynnik limitujący.

Układ wydalniczy owadów jest również stosunkowo prymitywny – opiera się na cewkach Malpighiego (WILKANIEC 2010). Natomiast już u stosunkowo pierwotnych filogenetycznie kręgowców jak minogi występują nerki (SZARSKI 1982). Trzeba zwrócić uwagę, że ze wzrostem wielkości organizmu rośnie również ilość metabolitów wtórnych, jakie trzeba wydalić. Owady są akurat zwierzętami urikotelicznymi, stąd nie potrzebują aż tak znacznych ilości wody, jak chociażby ssaki, nie mniej jednak ptaki oraz wiele gadów również wydzielają kwas moczowy. Nie mniej jednak sam wzrost wielkości organizmu powiązany będzie siłą rzeczy ze wzrostem jego objętości. Ponieważ metabolizm rośnie do sześćcianu, podobnie będzie wzrastała ilość odprowadzanych produktów katabolizmu – w tym wypadku związków azotowych. Raczej dość kłopotliwe byłoby odprowadzanie ich z bardzo dużego organizmu przez stosunkowo prosty układ, jakim są cewki Malpighiego. U owadów kryształki kwasu moczowego są gromadzone przez wyspecjalizowane komórki ciała tłuszczowego w postaci urocytów (CHOBOTOW & STRACHECKA 2013). Trzeba tutaj zauważyć, że jak w przypadku części kręgowców wydalanie kwasu moczowego jest zdecydowanym udogodnieniem, ponieważ zmniejsza zużycie wody oraz nie skutkuje gromadzeniem moczu w żadnych strukturach (SCHMIDT-NIELSEN 1997), tak w przypadku owadów gromadzenie wielkiej ilości kwasu moczowego w ciele tłuszczowym wiązałoby się z przyrostem masy ciała, co przekładałoby się następnie na wzrost energii związanej z lokomocją. Szczególnie byłoby to kłopotliwe u dużych owadów latających.

Dodać należy, że wzrost wielkości ciała owadów oraz jego zapotrzebowania metabolicznego musiałby się również wiązać z szeregiem zmian w samym ciele tłuszczowym. O urykocytach wspomniano już wyżej. Musiałyby się pojawić w większej ilości komórki odpowiadające za zapobieganie deficytowi tlenu w postaci enocytów (CHOBOTOW & STRACHECKA 2013).

Na koniec warto wspomnieć ostatni czynnik limitujący w postaci występowania chitynowego egzoszkieletu (SCHMIDT-NIELSEN 1997). Kręgowce mogą swobodnie osiągać

znaczne rozmiary ciała ze względu na występowanie wewnętrznego szkieletu, na jakim osadzone są poszczególne tkanki ciała. U owadów mamy do czynienia z sytuacją odwrotną. Wraz z przyrostem masy ciała powinna rosnać grubość elementów szkieletu zewnętrznego – w celu zarówno utrzymania tej masy jak i ochrony przed urazami mechanicznymi. Można zatem zauważyć, iż po osiągnięciu pewnych rozmiarów, bardzo duży owad byłby istotą niezwykle powolną i ociężałą, ponieważ już sam egzoszkielet osiągałby znaczną masę, jaka jak najbardziej wymagałaby przemieszczania w celu znalezienia pożywienia czy partnera do rozrodu.

Reasumując, owady z pewnością mogłyby mieć o wiele większe rozmiary ciała niż obecnie spotykane, jednakże byłyby one istotami niezwykle ociężałymi. Mogłyby jednak one wystąpić w takiej formie, gdyby nisze ekologiczne zajmowane przez szereg kręgowców były puste.

Wytlumaczenie ekologiczne – konkurencja z wyższymi kręgowcami

Można w tym momencie postawić tezę, iż w karbonie oraz części permu owady osiągały tak znaczne rozmiary (względem współcześnie spotykanych gatunków), ponieważ nie miały one konkurencji ze strony wyższych kręgowców. Należy zauważyć, że Meganeuridae zanikają w permie. Nie jest to związane prawdopodobnie z Matką Wszystkich Wymierań, największym wymieraniem w historii świata zwierząt, odpowiedzialnym za eliminację 90% ówczesnej fauny (GRIMALDI & ENGEL 2005, RAUP & STANLEY 1984). Już wówczas pojawiły się bowiem pierwsze gady szybujące takie jak *Coelurosauravus jaekeli* WEIGELT, 1930 czy *Glaurung schneideri* BULANOV ET SENNIKOV, 2015 (BULANOV & SENNIKOV 2015), z pewnością owi szybownicy stanowili znaczną konkurencję dla wielkich owadów latających jak również mogli być niebezpieczni dla nich samych. Trias przynosi rozwój kolejnych szybujących diapsydów jak Kuehnosauridae i *Mecistrotrachelos apeoros* FRASER et al., 2017 (FRASER i in. 2017). W tym okresie geologicznym pojawiają się również pierwsze kręgowce aktywnie latające w postaci pterozaurów (KIELAN-JAWOROWSKA 1955), tutaj można już mówić o definitywnym końcu epoki wielkich latających owadów. Ta nisza ekologiczna została bowiem ostatecznie zajęta przez wyższe kręgowce o bardziej wydajnej morfologii i fizjologii. Zostało to przedstawione w powyższym rozdziale. Z tego będzie wynikała przewaga konkurencyjna gadów, a później ptaków i ssaków. Owady nie są w stanie ponownie wkroczyć do tej niszy, ponieważ została ona zajęta przez zwierzęta o znacznie wydajniejszej fizjologii i metabolizmie.

Zilustrować to można zresztą na kilku przykładach. Wielkie prostoskrzydłe weta z rodzaju *Deinacrida* White, 1842 na Nowej Zelandii wyewoluowały dopiero na przełomie miocenu i pliocenu (TREVICK & MORGAN-RICHARDS 2004) po zaniku tamtejszej fauny ssaków (będącej jeszcze reliktem ery mezozoicznej) (WORTHY i in. 2006). Następnie gdy przodkowie Maorysów zawlekli kiore (*Rattus exulans* (PEALE, 1848)) oraz Europejczycy szczura wędrownego (*Rattus norvegicus* (BERKENHOUT, 1769)), weta zostały ograniczone do bardzo mocno izolowanych i wyspowych siedlisk (THORNBURROW & WATTS 2011). Okazało się, że przegrywają konkurencję z gryzoniami.

Na Wyspie Świętej Heleny występował również olbrzymi skorek *Labidura herculeana* (FABRICIUS, 1798) mierzący 8,4 cm. Obecnie uważany jest on za gatunek wymarły (ZEUNER 1962). Przyczyną było zawleczenie tam gryzoni przez europejskich kolonistów. Jest to kolejny przykład, że owady o znacznych rozmiarach przegrywają konkurencję z kręgowcami.

Można zatem wnioskować, że jeżeli współcześnie istnieją jakiegokolwiek nisze zajmowane przez tak duże owady, jak wzmiankowane we wstępie niniejszego artykułu, nie zostały one zajęte i zagospodarowane z jakiegoś powodu przez kręgowce. Taka jest również przyczyna

braku występowania współcześnie ważek o rozmiarach *Meganeura* BROGNIART, 1884 czy *Meganeuropsis* CARPENTER, 1939. Przegrałyby one konkurencję z ptakami, a nawet większymi nietoperzami drapieżnymi takimi jak *Vampyrum spectrum* (LINNAEUS, 1758) (BONATO 2004).

Podsumowanie

Występowanie wielkich owadów jest możliwe z morfologicznego i fizjologicznego punktu widzenia, choć nie byłyby one w stanie osiągnąć tak spektakularnych rozmiarów jak wiele kręgowców. Na gruncie morfologii funkcjonalnej i fizjologii również można wytłumaczyć sam rozmiar części Meganeuridae, będący składową tego problemu. Również sam fakt występowania w karbonie oraz części permu tak wielkich latających ważek wynika z braku konkurencji w postaci szybujących i latających wyższych kręgowców. W późniejszych epokach geologicznych wielkie owady tego typu już się nie pojawiają, ponieważ występuje już wówczas wielu szybowników – zarówno gadów jak i ssaków – oraz pojawiają się kręgowce latające aktywnie jak pterozaurowie, ptaki i nietoperze.

Stwierdzić można zatem, że to nie tyle kwestia stężenia tlenu w atmosferze (nie będąca stuprocentowo jednoznaczna) w epoce paleozoicznej, co brak konkurencji ze strony wyższych kręgowców, sprawił, iż ówczesne owady pokrewne ważkom mogły osiągnąć tak znaczne rozmiary ciała. Obecnie nie obserwujemy owadów o tak wielkich rozmiarach ciała, ponieważ ich potencjalne nisze zostały zajęte już w erze mezozoicznej przez wyższe kręgowce.

Piśmiennictwo

- BONATO V., GOMES FACURE K., UIEDA W. 2004. Food habits of bats of subfamily Vampyrinae in Brazil. *Journal of Mammalogy* 85 (4): 708-713.
- BULANOV V. V., SENNIKOV A. G. 2015. *Glaurung schneideri* gen. et sp. nov., a new weigeltisaurid from the Kupferschiefer (Upper Permian) of Germany. *Paleontological Journal* 49 (12): 1353-1364.
- CHOBOTOW J., STRACHECKA A. 2013. Morfologia i funkcje ciała tłuszczowego owadów z uwzględnieniem pszczoły miodnej *Apis mellifera* L. *Medycyna Weterynaryjna*, 69 (12): 712-715.
- CORBET P. S. 1999. *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*, Cornell University Press, Ithaca, New York.
- DUDLEY R. 1998. Atmospheric oxygen, giant Paleozoic insects and the evolution of aerial locomotion. *Journal of Experimental Biology*, 201 (8): 1043-1050.
- FLINDT R. 2006. *Amazing numbers in biology*. Springer, New York.
- FRASER N. C., OLSEN P. E., DOOLEY A. C., RYAN T. R. 2017. A new gliding tetrapod (Diapsida: ?Archosauromorpha) from the Upper Triassic (Carnian) of Virginia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (2): 261-265.
- GRIMALDI M., ENGEL M. S. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HARLÉ E., HARLÉ A. 1911. Le vol de grands reptiles et insectes disparus semble indiquer une pression atmospherique elevee. *Extractes du Bulletin de la Ste Geologique de France*, 4 (9): 118-121.
- HENNEMANN F. H., CONLE O. V. 2008. Revision of oriental Phasmatodea: the tribe Pharnaciini Günther, 1953, including the description of the world's longest insect, and a survey of the family Phasmatidae Gray, 1835 with keys to the subfamilies and tribes (Phasmatodea: „Anareolatae“: Phasmatidae). *Zootaxa*, 1906: 1-306.
- HEUSER J. E., DOGGENWEILER C. F. 1966. The fine structural organization of nerve fibres, sheaths and glial cells in the prawn, *Palaemonetes vulgaris*. *Journal of Cell Biology*, 30 (2): 381-403.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z. 1955. Czteryście milionów lat historii kręgowców. *Wiedza Powszechna*, Warszawa.
- LAURIN M., REISZ R. R. 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of Linnean Society*, 113 (2): 165-223.
- MAKARIEVA A. M., GORSHKOV V. G., BAI-LIAN L. 2005. Gigantism, temperature and metabolic rate in terrestrial poikilotherms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272 (1578): 1-10.
- MILLS M. H.-O. 2019. Why have insects done for us? *Current Biology*, 29 (24): 1285-1289.
- NEL A., FLECK G., GARROUSTE R., GAND G. 2008. The Odonatoptera of the Late Permian Lodeve Basin (Insecta). *Journal of Iberian Geology*, 34 (1): 115-122.
- PENNEY D., JEPSON J. E. 2014. *Fossil insects: an introduction to palaeoentomology*. Siri Scientific Press, Rochdale.

- PROKOP J., NEL A. New griffenfly, *Bohemiatus elegans*, from the Late Carboniferous of western Bohemia in the Czech Republic (Odonoptera: Meganisoptera: Meganeuridae). *Annales de la Societe Entomologique de France*, 46 (1-2): 183-188.
- RAUP D., STANLEY S. M. 1984. *Podstawy paleontologii*. Wyd. PWN, Warszawa.
- REN D., NEL A., PROKOP J. 2008. New early griffenfly, *Sinomeganeura huangheensis*, from the Late Carboniferous of northern China (Meganisoptera: Meganeuridae). *Insect Systematics & Evolution*, 38 (2): 223-229.
- SCHMIDT-NIELSEN K. 1984. *Scaling: why is animal size so important*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHMIDT-NIELSEN K. 1997. *Fizjologia zwierząt. Adaptacja do środowiska*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- SZARSKI H. 1982. *Anatomia porównawcza kręgowców*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- TAYLOR M., LEWIS D. N.. 2007. *Fossil invertebrates*. Harvard University Press, Cambridge.
- TEULIER L., WEBER J.-L., CREVIER J., DARVEAU C. 2016. Proline as a fuel for insect flight: enhancing carbohydrate oxidation in hymenopterans. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283 (1834): 1-8.
- THORNBURROW D., WATTS C. 2011. Habitat use, behavior and movement patterns of a threatend New Zealand weta, *Deinacrida heteracantha* (Anostomatidae: Orthoptera). *Journal of Orthoptera Research*, 20 (1): 127-139.
- TREVICK S. A., MORGAN RICHARDS M. 2004. Phylogenetics of New Zealand's tree, giant and tusked weta (Orthoptera: Anostomatidae): evidence from mitochondrial DNA. *Journal of Orthoptera Research*, 13 (2): 185-196.
- WESTNEAT M. W., BETZ O., BLOB R. W., FEZZA K., COOPER W. J., LEE W. K. 2003. Tracheal respiration in insects visualized with synchrotron X-ray imaging. *Science*, 299 (5606): 558-560.
- WILKANIEC B. 2010. *Entomologia ogólna (red)*. PWRIL, Warszawa.
- WORTHY T. H., TENNYSON A. J. D., ARCHER M., MUSSEY A. M., HAND S. J., CRAIG J., DOUGLAS B. J., MCNAMARA J. A., BECK R. M. D. 2006. Miocene mammals reveals a Mesozoic ghost lineage of insular New Zealand, southwest Pacific. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 103 (51): 19419-19423.
- ZEUNER F. E. 1962. A subfossil giant Dermapteron from St. Helena. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 138 (4): 651-653.