

Muzeum i Instytut Zoologii
Polskiej Akademii Nauk
BIBLIOTEKA

<http://rcin.org.pl>

slaw
automa

25.05.99

K.35191

<http://rcin.org.pl>

Opis m. 3 967

BARBARA LIS

**ANALIZA MORFOLOGICZNA I FILOGENETYCZNA PLEMENIA
CANTACADERINI (*HETEROPTERA: TINGIDAE: CANTACADERINAE*)**

Praca doktorska wykonana
pod kierunkiem
doc. dr hab. S. Adama Ślipińskiego

OPOLE 1998

<http://rcin.org.pl>

K.35191

M. cytut Zoologii
F. Biologii i Medycyny
BIBLIOTEKA
K. 35191

D. 54/99-5

Panu doc. dr hab. S. Adamowi Ślipińskiemu
składam serdeczne podziękowania za cenne
uwagi w trakcie przygotowywania niniejszej
rozprawy doktorskiej

SPIS TREŚCI

1. Wstęp	4.
1.1. Wprowadzenie	4.
1.2. Historia badań nad <i>Cantacaderini</i>	8.
1.3. Pozycja systematyczna plemienia <i>Cantacaderini</i>	11.
1.4. Biologia <i>Cantacaderini</i>	13.
2. Cel badań.....	16.
3. Materiały i metody	17.
3.1. Materiały.....	17.
3.2. Opisy taksonomiczne i morfologia.....	19.
3.3. Analiza filogenetyczna.....	20.
4. Wyniki badań	24.
4.1. Morfologia	24.
4.2. Zespół cech związanych z brachypterycznością	49.
4.3. Analiza filogenetyczna	53.
4.4. Klasyfikacja nadrodziny <i>Tingoidea</i>	61.
4.5. Analiza zoogeograficzna	61.
5. Systematyka rodziny <i>Cantacaderidae</i>	69.
6. Katalog gatunków rodziny <i>Cantacaderidae</i>	87.
7. Podziękowania	102.
8. Piśmiennictwo	103.
9. Podsumowanie wyników.....	113.
10. Tabele i rysunki.....	115.

1. Wstęp

1.1. Wprowadzenie

Prześwielikowate (*Tingidae*) to rodzina pluskwiaków różnoskrzydłych (*Heteroptera*), której przedstawiciele charakteryzują się półpokrywami o siatkowatej strukturze, przy czym oczka tej siatki mogą przyjmować różnorodne kształty i rozmiary: od bardzo drobnych, przypominających raczej grube punktowanie, do tak dużych, że półpokrywy sprawiają wrażenie witraży. Przedstawiciele tej rodziny osiągają niewielkie rozmiary ciała: od niespełna 2 mm do około 10 mm, jednak najczęściej mają 4-5 mm długości. Rodzina (*Tingidae*) liczy ponad 2100 gatunków opisanych w około 300 rodzajach (Froeschner, 1996), a jej przedstawiciele występują we wszystkich krainach zoogeograficznych świata; w Polsce stwierdzono występowanie 54 gatunków należących do 16 rodzajów (B. Lis, 1996).

Rodzina *Tingidae* zaliczana jest do grupy *Cimicomorpha*, do której należą pluskwiaki charakteryzujące się m. in. nierozgałęzionym dystalnym sektorem żyłki R+M w drugiej parze skrzydeł, brakiem aroliów i pulwilli, obecnością przetchlinek na brzusznej stronie odwłoka, brakiem spermateki (która czasem może występować, lecz wtedy jest zredukowana i nigdy nie funkcjonuje jako organ służący do przechowywania spermy) oraz obecnością w jajach mikropyli i aeropyli formujących pierścienie wokół operkulum (Schuh i Slater, 1995). Wraz z rodzinami *Miridae* i *Thaumastocoridae* prześwielikowate łączone są obecnie w nadrodzinę *Miroidea* (Drake i Davis, 1960; Schuh i Štys, 1991; Schuh i Slater, 1995), chociaż niektórzy

wcześniej autorzy tworzyli dla rodzin *Tingidae* i *Vianaididae* oddzielną nadrodzinę *Tingoidea* (Pendergrast, 1957; Scudder, 1959; Štys i Kerzhner, 1975).

W obrębie rodziny *Tingidae* wyróżnia się obecnie dwie podrodziny (Froeschner, 1996): *Cantacaderinae* i *Tinginae*. Do niedawna do rodziny tej włączana była jeszcze podrodzina *Vianaidinae*, oryginalnie opisana jednak jako osobna rodzina (Kormilev, 1955). Ze względu na brak dokładniejszych badań takson ten był raz traktowany jako podrodzina w obrębie *Tingidae* (Drake i Davis, 1960; Drake i Ruhoff, 1965; Schuh i Štys, 1991; Schuh i Slater, 1995), częściej jednak jako osobna rodzina (Scudder, 1959; Carayon, 1962; Štys i Kerzhner, 1975; Kerzhner, 1981; Péricart, 1983). Jak wykazały badania nad powiązaniem filogenetycznymi w obrębie całej grupy *Cimicomorpha* (Schuh i Štys, 1991) *Vianaidinae* (-idae) są grupą siostrzaną do tzw. *Tingidae* sensu stricto, i dlatego też w najnowszym opracowaniu dotyczącym rewizji rodzajów *Tingidae* świata (Froeschner, 1996) *Vianaididae* zostały całkowicie wyłączone z rodziny *Tingidae*.

Przedstawiciele najliczniejszej pod względem opisanych taksonów podrodziny *Tinginae*, mimo ogromnej różnorodności, charakteryzują się określonym zestawem cech, dzięki którym można stosunkowo łatwo je wyróżnić. Do tych cech można zaliczyć: wydłużone przedplecze zakrywające tarczkę (rys. 54), a także w częściową redukcję międzykrywek, które dodatkowo uległy zagięciu ku dołowi wzdłuż szwu klawokorialnego (rys. 19). W obrębie tej podrodziny wyróżniano kilka plemion, a intensywne badania prowadzone nad jej przedstawicielami przez licznych autorów przyczyniły się do powstania tak różnorodnych koncepcji podziału na niższe rangą taksony,

że nie wiadomo obecnie, która jest właściwa. Zgodnie z koncepcją Drake'a i Ruhoff (1965), która została zastosowana w tej pracy, w obrębie podrodziny *Tinginae* wyróżnia się trzy plemiona: *Litadeini*, *Tingini* i *Ypsotingini*. Cechą wyróżniającą przedstawicieli plemienia *Litadeini* jest budowa stopy, której drugi człon wykształcony jest w postaci przyłgi (okrągły w zarysie, silnie wybrzuszony od strony grzbietowej, a wydrażony od strony brzusznej), zaś reprezentanci plemienia *Ypsotingini* posiadają silnie wydłużoną pomiędzy czułkami głowę, której szczyt sięga co najmniej poza pierwszy człon czułków (rys. 12), a krótkie bukule nie wystają poza szczyt nadustka (rys. 18). Przedstawiciele plemienia *Tingini*, oprócz cech typowych dla podrodziny, mają normalnie wykształconą stopę oraz stosunkowo krótką głowę (bukule wystają poza jej szczyt i obejmują zagięty ku dołowi nadustek – rys. 11 i 17).

W podrodzynie *Cantacaderinae* wyróżnia się obecnie trzy plemiona: *Cantacaderini*, *Phatnomatini* i *Golmoniini*. Plemię *Golmoniini* zostało utworzone dla kopalnego taksonu *Golmonia pater* Popov opisanego z terenu Mongolii z ery mezozoicznej (dolna kreda) przez Popova (1989), jednak użytkowanie półpokrywy, a także kształt głowy przypomina raczej przedstawicieli rodziny *Thaumastocoridae* i być może właśnie w obrębie tej rodziny powinno zostać umieszczone (B. Lis, dane niepublikowane). Plemię *Golmoniini*, ze względu na niekompletność danych, jak i niepewna przynależność do rodziny *Tingidae* zostało w niniejszej pracy pominięte.

Dotychczasowe badania nad plemionami *Cantacaderini* i *Phatnomatini* ograniczały się w zasadzie tylko do opisów nowych taksonów i prac o charakterze katalogowym. W większości opracowań przedstawiciele tych plemion byli traktowani marginesowo przy okazji studiów nad podrodziną

Tinginae. W chwili obecnej, na podstawie opublikowanej literatury, prawidłowe oznaczenie przedstawicieli zarówno plemienia *Cantacaderini*, jak i *Phatnomatini*, jest praktycznie niemożliwe. Świadczą o tym otrzymywane do badań materiały z różnych placówek naukowych całego świata, zaopatrzone w etykiety determinacyjne w większości o brzmieniu "Cantacader sp.?", jak również błędne oznaczenia taksonów (dane publikowane i niepublikowane). Fakt ten wynika nie tylko z braku opracowań taksonomicznych poszczególnych rodzajów, ale również z niejednolitego nazewnictwa dla poszczególnych struktur morfologicznych (różnie nazywanych przez różnych autorów), będącego często podstawą wielu błędów przy oznaczaniu.

Duże wątpliwości budzą również powszechnie uznawane stosunki pokrewieństwa w obrębie całej rodziny *Tingidae*, a umieszczanie razem w podrodzynie *Cantacaderinae* plemion *Cantacaderini* i *Phatnomatini* tylko na podstawie ich ogólnego zewnętrznego podobieństwa, bez jakichkolwiek dokładniejszych badań morfologicznych i filogenetycznych, wydaje się nieuzasadnione.

Obecnie plemię *Cantacaderini* reprezentowane jest przez dziesięć rodzajów, których reprezentanci (54 gatunki) zasiedlają wszystkie krainy zoogeograficzne z wyjątkiem Nearktyki. W plemieniu *Phatnomatini* opisano do tej pory 82 gatunki grupowane w 26 rodzajach. Przedstawiciele *Phatnomatini* nie występują w Palearktyce, Nearktyce i na Nowej Zelandii.

Najnowsza praca dotycząca podrodziny *Cantacaderinae* (Froeschner, 1996) zawiera tylko klucz do rodzajów, ogólne dane na temat rozmieszczenia i kilka uwag dotyczących morfologii przedstawicieli tej podrodziny; brak więc w dalszym ciągu szczegółowych opisów rodzajów, a nawet cech, za pomocą

których można byłoby zdefiniować oba plemiona (*Cantacaderini* i *Phatnomatini*), jak i całą podrodzinę. Rewizji wymaga także pozycja systematyczna plemienia w obrębie całej rodziny.

1.2. Historia badań nad *Cantacaderini*

W ciągu 170 lat badań nad plemieniem *Cantacaderini* ukazało się wiele publikacji dotyczących tych owadów; większość z nich, co prawda, ograniczała się do opisów nowych taksonów lub też do przedstawiania fargmentarycznych danych na temat ich występowania, można jednak wyróżnić kilkanaście prac, które w szczególny sposób przyczyniły się do poznania tej grupy pluskwiaków. Poniżej przedstawiono chronologicznie najważniejsze z nich.

1828 - Le Peletier i Serville opisują pierwszy gatunek należący do plemienia *Cantacaderini*, któremu nadają nazwę *Piesma quadricornis* (obecnie *Cantacader quadricornis*);

1843 - Amyot i Serville przenoszą gatunek *Piesma quadricornis* do utworzonego przez nich rodzaju *Cantacader*,

1852 - Spinola opisuje z Chile gatunek *Piesma tingidoides*, zaliczany obecnie do rodzaju *Stenocader* Drake i Hambleton;

1873 - Stål wyodrębnia w podrodzinie "Tingitina" (obecnie *Tinginae*) dział *Cantacaderaria*;

1923 - zostają opisane przez Drake'a dwa nowe gatunki, które okazały się w przyszłości przedstawicielami dwóch nowych rodzajów: *Cantacader gounellei*

(aktualnie *Nectocader* Drake) i *Cantacader magnifica* (aktualnie *Teratocader* Drake);

1926 - Bergroth opisuje rodzaj *Cyperobia* z Nowej Zelandii z gatunkiem *Cyperobia carectorum* i umieszcza go w podrodzynie *Cantacaderinae*;

1927 - Hacker opisuje należący obecnie do rodzaju *Allocader* Drake gatunek *Phatnoma cordata*;

1928 - dla opisanych wcześniej gatunków: *Cantacader tingidoides*, *Cantacader germaini* i *Cantacader gounellei* Drake tworzy nowy rodzaj *Nectocader*;

1928 - Hacker przenosi opisany przez siebie gatunek *Phatnoma cordata* do rodzaju *Cantacader* Amyot i Serville, a także opisuje w tym rodzaju następujące taksony: *C. armatus* i *C. dentatus* (obecnie należące do rodzaju *Ceratocader*) oraz *C. leai* (aktualnie *Allocader leai*); zawiera w swej pracy także opis gatunku *Phatnoma tindalei*, który dziś zaliczany jest do rodzaju *Carldrakeana* Froeschner;

1944 - Drake i Hambleton tworzą rodzaj *Stenocader* i umieszczają w nim gatunek *Nectocader tingidoides*;

1945 - Blöte opisuje rodzaj *Pseudophatnoma* z gatunkiem *P. corniculata*;

1950 - Drake publikuje jedną z najważniejszych prac dotyczących podrodziny *Cantacaderinae* "Concerning the *Cantacaderinae* of the world (*Hemiptera: Tingidae*)"; zawiera w niej między innymi opisy utworzonych przez siebie rodzajów: *Allocader*, *Ceratocader*, *Teratocader* oraz listę rodzajów i gatunków należących do podrodziny *Cantacaderinae*;

1960 - Drake i Davis publikują monografię dotyczącą morfologii, filogenezy i klasyfikacji rodziny *Tingidae*; zawierającą klucz do podrodzin z podziałem

Cantacaderinae na plemiona *Cantacaderini* i *Phatnomini*. Jako cechę różniącą te plemiona wymieniają obecność pola stenokostalnego u przedstawicieli *Cantacaderini*, do którego zaliczają pięć rodzajów: *Allocader* Drake, *Cantacader* Amyot i Serville, *Ceratocader* Drake, *Nectocader* Drake i *Teratocader* Drake;

1960 - Drake i Ruhoff wydają pracę o charakterze katalogowym "Lace-bug genera of the world (*Hemiptera: Tingidae*)";

1965 - Drake i Ruhoff wydają katalog "Lacebugs of the World (*Hemiptera: Tingidae*)", jak dotąd najbardziej kompletne opracowanie dotyczące prześwietlikowatych, w którym autorzy dokonali podziału podrodziny *Tinginae* na trzy plemiona: *Tingini*, *Litadeini* i *Ypsotingini*; praca ta nie zawiera jednak żadnych zmian w obrębie plemienia *Cantacaderini*;

1965 - pojawia się pierwszy i jak dotąd jedyny klucz do oznaczania gatunków z rodzaju *Cantacader* (jego autorem jest Schouteden), obejmujący dziesięć znanych ówczesznie afrykańskich przedstawicieli tego rodzaju;

1968 - Froeschner dokonuje zmian w systematyce podrodziny *Cantacaderinae*, przenosi do plemienia *Cantacaderini* rodzaj *Stenocader* Drake, a rodzaj *Gonycentrum* Bergroth, należący do plemienia *Phatnomini*, rozbija na cztery: *Gonycentrum* Bergroth, *Sinalda* Distant, *Distocader* Froeschner i *Carldrakeana* Froeschner (ten ostatni rodzaj został później przeniesiony do *Cantacaderini*);

1979 - Štusák przenosi rodzaj *Cyperobia* Bergroth z plemienia *Phatnomini* do *Cantacaderini*;

1981 - Froeschner dokonuje zmiany nazwy plemienia *Phatnomini* na *Phatnomatini*, wskazując, że nazwa rodzaju *Phatnoma* pochodzi od greckiego

phatnomatos (temat *phatnomat*-);

1986 - zostaje opisany przez Péricarta nowy rodzaj *Froeschnerocader* z gatunkiem *F. denticollis*, który zostaje umieszczony przez autora w plemienu *Cantacaderini*;

1991 - Péricart dokonuje synonimizacji opisanego przez siebie rodzaju *Froeschnerocader* z rodzajem *Pseudophatnoma* Blöte przenosząc go jednocześnie do plemienu *Cantacaderini*;

1996 - Froeschner wydaje pracę dotyczącą podrodziny *Cantacaderinae*, podając w niej klucze do plemion, rodzajów, a także tych gatunków, których liczba w obrębie rodzaju nie przekracza czterech; przenosi również rodzaj *Carldrakeana* Froeschner do plemienu *Cantacaderini*;

1997 - zostaje opisany rodzaj *Australocader* z jednym gatunkiem *A. kerzhneri*, piąty z kolei rodzaj *Cantacaderini* z Australii (B. Lis, 1997b).

1.3. Pozycja systematyczna plemienu *Cantacaderini*

Plemię *Cantacaderini* należy do rodziny *Tingidae*, podrodziny *Cantacaderinae*, do której należy również plemię *Phatnomatini*. Według różnych autorów cechami wspólnymi dla obu plemion, a tym samym dla całej podrodziny *Cantacaderinae* są: głowa wydłużona pomiędzy czułkami ze szczytem zawsze sięgającym poza drugi człon czułków (rys. 13); bukule długie i szerokie, stykające się przednimi końcami za szczytem głowy lub krótsze, o przednich końcach zakrzywionych do wewnątrz i obejmujących boczne powierzchnie nadustka (rys. 10, 15 i 16); pronotum krótkie, nigdy nie wydłużone w trójkątną płaszczyznę przykrywającą międzykrywki (rys. 8 i

53); międzykrywki dobrze rozwinięte (rys. 20 i 53), czasem złane z polem dyskoidalnym (rys. 44); tarczka widoczna (rys. 42 i 53) lub przykryta przez tylny brzeg pronotum (rys. 8 i 52); odwłokowe sternity II i III złane razem (Drake i Davis, 1960; Drake i Ruhoff, 1965; Froeschner, 1996).

Cała podrodzina jest uważana za dobrze zdefiniowaną i reprezentującą najstarsze formy żyjących obecnie *Tingidae*; przy czym plemię *Cantacaderini* jest uważane za najprymitywniejsze na podstawie obecności pola stenokostalnego, które uległo zanikowi w pozostałych taksonach. Jedynie Froeschner (1968, 1996) zwrócił uwagę na fakt, że tak zwane pole stenokostalne jest tworem niezwykle złożonym (rys. 9, 14 i 38); należy raczej przypuszczać, że powstało ono u przedstawicieli plemienia *Cantacaderini* jako zupełnie nowa, specyficzna tylko dla tego plemienia cecha i absolutnie nie może być ona dowodem na prymitywny charakter tego plemienia.

Analizując zbadane do tej pory cechy wspólne dla plemion *Cantacaderini* i *Phatnomatini* można zauważyć, że niektóre z nich występują również u przedstawicieli podrodziny *Tinginae*, jak na przykład wydłużona między czułkami głowa (występuje u przedstawicieli rodzajów *Biskria* Puton, *Dictyonota* Curtis, *Ypsotingis* Drake i w kilku innych rodzajach) oraz szczyt głowy wystający poza drugi człon czułków (np. u *Dictyonota pakistana* Drake i Maldonado). Ta druga cecha uznawana dotychczas jako wspólna i charakterystyczna dla całej podrodziny *Cantacaderinae*, w niektórych rodzajach plemienia *Cantacaderini* nie występuje (w rodzaju *Cantacader* Amyot i Serville, *Ceratocader* Drake i *Pseudophatnoma* Blöte szczyt głowy nie wystaje poza drugi człon czułków, wystają jedynie silnie wydłużone bukule, a głowa jest stosunkowo krótka – rys. 46, 49 i 51).

Z drugiej strony cechy występujące u wielu przedstawicieli podrodziny *Tinginae*, jak również u reprezentantów plemienia *Phatnomatini* (*Cantacaderinae*), nigdy nie występują u *Cantacaderini* (np. niezbyt długie bukule o przednich końcach zakrzywionych do wewnątrz lecz nie sięgających szczytu głowy, lub wydłużone bukule stykające się wzdłuż grzbietowych krawędzi przednich końców). Również cecha, która do tej pory uważana była za jedną z najbardziej charakterystycznych dla całej podrodziny *Tinginae* (tylna część pronotum wykształcona w postaci trójkątnego wyrostka zakrywającego międzykrywki – rys. 54), nie występuje u niektórych taksonów tej podrodziny (np. u *Derephysia cristata* (Panzer), *Campylosteira* Fieber czy *Kalama* Puton).

Z wyżej wymienionych przykładów wynika, że tylko dwie cechy, a mianowicie dobrze rozwinięte międzykrywki oraz zlanie II i III sternitu odwłoka można uznać za wspólne dla wszystkich przedstawicieli *Cantacaderini* i *Phatnomatini* (nie wnioskując nic o ich charakterze, plezjomorficznym czy apomorficznym).

Do *Cantacaderini* zalicza się obecnie następujące rodzaje: *Allocader* Drake, *Cantacader* Amyot i Serville, *Carldrakeana* Froeschner, *Ceratocader* Drake, *Cyperobia* Bergroth, *Nectocader* Drake, *Pseudophatnoma* Blöte, *Stenocader* Drake i Hambleton, *Teratocader* Drake, oraz opisany niedawno nowy rodzaj *Australocader* B. Lis.

1.4. Biologia *Cantacaderini*

Biologia przedstawicieli plemienia *Cantacaderini* znana jest w

znikomym stopniu, na co złożyło się kilka faktów. Przede wszystkim są to owady o niewielkich rozmiarach ciała, rzadko odławiane, przy czym najczęściej metodą "na światło", jak informują etykiety przy przebadanych okazach. Drugą ważną przyczyną jest brak jakichkolwiek badań prowadzonych nad biologią tej grupy owadów, czy to w przeszłości, czy obecnie.

Cantacaderini, jak wszyscy przedstawiciele rodziny *Tingidae*, to fitofagi odżywiające się nadziemnymi częściami roślin, jednak rośliny żywicielskie znane są tylko dla kilku gatunków. Można tutaj wymienić: *Vernonia* sp. dla *Nectocader gounellei* Drake, *Cassinia leptophylla* i turzyce dla *Cyperobia carectorum* Bergroth, mchy i porosty dla *Carldrakeana tindalei* (Hacker) i *Carldrakeana socia* (Drake i Ruhoff). Dwa ostatnie gatunki mają zresztą typową postać owadów zamieszkujących tego typu siedliska, o czym można się przekonać porównując je z przedstawicielami rodzaju *Acalypta* Westwood (podrodzina *Tinginae*), żyjącymi właśnie wśród mchów i porostów.

Z formami życiowymi roślin żywicielskich prawdopodobnie związane jest zjawisko pterygopolimorfizmu występującego w całej rodzinie *Tingidae*. Gatunki występujące na drzewach np. *Physatocheila costata* (Fabricius), *Physatocheila smreczynskii* China czy *Corythucha ciliata* (Say) występują wyłącznie w formie makropterycznej; gatunki występujące na krzewach lub wysokich bylinach czy roślinach zielnych (typu *Carduus* sp.) mogą występować w formie tylko makropterycznej np. *Tingis cardui* (Linnaeus) lub w formie makropterycznej i brachypterycznej np. *Galeatus affinis* (Fallén), natomiast gatunki żyjące wśród niskich roślin tworzących zwarte skupiska czy darnie (np. mchy) występują prawie wyłącznie w formie

brachypterycznej, np. gatunki z rodzaju *Acalypta* Westwood. Podobne zależności mogą występować również w przypadku plemienia *Cantacaderini*, o czym świadczy wspomniane już podobieństwo form życiowych przedstawicieli rodzajów *Carldrakeana* Froeschner (plemie *Cantacaderini*) i *Acalypta* Westwood (podrodzina *Tinginae*). Można przypuszczać, że reprezentanci tych gatunków, wśród których występują głównie formy makropteryczne (np. *Cantacader tenuipes* Stål) występują na drzewach lub wysokich bylinach, a gatunki o przewadze form krótkoskrzydłych, jak *Cantacader quadricornis* (Le Peletier i Serville) na niskich roślinach rosnących w zwartych skupiskach (np. na *Polygonum* sp. wg. Péricart i in., 1993). Jest bardzo prawdopodobne, że niektóre gatunki występują na trawach, o czym może świadczyć ich rozmieszczenie (np. na terenie Afryki występują głównie w rejonie sawann), szczątki roślinne znajdowane na powierzchni ciała tych pluskwiaków (plewy i plewki), a także ich ochronna, słomkowa barwa ciała.

Forma uskrzydlenia może być w niektórych przypadkach związana z płcią, np. u *Stenocader tingidoides* (Spinola), gdzie samice prawdopodobnie zawsze są submakropteryczne, a samce makropteryczne, jednak potwierdzenie tego faktu wymaga dalszych badań.

Bardzo mało wiadomo również na temat rozwoju przedstawicieli plemienia *Cantacaderini*. Do tej pory znane były nimfy tylko dwóch gatunków: *Cantacader quadricornis* (Le Peletier i Serville) i *Cantacader letherryi* Scott, jednak w trakcie badań znaleziono również nimfę *Ceritocader armatus* (Hacker) – rys. 47.

2. Cel badań

Celem badań prowadzonych w ramach pracy doktorskiej było:

1. opracowanie morfologii *Cantacaderini*, a także podanie pełnej listy cech związanych z powszechną w rodzinie *Tingidae* brachypterycznością;
2. zaproponowanie jednolitego nazewnictwa dla poszczególnych struktur morfologicznych w obrębie *Tingidae*;
3. analiza filogenetyczna rodziny *Tingidae* (ustalenie wzajemnych stosunków pokrewieństwa między wyższymi taksonami *Tingidae* z próbą określenia pozycji systematycznej *Cantacaderini*);
4. analiza filogenetyczna na poziomie *Cantacaderini* (ustalenie stosunków pokrewieństwa między rodzajami zaliczanymi do *Cantacaderini*);
5. określenie tzw. "centrum powstania" *Cantacaderini*;
6. analiza arealów poszczególnych rodzajów z ustaleniem historycznych dróg migracji na poszczególne kontynenty;
7. ustalenie i podanie cech charakterystycznych dla podrodziny i jej plemion;
8. podanie szczegółowych diagnoz rodzajów należących do plemienia;
9. zaproponowanie nowej klasyfikacji *Tingidae* i *Cantacaderini*.

3. Materiały i metody

3.1. Materiały

W trakcie studiów nad morfologią i filogenezą *Cantacaderini* przebadano ponad 960 okazów (głównie nieoznaczonych lub oznaczonych błędnie) należących do podrodziny *Cantacaderinae*, w tym 880 osobników reprezentujących badane plemię. Liczba ta może wydawać się stosunkowo mała (w porównaniu z tysiącami okazów używanymi do badań w podobnych opracowaniach) ale, jak już wspomniano we wstępie, owady należące do *Cantacaderinae* są niezwykle rzadko odławiane i w zbiorach zwykle znajdują się tylko pojedyncze okazy z tej podrodziny. Z drugiej strony, biorąc pod uwagę dotychczasowe publikacje uwzględniające plemię *Cantacaderini*, liczba zbadanych do pracy doktorskiej okazów wielokrotnie przewyższa liczbę wszystkich do tej pory (od 1828 do 1998) opublikowanych okazów należących do *Cantacaderini*. Ponadto przebadano materiały typowe dla 21 gatunków reprezentujących sześć z dziesięciu analizowanych w pracy rodzajów plemienia.

Materiały wykorzystane do badań wypożyczone zostały z następujących placówek naukowych oraz prywatnych kolekcji (lista podana wraz z używanymi w tekście akronimami, w większości przyjętymi za Aukema i Rieger, 1995):

AMNH - American Museum of Natural History, Nowy Jork, USA;

BMH - Bishop Museum, Honolulu, Hawaje, USA;

- BMNH - Museum of Natural History, Londyn, Wielka Brytania;
- BL - kolekcja autorki, Zakład Zoologii, Uniwersytet Opolski, Opole, Polska;
- HNHM - Hungarian Natural History Museum, Budapeszt, Węgry;
- EH - kolekcja Ernsta Heissa, Innsbruck, Austria;
- ISNB - Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruksela, Belgia;
- JP - kolekcja Jeana Péricarta, Montereau, Francja;
- MCSN - Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria", Genua, Włochy;
- MNHN - Muséum National d'Histoire Naturelle, Paryż, Francja;
- MHNG - Muséum d'Histoire Naturelle, Genewa, Szwajcaria;
- MRAC - Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgia;
- MVMA - Museum of Victoria, Natural History, Abbotsford, Victoria,
Australia;
- MZLU - Museum of Zoology, Lund University, Szwecja;
- NHMW - Naturhistorisches Museum Wien, Austria;
- NHRS - Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, Sweden;
- NKUM - Nankai University, Department of Biology, Tianjin, Chiny;
- NMBZ - National Museum, Bulawayo, Zimbabwe;
- NMSA - Natal Museum, Pietermaritzburg, Republika Południowej Afryki;
- NSMT - National Science Museum (Natural History), Tokio, Japonia;
- PPRI - Plant Protection Research Institute, Pretoria, Republika Południowej
Afryki;
- QMBA - Queensland Museum, South Brisbane, Australia;
- REL - kolekcja Rauno E. Linnavuori, Helsinki, Finlandia;
- RMNH - Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, Holandia;
- SAM - South Australian Museum, Adelaide, Australia;

TMP - Transvaal Museum, Pretoria, Republika Południowej Afryki;

USNM – United States National Museum of Natural History, Waszyngton,
USA;

ZMAN - Zoölogisch Museum, University of Amsterdam, Holandia;

ZMAS - Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg,
Rosja;

ZMHB - Zoologisches Museum, Humboldt Universität, Berlin, Niemcy;

ZMPA – Muzeum i Instytut Zoologii, Polska Akademia Nauk, Warszawa,
Polska;

ZSMC - Zoologische Staatssammlung, Monachium, Niemcy.

3.2. Opisy taksonomiczne i morfologia

Opisy rodzajów przeprowadzono w oparciu o dostępny materiał reprezentujący gatunki typowe. W przypadku rodzaju *Allocader* Drake przebadano materiały innego gatunku tego rodzaju, ze względu na fakt, iż materiały typowe *Allocader leai*, gatunku typowego dla rodzaju, zostały wypożyczone ponad 10 lat temu przez G. Cassisa i do tej pory nie zwrócone (informacja listowna od kuratora zbiorów w QMBA G.B. Monteitha). Również do opisu rodzaju *Pseudophatnoma* Blöte wykorzystano głównie cechy nowego gatunku *Pseudophatnoma laosana* B. Lis (okaz pochodzi z BMH w Honolulu), gdyż niemożliwe było wypożyczenie typowego gatunku *Pseudophatnoma corniculata* z RMNH w Leiden z powodu trwającej w tym muzeum przeprowadzki do nowego budynku (listowna informacja od kuratora *Heteroptera* J. van Tola). Dla wszystkich badanych gatunków starano się

dotrzeć do materiałów typowych (holotypy, syntypy lub lektotypy); nie udało się jedynie uzyskać materiałów typowych dla gatunków reprezentujących monotypowy rodzaj *Cyperobia* Bergroth (prawdopodobnie zaginęły - Drake i Ruhoff, 1965). W przypadku rodzaju *Cyperobia* do analizy wykorzystano okazy przechowywane w kolekcjach BMNH i HNHM.

Materiał opracowywano przy użyciu standardowego sprzętu optycznego; rysunki i pomiary wykonywano bezpośrednio spod mikroskopu stereoskopowego "Olympus SZH-10" i mikroskopu "Biolar"; ilustracje poszczególnych części ciała różnych taksonów wykonywano w tej samej skali. W razie potrzeby wykonywano trwałe preparaty mikroskopowe struktur genitalnych, czułek, odnóży oraz skrzydeł drugiej pary (z zastosowaniem standardowych metod, np. Carayon, 1969; Borowiec, 1982).

3.3. Analiza filogenetyczna

Analiza filogenetyczna została przeprowadzona w oparciu o metody taksonomii kladystycznej, której zasady zostały podane w wielu pracach dotyczących tej tematyki (Hennig, 1965, 1966; Nelson i Platnick, 1981; Wiley, 1981; Watrous i Wheeler, 1981; Wiley i inni, 1991; Forey i inni, 1992). Analiza ta została dokonana z zastosowaniem programu komputerowego HENNIG86 w wersji 1.5 (Farris, 1988). Do interpretacji graficznej uzyskanych wyników zastosowano program CLADOS w wersji 1.2 (Nixon, 1992). Do analizy filogenetycznej na poziomie rodziny wykorzystano cechy przedstawicieli wszystkich plemion wyróżnianych w obrębie *Tingidae*: *Cantacaderini* (*Cantacader quadricornis*), *Phatnomatini* (*Phatnoma costalis*),

Tingini (*Tingis cardui*), *Ypsotingini* (*Dictyonota strichnocera*) i *Litadeini* (*Litadea delicatula*); jako grupę zewnętrzną w tej analizie zastosowano rodzinę *Vianaididae* (*Anommatocoris coleopratus*). Do analizy filogenetycznej na poziomie plemienia wykorzystano cechy rodzajów należących do *Cantacaderini*: *Allocader* (*Allocader cordatus*), *Australocader* (*Australocader kerzhneri*), *Cantacader* (*Cantacader quadricornis*), *Carldrakeana* (*Carldrakeana tindalei*), *Ceratocader* (*Ceratocader armatus*), *Cyperobia* (*Cyperobia carectorum*), *Nectocader* (*Nectocader gounellei*), *Pseudophatnoma* (*Pseudophatnoma laosana*), *Stenocader* (*Stenocader tingidoides*), *Teratocader* (*Teratocader magnificus*); grupy zewnętrzne w tym przypadku stanowili przedstawiciele podrodziny *Tinginae* (*Tingis cardui*) i plemienia *Phatnomatini* (*Phatnoma costalis*).

Wykaz przebadanego materiału podany został w części katalogowej pod poszczególnymi taksonami należącymi do *Cantacaderini* (w nawiasie podano ilość przebadanych okazów oraz akronimy kolekcji, skąd pochodziły; litery ST, HT, PT, LT oznaczają odpowiednio - syntyp, holotyp, paratyp, lektotyp); oprócz tego do badań posłużył następujący materiał:

z plemienia *Cantacaderini*:

Cantacader sp. (3 ok., BMNH; 25 ok. NSMT; 3 ok., MNHN; 97 ok., BMH; 10 ok., NHMW; 1 ok., ZMAN; 4 ok., MZLU; 2 ok., ZMAS; 3 ok., EH; 43 ok., HNHM; 1 ok., REL; 5 ok., ZMPA; 7 ok., JP; 4 ok., BL);

z plemienia *Phatnomatini*:

Phatnoma costalis (2 ok., MZLU; 1 ok., NHMW); *P. laciniatum* (1 ok., MZLU; 1

ok., MNHN); *P. veridica* (1 ok., ZSMC); *Phatnoma* sp. (3 ok., HNHM; 1 ok., MNHN; 11 ok., BMH);

Cnemiandrus typicus (50 ok., BMH);

Gonycentrum coronatum (6 ok., MZLU);

Microcader unicastatus (8 ok., HNHM); *Microcader thai* (3 ok., BMH);

Indocader loebli (5 ok., HNHM; PT, EH);

Eocader vergrandis (PT, HNHM);

Ulmus drakei (1 ok., HNHM); *U. eteosus* (1 ok., MNHN); *U. testudineatus* (1 ok., HNHM);

Taphnoma tuberculum (1 ok., NKUM);

z plemienia *Tingini*:

Tingis cardui (4 ok., BL);

Acalypta gracilis (2 ok., BL);

Dictyla echii (4 ok., BL); *Dictyla humuli* (1 ok., BL);

Agramma femorale (11 ok., BL);

Lasiacantha capucina (7 ok., BL);

Stephanitis oberti (2 ok., BL);

Campylosteira verna (2 ok., BL);

Galeatus affinis (2 ok., BL);

Orotingis intermedius (3 ok., ZSMC);

Paracopium assimile (1 ok., MNHN);

Copium clavicorne (2 ok., BL);

Habrochila sp. (1 ok., NMSA);

Belenus dentatus (1ok., ZMAS);

z plemienia *Ypsotingini*:

Dictyonota strichnocera (3 ok., BL);

Dictyonota fuliginosa (1 ok., BL);

Kalama tricornis (2 ok., BL);

Derephysia foliacea (2 ok., BL);

Derephysia cristata (2 ok., BL);

z plemienia *Litadeini*:

Litadea delicatula (2 ok., BMNH).

4. Wyniki badań

4.1. Morfologia

Głowa

Wszystkie gatunki *Cantacaderini* charakteryzują się trójkątną w zarysie, wydłużoną w części preokularnej głową (rys. 10); jej szczyt może sięgać poza drugi człon czułków (*Nectocader*, *Teratocader* – rys. 48 i 52) lub też może być ona krótsza (*Cantacader*, *Ceratocader*, *Pseudophatnoma* – rys. 49, 46 i 53), a poza drugi człon czułków wystają tylko silnie wydłużone bukule. Oczy są duże, umieszczone po bokach głowy, a z powodu jej silnego wydłużenia wydają się leżeć z tyłu, które to wrażenie potęguje dodatkowo ukrycie tylnej części głowy pod przednią częścią pronotum (rys. 8). Przyoczka nie występują zarówno u *Cantacaderini*, jak i u pozostałych *Tingidae*.

Przedstawiciele rodziny *Tingidae* charakteryzują się występowaniem na głowie wyrostków, których liczba waha się od 2 do 9 (czasem ich brak, np. u *Dictyla echii*). Zgodnie z zaproponowanym przez Froeschnera (1996) nazewnictwem, wyróżnia się wyrostki nieparzyste: dorsomedialny i klypealny (czasem występuje pomiędzy nimi dodatkowy nieparzysty wyrostek np. u przedstawicieli rodzaju *Ulmus* Distant) oraz trzy pary wyrostków parzystych: tylne - potyliczne, środkowe - czołowe (frontalne) i przednie – jugalne (rys. 13).

U wszystkich *Cantacaderini* na głowie występują dwie pary wyrostków: przednie i tylne, a ich rozmieszczenie względem siebie wydaje się być cechą

charakterystyczną plemienia (rys. 10). Porównując ich położenie ze schematem podanym przez Froeschnera (1996) trudno stwierdzić, czy wyrostki przednie to wyrostki jugalne czy frontalne, gdyż mogą one mieć położenie analogiczne do tych pierwszych (*Cyperobia* – rys. 42), lub drugich (*Cantacader* – rys. 49), dlatego też w niniejszej pracy nazywane one będą wyrostkami jugalno-frontalnymi. Również tylna para może zajmować położenie typowe dla wyrostków frontalnych (*Nectocader* – rys. 48), lub może być przesunięta ku tyłowi głowy i leżeć niemal pomiędzy oczami (*Pseudophatnoma* – rys. 51), z tego względu wyrostki te nazywane będą wyrostkami preokularnymi. Jest bardzo prawdopodobne, że wyrostki występujące u przedstawicieli *Cantacaderini*, to rzeczywiście wyrostki jugalne i frontalne, gdyż w poszczególnych rodzajach możemy zaobserwować stopniowe przemieszczanie się tych wyrostków ku tyłowi głowy, od położenia typowego (*Cyperobia*) aż do pojawienia się takiego układu, jaki występuje w rodzaju *Cantacader*, u którego tylna para leży niemal między oczami, a przednia tylko nieco przed nimi. Przemieszczanie się wyrostków ku tyłowi głowy odbywa się głównie kosztem skracania odcinka głowy znajdującego się między oczami a tylną parą wyrostków.

U *Cantacaderini* zasadnicze różnice dotyczą ułożenia wyrostków i ich wielkości. I tak: wyrostki przylegają do powierzchni głowy (np. *Cantacader afzelii*) lub są wzniesione (np. *Cantacader quadricornis*), a w skrajnych wypadkach mogą być uniesione niemal do pionu (*Ceratocader armatus*); są cienkie i delikatne (np. *Cantacader afzelii* – rys. 49) lub grube (*Ceratocader armatus* - rys. 46) i wreszcie mogą być bardzo długie (*Cantacader subtilis* – rys. 10) lub krótkie i bulwkowate (*Allocader leai*).

Powierzchnia głowy jest zwykle drobno punktowana, sporadycznie granulowana (*Stenocader tingidoides*).

Na brzusznej powierzchni głowy, po obu stronach nasadowej części kłujki, znajdują się dwie silnie wydłużone bukule (rys. 9 i 15), które sięgają, nieraz znacznie (*C. tenuipes*), poza szczyt głowy. Blaszki bukul mają strukturę siatkowatą, przeciętnie są utworzone przez 3-4 rzędy oczek (rys. 15). Bukule tworzą początek kanału, w którym leży kłujka i labrum. Bukule w przedniej części są do siebie zbliżone (czasem się stykają), w tylnej oddalają się od siebie; ich przednie końce bywają zaokrąglone (*C. afzeli*) lub też kątowo zakrzywione (*C. tenuipes*).

Oprócz wyrostków na głowie u *Tingidae* dość często występują niewielkie kolce u nasady czułków. Mogą one mieć różną długość i grubość (rys. 10 i 13). Kolce występują u prawie wszystkich gatunków *Cantacaderini* i *Phatnomatini*, a także u wielu przedstawicieli *Tinginae*.

Głowa u przedstawicieli plemienia *Phatnomatini* (rys. 13 i 16) jest podobnie wydłużona w jej preokularnej części, jak u *Cantacaderini*, jednak występują tu znaczne różnice w liczbie wyrostków na głowie: od dwóch (*Cnemiandrus typicus*) do dziewięciu (*Ulmus eteosa*). Cechą charakterystyczną plemienia jest występowanie wyrostków nieparzystych, leżących w linii środkowej głowy. Wyrostki u *Phatnomatini* różnią się długością, grubością, jak również rozmieszczeniem względem siebie. Ze względu na ich umiejscowienie wyróżniamy wyrostki parzyste: potyliczne, frontalne i jugalne, oraz wyrostki nieparzyste: dorsomedialny i klypealny, a także (wcześniej wspomniany) dodatkowy wyrostek między nimi (rys. 13). Bukule mają różne kształty i wielkość. Wolne, wystające poza szczyt głowy

końce bukul stykają się swoimi grzbietowymi krawędziami. Głowa jest trójkątna, sięga zwykle poza drugi człon czułków (rys. 13 i 53) i sprawia wrażenie nieco masywniejszej niż głowa *Cantacaderini*. Oczy znajdują się w tylnej części głowy, jak u *Cantacaderini*, lecz są stosunkowo mniejsze.

Największa różnorodność w kształcie głowy występuje w podrodzinie *Tinginae*. U części rodzajów głowa jest wydłużona w części preokularnej i może nawet sięgać końca drugiego członu czułków (*Dictyonota* – rys. 12); ma ona wtedy podobny kształt, jak głowa przedstawicieli podrodziny *Cantacaderinae*, a czułki umieszczone są po bokach głowy. U sporej liczby rodzajów (np. *Tingis*, *Copium*) głowa jest w zarysie kwadratowa (rys. 11), a czułki są osadzone frontalnie. Liczba wyrostków na głowie waha się od 2 (*Agramma confusum*) do 5 (*Tingis cardui* – rys. 11), z wyjątkiem rodzaju *Ogygotingis*, u którego występuje 7 wyrostków (Drake i Davis, 1960); czasem wyrostków brak (*Dictyla echi*). Wyrostki różnią się długością i grubością, a także rozmieszczeniem względem siebie i stopniem przylegania do powierzchni głowy; spotyka się też dichotomiczne rozwidlenie ich końców (*Belenus*). Ze względu na umiejscowienie wyróżniamy wyrostki parzyste: potyliczne i frontalne, oraz nieparzysty wyrostek dorsomedialny (rys. 11). Blaszkowate bukule (siatkowate lub punktowane) zwykle nie wystają poza szczyt głowy (rys. 17); stykają się przednimi końcami wzdłuż linii grzbietowej, obejmując nadustek i zamykając od przodu kanał rostralny (*Tingis*, *Dictyla*). U wszystkich gatunków *Ypsotingini* bukule są krótkie i nie sięgają przedniej krawędzi głowy, a nadustek pozostaje wolny (rys. 18). Występują różnice zarówno w kształcie bukul (zwykle ich przednie końce są zaokrąglone), jak i w wielkości ich blaszek. Oczy są duże, umieszczone po bokach głowy,

choć czasem leżą bardziej frontalnie (np. *Perissonemia*).

Czułki w całej rodzinie *Tingidae* są czteroczłonowe. Pomiedzy trzecim i czwartym członem występują dodatkowe skleryty o charakterze wstawek (Zrzawy, 1990). U przedstawicieli plemienia *Cantacaderini* wstawek brak, co różni je od pozostałych *Tingidae*.

Czułki *Cantacaderini* zwykle są długie i delikatne; drugi człon jest krótszy od pierwszego, trzeci zazwyczaj bardzo długi i cienki, czwarty również stosunkowo krótki, zaopatrzony w nieliczne, długie, sterczące włosy, szczególnie widoczne w przedniej części (rys. 10). Pozostałe człony są raczej pozbawione widocznego owłosienia, chociaż niekiedy (*Cantacader afzelii*) również na trzecim członie występują krótkie, nieliczne włoski, rozmieszczone rzadko, lecz równomiernie wzdłuż całej jego długości. Istotną cechą jest występowanie różnic w długości i grubości trzeciego członu czułek u różnych płci w obrębie tego samego gatunku: u samców trzeci człon jest dłuższy i grubszy niż u samic, np. *C. afzelii* – dł. u samców: 1,75-1,83; u samic: 1,01-1,13; *C. tenuipes* – dł. u samców: 1,92-2,06; u samic – 1,43-1,54; *C. quadricornis* - dł. u samców: 1,2-1,65 mm; u samic: 1,0-1,3 mm. Dodatkowe różnice dymorficzne mogą występować w owłosieniu trzeciego członu czułek, który u samców z rodzaju *Cantacader* pokryty jest licznymi, delikatnymi, spłaszczonymi włoskami widocznymi na preparatach mikroskopowych (przy powiększeniu 480 x), u samic tych włosków brak.

Budowa czułek u *Phatnomatini* jest podobna do *Cantacaderini*, choć zwykle owłosione są wszystkie człony, z tym że na czwartym członie włoski są wyraźnie dłuższe (rys. 13). Tutaj również może występować dymorfizm płciowy wyrażający się zmienną długością czułek, np. u *Thaicader*

burckhardti (Péricart, 1991).

Podobnie, jak w przypadku głowy, również w budowie czułków w podrodzinie *Tinginae* występują ich najliczniejsze modyfikacje. Zwykle dwa pierwsze człony są najkrótsze (rys. 11), jednakże zaznacza się tendencja do wydłużania pierwszego członu (np. *Habrochila*) oraz zmiany stosunku długości między trzecim i czwartym członem, na korzyść tego ostatniego (*Copium*, *Paracopium*, *Orotingis*). Czulki mogą być długie i cienkie (np. *Stephanitis*) lub grube (*Dictyonota* – rys. 12) aż do ekstremalnie pogrubionych dwóch ostatnich członów (*Copium*). Również owłosienie czułków bywa bardzo różnorodne: włoski występują tylko na czwartym członie (*Dictyla humuli* i wiele innych) lub owłosione są wszystkie człony (np. *Galeatus spinifrons*). Czasem włosy wyrastają z bulwkowatych tworów kutikularnych na czułkach (np. *Dictyonota strichnocera* – rys. 12).

W kłujce u wszystkich *Tingidae* można wyróżnić cztery segmenty. Główne różnice w budowie kłujki dotyczą właściwie tylko jej długości: u *Tinginae* kłujka przeważnie nie wystaje poza segmenty tułowia, a sporadycznie dochodzi do I segmentu genitalnego (np. u *Ypsotingis*; Drake i Davis, 1960). Najkrótsza sięga zaledwie do środka śródpiersia (*Agramma femorale*). U *Cantacaderini* zwykle jest długa, przeważnie sięga III lub IV segmentu odwłoka, a czasem do I segmentu genitalnego (*Teratocader*), ale może też sięgać tylko za tylną krawędź zapiersia (*C. attenuatus*). U *Phatnomatini* kłujka zazwyczaj sięga między biodra III pary odnóży, niekiedy przekraczając tylko nieznacznie tylny brzeg zapiersia.

Tułów

Nie ma wśród wszystkich rodzin *Heteroptera* takiej różnorodności form, takiego nagromadzenia fantastycznych, czy też dziwacznych struktur występujących na pronotum, jak w rodzinie *Tingidae*.

Pod tym względem plemię *Cantacaderini* jest niezwykle ubogie, gdyż pronotum wszystkich gatunków ma bardzo jednolitą budowę. W jego przedniej części występuje wyraźny kołnierz, sięgający aż do oczu (rys. 8), czasem wydłużony i podniesiony w środkowej części tworząc niewielki kaptur (*Ceratocader* – rys. 46). Poniżej kołnierza występują gładkie, czasem błyszczące powierzchnie zwane kalusami, które u większości gatunków są zagłębione i tworzą dwa wyraźne rowki (rys. 44). Tylna krawędź pronotum może być niemal prosta (*Cyperobia* – rys. 42), wydłużona wzdłuż żeberek bocznych wewnętrznych (*Ceratocader* – rys. 46), lub wydłużona wzdłuż żeberka środkowego (*Cantacader* – rys. 49). W tym ostatnim przypadku zwykle całkowicie zakrywa tarczkę (rys. 49 i 52), w pozostałych przypadkach przynajmniej tylna część tarczki jest odkryta (rys. 42, 46 i 48).

Tarczka jest zaopatrzona w sterzący wyrostek w jej tylnej części (*Australocader* – rys. 14 i 45) lub jej powierzchnia jest całkowicie płaska (*Pseudophatnoma* – rys. 53).

Paranota mogą być bardzo wąskie, niemal żeberkowate (*Cyperobia* – rys. 42), lub szerokie (np. *Cantacader laticollis*), ich brzegi mogą być proste lub sinusoidalnie wygięte (*Stenocader* – rys. 43), mogą wreszcie być zaopatrzone w zęby (*Pseudophatnoma* – rys. 51) lub kolce (*Ceratocader* – rys. 46); czasem tworzą dwa mniej lub bardziej wyraźne płyty (*Pseudophatnoma*, *Teratocader* – rys. 51 i 52).

Dysk pronotum form długoskrzydłych jest wypukły w środkowej części (rys. 8), u form krótkoskrzydłych jest niemal płaski (rys. 50). Pronotum zaopatrzone jest w pięć żeberk: parę bocznych zewnętrznych, parę bocznych wewnętrznych i żeberko środkowe (rys. 8). Żeberka boczne zewnętrzne występują tylko u przedstawicieli plemienia *Cantacaderini*, gdzie mogą być długie (*C. afzeli*) lub bardzo krótkie (*C. vandenplasi*), nigdy jednak nie przekraczają kalusów. Żeberka boczne wewnętrzne *Cantacaderini* są wykształcone w charakterystyczny sposób: biegną one wzdłuż całego pronotum, aż do przedniego końca kołnierza i są przerwane na kalusie (rys. 8). U *Phatnomatini* i w podrodzinie *Tinginae* żeberka nigdy nie występują na kołnierzu kończąc się przed kalusami (rys. 53 i 54). U większości taksonów *Cantacaderini* występuje pięć żeberk. Niekiedy obecne są trzy żeberka (brak żeberk bocznych zewnętrznych - *Allocader*, *Cantacader hulstaerti*), lub tylko żeberko środkowe (żeberka boczne wewnętrzne widoczne tylko w przedniej części kołnierza - *Cantacader bomansi*). Żeberka mogą być dość płaskie, wałeczkowate (*C. afzeli*) lub wysokie, blaszkowate (*C. tenuipes*). W obrębie jednego gatunku u form krótkoskrzydłych żeberka są zawsze niższe niż u form długoskrzydłych; zmienia się również kształt żeberk bocznych wewnętrznych: u form długoskrzydłych żeberka te biegną łukowato i są wygięte na zewnątrz w środkowej części (rys. 49), zaś u form krótkoskrzydłych żeberka biegną prawie równoległe (rys. 50).

Pronotum *Phatnomatini* również jest stosunkowo mało urozmaicone, jednakże wykazuje większą różnorodność, niż pronotum *Cantacaderini*. Cechą wspólną dla wszystkich *Phatnomatini* jest prosty tylny brzeg pronotum i odkryta tarczka (rys. 53). Pronotum może być trójżeberkowe lub

jednożeberkowe, a żeberka boczne (odpowiadające żeberkom bocznym wewnętrznym *Cantacaderini*) sięgają najwyżej do kalusów i nigdy nie występują na kołnierzu (rys. 53). Paranota mogą być wąskie lub szerokie, ich brzegi mogą być proste, zaokrąglone lub sinusoidalnie wygięte, wreszcie mogą być zaopatrzone w zęby lub kolce. Często dysk pronotum ma inną strukturę niż paranota, np. paranota są utworzone z dużych oczek o jasnej barwie, a dysk pronotum jest błyszczący, czarny i punktowany. Pronotum o takiej strukturze spotykane jest w podrodzinie *Tinginae* (np. *Dictyla*), nigdy zaś w plemienu *Cantacaderini*, u których dysk pronotum i paranota mają podobną wielkość oczek, czasem tylko różnią się odcieniem barwy - zwykle dysk pronotum ma nieco ciemniejszy odcień niż paranota.

W podrodzinie *Tinginae* występują wszystkie możliwe kombinacje niżej wymienionych cech: paranota wąskie, żeberkowate do bardzo szerokich, czasem nieobecne; rozciągnięte na boki lub podwinięte do góry, niekiedy leżące płasko na pronotum; ich boki mogą być proste, zaokrąglone, zaopatrzone w kolce, zęby, długie lub krótkie włosy; podobnie żeberka mogą być niskie, wałeczkowate lub bardzo wysokie, blaszkowate; wygięte na zewnątrz lub do wewnątrz, ponadto żeberko środkowe może tworzyć różnej wielkości kaptury lub rozszerzać się w fantastyczne, kuliste wypukłości.

Wśród tej różnorodności kształtów i form daje się zauważyć pewien zespół wspólnych cech: tylny brzeg pronotum mniej (*Campylosteira*, *Derephysia*) lub bardziej (*Tingis*, *Dictyla*) wydłużony, zwykle w trójkątnej płytce przykrywającej tarczkę (rys. 54); żeberka trzy (para bocznych wewnętrznych i środkowe), jedno (tylko środkowe) lub ich brak, nigdy nie występują na kołnierzu (pod tym względem są podobne do żeberk

Phatnomatini).

Sternity tułowiowe mogą być gładkie i błyszczące, w różnym stopniu punktowane lub też pokryte oczkami podobnymi do tych, z jakich utworzone są półpokrywy. Wszystkie epimeryty i episternity rozwinięte są w postaci płatów okrywających boczne powierzchnie bioder. Pomiedzy każdym epimerytem i episternitem zachowuje się szczelina (szew pleuralny), która u wielu przedstawicieli *Cantacaderini* w części proksymalnej zaopatrzona jest w wywinięty płatkowaty wyrostek.

Pomiedzy biodrami nóg sternity posiadają blaszkowate struktury tworzące rowek, w którym umieszczona jest kłujka (rys. 9). Struktury te mogą być niskie, żeberkowate lub też wysokie, silnie rozwinięte, utworzone przez kilka rzędów oczek.

Na brzusznej stronie tułowia znajdują się także ujścia gruczołów zapachowych. Mogą się one znajdować w pobliżu bioder trzeciej pary nóg i mieć postać różnie wykształconych, lejkowatych struktur (część *Tinginae* i *Phatnomatini*), mogą być przesunięte ku bocznym krawędziom metasternitów i mieć postać szczelinowatą (*Cantacaderini* – rys. 9 i 14) lub ujście ich może być całkowicie niewidoczne (*Ypsotingini*).

Skrzydła

Pierwsza para skrzydeł *Tingidae* jest przekształcona w siatkowate półpokrywy, utworzone z mniejszych lub większych oczek, przy czym membrana ma podobną strukturę, do pozostałej część półpokrywy (rys. 19). Częściowo błoniasta membrana występuje u większości przedstawicieli plemienia *Cantacaderini* (rys. 46); najlepiej jest ona widoczna u

długoskrzydłych form *Cyperobia carectorum*, u których stanowi ona połowę powierzchni pola suturalnego.

Ogólny schemat budowy półpokrywy u *Tingidae* jest bardzo jednolity. Można na niej wyróżnić kilka powierzchni, nazywanych polami, oddzielonych od siebie żyłkami (rys. 19 i 20).

W podrodzinie *Tinginae* i plemieniu *Phatnomatini* wyróżnia się pole zewnętrzne - kostalne, znajdujące się między żyłką biegnącą przednim brzegiem skrzydła (przeważnie uważaną przez autorów za subkostę), a żyłką nazywaną hypokostą; pole boczne - subkostalne, leżące między hypokostą a żyłką powstałą ze zlania żyłki radialnej i medialnej (R+M); pole środkowe - dyskoidalne, leżące między żyłką R+M a żyłką kubitalną i pole wewnętrzne - suturalne - odpowiednik membrany - leżące za żyłką kubitalną i żyłką powstałą ze zlania żyłki R+M z żyłką kubitalną (R+M+Cu) a tylnym brzegiem skrzydła (rys. 19 i 20). U niektórych przedstawicieli *Tinginae* na polu suturalnym widoczna jest żyłka postkubitalna odchodząca od kubitalnej i biegnąca wzdłuż tylnego brzegu tego pola (Drake i Davis, 1960; Péricart, 1983).

Z danych literaturowych (Drake i Davis, 1960; Péricart, 1983) wynika, że struktura nazywana powszechnie u *Tingidae* hypokostą, nie jest tym samym co hypokosta występująca w innych rodzinach *Heteroptera*. Właściwa hypokosta u *Cimicomorpha* definiowana jest jako wentralne rozwinięcie subkosty lub żyłki powstałej ze zlania subkosty i koster (Schuh i Slater, 1995). Analizując budowę skrzydła przedstawicieli rodziny *Tingidae* można zauważyć, że to co do tej pory nazywane było hypokostą to subkosta, natomiast właściwa hypokosta to blaszka (zaopatrzona w jeden lub dwa

rzędy oczek) wyrastająca wentralnie z subkosty i nazywana u *Tingidae* do tej pory polem hypokostalnym lub blaszką hypokostalną (rys. 14 i 38). Z tego też względu żyłka biegnąca brzegiem skrzydła powinna być nazywana żyłką kostalną, a nie żyłką subkostalną. Ponieważ jednak większość heteropterologów uważa, że wzdłuż przedniego brzegu skrzydła pluskwiaków różnoskrzydłych biegnie subkosta (Betts, 1986), tak więc żyłka (czasem niezwykle trudna do wyróżnienia) biegnąca tym brzegiem u *Tingidae*, jest prawdopodobnie tylko pogrubieniem zewnętrznych ścianek brzegowych oczek pola kostalnego i jako taki twór nie może być utożsamiana z właściwą żyłką kostalną.

Międykrywki są dobrze rozwinięte w podrodzinie *Cantacaderinae*, chociaż u form krótkoskrzydłych dochodzi do zlewania się szwu klawokorialnego (rys. 8 i 44). W podrodzinie *Tinginae* międykrywki są w różnym stopniu zredukowane (rys. 19) i nieco zagięte ku dołowi, dzięki czemu prawdopodobnie owady te mają ułatwiony proces rozkładania skrzydeł do lotu, co mogłoby być utrudnione z powodu przykrycia międykrywek przez silnie wydłużony tylny brzeg pronotum.

U przedstawicieli plemienia *Cantacaderini* półpokrywa wyposażona jest w dodatkowe, specyficzne tylko dla tego taksonu elementy.

Na dolnej stronie skrzydła, w pobliżu jego nasady, biegną łukiem dwa poprzeczne, wałeczkowate zgrubienia tworzące rowek, które następnie przechodzą w dwie równoległe żyłki, ciągnące się wzdłuż całego przedniego brzegu skrzydła (rys. 9, 14 i 38). Rowek ten, według Froeschnera (1996), wspomaga wyprowadzanie wydzieliny gruczołów zapachowych na powierzchnię skrzydła, gdyż stanowi jak gdyby przedłużenie szczelinowatego

ujścia tych gruczołów. Hipoteza ta wydaje się być słuszna, szczególnie w przypadku bardzo szerokich skrzydeł, a właściwie szerokiego pola kostalnego (np. *Nectocader*), gdy substancja zapachowa może mieć utrudnioną drogę przy wydostaniu się spod tych szerokich skrzydeł.

Pomiędzy żyłkami biegnącymi brzegiem skrzydła u *Cantacaderini* znajduje się pojedynczy rząd oczek nazywany polem stenokostalnym (rys. 9 i 20). Oczka tworzące pole stenokostalne mają zwykle znacznie regularniejszy kształt niż pozostałe, są w zarysie kwadratowe, mogą być mniejsze lub większe od oczek pola kostalnego, a ich ścianki grubsze i masywniejsze. Ponieważ u przedstawicieli plemienia *Cantacaderini* występuje podobnie, jak u innych *Tingidae*, ukształtowane pole hypokostalne, łatwo więc prześledzić przebieg żyłki subkostalnej, która to pole wykształciła i równocześnie zauważyć, że poza żyłką subkostalną, wzdłuż przedniego brzegu skrzydła biegną jeszcze dwie dodatkowe żyłki pola stenokostalnego. Wewnętrzna z tych żyłek uważana była błędnie za żyłkę subkostalną, odpowiadającą żyłce biegnącej brzegiem skrzydła u przedstawicieli podrodziny *Tinginae* i plemienia *Phatnomatini*. Żyłka ta jednak, ze względu na jej charakter i przebieg, jest tworem swoistym tylko dla omawianej grupy owadów i jako taka nie może być homologizowana z żadną z żyłek występujących na półpokrywach u pluskwiaków różnoskrzydłych. Biegnie ona wzdłuż przedniego brzegu skrzydła, a następnie załamuje się szerokim łukiem do wewnątrz tuż przed jego nasadą i łączy się z dolną żyłką blaszki hypokostalnej (rys. 9, 14 i 38). Ponieważ żyłka ta jest znacznie bardziej wypukła po wentralnej stronie półpokrywy, jej wykształcenie spowodowało uniesienie pola stenokostalnego ku górze, co dodatkowo może ułatwiać

odprowadzanie substancji zapachowych na zewnątrz.

Brzegiem skrzydła u *Cantacaderini* biegnie, podobnie jak u pozostałych przedstawicieli rodziny, żyłka powstała ze zgrubienia zewnętrznych ścianek oczek pola stenokostalnego. Zamknięcie wąskiego pola stenokostalnego między dwoma żyłkami spowodowało uporządkowanie oczek; podobnie uporządkowane oczka występują na tylnym brzegu pola suturalnego u przedstawicieli podrodziny *Tinginae*, gdzie jeden rząd oczek zostaje odcięty od brzegu skrzydła przez żyłkę postkubitalną.

Skrzydła pierwszej pary u *Cantacaderini* są stosunkowo jednolite, różnice dotyczą jedynie szerokości pola kostalnego, które może być bardzo szerokie (*Teratocader*, *Nectocader*) lub silnie zredukowane (*Cantacader angustecostatus*) oraz obecności poprzecznych żyłek na polu dyskoidalnym i subkostalnym (rys. 42). Równie jednolita jest tworząca je sieć oczek, drobnych i mniej więcej jednakowej wielkości, ułożonych bezładnie na całej powierzchni skrzydeł.

W przypadku plemienia *Phatnomatini*, oraz podrodziny *Tinginae*, oczka mogą być bardzo drobne (*Agramma*) lub bardzo duże (*Galeatus*), jak również ich wielkość może być zróżnicowana w obrębie jednej półpokrywy, np. duże oczka tworzą pole kostalne i suturalne, a małe budują pole dyskoidalne i subkostalne (np. *Microcader* z *Phatnomatini*, *Dictyla* z *Tinginae*).

Podobnie jak przedplecze, również półpokrywy u *Tinginae* wykazują największą różnorodność budowy. Półpokrywy mogą mieć rozmaite kształty, pole kostalne może być bardzo szerokie (*Ammianus*) lub przebiegać w postaci wąskiego żeberka, ponadto może być ono podgięte do góry lub nawet leżeć na polu subkostalnym; brzegi półpokryw mogą być zaopatrzone w zęby lub

kolce; ich końce dystalne mogą być kątowo zakrzywione; wreszcie pole dyskoidalne może mieć jedno lub dwa wybrzuszenia (*Dictyla*). Mimo jednolitego zabarwienia półpokryw (różne odcienie ochry i brązu, szczególnie u *Cantacaderini*), również pod tym względem stosunkowo najbardziej różnorodne są półpokrywy u *Tinginae*, u których mogą być one zaopatrzone w ciemne, poprzeczne pasy lub plamy, na przykład o odcieniu czerwonym. Inną tendencją zaznaczającą się u *Tinginae* jest zacieranie się granic między poszczególnymi polami, aż do wykształcenia niemal jednolitego tworzywa, dla którego bardziej właściwa byłaby nazwa pokrywy (*Agramma*).

Skrzydła drugiej pary u wszystkich *Tingidae* mają stosunkowo jednolitą strukturę użyłkowania (rys. 21, 22 i 23). Wzdłuż przedniego brzegu skrzydła, na dłuższym lub krótszym odcinku, biegnie żyłka subkostalna, następnie żyłka radialna i kubitalna połączone żyłką medialną, dalej dwie żyłki wtórne i widelkowato połączone żyłki postkubitalna i analna (Drake i Davis, 1960; Davis, 1961; Péricart, 1983).

Żyłka subkostalna w środkowym biegu jest silnie wypukła, gdyż stanowi element aparatu łączącego obie pary skrzydeł. W skrzydle pierwszej pary od strony wentralnej na szczycie międzykrywki występuje para wzniesień, pomiędzy którymi znajduje się szczelina, będąca miejscem zaczepu wypukłej subkosty skrzydła drugiej pary. Wzniesienia te nie występują u form o skrzydłach skróconych.

Różnice użyłkowania dotyczą w pierwszym rzędzie przebiegu żyłek radialnej i kubitalnej, które w plemieniu *Cantacaderini* biegną stosunkowo równoległe (rys. 21), u pozostałych *Tingidae* ich tylne końce są oddalone, ponadto żyłka radialna, tuż przed połączeniem z żyłką medialną, biegnie

sinusoidalnie, wpuklając się w kierunku wnętrza skrzydła, a następnie tworzy wypukłość w kierunku jego przedniego brzegu (rys. 22 i 23). Taki kształt żyłki radialnej jest charakterystyczny dla wielu rodzin należących do grupy *Cimicomorpha* (m.in. dla *Joppeicidae* i *Thaumastocoridae*) (Davis, 1961; Schuh i Slater, 1995). Inny jest również kształt żyłki medialnej, która u przedstawicieli *Cantacaderini* biegnie jako prosta, poprzeczna żyłka między żyłką radialną i kubitalną (rys. 21), natomiast u przedstawicieli podrodziny *Tinginae* i plemienia *Phatnomatini* tworzy łuk, stanowiący jak gdyby przedłużenie początkowego odcinka żyłki kubitalnej (rys. 22 i 23).

Najważniejszą różnicą w użyłkowaniu tylnej pary skrzydeł pomiędzy podrodziną *Tinginae* a *Phatnomatini* jest obecność u niektórych przedstawicieli tego plemienia (*Phatnoma*, *Gonycentrum*) pseudohamusa, czyli niewielkiego fragmentu dodatkowej łukowatej żyłki łączącej się z żyłką kubitalną w pobliżu jej nasadowego końca (jej położenie wskazuje na to, iż nie jest ona homologiczna z hamusem, występującym u niektórych *Cimicomorpha* – rys. 22). Obecność tej struktury u przedstawicieli plemienia *Phatnomatini* nie została do tej pory stwierdzona przez żadnego z autorów omawiających w swoich pracach budowę tylnego skrzydła w rodzinie *Tingidae*, co związane jest z faktem, że wszystkie badania dotyczące morfologii podrodziny *Cantacaderinae* były przeprowadzane na przedstawicielach plemienia *Cantacaderini*, a uzyskane wyniki bezkrytycznie stosowano do obu plemion tej podrodziny.

Odnóza

W całej rodzinie *Tinginae* odnóza mają bardzo podobną budowę: są raczej wysmukłe, pozbawione jakichkolwiek kolców czy zębów (wyjątek: *Lullius spinifemur* Drake; Drake i Ruhoff, 1965), u którego występuje kolec w przedniej części każdego uda), o dwuczłonowych stopach, przy czym pierwszy człon jest bardzo mały i niekiedy ulega częściowemu zlaniu z segmentem drugim (Drake i Davis, 1960). Stopy zakończone są dwoma pazurkami, które mogą od strony wewnętrznej być zaopatrzone w zęby, a pomiędzy pazurkami mogą występować parzyste parempodia (Schuh i Slater, 1995). W plemienu *Litadeini* drugi człon stopy ma kształt przyłgi, jest rozszerzony, okrągły, wypukły od strony grzbietowej, a wklęsły od strony brzusznej, na której dodatkowo występują długie włoski (Drake i Ruhoff, 1965). Golenie u *Tingidae* są wydłużone, zwykle dłuższe niż uda; szczególnie długie golenie występują u niektórych przedstawicieli rodzaju *Cantacader* (rys. 8), u którego występuje dodatkowo dymorfizm płciowy wyrażający się zmienną długością i grubością goleni w zależności od płci (samce mają dłuższe i grubsze golenie niż samice; Štusak, 1979). Golenie mogą być pokryte włosami na całej długości lub tylko w ich części dystalnej. Uda u przedstawicieli całej rodziny są raczej smukłe i nie wykazują tendencji do pogrubiania się, mogą być pokryte w różnym stopniu krótkimi włoskami lub też mogą być całkowicie ich pozbawione. U przedstawicieli plemienu *Cantacaderini* dystalna część krętarza zrasta się z proksymalną częścią uda, a staw krętarzowo-udowy nie funkcjonuje, mimo widocznego niekiedy śladu tego stawu w postaci zagłębienia lub ciemniejszej przepaski w jego miejscu, (co jest faktem nie stwierdzonym do tej pory przez żadnego z autorów

omawiających budowę odnóży u *Tingidae*). U pozostałych *Tingidae* staw ten wykształcony jest w sposób typowy, a dystalna część krętarza wydłużona jest w niewielki trójkątny wyrostek. Biodra mogą być stożkowate lub prawie kuliste (Drake i Davis, 1960).

Odwłok

Podobnie jak u większości *Heteroptera* odwłok *Tingidae* zbudowany jest z jedenastu segmentów, przy czym dwa ostatnie, silnie zredukowane i zmodyfikowane, tworzą niektóre elementy aparatu genitalnego, na przykład proktiger u samców. Segmenty VIII i IX u samic, a IX u samców to tak zwane segmenty genitalne, przekształcone w struktury związane z procesem rozrodu, zaś segmenty II-VII, typowo wykształcone, to segmenty pregenitalne (pierwszy segment jest zredukowany, dlatego też pierwszy widoczny segment odwłokowy jest w rzeczywistości segmentem drugim, w którego skład wchodzi również szczątkowy segment I).

Początkowe segmenty pregenitalne u reprezentantów rodziny *Tingidae* ulegają zlewaniu; i tak u *Cantacaderini* i u *Phatnomatini* zlewaniu uległy segmenty II i III, a w podrodzynie *Tinginae* segmenty II-IV (*Campylosteira*, *Tingis*), a nawet II-VI (*Stephanitis*) (Drake i Davis, 1960; Péricart, 1983; Froeschner, 1996).

Wszystkie przetchlinki odwłokowe (II-VIII) znajdują się na stronie brzusznej (rys. 24 i 26). Obok każdej przetchlinki, od strony wewnętrznej znajduje się niewielkie zagłębienie o gładkiej, często błyszczącej powierzchni (niewidoczne u niektórych przedstawicieli podrodziny *Tinginae*), będące

miejscem przyczepu mięśni.

Każdy segment pregenitalny *Tingidae* (z wyjątkiem *Cantacaderini*) oprócz tergitu i sternitu posiada dwie pary płytek bocznych, położonych grzbietowo po dwie z każdej strony tergitu; płytki te zestawione są ze sobą pod kątem ostrym i są zagięte do wewnątrz przykrywając od góry boczne krawędzie tergitu, w wyniku czego płytki wewnętrzne są wpuklone pomiędzy płytki zewnętrzne a tergity (rys. 26 i 27). Płytki te uważane były za płytki brzegowe odwłoka (*connexivum*) (Drake i Davis, 1960; Péricart, 1983), a dodatkowo, ze względu na swoje położenie, nazywane były paratergitami zewnętrznymi i wewnętrznymi. Nazwy te wskazywałyby na pochodzenie tych płytek od tergitów (przez wtórne oddzielenie się od nich), co zgodne jest z informacjami zawartymi w pracach dotyczących entomologii ogólnej (Szwanwicz, 1956; Razowski, 1996).

Zgodnie z najnowszą koncepcją (Sweet, 1996) boczne skleryty odwłoka *Hemiptera* mają pochodzenie pleuralne, dlatego też nazwane zostały epipleurytami (płytki boczne górne) i hypopleurytami (płytki boczne dolne, na nich umiejscowione są przetchlinki). Obecność w błonie pleuralnej dwóch oddzielnych sklerytów uważana jest za stan plezjomorficzny, wyjściowy dla wszystkich grup *Hemiptera* (Sweet, 1996).

W obrębie *Heteroptera*, ze względu na modyfikacje tego stanu wyjściowego, można wyróżnić trzy grupy (Sweet, 1996):

- grupa obejmująca *Enicocephalomorpha*, *Dipsocoromorpha*, *Nepomorpha*, *Cimicomorpha* i *Aradoidea*, dla której charakterystyczna jest obecność epipleurytów i hypopleurytów formujących płytki brzeżne odwłoka (*connexivum*);

- grupa, w której hypopleuryty ulegają zlaniu ze sternitami, a pomiędzy tergitami i epipleurytami znajduje się wpuklona do wewnątrz błona pleuralna (*Gerromorpha*);
- grupa, u której dochodzi do odwrócenia *connexivum*, wywinięcia ku górze bocznych sklerytów odwłoka, w wyniku czego hypopleuryty znajdują się na stronie grzbietowej, a epipleuryty wpuklone są do wewnątrz pomiędzy hypopleurytami a tergitami; przetchlinki mogą się znajdować na hypopleurytach, czyli na stronie grzbietowej lub wtórnie przesuwając się na sternity i występować na stronie brzusznej; dodatkową modyfikacją może być zanikanie epipleurytów; do tej grupy należą *Leptopodomorpha* i *Pentatomomorpha* (bez *Aradoidea*).

Obecność u większości *Tingidae* dwóch par płytek bocznych wywiniętych na stronę grzbietową do złudzenia przypomina sytuację panującą wśród *Leptopodomorpha* i *Pentatomomorpha*, pomimo niewątpliwej przynależności tej rodziny do grupy *Cimicomorpha*. Wydaje się, że przedstawiony w pracy Sweeta (1996) schemat tworzenia się położonych grzbietowo parzystych płytek u *Leptopodomorpha* i *Pentatomomorpha*, nie jest jedynym jaki może występować u *Heteroptera* i w różnych grupach mogą powstawać twory analogiczne do odwróconego *connexivum* występującego u tych dwóch grup pluskwiaków.

Skupiając się jedynie na *Cimicomorpha*, dla których, podobnie jak dla *Gerromorpha*, charakterystyczny jest również proces zlewania się hypopleurytów ze sternitami (np. *Miridae*), w wyniku którego pozostają tylko grzbietowo położone epipleuryty, to druga para grzbietowo położonych płytek

bocznych może powstawać w trojaki sposób:

- przez oddzielenie się od tergitów;
- przez oddzielenie się od epipleurytów;
- przez utworzenie dodatkowych sklerytów w błonie pleuralnej pomiędzy epipleurytami a tergitami.

Możliwa do przyjęcia byłaby także koncepcja, że dwie pary płytek bocznych u *Tingidae* to epipleuryty i hypopleuryty, które uległy wywinęciu w sposób podany przez Sweeta (1996), lecz przetchlinki nie przemieściły się wtórnie na sternity, gdyż tam właśnie powstały, jak to ma miejsce u niektórych taksonów należących do *Cimicomorpha* na przykład u *Prostemmatinae* (*Nabidae*) (Schuh i Slater, 1995).

Poddając szczegółowej analizie budowę odwłoka *Tingidae* stwierdzono, że u *Cantacaderini* występują po stronie grzbietowej pojedyncze płytki boczne odpowiadające epipleurytom i położona pomiędzy nimi a tergitami, wpuklona pod epipleuryty błona pleuralna (rys. 24 i 25), w której u *Phatnomatini* i *Tinginae* tworzą się dodatkowe płytki o różnym stopniu zesklerotyzowania (rys. 27). Chociaż przedstawiona powyżej koncepcja wydaje się najbardziej prawdopodobna, nie można również wykluczyć procesu odwrotnego - desklerotyzacji płytek grzbietowych, dzięki czemu silnie spłaszczony grzbietowo-brzusznie odwłok *Cantacaderini* stałby się bardziej elastyczny i łatwiej rozszerzałby się w przypadku wypełnienia np. jajami.

Charakterystyczna dla rodziny *Tingidae* jest również obecność na powierzchni tergitów tak zwanych dołków czuciowych, których liczba, kształt i struktura posłużyły (Duarte Rodrigues i inni, 1982) do odszukania różnic

pośród podrodzinami, plemionami i niższymi jednostkami systematycznymi w obrębie rodziny. Drugą cechą wykorzystaną przez autorów tej pracy (Duarte Rodrigues i inni, 1982) jest wielkość nodul, czyli małych guzków pokrywających powierzchnię tergitów. Autorzy ci prowadzili swoje badania w oparciu o jeden gatunek (*Cantacader tenuipes*) z podrodziny *Cantacaderinae* i osiem gatunków należących do podrodziny *Tinginae* (plemion *Tingini* i *Ypsotingini*). Zgodnie z uzyskanymi przez nich wynikami podrodzina *Cantacaderinae* różni się od *Tinginae* brakiem dołków czuciowych i mniejszymi nodulami (które są znacznie mniejsze niż odległość między nimi).

Badając te cechy u przedstawicieli plemienia *Phatnomatini* (całkowicie pominiętych przez autorów cytowanej pracy), stwierdzono u nich obecność dołków czuciowych (około 20 po prawej i lewej stronie tergitu), a także obecność dużych nodul, których wielkość jest znacznie większa niż odległość między nimi. Charakter tych struktur jest podobny do tych, jakie stwierdzono u przedstawiciela plemienia *Ypsotingini* (Duarte Rodrigues i inni, 1982), to znaczy wielkość dołków czuciowych i nodul jest zbliżona, a jeden dołek czuciowy związany jest z jedną nodulą.

Brzuszna strona odwłoka może być zupełnie naga (większość *Cantacaderini*), pokryta krótkimi, rzadkimi włoskami (*Stenocader*, *Phatnoma*) lub silnie owłosiona (*Tingis*).

Segmenty genitalne samicy utworzone są przez kilka płytkowatych struktur, nazywanych płytkami genitalnymi. Pierwsza z nich, mała, romboidalna lub prawie okrągła, położona jest środkowo poniżej VII sternitu odwłokowego i stanowi podstawę pokładełka (rys. 40A); nazywana jest

płytką subgenitalną (lub owiwalwulą). VIII segment występuje w postaci dwóch sklerytów, z których każdy powstał przez zlanie się I gonokoksopodytu (walwifera) z VIII laterotergitem, co widoczne jest w postaci zagłębienia lub niewyraźnego szwu tuż przy zewnętrznym brzegu (rys. 40A). Od strony wewnętrznej u *Cantacaderini* występuje w miejscu zlania tych sklerytów wyraźne wałkowate zgrubienie (rys. 28), ciągnące się również pomiędzy I gonokoksopodytem a VII sternitem (podobna struktura występuje np. u *Nabidae*), które u *Tinginae* i *Phatnomatini* jest silnie zredukowane i widoczne tylko przy tylnej krawędzi VIII segmentu (rys. 29 i 30). Zgrubienie to funkcjonuje jako miejsce przyczepu mięśni (apodema). IX segment ma postać dwóch dużych płytek, które są silnie rozwiniętymi laterotergitami tego segmentu (rys. 40A). Płytki te przykrywają gonokoksopodyty II pary i pokładełko (rys. 28, 29 i 30). Gonokoksopodyty II pary są raczej wydłużone i otulają pokładełko; ich końcowe fragmenty są zaopatrzone w zesklerotyzowane płyty będące III gonapofizami (gonoplakami). Różnice dotyczą stopnia zesklerotyzowania III gonapofiz, które są bardzo słabo zesklerotyzowane (niemal błoniaste) u *Cantacaderini* (rys. 28), a znacznie silniej u *Tinginae* i *Phatnomatini* (rys. 29 i 30).

Pokładełko *Tingidae* jest długie, przystosowane do przecinania tkanek roślinnych (rys. 28, 29 i 30); składa się ono z bocznie położonych I gonapofiz i środkowo położonych II gonapofiz (złanych ze sobą na dwóch trzecich ich długości). Dystalne końce gonapofiz I i II są zaopatrzone w niewielkie ząbki. Nasadowe części gonapofiz I i II są przekształcone w cienkie, dorsalnie położone pręty nazywane ramusami, które łączą się z płytką ramalną, nazywaną również gonangulum (Scudder, 1959), powstałą z zakrzywienia

przedniej krawędzi IX laterotergitu (rys. 28, 29 i 30). Charakterystyczną cechą u *Tingidae* jest brak połączenia pomiędzy gonangulum a IX laterotergitem, z wyjątkiem niewielkiego odcinka przy jego bocznej krawędzi, jednakże nie jest to, zgodnie z sugestią autora (Scudder, 1959) sytuacja wyjątkowa, gdyż podobnie wykształcone gonangulum występuje u przedstawicieli *Nabidae* (*Nabis* sp.). Ramus I stanowi połączenie pomiędzy I gonapofizą a gonangulum, dodatkowo jest on zestawiony z ramusem II, łączącym II gonapofizę z II gonokoksopodytem. Wspominany w niektórych pracach ramus zewnętrzny, element łączący I gonapofizę z I gonokoksopodytem, utracony przez *Tingidae*, a występujący u pozostałych *Heteroptera* (Drake i Davis, 1960), w rzeczywistości jest tylko zgrubieniem biegnącym wzdłuż wentralnej krawędzi I gonapofizy (Scudder, 1959), tak więc jego brak nie może wpływać na zwiększenie ruchliwości I gonapofizy względem I gonokoksopodytu.

W przypadku struktur wewnętrznych istotne różnice dotyczą kilku struktur. U *Cantacaderini* (rys. 31) komora genitalna jest obszerna i workowata, w jej grzbietowej ścianie występuje pierścieniowaty skleryt, który może być cienki i delikatny (*Carldrakeana*) lub bardzo duży, o grubych ścianach (*Allocader*). W środkowej części komory genitalnej występuje niewielki, wrzecionowaty twór, który jest prawdopodobnie silnie zredukowaną spermateką (Drake i Davis, 1960). W przedniej części komory genitalnej występują boczne jajowody, których nasada jest rozdęta (niekiedy bardzo silnie) i być może właśnie tam magazynowana jest sperma. Występowania krótkiego, zwiniętego tworu, usytuowanego bocznie na każdym jajowodzie i funkcjonującego jako spermateka (Drake i Davis, 1960)

nie udało się w trakcie badań potwierdzić. Każdy jajowód zaopatrzony jest w części wierzchołkowej w pięć owarioli.

U *Tinginae* i *Phatnomatini* (rys. 32 i 33) komora genitalna jest mała i wąska, w jej grzbietowej ścianie może występować bardzo delikatny pierścieniowaty skleryt. Spermateki, nawet szczątkowej, brak. Komora genitalna w przedniej części zwęża się i przechodzi w krótki jajowód wspólny, który następnie rozdziela się na dwa jajowody boczne. Pomiedzy jajowodami bocznymi, u ich nasady, występuje para woreczkowatych pseudospermatek, do których może prowadzić wspólny kanalik (*Phatnomatini* – rys. 32), lub też do każdej pseudospermateki może prowadzić oddzielny kanalik (*Tinginae* – rys. 33). Pseudospermateki funkcjonują jako organy służące do magazynowania spermy. Szczytowe części jajowodów bocznych zaopatrzone są w siedem owarioli zarówno u *Tinginae*, jak i u *Phatnomatini*.

U samców IX segment odwłoka, czyli pygofor jest dobrze widoczny, szczególnie od strony grzbietowej (rys. 24), gdyż nie jest on, tak jak u wielu *Heteroptera*, teleskopowo wsunięty w odwłok. Na jego grzbietowej powierzchni umiejscowiona jest niewielka, kwadratowa płytką (proktiger), na której znajduje się otwór odbytowy. Proktiger jest przekształconym X segmentem odwłokowym. Po obu stronach proktigera znajdują się haczykowate, mniej lub bardziej ostro zakończone paramery, zgrubiałe w części bazalnej, a cienkie w części apikalnej. Są one skierowane ku tyłowi i krzyżują się w tylnej części pygoforu (rys. 24).

Budowa fallusa u wszystkich *Tingidae* jest stosunkowo jednolita (rys. 34, 35, 36 i 37). Można w nim wyróżnić silnie zesklerotyzowaną płytkę bazalną i w różnym stopniu zesklerotyzowaną fallotekę. Płytką bazalną ma

kształt podkowiasty i jest zaopatrzona od strony grzbietowej w tzw. grzybki (rys. 36), które są apodemami protraktora fallusa (Razowski, 1996). W fallotece można wyróżnić część bazalną, bulwiasto rozszerzoną i tulejowatą część szczytową, które od strony grzbietowej rozdzielone są półpierścieniowatą płytką grzbietową. W dolnej części falloteki znajduje się duktyfer, czyli mały, różnego kształtu skleryt obejmujący przewód nasienny w miejscu jego połączenia z fallusem (rys. 35). Przewód nasienny charakteryzuje się obecnością dwóch dużych uchyłków (endosomal diverticula – rys. 36), które prawdopodobnie funkcjonują jako zbiorniki nasienne (Drake i Davis, 1960); uchyłki te występują prawdopodobnie tylko u *Tingidae* i *Vianaididae*. Szczytowa, zwężona część falloteki składa się z nieco szerszej, częściowo zesklerotyzowanej części środkowej i dłuższej, rurkowatej części apikalnej, także w różnym stopniu zesklerotyzowanej i dodatkowo zaopatrzonej w dwa wydłużone, rynienkowate skleryty. Środkową część falloteki zajmuje endosoma (odpowiednik edeagusa), w której ścianie znajdować się mogą różnego typu dodatkowe skleryty (Lee, 1969). Ich kształty i rozmieszczenie mają znaczenie taksonomiczne. Dodatkowe skleryty endosomalne nie występują u przedstawicieli *Cantacaderini*, u których w ścianie endosomy są obecne tylko bardzo liczne i drobne stożkowate płytki (rys. 34).

4.2. Zespół cech związanych z brachypterycznością

Zjawisko pterygopolimorfizmu jest charakterystyczne dla wielu taksonów *Heteroptera*, dlatego też wielu badaczy próbowało wyjaśnić

zarówno przyczyny, jak i mechanizmy jego powstania (Schuh i Slater, 1995). Utrata zdolności do lotu może być związana z trybem życia, np. ektopasożyty (*Cimicidae*), myrmekofile (*Vianaididae*), czy termitofile (niektóre *Lygaeidae*) są reprezentowane wyłącznie przez formy niezdolne do lotu. Wśród innych przyczyn występowania gatunków o skróconych (w różnym stopniu) skrzydłach, wymienia się między innymi płęć (np. myrmekomorficzne samice niektórych *Miridae*, dzięki czemu są mniej narażone na ataki drapieżników, a to wiąże się z kolei ze zmniejszeniem ich śmiertelności), zasiedlanie przez gatunki wysp lub terenów stabilnych pod względem warunków środowiskowych (zdolność lotu w tych sytuacjach staje się niepotrzebna), zagęszczenie populacji (formy zdolne do lotu pojawiają się dopiero w momencie przegęszczenia populacji), wreszcie takie czynniki, jak temperatura (np. przedłużone działanie hormonu juvenilnego w przypadku spowolnienia tempa rozwoju w warunkach obniżonej temperatury), czy światło (pojawianie się form zdolnych do lotu wraz ze skracaniem się dnia) (Schuh i Slater, 1995). W przypadku przedstawicieli rodziny *Tingidae* najsluszniejsza wydaje się być koncepcja wiążąca formę pterygomorficzną gatunku z typem rośliny żywicielskiej, przedstawiona w rozdziale dotyczącym biologii. Podobne badania prowadzone na przedstawicielach heteropterofauny Wysp Brytyjskich (Waloff, 1983) wykazały, że tylko 11 gatunków ze 111 żyjących na drzewach wykształca formy krótkoskrzydłe, z tego 9 gatunków to drapieżniki, jeden żyje pod korą, a jeden występuje na karłowatej wierzbie i wrzosach.

Zgodnie z klasyfikacją przedstawioną przez Slatera (1975) u *Heteroptera* występują następujące formy o różnym stopniu skrócenia

skrzydeł: apteryczna, mikropteryczna, staphylinoidalna, brachypteryczna, koleopteryczna, submakropteryczna, makropteryczna i "kaduceopteryczna".

U gatunków z rodziny *Tingidae* typy uskrzydlenia zaliczano do tej pory do trzech form: makropterycznej (o normalnie wykształconych skrzydłach), submakropterycznej (o nieco skróconych skrzydłach), oraz brachypterycznej (czyli krótkoskrzydłej). Definicja tej ostatniej formy (półpokrywy skrócone, nie zakrywają VI-VII segmentu odwłokowego, szew klawokorialny zanika, skrzydeł drugiej pary brak lub występują w formie niewielkich łatkowatych tworów) nie oddaje sytuacji panującej wśród przedstawicieli rodziny *Tingidae*, gdyż u ich form krótkoskrzydłych półpokrywy przykrywają cały odwłok lub są dłuższe. Znacznie lepiej w tym przypadku pasowałaby do nich definicja form koleopterycznych, zgodnie z którą skrócone półpokrywy przykrywają cały odwłok, zanika szew klawokorialny, a membrana ulega redukcji, przy jednoczesnym wydłużeniu przykrywki i międzykrywki. Jak wykazały badania, u krótkoskrzydłych form *Tingidae* półpokrywy ulegają skróceniu o 15-20% w stosunku do długości półpokryw form makropterycznych, a jednocześnie w stosunku do nich o 7-10% ulega wydłużeniu pole dyskoidalne (czyli możliwa u *Tingidae* do zmierzenia część przykrywki). W przypadku międzykrywek, stopień ich wydłużenia wynosi ok. 5-7% w stosunku do form makropterycznych (dane te odnoszą się tylko do dymorficznych przedstawicieli *Cantacaderini*, gdyż w podrodzinie *Tinginae* międzykrywki są zredukowane). U form krótkoskrzydłych przedstawicieli rodziny *Tingidae* redukcji ulega pole suturalne, które jest odpowiednikiem membrany innych *Heteroptera*, a szew klawokorialny zanika. Z powyższych danych wynika, że krótkoskrzydłe formy przedstawicieli rodziny *Tingidae* są

typowymi formami koleopterycznymi.

Oprócz cech podanych w definicji, krótkoskrzydłe formy przedstawicieli plemienia *Cantacaderini* charakteryzują się występowaniem dodatkowych cech, których znajomość pozwoli na uniknięcie błędu, jakim było w przeszłości opisywanie dwóch form tego samego gatunku pod różnymi nazwami gatunkowymi. Poniżej przedstawiono listę cech związanych z koleopteryczną formą przedstawicieli analizowanej grupy:

- brak lub redukcja drugiej pary skrzydeł;
- zanik szwu klawokorialnego (rys. 44); jest to tendencja, którą można zaobserwować u wielu rodzin pluskwiaków różnoskrzydłych, np. *Saldidae*, *Piesmatidae*, *Lygaeidae* w przypadku występowania pterygopolimorfizmu;
- redukcja pola suturalnego (czasem nawet do tego stopnia, że złożone półpokrywy nie stykają się wzdłuż tylnego brzegu);
- zwężenie szczytowych partii pola kostalnego, przy czym odbywa się to kosztem zmniejszenia wielkości oczek, a nie ich ilości; w efekcie tego przedni brzeg półpokryw jest silniej zaokrąglony, niż u okazów makropterycznych;
- zmniejszenie długości ciała, średnio o 15-20%;
- spłaszczenie wypukłego u form makropterycznych dysku pronotum (rys. 44 i 50); spłaszczenie to powoduje, że biegnące łukowato u form makropterycznych żeberka boczne wewnętrzne (rys. 49) u form krótkoskrzydłych biegną niemal równolegle, zaś żeberka boczne zewnętrzne są znacznie bardziej zakrzywione do wewnątrz swymi przednimi końcami u tych form niż u form makropterycznych (rys. 50); tylko bardzo krótkie żeberka boczne zewnętrzne, nie sięgające środka

- dysku pronotum u form krótkoskrzydłych ulegają "wyprostowaniu" i biegną równolegle do żeberk bocznych wewnętrznych;
- wysokie i blaszkowate żeberka występujące na pronotum u form makropterycznych, zwykle obniżają się, a ich grzbiety stają się grubsze u form koleopterycznych;
 - ponieważ paranota nie zwężają się wraz ze spłaszczeniem dysku pronotum u form krótkoskrzydłych, dlatego wydają się być u nich szersze, szczególnie w tylnej części;
 - zasadniczo nie zmienia się ogólny charakter ubarwienia, jak również liczba oczek tworzących pole kostalne, subkostalne i dyskoidalne, jednak oczka te mogą być mniejsze, a całe półpokrywy masywniejsze u form koleopterycznych; nie zmienia się również wygląd głowy, czułków i odnóży.

4.3. Analiza filogenetyczna

Jako punkt wyjściowy do analizy przyjęto podział systematyczny *Tingidae* na plemiona zaproponowany przez Drake'a i Ruhoff (1965), który do tej pory nie był kwestionowany. Przeprowadzono analizę filogenetyczną na poziomie rodziny, której celem było ustalenie wzajemnych stosunków pokrewieństwa między plemionami należącymi do *Tingidae*; analizie poddano wszystkie wyróżniane obecnie plemiona, zaś jako grupę zewnętrzną użyto najbliższej spokrewnioną rodzinę *Vianaididae*. W analizie filogenetycznej na poziomie plemienia *Cantacaderini*, analizie poddano wszystkie należące do tego plemienia rodzaje, a podrodzina *Tinginae* i plemię *Phatnomatini* zostały potraktowane jako grupy zewnętrzne. Lista taksonów, których cechy

wykorzystano do analizy została przedstawiona w rozdziale dotyczącym metodyki.

Spośród wszystkich przebadanych cech do analizy na poziomie rodziny z zastosowaniem programu HENNIG86 wybrano 23, zaś w analizie na poziomie plemienia uwzględniono 26 cech. Każdej z nich przypisano dwa, a w kilku przypadkach trzy lub cztery stany oznaczone cyframi 0, 1, 2 i 3. Stan cechy określony cyframi 2 i 3 pojawił się na przykład tam, gdzie zmiany danej cechy wyraźnie wskazywały na serię (ciąg) przemian ewolucyjnych. Wartości te wraz z kolejnymi numerami cech zostały przedstawione w postaci matrycy cech (tab. 1 i 2). Analiza komputerowa została przeprowadzona z zastosowaniem opcji "ie" oraz "cc-" (bez wstępnej polaryzacji cech). Ponieważ przy sukcesywnym ważeniu cech uzyskano kladogramy identyczne z otrzymanymi w poprzedniej procedurze, procedura sukcesywnego ważenia cech została pominięta.

Cechy uwzględnione w analizie na poziomie rodziny:

0. głowa: silnie wydłużona w części preokularnej, wystaje poza I człon czułków (0), krótka (1);
1. wyrostek na nadustku: nieobecny (0), obecny (1);
2. bukule: krótkie, nie wystają poza szczyt głowy (0), bukule w różnym stopniu wydłużone, stykają się przed nadustkiem grzbietowymi krawędziami (1), silnie wydłużone do przodu i wyraźnie wystające poza szczyt głowy (mogą stykać się przednimi końcami) (2);
3. drugi człon czułków: znacznie krótszy niż trzeci (0), mniej więcej tej samej długości co trzeci (1);

4. tylny brzeg pronotum: prosty (0), zaokrąglony (1), wydłużony w trójkątny wyrostek (2);
5. ilość żeberk na pronotum: brak (0), 1-3 (1), 5 (2);
6. boczne żeberka na kołnierzu: nieobecne (0), obecne (1);
7. półpokrywy: punktowane (0), utworzone przez sieć drobnych, jednolitych oczek (1), utworzone przez oczka zróżnicowanej wielkości, czasem bardzo duże (2);
8. pole kostalne: brak (0), dobrze rozwinięte (1);
9. pole stenokostalne: brak (0), obecne (1);
10. membrana u form długoskrzydłych: normalnie wykształcona (0), częściowo zredukowana lub brak (1);
11. krętarz: nie zrośnięty z udem (0), zrośnięty z udem (1);
12. ujście gruczołów zapachowych: uchowate (0), szczelinowate (1), rozgałęzione w kształcie litery T (2), brak (3);
13. żyłka medialna drugiej pary skrzydeł: łączy się pod kątem ostrym z żyłką radialną (0), ustawiona poprzecznie do żyłki radialnej (1);
14. apodema pomiędzy VIII laterotergitem a I gonokoksopodytem: obecna (0), częściowo zredukowana (1), nieobecna (2);
15. zlane segmenty odwłokowe: tylko II i III (0), co najmniej II, III i IV (1);
16. szew klawalny: obecny (0), nieobecny (1);
17. drugi człon stopy: normalnie wykształcony (0), okrągły, w postaci przyłgi (1);
18. pseudospermateka: nieobecna (0), obecna (1);
19. skleryty pomiędzy sternitami i tergitami odwłoka: pojedyncze (0), podwójne (1);

20. szczątkowa spermateka: obecna (0), nieobecna (1);
21. gonoplaki: silnie zesklerotyzowane (0), błoniaste (1);
22. komora genitalna: wąska (0), obszerna, workowata (1).

Cechy uwzględnione w analizie na poziomie plemienia:

0. pole kostalne: szerokie (ponad 2 oczka w części środkowej) (0), wąskie (0-1 oczek w części środkowej) (1);
1. bulwkowate wyrostki na II sternicie odwłokowym: nieobecne (0), obecne (1);
2. pole stenokostalne: brak (0); widoczne tylko od strony brzusznej (1); w pełni rozwinięte (widoczne również od strony grzbietowej) (2);
3. pronotum: nie wydłużone wzdłuż żeberk bocznych (0), wydłużone wzdłuż żeberk bocznych (1);
4. pronotum: nie wydłużone wzdłuż żeberka środkowego (0), wydłużone wzdłuż żeberka środkowego (1);
5. krawędzie półpokryw: gładkie (0), drobno ząbkowane (1);
6. boczne brzegi pronotum: proste (0), sinusoidalnie wygięte (1);
7. żyły R+M i Cu w nasadowej części półpokrywy: biegną oddzielnie (0), są zlانة (1);
8. paranota o bocznych brzegach: bez zębów (0), z 1 zębem (1), z 6-8 zębami (2);
9. wyrostki na głowie: proste (0), wyraźnie łukowato zakrzywione ku górze (1);
10. blaszkowate twory na II sternicie odwłokowym: nieobecne (0), obecne (1);

11. niewielki kaptur w przedniej części przedplecza: nieobecny (0), obecny (1);
12. uda: bez ostróg (0), z ostrogami (1);
13. pole dyskoidalne: z żyłkami poprzecznymi (0), bez żyłek poprzecznych (1);
14. paranota: jednopłatowe (0), dwupłatowe (1);
15. tarczka: z wystającym zębem w tylnej części (0), bez zęba, lub przykryta przez tylny brzeg pronotum (1);
16. klujka: krótsza, nie sięga segmentu genitalnego (0), długa, sięga segmentu genitalnego (1);
17. bukule: o krawędziach gładkich (0), o krawędziach pokrytych krótkimi, sztywnymi włoskami (1);
18. wyrostek na nadustku: nieobecny (0), obecny (1);
19. uda: nie zrosnięte z krętarzem (0), zrosnięte z krętarzem (1);
20. ujście gruczołów zapachowych: uchowate (0), szczelinowate (1);
21. boczne żeberka na pronotum: nieobecne (0), obecne (1);
22. pseudospermateka: nieobecna (0), obecna (1);
23. gonoplaki: silnie zesklerotyzowane (0), błoniaste (1);
24. paranota: ustawione poziomo (lub prawie poziomo) (0), silnie wygięte ku górze (1);
25. nadustek: krótki, sięga najwyżej do apikalnych końców wyrostków jugalno-frontalnych (0), długi, znacznie wystaje poza apikalne końce wyrostków jugalno-frontalnych (1).

W wyniku przeprowadzonej analizy na poziomie rodziny otrzymano jeden kladogram (rys. 1) o długości (L) 33, indeksie spójności (ci) równym 90 i indeksie retencji (ri) równym 70. W kladogramie tym plemię *Cantacaderini* znalazło się poza linią ewolucyjną *Tingidae* jako grupa siostrzana w stosunku do tej rodziny, zaś plemię *Phatnomatini* pozostało w obrębie *Tingidae*, jako grupa siostrzana w stosunku do podrodziny *Tinginae*. Ponieważ plemię *Cantacaderini* wydaje się reprezentować odrębną w stosunku do *Tingidae* linię ewolucyjną, należałoby takson ten podnieść do rangi rodziny, która otrzymałaby nazwę *Cantacaderidae* status nov. Nowa rodzina jest bez wątplenia taksonem monofiletycznym i dobrze zdefiniowanym, posiadającym siedem następujących cech synapomorficznych: silnie wydłużone, nie stykające się grzbietowymi krawędziami blaszkowate bukule (2), wydłużony, jednak nie w postaci trójkątnego wyrostka, tylny brzeg pronotum (4), pięć żeberk na pronotum (5), boczne żeberka na kołnierzu (6), półpokrywy z charakterystycznym polem stenokostalnym (9), odnóża posiadające krętarz zrośnięty z udem (11) i poprzeczne ustawienie żyłki medialnej w stosunku do żyłki radialnej (13).

Cechami synapomorficznymi dla rodziny *Tingidae* (sensu novo) są: półpokrywy o oczkach zróżnicowanej wielkości (7), obecność pseudospermateki (18) oraz podwójny komplet sklerytów pomiędzy tergitami i sternitami odwłoka (19).

W obrębie rodziny *Tingidae* (sensu novo) można wyróżnić dwie linie ewolucyjne, dla których proponuje się rangę podrodzin, mianowicie podrodzinę *Phatnomatinae* (podniesioną z rangi plemienia) i *Tinginae*. Synapomorfia dla pierwszej z nich może być wykorzystana do analizy cecha,

jaka jest obecność wyrostka na nadustku (1), zaś dla *Tinginae* synapomorfiami są: wydłużenie tylnej krawędzi pronotum w trójkąny wyrostek (4) i brak szwu klawalnego, co związane jest z redukcją międzykrywek (16).

W obrębie *Tinginae* wyróżnia się trzy plemiona: *Ypsotingini*, *Tingini* i *Litadeini*, który to podział jest zgodny z aktualnym stanem wiedzy; należy jednak zaznaczyć, że ostateczny podział *Tinginae* na plemiona będzie możliwy dopiero po przeprowadzeniu wyczerpującej analizy morfologicznej i filogenetycznej całej podrodziny, a nie tylko wybranych taksonów reprezentujących wyróżnione plemiona.

W efekcie przeprowadzenia analizy filogenetycznej na poziomie plemienia *Cantacaderini* otrzymano sześć kladogramów, z których wybrano kladogram o najkorzystniejszych współczynnikach (długość (L) równa 34, indeks spójności (ci) równy 82 i indeks retencji (ri) równy 77), o najmniejszej liczbie homoplazji i wyłącznie dichotomicznych rozwiązaniach (rys. 2). W kladogramie tym można wyróżnić dwie linie ewolucyjne, z których pierwsza obejmuje najprymitywniejsze taksony o wąskim polu kostalnym (0) i nie w pełni wykształconym polu stenokostalnym, a druga obejmuje taksony o szerokim polu kostalnym i dobrze rozwiniętym polu stenokostalnym (2). Grupy te powinny otrzymać rangę podrodzin. Dla pierwszej proponuje się nazwę *Carldrakeaninae* subfam. nov., dla drugiej *Cantacaderinae* sensu novo.

W obrębie podrodziny *Cantacaderinae* można dodatkowo wyróżnić dwie linie ewolucyjne. Pierwsza z nich, obejmująca taksony o silnie wydłużonym wzdłuż środkowego żeberka pronotum (4) i gładkiej lub zakrytej przez tylny

brzeg pronotum tarczce (15), wydzielona została na podstawie cech, potraktowanych przez program komputerowy jako homoplazje, gdyż podobne cechy występują w podrodzinie *Tinginae*. Takie potraktowanie cech, które w rzeczywistości są apomorfiami dla obu taksonów, świadczyć może o podobnym kierunku przemian ewolucyjnych. Dla tej linii ewolucyjnej proponuje się rangę plemienia i nazwę *Cantacaderini* (sensu novo).

Druga linia w obrębie *Cantacaderinae* (sensu novo) obejmuje taksony o pronotum wydłużonym wzdłuż żeberk bocznych (3). Ta linia ewolucyjna, również w randze plemienia, nazwana została *Ceratocaderini* trib. nov.

Dotychczasowe badania, które miały na celu ustalenie stosunków pokrewieństwa między rodziną *Tingidae* (w starym ujęciu), a innymi taksonami w obrębie *Cimicomorpha* (Drake i Davis, 1960; Schuh i Štys, 1991; Schuh i Slater, 1995) nie wykazały jednoznacznie jej przynależności do którejkolwiek z nadrodzin. Rodzina ta wykazuje podobieństwa zarówno do *Reduvidae* (charakter gruczołów zapachowych, parzysta pseudospermateka), *Joppeicoidea* (budowa czułek, charakter żyłki R+M w półpokrywie), *Miroidea* (brak przyoczek, czteroczłonowa klujka), *Naboidea* (budowa zewnętrznych narządów genitalnych u samic), jak i *Velocipedoidea* (obecność pola kostalnego), a więc do co najmniej pięciu z siedmiu nadrodzin *Cimicomorpha*. W tej sytuacji, przy aktualnym stanie wiedzy, najbardziej uzasadniony będzie powrót do utworzonej już wcześniej (Scudder, 1959) nadrodziny *Tingoidea*, która obejmowałaby rodziny *Vianaididae*, *Cantacaderidae* i *Tingidae*. Cechy, które różnią tę nadrodzinę od pozostałych, to obecność uchyłków przewodu nasiennego (endosomal diverticula) i tendencja do wykształcania osobników krótkoskrzydłych o

charakterze koleopterycznym (pozostałe *Cimicomorpha* wykształcają osobniki krótkoskrzydłe o innym charakterze).

4.4 Klasyfikacja nadrodziny *Tingoidea*

Nadrodzina *TINGOIDEA*

Rodzina *CANTACADERIDAE* Stål (stat. nov.)

Podrodzina: *Carldrakeaninae*, subfam. nov.

Podrodzina: *Cantacaderinae* Stål, 1832 (stat. nov.)

Rodzina *TINGIDAE* Laporte, 1832 (sensu novo)

Podrodzina: *Phatnomatinae* Drake et Davis, 1960 (stat. nov.)

Podrodzina: *Tinginae* Laporte, 1832

Rodzina *VIANAIDIDAE* Kormilev, 1955

4.5. Analiza zoogeograficzna

Próba wyjaśnienia czasu, miejsca powstania oraz sposobów i dróg migracji taksonów zaliczanych do badanej grupy pluskwiaków różnoskrzydłych oparta została na analizie obecnego rozszedlenia poszczególnych rodzajów (1), danych paleontologicznych i paleogeograficznych (2), oraz danych uzyskanych z próby określenia tzw. centrum powstania (3) dla całej rodziny *Cantacaderidae* wg. metody

Bremera (1992).

(1) Areal występowania rodziny *Cantacaderidae* obejmuje wszystkie krainy zoogeograficzne z wyjątkiem Nearktyki (rys. 6 i 7). Rodzajem, który swoich przedstawicieli ma aż w czterech krainach zoogeograficznych (w Palearktyce, Oriencie, w Krainie Australijskiej i Afrotropikalnej) jest *Cantacader* Amyot i Serville (rys. 7). Z Krainy Afrotropikalnej opisano do tej pory 20 gatunków należących do tego rodzaju, z Orientu 9, z Krainy Australijskiej 5, a z Palearktyki 3 gatunki, przy czym gatunek *Cantacader japonicus* Drake, który ze względu na występowanie zaliczono do gatunków orientalnych, może być również uważany za gatunek palearktyczny. Z analizy danych dotyczących rozsiedlenia rodzaju *Cantacader* w Palearktyce wynika, że północną granicą jego zasięgu jest 45 równoleżnik. W Krainie Neotropikalnej występują przedstawiciele dwóch rodzajów (rys. 6): *Stenocader* Drake (znany z Chile) i występujący na wschód od Andów *Nectocader* Drake (podawany z Brazylii). Najbogatsza w rodzaje jest Kraina Australijska, gdzie występują (rys. 6): *Allocader* Drake (Australia, Tasmania, wyspa Lord Howe), *Australocader* B. Lis (Australia), *Carldrakeana* Froeschner (Australia, Tasmania, Nowa Zelandia), *Ceratocader* Drake (Australia, Tasmania), *Cyperobia* Bergroth (Nowa Zelandia, rodzaj endemiczny) i *Cantacader* Amyot i Serville. Z Krainy Orientalnej (rys. 6), oprócz rodzaju *Cantacader*, znane są jeszcze rodzaje *Pseudophatnoma* Blöte (Archipelag Riau, Borneo, Laos) i *Teratocader* Drake (Półwysep Malajski).

(2) Najstarsze kopalne materiały bez wątpliwości reprezentujące rodzinę *Cantacaderidae* pochodzą z oligocenu z bursztynu bałtyckiego i reprezentowane są przez dwa gatunki zaliczane do rodzaju *Paleocader* Froeschner, mianowicie przez *P. avitus* (Drake) i *P. quinquecarinatus* (Germar i Berendt). Rodzaj ten posiada wszystkie charakterystyczne dla tej rodziny cechy, to znaczy: pięciożeberkowe pronotum, żeberka boczne na kołnierzu, typowo rozmieszczone wyrostki na głowie i dobrze rozwinięte pole stenokostalne. Brak wyrostka na tarczce świadczy o pokrewieństwie tego rodzaju z rodzajami *Cantacader*, *Pseudophatnoma* i *Teratocader*. Natomiast najstarszym kopalnym przedstawicielem rodziny *Tingidae* jest *Sinaldocader drakei* opisany przez Popova (1989) z dolnej kredy z Mongolii. Budowa pronotum i brak pola stenokostalnego lokują ten takson w obrębie podrodziny *Phatnomatinae*.

(3) Ponieważ obecny schemat rozmieszczenia grup monofiletycznych jest konsekwencją wielu złożonych procesów zachodzących na przestrzeni wieków (specjacja, wymieranie, wikariancja, dyspersja), areal zajmowany przez przodka danego taksonu może być różnej wielkości, tzn. mniejszy, większy lub identyczny z obecnym arealem występowania danego taksonu (Bremer, 1992).

Określenie hipotetycznego miejsca powstania całej badanej (zredefiniowanej) grupy taksonów oparte zostało o metodę określania tzw. centrów powstania zaproponowaną przez Bremera (1992), a która została już z powodzeniem zastosowana do określenia ancestralnego areału dla

niektórych taksonów rodziny *Cydnidae* (*Heteroptera: Pentatomomorpha*) (J.A. Lis, 1996).

Jako punkt wyjścia przyjęto kladogram uzyskany w wyniku analizy filogenetycznej na poziomie plemienia, w którym zastąpiono odpowiednie taksony ich arealami występowania (rys. 3). Wyróżniono osiem regionów: Palearktykę (PAL), Afrykę (AFR), Orient (bez Półwyspu Indochińskiego, Malajskiego i Archipelagu Malajskiego) (IND), obszar obejmujący Półwysep Indochiński, Malajski i Archipelag Malajski (MAL), Nową Gwineę (NG), Australię (AUS), Nową Zelandię (NZ) oraz Neotropik (NEO).

Następnie zgodnie z metodą zastosowaną przez Bremera obliczono bilans zysków i strat dla poszczególnych arealów (tab. 3). W przypadku Palearktyki, Afryki, Orientu, obszaru obejmującego Półwysep Indochiński, Malajski i Archipelag Malajski, Nowej Gwinei i Neotropiku liczba strat przewyższała liczbę zysków; w przypadku Nowej Zelandii liczba zysków i strat była równa, natomiast w przypadku Australii liczba zysków przewyższała liczbę strat.

Na podstawie tych danych można stwierdzić, że ancestralny areal występowania przedstawicieli rodziny *Cantacaderidae* był mniejszy niż obecnie, a najbardziej prawdopodobnym regionem powstania całej rodziny był obszar dzisiejszej Australii.

Z wyżej przedstawionych danych wynika, że rodzina *Canatacaderidae* powstała prawdopodobnie około 140 mln lat temu, we wczesnej kredzie, na terenie Australii, w okresie kiedy wchodziła ona w skład jeszcze dość zwartego kontynentu Gondwany, obejmującego również Antarktydę, Afrykę,

Amerykę Południową, subkontynent indyjski i niektóre wyspy, m.in. Madagaskar, Nową Zelandię i Nową Gwineę (rys. 4). W ustaleniu tej daty pomógł fakt, że jako pierwsza od tego kompleksu oderwała się Nowa Zelandia, która już ok. 125 mln lat temu była szeroko oddzielona od reszty Gondwany (Briggs, 1995). Ponieważ występujący tam rodzaj *Carldrakeana* występuje również w Australii, musiał on powstać zanim doszło do oderwania się Nowej Zelandii od Gondwany.

Z kolei drugi, endemiczny dla Nowej Zelandii rodzaj *Cyperobia* prawdopodobnie powstał znacznie później, w późnej kredzie (97-66 mln lat temu), gdy pojawiły się pierwsze turzyce, na których żyje.

Blisko spokrewniony z tymi rodzajami *Stenocader* mógł łatwo dostać się do Ameryki Południowej przez Antarktydę (rys. 4), gdyż pomost łączący oba kontynenty istniał aż do eocenu (przynajmniej do około 50 mln lat temu – Stanley, 1986). Taką samą drogę prawdopodobnie przebył drugi południowoamerykański rodzaj *Nectocader*, spokrewniony z trzema australijskimi rodzajami (*Allocader*, *Australocader* i *Ceratocader*). Brak tych rodzajów (lub rodzajów pokrewnych) na terenie Afryki, która znajdowała się pomiędzy Ameryką Południową a resztą Gondwany, może świadczyć o tym, że migracja *Cantacaderidae* z Australii na zachód miała miejsce po oderwaniu się kontynentu afrykańskiego od południowoamerykańskiego, czyli nie wcześniej niż 110 mln lat temu, kiedy proces rozdzielania się tych kontynentów był już zaawansowany (Sclater i in., 1977).

Do Azji *Cantacaderidae* dostały się prawdopodobnie wraz z subkontynentem indyjskim. Indie pierwotnie wciśnięte były pomiędzy Afrykę i Australię, jednakże już 125 mln lat temu rozpoczęła się faza (trwająca w

przybliżeniu 45 mln lat) powolnego odrywania się tego subkontynentu od pozostałej części Gondwany (Keast, 1981); prawdopodobnie więc na początku tej fazy doszło do migracji *Cantacaderidae* na subkontynent indyjski.

Przez następne 27 mln lat Indie szybko przemieszczały się na północ w kierunku Azji, lecz znacznie wcześniej (ok. 65 mln lat temu) doszło do kontaktu tego subkontynentu z tzw. Sundalandem, który stanowił trzon ówczesnej Azji Południowo-Wschodniej. Indie przesunęły się wzdłuż Sundalandu i około 10 mln lat później doszło do pierwszej kolizji z właściwym kontynentem azjatyckim (Keast, 1981). Te wydarzenia zapoczątkowały rozprzestrzenianie się *Cantacaderidae* początkowo na terenie Sundalandu (dzisiejszy Półwysep Indochiński, Malajski i Archipelag Malajski), a następnie w całej Azji (rys. 5).

Rodzaje występujące obecnie na terenie Azji należą do jednej linii ewolucyjnej, przy czym *Teratocader* i *Pseudophatnoma* występujące na obszarze dawnego Sundalandu wykazują równocześnie pewne podobieństwo do rodzajów australijskich (bardzo szerokie pole kostalne).

Trzecim rodzajem z tej linii ewolucyjnej jest *Cantacader*, rodzaj zarówno o najszerszym rozsiedleniu, jak i największej liczbie gatunków (obecnie 38), co może świadczyć o niewątpliwym sukcesie ewolucyjnym tego taksonu. Prawdopodobnie o sukcesie tym zadecydował fakt związania się reprezentantów tej linii ewolucyjnej ze zbiorowiskami trawiastymi, których rozmieszczenie (Szafer, 1964) pokrywa się z obecnym rozsiedleniem gatunków należących do rodzaju *Cantacader*. Początkowo rozwijał się on na terenie Azji, która od środkowej jury oddzielona była od Europy Morzem

Turgai. Gdy na początku oligocenu (35 mln lat temu) obniżył się poziom oceanów i Morze Turgai uległo regresji (Briggs, 1995), *Cantacaderidae* (z linii rozwojowej rodzaju *Cantacader*) zawędrowały do Europy. Właśnie z tego okresu znany jest kopalny rodzaj *Paleocader* znaleziony w bursztynie bałtyckim, który wydaje się być blisko spokrewnionym ze współczesnym rodzajem *Cantacader*. Stopniowe ochładzanie się klimatu spowodowało zepchnięcie występujących na terenie Europy i Azji przedstawicieli *Cantacaderidae* na południe, poza 45 stopień szerokości geograficznej północnej.

Okolo 20 mln lat temu, a następnie 10 mln lat później, doszło do kolejnych kolizji z Sundalandem. Tym razem o kompleks ten zawadziła płyta australijska, najpierw krawędzią, na której znajdowała się część Nowej Gwinei, a następnie przednią krawędzią właściwego kontynentu australijskiego (Keast, 1981). Dzięki tym wydarzeniom przedstawiciele rodzaju *Cantacader* przedostali się na teren Krainy Australijskiej (rys. 5). Ostatnim epizodem, który odegrał rolę w rozprzestrzenianiu się reprezentantów tego rodzaju, było połączenie się Afryki z Europą i Azją. Do wydarzenia tego doszło około 15 mln lat temu i spowodowało ono migrację tych pluskwiaków z terenów Europy przez Gibraltar do Afryki Północnej, a także migrację z obszaru Bliskiego Wschodu przez Półwysep Arabski na pozostałe tereny Afryki (rys. 5). O takich kierunkach migracji może świadczyć współczesne rozmieszczenie gatunków na tych obszarach (na przykład z południowej części Europy i z Afryki Północnej znane są tylko dwa gatunki, mianowicie *Cantacader quadricornis* i *Cantacader laticollis*).

Migracja przedstawicieli rodzaju *Cantacader* na kontynent afrykański

miała ogromne znaczenie dla tej linii ewolucyjnej. Wraz z zajęciem olbrzymich terenów trawiastych, jakimi są sawanny, doszło do szybkiego pojawienia się wielu nowych, młodych ewolucyjnie gatunków, dodatkowo charakteryzujących się dużą zmiennością osobniczą.

Z przedstawionej analizy można wywnioskować, że ewolucja rodziny *Cantacaderidae* początkowo przebiegała bardzo wolno; dziesięć współczesnych rodzajów (choć z pewnością wiele innych w międzyczasie wyginęło) to niewiele w stosunku do 140 mln lat rozwoju, szczególnie, gdy rodzaje te są reprezentowane zwykle przez 1-3 gatunki. Rodzina ta, zdawałoby się, przez 125 mln lat czekała na szansę, jaką był rodzaj *Cantacader* i powoli dryfujący ku brzegom Europy i Azji kontynent afrykański.

Warto na koniec dodać, że w tym samym mniej więcej czasie (wczesna kreda), gdy we wschodniej części Gondwany pojawił się pierwszy przedstawiciel *Cantacaderidae*, w Azji (obszar dzisiejszej Mongolii) występował już przedstawiciel *Phatnomatinae* (*Tingidae*) – *Sinaldocader drakei* (Popov, 1989). Z faktu tego można wnioskować o odrębności tych dwóch linii ewolucyjnych, tym bardziej, że obecnie z podrodziny *Phatnomatinae* (26 rodzajów) na ancestralnym dla *Cantacaderidae* obszarze (Australia) występują tylko przedstawiciele rodzaju *Phatnoma*. Ponieważ rodzaj ten jest bardzo szeroko rozprzestrzeniony (występuje także w Oriencie, Afryce, na Nowej Gwinei, wyspach Pacyfiku i w Krainie Neotropikalnej), należy przypuszczać, że do Krainy Australijskiej trafił on znacznie później.

5. Systematyka rodziny *Cantacaderidae*

Rodzina *Cantacaderidae* Stål, stat. nov.

Cechy diagnostyczne: Głowa wydłużona w części preokularnej, może sięgać poza drugi człon czułków, zaopatrzona w dwie pary wyrostków: przednie – jugalno-frontalne i tylne – preokularne; bukule blaszkowate i wydłużone, zaopatrzone w 2-4 rzędy oczek, zwykle sięgają poza szczyt głowy, mogą stykać się przednimi końcami. Pronotum pięcio- lub trójżeberkowe (wyjątkowo jednożeberkowe); żeberka boczne zewnętrzne krótkie, sięgają najwyżej do kalusów; żeberka boczne wewnętrzne, przerwane na kalusach, biegną wzdłuż całego pronotum aż do przedniej krawędzi kołnierza; tylny brzeg pronotum w różnym stopniu wydłużony; paranota zwykle rozwinięte, ich struktura nie różni się zasadniczo od struktury pronotum. Tarczka widoczna lub przykryta przez tylny brzeg pronotum, czasem w tylnej części zaopatrzona w wystający wyrostek. Półpokrywy siatkowate o drobnych, raczej jednolitych oczkach i wyodrębnionych międzykrywkach; wzdłuż przedniego brzegu półpokryw biegnie pole stenokostalne w postaci pojedynczego rzędu oczek pomiędzy dwoma żyłkami, pole to może być czasem widoczne tylko od strony brzusznej. Ujście gruczołów zapachowych w postaci szczeliny pomiędzy mesepimerytem a metepisternitem tuż przy bocznej krawędzi ciała. Odnóża zwykle długie i delikatne, dystalna część krętarza zrośnięta z proksymalną częścią uda.

Klucz do podrodzin

1. Pole stenokostalne wykształcone tylko po brzusznej stronie półpokrywy, o oczkach nie różniących się od oczek pola kostalnego; tylny brzeg pronotum prosty (rys. 41) *Carldrakeaninae*
- . Pole stenokostalne wykształcone zarówno po brzusznej, jak i po grzbietowej stronie półpokrywy, jego oczka wyraźnie różnią się od oczek pola kostalnego (regularne, w zarysie kwadratowe, o grubszych ściankach); tylny brzeg pronotum wydłużony (rys. 49) *Cantacaderinae*

Podrodzina *Carldrakeaninae*, subfam. nov.

Cechy diagnostyczne: Głowa wydłużona, szczególnie na odcinku między oczami a wyrostkami preokularnymi; czułki osadzone poniżej linii oczu, ich dwa pierwsze człony bardzo małe; pronotum pięcio- lub trójżeberkowe (wyjątkowo jednożeberkowe); żeberka boczne zewnętrzne krótkie, sięgają najwyżej do połowy pronotum; paranota wąskie; tylny brzeg pronotum prawie prosty, nie zakrywa tarczki. Półpokrywy masywne, o drobnych oczkach i grubych żyłkach; pole stenokostalne niewidoczne od strony grzbietowej, jego oczka nie różnią się od pozostałych; pole kostalne wąskie (0-1 oczko na wysokości szczytu klawusa).

Klucz do rodzajów

1. Pronotum trój- lub jednożeberkowe, pierwszy widoczny sternit odwłokowy z dwoma bulwkowatymi wyrostkami (rys. 39) *Carldrakeana*
- . Pronotum pięciożeberkowe, bulwkowatych wyrostków na pierwszym widocznym sternicie odwłokowym brak..... 2.
2. Paranota i półpokrywy o bocznych brzegach drobno ząbkowanych (rys. 43) *Stenocader*
- . Paranota i półpokrywy o bocznych brzegach gładkich *Cyperobia*

Rodzaj *Carldrakeana* Froeschner (rys. 41)

Cechy diagnostyczne: Głowa trójkątna, wydłużona, jej szczyt sięga dystalnego końca drugiego członu czułków, zaopatrzona w dwie pary dość krótkich i tępo zakończonych wyrostków; wyrostki preokularne umiejscowione na przodzie głowy, znacznie oddalone od oczu. Bukule wydłużone, ich blaszki języczkowate, mogą stykać się przednimi końcami tuż za szczytem głowy. Kłujka sięga do środka trzeciego segmentu odwłokowego. Pronotum o tylnym brzegu prostym, nie przykrywa tarczki, której koniec zaopatrzony jest w wystający wyrostek; paranota raczej wąskie, pronotum jedno- lub trójżeberkowe, żeberka blaszkowate. Półpokrywy niezbyt szerokie; pole stenokostalne wykształcone w postaci jednego rzędu oczek, pole kostalne nieobecne lub występuje w postaci pojedynczych oczek w nasadowej i w tylnej części półpokryw; pole subkostalne z kilkoma poprzecznymi żyłkami, pole dyskoidalne z dwoma poprzecznymi żyłkami

dzielącymi je na trzy powierzchnie. W środkowej części drugiego sternitu odwłokowego dwa wyrostki stanowiące przedłużenie kanału rostralnego. Małe, niespełna trzymilimetrowe owady, występujące tylko w formie krótkoskrzydłej.

Występowanie: Rodzaj występuje w Australii i na Nowej Zelandii.

Ilość gatunków: 3.

Uwagi: Według Froeschnera (1996) w rodzaju *Carldrakeana* pole stenokostalne jest nieobecne, a wąskie pole kostalne jest utworzone przez jeden lub dwa rzędy oczek; dokładna analiza układu żyłek na brzusznej stronie półpokrywy wykazała jednak, że jej przednim brzegiem biegnie typowe pole stenokostalne, a w miejscu pola kostalnego znajduje się gruba i wypukła żyłka (*C. engista* – rys. 38), w której mogą tworzyć się oczka (*C. socia*, *C. tindalei*).

Rodzaj *Cyperobia* Bergroth (rys. 42)

Cechy diagnostyczne: Silnie wydłużona głowa sięga daleko poza drugi człon czułków; na głowie dwie pary krótkich, dość tępo zakończonych i nieco odstających wyrostków; wyrostki preokularne mieszczą się na wysokości pierwszego członu czułków, w znacznej odległości od oczu, wyrostki jugalno-frontalne, bardzo krótkie, leżą blisko szczytu głowy; bukule wydłużone, ich przednie, zaokrąglone końce stykają się tuż przed szczytem głowy; klujka sięga do środka IV segmentu odwłokowego. Pronotum zaopatrzone w pięć niskich, wałeczkowatych żeberek, żeberka boczne zewnętrzne krótkie, ich długość stanowi czwartą część długości żeberek bocznych wewnętrznych; boczne brzegi pronotum sinusoidalnie wygięte,

rozszerzone na wysokości kołnierza i w tylnej części, za kalusami, na wysokości których jest zwężone; paranota bardzo wąskie, żeberkowate, nieco szersze na wysokości kalusów, gdzie tworzą zagięte ku dołowi łatki; tylny brzeg pronotum niemal prosty, nieco tylko wpuklony ku przodowi w środkowej części. Tylny brzeg pronotum nie przykrywa dystalnej części tarczki, zaopatrzonej w silnie wystający wyrostek. Półpokrywy o drobnych oczkach; pole stenokostalne słabo widoczne od strony grzbietowej; pole kostalne bardzo wąskie, utworzone na całej długości przez jeden rząd oczek, pole subkostalne z 2-3 poprzecznymi żyłkami; pole dyskoidalne podzielone dwiema poprzecznymi żyłkami na trzy mniejsze pólka; pole suralne wąskie u form brachypterycznych, u form makropterycznych zachowuje na około jednej trzeciej powierzchni szczątkową membranę. Długość ciała od 3,7 do 4,2 mm.

Występowanie i ilość gatunków: Znany jeden gatunek *Cyperobia carectorum* Bergroth z Nowej Zelandii; występuje na turzycach (*Celmisia spectabilis* - Froeschner, 1996) i na *Cassinia leptophylla* (Asteraceae) (Bergroth, 1926; Drake i Ruhoff, 1965; Froeschner, 1996).

Rodzaj *Stenocader* Drake (rys. 43)

Cechy diagnostyczne: Głowa wydłużona, o powierzchni drobno granulowanej, sięga poza drugi człon czułków, zaopatrzona jest w dwie pary wyrostków o raczej zaokrąglonych końcach; wyrostki jugalno-frontalne i preokularne podniesione, nie przylegają do głowy i nie stykają się ze sobą; wyrostki preokularne leżą w połowie długości głowy i są oddalone od oczu. Bukule wydłużone, sięgają poza szczyt głowy i mogą stykać się przednimi

końcami. Klujka sięga do końca trzeciego segmentu odwłokowego (forma submakropteryczna) lub do środka czwartego segmentu odwłokowego (forma makropteryczna). Pronotum z wąskimi paranotami, których brzegi zaopatrzone są w drobne, ale wyraźne ząbki; na pronotum występuje pięć blaszkowatych żeberk, żeberka boczne zewnętrzne krótkie, ich długość stanowi około jednej trzeciej długości, żeberka boczne wewnętrzne prawie równoległe u form o skróconych skrzydłach lub łukowato wygięte na zewnątrz u form makropterycznych; tylny brzeg przedplecza prawie prosty, jego tylno-boczne brzegi zaokrąglone, boczne krawędzie przedplecza silnie sinusoidalnie wygięte; tarczka widoczna, zaopatrzona na szczycie w mały, wystający ząbek. Półpokrywy o drobnych oczkach, wzdłuż ich brzegów występują drobne ząbki, podobne do tych na paranotach. Pole stenokostalne prawie niewidoczne od strony grzbietowej, dobrze rozwinięte po stronie brzusznej, pole kostalne utworzone przez dwa rzędy oczek w części nasadowej, następnie zwęża się coraz bardziej, zanikając mniej więcej w połowie długości półpokrywy; pole subkostalne szerokie, z 5-6 poprzecznymi żyłkami; pole dyskoidalne przedzielone dwiema poprzecznymi żyłkami na trzy odrębne pola; żyłki wyraźne, szczególnie radialna, medialna i żyłki poprzeczne na polu dyskoidalnym dość mocno wyniesione; pole suturalne form makropterycznych z dość szeroką szczątkową membraną. Szew klawokorialny występuje u form makropterycznych, u form o skrzydłach skróconych zachowuje się w postaci żeberkowatej wypukłości. Długość ciała 3,3 - 3,6 mm.

Występowanie i ilość gatunków: Rodzaj reprezentowany jest tylko przez jeden gatunek *Stenocader tingidoides* (Spinola), występujący w Chile.

Uwagi: Samce występują wyłącznie w formie makropterycznej, a samice w formie o nieco skróconych skrzydłach, którą można zaliczyć do formy submakropterycznej (zachowują zdolność lotu); obie formy znacznie różnią się kształtem ciała (samica jest bardziej zaokrąglona i znacznie bardziej wypukła w stosunku do samca), tym faktem można tłumaczyć pierwotne zaliczanie obu form do dwóch różnych gatunków: *Stanocader tingidoides* (samica) i *Stenocader germainii* (samiec).

Podrodzina *Cantacaderinae* Stål, stat. nov.

Cechy diagnostyczne: Głowa umiarkowanie wydłużona, nie sięga poza drugi człon czułków, lub o silnie wydłużonym nadustku; dwa pierwsze człony czułków stosunkowo duże; pronotum pięcio- lub trójżeberkowe; paranota zazwyczaj szerokie, czasem uniesione ku górze; tylny brzeg pronotum wydłużony ku tyłowi; jeśli tarczka zaopatrzona jest w tylnej części w wystający wyrostek, to pronotum wydłużone jest wzdłuż żeberk bocznych wewnętrznych; jeśli tarczka jest gładka, to pronotum wydłużone jest wzdłuż żeberka środkowego (i zwykle jest pod nim ukryta). Półpokrywy delikatne, wyraźnie rozszerzone w części nasadowej; pole stenokostalne dobrze rozwinięte i widoczne zarówno od strony brzusznej, jak i grzbietowej; jego oczka różnią się od oczek pola kostalnego, mogą być od nich mniejsze lub większe, bardziej regularne, w zarysie kwadratowe i o grubszych ściankach; pole kostalne zwykle szerokie (przeciętnie 4-5 oczek w części środkowej).

Klucz do plemion

1. Pronotum wydłużone wzdłuż żeberk bocznych wewnętrznych, tarczka zawsze widoczna z wystającym wyrostkiem w tylnej części (rys. 14 i 46) *Ceratocaderini*
- . Pronotum wydłużone wzdłuż żeberka środkowego, tarczka zwykle niewidoczna, jeśli widoczna, to bez wyrostka w tylnej części (rys. 49 i 51) ...
..... *Cantacaderini*

Plemię *Ceratocaderini*, trib. nov.

Cechy diagnostyczne: Głowa stosunkowo krótka (jej szczyt nie wystaje poza drugi człon czułek), lub o silnie wydłużonym nadustku; pronotum zwykle trójżeberkowe (wyjątkowo pięciożeberkowe); tylny brzeg pronotum wydłużony wzdłuż żeberk bocznych wewnętrznych; tarczka widoczna, zaopatrzona w tylnej części w wystający wyrostek; półpokrywy szerokie, o bocznych brzegach zaokrąglonych; pole kostalne szerokie, czasem silnie uniesione ku górze i wzmocnione w części środkowej grubą, poprzeczną żyłą.

Klucz do rodzajów

1. Pronotum pięciożeberkowe *Nectocader*
- . Pronotum trójżeberkowe 2.

2. Pierwszy widoczny sternit odwłokowy z dwiema listewkami w środkowej części (rys. 40B) *Australocader*
- . Pierwszy widoczny sternit odwłokowy bez listewek 3.
3. Paranota o bocznych krawędziach zaopatrzonych w kilka (6-8) zębów, przednia część środkowego żeberka tworzy niewielki kaptur (rys. 46))
 *Ceratocader*
- . Paranota o bocznych krawędziach gładkich, kaptura brak *Allocader*

Rodzaj *Allocader* Drake (rys. 44)

Cechy diagnostyczne: Głowa silnie wydłużona w części preokularnej, jej szczyt sięga poza drugi człon czułków, zaopatrzona w dwie pary wyrostków, raczej krótkich, tępo zakończonych, a nawet bulwkowatych; wyrostki preokularne położone w pewnej odległości od oczu, jugalno-frontalne u nasady silnie wydłużonego nadustka. Bukule wydłużone, przednimi, zaokrąglonymi końcami sięgają końca głowy lub są nieco dłuższe. Klujka sięga V sternitu odwłokowego. Pronotum wąskie, znacznie węższe niż półpokrywy, trójżeberkowe, żeberka raczej niskie, wałeczkowate; paranota niezbyt szerokie, czasem podwinięte ku górze lub bardzo wąskie, prawie żeberkowate; tylny brzeg pronotum prosty lub nieco zaokrąglony, nie zakrywa tarczki, która w tylnej części zopatrzona jest w wystający wyrostek. Półpokrywy silnie rozszerzone u nasady, o wyraźnie zaokrąglonych tylnych brzegach, pole kostalne dość szerokie (w środkowej części utworzone przez pięć do dziewięciu rzędów oczek); pole dyskoidalne czasem z niewyraźnymi, dodatkowymi żyłkami poprzecznymi; brak szwu klawokorialnego, który to

fakt świadczy o tym, że przedstawiciele tego rodzaju występują przede wszystkim (a może wyłącznie) w formie krótkoskrzydłej. Długość ciała od 3 do 9 mm.

Występowanie: rodzaj ten występuje w krainie Australijskiej.

Ilość gatunków: 3.

Rodzaj *Australocader B. Lis* (rys. 45)

Cechy diagnostyczne: Głowa umiarkowanie wydłużona, sięga do dystalnego końca drugiego członu czułków, zaopatrzona w dwie pary masywnych, ostro zakończonych wyrostków o nieco ku górze wygiętych końcach; wyrostki preokularne leżą blisko oczu, a jugalno-frontalne tuż przed nimi. Bukule wydłużone, sięgają poza szczyt głowy i stykają się przednimi końcami; końce bukuli zaostrome; kłujka sięga do końca trzeciego segmentu odwłokowego. Pronotum trójżeberkowe, żeberka grube, niskie, wałeczkowate; paranota umiarkowanie szerokie, nieco uniesione ku górze, zaopatrzone w przedniej części w jeden kolec; tylny brzeg pronotum nieco wysunięty ku tyłowi, szczególnie na przedłużeniu bocznych żeberk; w części środkowej jednak wygięty ku przodowi, tak że odsłania tylną, zaopatrzoną w wystający wyrostek część tarczki. Półpokrywy szerokie, silnie rozszerzające się w nasadowej części, zaokrąglone; pole kostalne szerokie i uniesione ku górze, w części środkowej utworzone przez 5-6 oczek; pole subkostalne z kilkoma żyłkami poprzecznymi; pole dyskoidalne o słabo wyrażonych granicach, podzielone niewyraźnymi, poprzecznymi, żyłkami na trzy mniejsze pola; pole suturalne wąskie, o brzegowych oczkach bardzo słabo wyodrębnionych, zanikających, sprawiających wrażenie szczątkowej

membrany; szwu klawokorialnego brak. W środkowej części drugiego sternitu odwłokowego występują dwie podłużne blaszki zaopatrzone w jeden rząd niewielkich oczek, stanowiące przedłużenie kanału rostralnego (rys. 40B). IX laterotergity samicy silnie wpukłone w środkowej części w postaci podłużnych i dość szerokich rowków (rys. 40A). Długość ciała 3,8-4,3 mm. Występuje prawdopodobnie tylko w formie krótkoskrzydłej.

Występowanie: Australia.

Ilość gatunków: Znany jeden gatunek *Australocader kerzhneri* B. Lis.

Uwagi: Rodzaj australijski, wykazujący podobieństwa do dwóch innych australijskich rodzajów, mianowicie do rodzaju *Allocader* Drake, od którego różni się masywnymi, ostro zakończonymi wyrostkami na głowie i kolcem na paranotach, i do rodzaju *Ceratocader* Drake, od którego różni się brakiem kaptura i wałeczkowatymi żeberkami na pronotum; od obu różni się blaszkowatymi tworami występującymi w środkowej części drugiego sternitu odwłokowego.

Rodzaj *Ceratocader* Drake (rys. 46 i 47)

Cechy diagnostyczne: Głowa umiarkowanie wydłużona, jej szczyt nie wystaje poza dystalny koniec drugiego członu czułków, zaopatrzona w dwie pary wyrostków; wyrostki te leżą blisko siebie, u nasady są bardzo grube, na szczytach cienkie i charakterystycznie wygięte ku górze. Bukule bardzo długie, sięgają znacznie poza szczyt głowy, stykają się przednimi końcami; końce bukuli kątowo zakrzywione. Kłujka sięga najwyżej do tylnej krawędzi zapiersia. Pronotum nieco wypukłe z trzema wysokimi, blaszkowatymi żeberkami. Środkowe żeberko w przedniej części tworzy niewielki kaptur

wysunięty pomiędzy oczami; przednia część bocznych żeberk łączy się z bocznymi powierzchniami kaptura. Paranota dość szerokie, zaopatrzone w 6-8 zębów; tylny brzeg pronotum nieco wysunięty ku tyłowi na przedłużeniu bocznych żeberk, pomiędzy nimi lekko wygięty ku przodowi, jak gdyby opierający się na niewielkiej tarczce, zaopatrzonej w tylnej części w wystający wyrostek. Półpokrywy szerokie, znacznie szersze niż pronotum, o zaokrąglonych tylnych brzegach; pole kostalne szerokie, nieco podwinięte się ku górze, w środkowej części utworzone przez pięć rzędów oczek; pole subkostalne szerokie z grubą, wyraźną, poprzeczną żyłką i kilkoma delikatniejszymi w tylnej części; pole dyskoidalne długie z dwoma poprzecznymi żyłkami, tworzącymi trzy (czasem nie całkowicie zamknięte) mniejsze pola; szew klawokorialny niewyodrębniony (znane tylko formy brachypteryczne); pole suturalne wąskie, czasem wzdłuż jego wewnętrznej krawędzi biegnie pas o niewyodrębnionych oczkach, stanowiący najprawdopodobniej pozostałość membrany. Długość ciała od 3,5 do 4,5 mm.

Występowanie: Rodzaj występuje w krainie Australijskiej.

Ilość gatunków: 2.

Rodzaj *Nectocader* Drake (rys. 48)

Cechy diagnostyczne: Głowa silnie wydłużona, sięga daleko poza drugi człon czułków, zaopatrzona w dwie pary dość krótkich, tępo zakończonych wyrostków; wyrostki preokularne, znacznie oddalone od oczu, leżą na wysokości kolcowatych wyrostków u nasady czułków, a jugalno-frontalne, oddalone od preokularnych, leżą na wysokości pierwszego członu

czułków, odcinki: przedni koniec głowy - wyrostki jugalno-frontalne, wyrostki jugalno-frontalne - wyrostki preokularne i wyrostki preokularne - przednia krawędź kołnierza, są prawie jednakowej długości. Bukule stosunkowo niskie, języczkowate, wysunięte poza szczyt głowy; kłujka bardzo długa, sięga prawie do końca VI segmentu odwłoka. Pronotum pięciożebkowe, żeberka boczne zewnętrzne w postaci krótkich blaszek biegnących tylko w najbardziej wypukłej części pronotum, pozostałe żeberka blaszkowate, szczególnie wysokie w najbardziej wypukłej części pronotum; paranota dość wąskie, podwinięte ku górze, o sinusoidalnie wygiętych krawędziach; całe pronotum wyraźnie wydłużone ku tyłowi, jego tylna krawędź prosta, jak gdyby opiera się na małej, wystającej, tylnej części tarczki. Półpokrywy bardzo szerokie, siatkowane, utworzone z drobnych, nieregularnych oczek; pole kostalne silnie rozszerza się u nasady, w części środkowej utworzone przez około 10, a w tylnej przez 12 rzędów oczek; pole subkostalne z dwiema poprzecznymi żyłkami; pole dyskoidalne niewyraźnie odgraniczone, przecięte dwiema poprzecznymi żyłkami na trzy mniejsze pola; szew klawokorialny wyraźny. Długość ciała 6,5 mm. Występuje wyłącznie w formie makropterycznej.

Występowanie i ilość gatunków: Znany jest tylko jeden gatunek *Nectocader gounellei* (Drake), występujący w Brazylii na roślinach z rodzaju *Vernonia* sp.

Plemię *Cantacaderini* s. str.

Cechy diagnostyczne: Głowa stosunkowo krótka (jej szczyt nie

wystaje poza drugi człon czułków), lub o silnie wydłużonym nadustku; pronotum zwykle pięciożeberkowe (wyjątkowo trój- lub jednożeberkowe); tylny brzeg pronotum wydłużony wzdłuż żeberka środkowego, tarczka zwykle niewidoczna, jeśli widoczna to bez wyrostka w tylnej części; paranota zwykle szerokie, czasem w postaci dwóch płatów; półpokrywy wydłużone, o nieco zróżnicowanych oczkach (nieco większe na polu suturalnym, czasem również na kostalnym); pole kostalne szerokie (do 15-16 oczek w części środkowej).

Klucz do rodzajów

1. Głowa o nadustku sięgającym daleko poza drugi człon czułków, pole kostalne bardzo szerokie (15-16 oczek na wysokości szczytu klawusa) *Teratocader*
- Głowa o nadustku krótszym, nie sięgającym poza drugi człon czułków, pole kostalne węższe (najwyżej 10 oczek na wysokości szczytu klawusa) 2.
2. Paranota wykształcone w postaci dwóch płatów (rys. 51) *Pseudophatnoma*
- Paranota jednolite *Cantacader*

Rodzaj *Cantacader* Amyot et Serville (rys. 49 i 50)

Cechy diagnostyczne: Głowa wydłużona w części preokularnej, lecz jej szczyt nie wystaje poza drugi człon czułków, zaopatrzona w dwie pary

wyrostków, które mogą być krótkie, delikatne i przylegać do powierzchni głowy lub też bardzo długie, mocne i odstające (długość wyrostków jest bardzo zróżnicowana, nawet w obrębie jednego gatunku); wyrostki preokularne leżą zwykle tuż przy oczach, a jugalno-frontalne tylko nieco przed nimi. Bukule bardzo długie, ich przednie końce zwykle sięgają znacznie poza szczyt głowy i mogą być zaokrąglone lub kątowo zakrzywione, mogą się również stykać przednimi końcami. Kłujka zwykle sięga 3-4 segmentu odwłokowego, chociaż może być krótsza i nieco tylko przekraczać tylny brzeg metasternum. Pronotum wyraźnie wydłużone, o tylnym brzegu trójkątnym lub nieco zaokrąglonym, przykrywającym tarczkę; paranota o zróżnicowanej szerokości, ich przednie końce kątowo wydłużone ku przodowi, czasem nawet zaopatrzone w niewielki kolcowaty wyrostek, niekiedy podwinięte ku górze; pronotum pięcio-, trój- lub jednożeberkowe z różnymi formami pośrednimi, żeberka mogą być wysokie, blaszkowate lub niskie, wałeczkowate. Półpokrywy umiarkowanie szerokie, czasem znacznie wydłużone, pole kostalne o różnej szerokości (od czterech rzędów oczek do bardzo wąskiego, zanikającego w części środkowej), pole subkostalne czasem z żyłką w części środkowej, pole dyskoidalne zwykle wąskie i długie; obecność szwu klawokorialnego związana z formą pterygomorficzną: okazy długoskrzydłe mają szew wyodrębniony (rys. 49), u okazów krótkoskrzydłych (rys. 50) szew zanika. Kapsuła genitalna samców jak gdyby zagłębiona w odwłok, po jej bokach występują bardziej lub mniej wystające paratergity (rys. 24). Długość ciała od 3,5 do 6,3 mm.

Występowanie: Najliczniejszy i najbardziej rozprzestrzeniony rodzaj plemienia *Cantacaderini*, nie ma swoich przedstawicieli tylko w krainie

Nearktycznej i Neotropikalnej.

Ilość gatunków: 38.

Rodzaj *Pseudophatnoma* Blöte (rys. 51)

Cechy diagnostyczne: Głowa stosunkowo krótka, sięga do połowy pierwszego członu czułków; na głowie dwie pary długich wyrostków o niezbyt ostrych końcach; wyrostki jugalno-frontalne wyrastają na wysokości nasady nadustka, a preokularne między oczami, obie pary wystają poza szczyt głowy. Bukule bardzo niskie, o zaokrąglonych końcach, którymi stykają się tuż przed szczytem głowy. Kłujka sięga do tylnej krawędzi trzeciego sternitu odwłokowego. Pronotum o szerokich paranotach w formie dwóch płatów, z których każdy tworzy trójkątną powierzchnię zakończoną skierowanym ku przodowi zębem; na pronotum znajduje się pięć raczej niskich żeberk, żeberka boczne zewnętrzne są krótkie i biegną tylko w tylnej części pronotum; przednia krawędź pronotum prosta lub wyciągnięta do przodu w formie niewielkiego kaptura; tylna krawędź pronotum zaokrąglona i wysunięta ku tyłowi, dystalna część tarczki może być widoczna lub całkowicie zakryta przez tylny brzeg pronotum; tarczka płaska. Półpokrywy szerokie, pokryte drobnymi, nieregularnymi oczkami; pole kostalne wyraźnie pofałdowane, raczej szerokie, w części środkowej utworzone przez około 9-10 rzędów oczek; pole subkostalne z kilkoma niewyraźnymi żyłkami poprzecznymi; pole dyskoidalne podzielone dwiema żyłkami na trzy mniejsze pola, przy czym przednia żyłka czasem jest bardzo niewyraźna; pole suturalne z wąskim pasem szczątkowej membrany. Szew klawokorialny widoczny. Długość ciała od 6,5 do 7,5 mm. Występuje tylko w formie

makropterycznej.

Występowanie: Dotychczas znany tylko z Archipelagu Riau, Borneo i Laosu.

Ilość gatunków: 3.

Rodzaj *Teratocader Drake* (rys. 52)

Cechy diagnostyczne: Głowa bardzo długa, sięga daleko poza drugi człon czułków, z dwiema parami wyrostków: wyrostki jugalno-frontalne dłuższe, o zaokrąglonych końcach, wyrastają na wysokości podstawy nadustka i skierowane są ku przodowi; krótkie, zaostrome i sterzące ku górze wyrostki preokularne wyrastają w połowie odległości między oczami a wyrostkami jugalno-frontalnymi. Bukule wydłużone, wystają nieco poza szczyt głowy, dosyć wąskie, o końcach wąsko zaokrąglonych, nie stykających się ze sobą. Kłujka bardzo długa, sięga do segmentu genitalnego. Pronotum o szerokich paranotach, tworzących dwa niewyraźne płaty: przedni, trójkątny, skierowany wierzchołkiem ku przodowi i tylny, dość wąski i łagodnie zaokrąglony; na pronotum występuje pięć niskich, wałeczkowatych żeberk; krótkie żeberka boczne zewnętrzne występują tylko w tylnej części pronotum; żeberka boczne wewnętrzne, biegnące wzdłuż całego pronotum i przerwane na kalusach, zanikają w przedniej części kołnierza; tylny brzeg pronotum silnie wysunięty ku tyłowi, szczególnie na przedłużeniu żeberka środkowego i żeberk bocznych wewnętrznych, całkowicie przykrywa tarczkę. Półpokrywy bardzo szerokie, silnie rozszerzające się w części nasadowej, siatkowate, o bardzo drobnych i nieregularnych oczkach; pole kostalne bardzo szerokie, lekko pofałdowane, utworzone przez 15-16 rzędów

oczek w części środkowej, a przez około 25 rzędów w jego tylnej części; pole subkostalne z kilkoma żyłkami poprzecznymi; pole dyskoidalne podzielone dwiema poprzecznymi żyłkami na trzy mniejsze powierzchnie; pole suturalne z wąską, szczątkową błonką. Szew klawokorialny widoczny. Znana tylko forma makropteryczna. Długość ciała: 8,6 mm.

Występowanie i ilość gatunków: Znany jest jeden gatunek *Teratocader magnificus* z Półwyspu Malajskiego (Perak).

6. Katalog gatunków rodziny *Cantacaderidae*

Rodzina *Cantacaderidae* Stål

Cantacaderaria Stål, 1873: 116.

Cantacaderinae: Drake et Ruhoff, 1965: 22.

Podrodzina *Cantacaderinae* Stål

Plemię *Cantacaderini* Stål

Rodzaj *Cantacader* Amyot i Serville

Cantacader Amyot i Serville, 1843: 299. Gatunek typowy: *Piesma quadricornis* Le Peletier et Serville, 1828; wyznaczenie przez monotypię.

Canthacader [!]: Amyot i Serville, 1843: 652 (indeks); Schouteden, 1916: 290, 1923: 83, 1955: 162, 163.

Taphrostethus Fieber, 1844: 40 (syn. Fieber, 1861: 117). Gatunek typowy: *Taphrostethus quinquecostatus* Fieber, 1844; wyznaczenie przez monotypię.

Cantacader abdivitus Drake

Cantacader abdivitus Drake, 1950: 161; Drake i Ruhoff, 1965: 23.

Materiał typowy: Holotyp samica: [AUSTRALIA]: Redlynch, Queensland (USNM).

Występowanie: Australia (Queensland).

Materiał przebadany: HT, USNM.

Cantacader afzelii Stål

Cantacader afzelii Stål, 1873: 116; Drake, 1950: 163; Drake i Ruhoff, 1965: 23.

Cantacader tener Bergroth, 1894: 167, syn. Duarte Rodrigues, 1992: 12.

Cantacader Afzelii: Villiers, 1952: 125; Schouteden, 1965: 168.

Cantacader affzelii [!]: Štusák, 1984: 238, 239.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [SIERRA LEONE]: Sierra Leone (NHRS).

Występowanie: Angola, Etiopia, Ghana, Kenia, Kongo-Brazzaville, Liberia, Madagaskar, Mauritius, Mozambik, Nigeria, Namibia, Republika Południowej Afryki, Sierra Leone, Somalia, Sudan, Tanzania, Togo, Wybrzeże Kości Słoniowej, Zair, Zambia.

Materiał przebadany: 57 ok., MNHN; 29 ok., BMNH; 1 ok., ISNB; 3 ok.,

Normanby).

Materiał przebadany: 2 ok., AMNH.

Cantacader angustecostatus Štusák

Cantacader angustecostatus Štusák, 1979: 142, Duarte Rodrigues, 1984: 80.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [GHANA]: Ghana, Ashanti region, Kumasi (HNMB); 5 paratypów: [GHANA]: Ghana, Ashanti region, Kumasi (HNMB).

Występowanie: Ghana, Kongo-Brazzaville, Nigeria, Togo.

Materiał przebadany: 2 ok., MNHN; 6 ok., HNHM; 2 ok., ZMHB.

Cantacader attenuatus Distant

Cantacader attenuatus Distant, 1902b: 238; Drake i Ruhoff, 1965: 24; Schouteden, 1965: 168; Duarte Rodrigues, 1984: 80.

Cantacader attenuatis [!]: Drake, 1950: 163.

Materiał typowy: Lektotyp samiec (obecne wyznaczenie): [REPUBLIKA POŁUDNIOWEJ AFRYKI]: South Africa (BMNH).

Występowanie: Republika Południowej Afryki.

Materiał przebadany: LT, 1 ok., BMNH.

Cantacader basilewskyi Schouteden

Canthacader [!] *Basilewskyi* Schouteden, 1955: 163.

Cantacader basilewskyi: Drake i Ruhoff, 1965: 24; Duarte Rodrigues, 1984: 80.

Cantacader Basilewskyi: Schouteden, 1965: 169.

Cantacader basilewski [!]: Drake, 1958: 102.

Materiał typowy: Holotyp: [RWANDA]: Ruanda (MRAC).

Występowanie: Angola, Nigeria, Rwanda-Burundi, Sudan, Zair.

Materiał przebadany: 1 ok., ISNB; 3 ok., AMNH.

Cantacader bomansi Schouteden

Cantacader Bomansi Schouteden, 1965: 169, 170.

Cantacader bomansi: Duarte Rodrigues, 1984: 80.

Materiał typowy: Syntyp(y): [ZAIR-RWANDA]: de la Vallée de la Ruzizi, Sanghe (MRAC).

Występowanie: Znany tylko z jednego stanowiska z doliny rzeki Ruzizi

biegnącej na granicy Zairu i Rwandy.

Cantacader clairi Schouteden

Cantacader Clairi Schouteden, 1965: 169, 170.

Cantacader clairi: Linnavuori, 1977: 6; Štusák, 1979: 145; Duarte Rodrigues, 1980: 263, 1982a: 57; 1984: 542.

Materiał typowy: syntyp(y): [ZAIR]: Provenance, Lubudi, Katanga (MRAC).

Występowanie: Ghana, Kongo-Brazzaville, Tanzania, Zair, Zambia.

Materiał przebadany: 2 ok., MRAC; 2 ok., BMNH; 1 ok., ISNB; 4 ok., MNHN; 2 ok., AMNH; 6 ok., ZMHB; 10 ok., ZMPA.

Cantacader claratis Drake

Cantacader claratis Drake, 1950: 160, 163; Drake i Ruhoff, 1965: 25.

Materiał typowy: Holotyp samica: [MALEZJA]: Perak, Bukit Gautang, Malaya (USNM).

Występowanie: Malezja.

Cantacader curtulus Linnavuori

Cantacader curtulus Linnavuori, 1977: 6; Duarte Rodrigues, 1984: 80.

Materiał typowy: Holotyp samica: [JEMEN]: Yemen (REL).

Występowanie: Jemen.

Materiał przebadany: HT, REL.

Cantacader diffidentis Drake i Poor

Cantacader diffidentis Drake i Poor, 1936: 141; Drake, 1950: 163, Drake i Ruhoff, 1965: 25; Péricart, 1985: 28.

Cantacader diffidens [!]: Drake, 1960: 343.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [INDIE]: New Forest, Dehra Dun, United Provinces (USNM); paratyp samica: [INDIE]: India, Dehra Dun (USNM).

Występowanie: Indie, Indonezja (Jawa).

Cantacader divisus Bergroth

Cantacader divisus Bergroth, 1908: 108; Drake i Ruhoff, 1965: 25; Schouteden, 1965: 169, Linnavuori, 1977: 6; Duarte Rodrigues, 1980: 262, 1984: 80.

Cantacader dividus [!]: Drake, 1950: 163.

Materiał typowy: Syntypy (samce i samice): [ETIOPIA]: Süd Abissynien (brak danych odnośnie miejsca przechowywania materiału typowego).

Występowanie: Angola, Etiopia, Kenia, Tanzania, Zair, Zambia.

Materiał przebadany: 1 ok., BMNH; 1 ok., ISNB; 3 ok., AMNH; 1 ok., MNHN.

Cantacader duffelsi B. Lis

Cantacader duffelsi B. Lis, 1997a: 603.

Materiał typowy: Holotyp samica: [INDIE]: Madras State, Coimbatore (ZMAN).

Występowanie: Indie.

Materiał przebadany: HT, ZMAN; 11 ok., HNHM.

Cantacader formosus Drake

Cantacader formosus Drake, 1950: 164; Drake i Ruhoff, 1965: 25.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [CHINY]: Formosa [=Tajwan] (USNM).

Występowanie: Chiny (Tajwan).

Cantacader gerardi Schouteden

Canthacader [!] *Gerardi* Schouteden, 1955: 162.

Cantacader gerardi: Drake i Ruhoff, 1965: 25; Linnavuori, 1977: 6; Duarte Rodrigues, 1984: 80.

Cantacader Gerardi: Schouteden, 1965: 169.

Materiał typowy: syntyp(y): [ZAIR]: Mulungu, Nyunzu, Katanga, Belgian Congo (MRAC).

Występowanie: Zair.

Materiał przebadany: 1 ok., AMNH.

Cantacader hirsutus B. Lis

Cantacader hirsutus B. Lis (w druku b).

Materiał typowy: Holotyp samica: [LAOS]: Laos, Ban Theuong, 18 km NW of Xieng Khouang (BMH).

Występowanie: Laos.

Materiał przebadany: HT (BMH).

Cantacader hulstaerti Schouteden

Cantacader Hulstaerti Schouteden, 1965: 169, 171.

Cantacader hulstaerti: Štusák, 1979: 145; Duarte Rodrigues, 1984: 80.

Materiał typowy: syntyp(y): [ZAIR]: Bamanian (Equateur) (MRAC).

Występowanie: Ghana, Kongo-Brazzaville, Nigeria, Zair.

Materiał przebadany: 3 ok., AMNH; 1 ok., ZSMC; 5 ok., HNHM.

Cantacader ilongaensis Duarte Rodrigues

Cantacader ilongaensis Duarte Rodrigues, 1982b: 326; 1984: 80.

Materiał typowy: Holotyp samiec, Ilonga, Tanzania (AMNH); paratyp, Ilonga, Tanzania (AMNH).

Występowanie: Tanzania.

Materiał przebadany: HT, PT, AMNH.

Cantacader infuscatus Distant

Cantacader infuscatus Distant, 1903: 124; Drake, 1950: 164; Drake i Ruhoff, 1965: 25.

Materiał typowy: syntyp(y), Rangoon, Birma (BMNH).

Występowanie: Birma.

Materiał przebadany: HT, BMNH.

Cantacader insularis Drake

Cantacader insularis Drake, 1957: 399; Drake i Ruhoff, 1965: 25; Duarte Rodrigues, 1984: 80.

Materiał typowy: Holotyp samica, Reunion, Plaine des Cafres (MNHN).

Występowanie: Madagaskar, Maskareny.

Materiał przebadany: HT, MNHN; 2 ok., MNHN.

Cantacader japonicus Drake

Cantacader japonicus Drake, 1947: 225; Drake i Ruhoff, 1965: 26; Tomokuni, 1987: 118.

Cantacader japonicus [!]: Takeya, 1962: 47.

Materiał typowy: Holotyp samiec, Półwysep Shimabara, Japan (USNM).

Występowanie: Japonia, Tajlandia, Wietnam.

Materiał przebadany: 3 ok., NSMT; 1 ok., JP.

Cantacader laratanus Drake

Cantacader laratanus Drake, 1947: 226; Drake i Ruhoff, 1965: 26.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [INDONEZJA]: Larat (USNM).

Występowanie: Indonezja (Wyspy Tanimbar).

Materiał przebadany: HT, USNM.

Cantacader laticollis Horváth

Cantacader laticollis Horváth, 1906: 11; Drake, 1950: 164; Drake i Ruhoff, 1965: 26.

Cantacader quadricornis var. *staudingeri* (nie von Baerensprung): Puton, 1879: 88.

Materiał typowy: Lektotyp samiec (wyznaczenie: Péricart, 1983: 72):
[ALGERIA]: Bône (MNHN).

Występowanie: Algieria.

Materiał przebadany: 3 ok., MNHN; LT, MNHN; 1 ok., JP.

Cantacader letabanus Duarte Rodrigues

Cantacader letabanus Duarte Rodrigues, 1981b: 202; 1984: 80.

Materiał typowy: Holotyp samica: [REPUBLIKA POŁUDNIOWEJ AFRYKI]:
Letaba River, Letaba Camp, Krüger Park, Transvaal (PPRI).

Występowanie: Republika Południowej Afryki.

Materiał przebadany: 1 ok., BMNH; 1 ok., NMSA.

Cantacader lethierryi Scott

Cantacader lethierryi Scott, 1874: 289; Drake, 1950: 164; Takeya, 1962: 47; Drake i Ruhoff, 1965: 26; Tomokuni, 1987: 118.

Materiał typowy: Lektotyp samica (obecne wyznaczenie): [JAPONIA]: Japan
(BMNH).

Występowanie: Chiny (wraz z Tajwanem), Japonia, Korea, Tajlandia,
Wietnam.

Materiał przebadany: LT, BMNH; 1 ok., MNHN; 8 ok. NSMT; 1 ok., AMNH; 4
ok., NKUM; 2 ok., JP; 4 ok., HNHM.

Cantacader longicornis Duarte Rodrigues

Cantacader longicornis Duarte Rodrigues, 1980: 3; 1984: 80.

Materiał typowy: Holotyp samica [MALAWI]: Mpatamango Gorge, Shiré R., S.W. Malawi (NMBZ).

Występowanie: Malawi.

Cantacader nocturnis Hacker

Cantacader nocturnis Hacker, 1929: 324; Drake, 1960: 341; Drake i Ruhoff, 1965: 26.

Cantacader nocturnus [!]: Drake, 1950, 164.

Materiał typowy: Holotyp: [AUSTRALIA]: Brisbane, Queensland (QMBA).

Występowanie: Australia (Queensland), Nowa Gwinea.

Materiał przebadany: 1 ok., BMNH; HT, QMBA; 4 ok., HNHM.

Cantacader quadricornis (Le Peletier et Audinet-Serville)

Piesma quadricornis Le Peletier i Audinet-Serville, 1828: 653.

Taphrostethus staudingeri von Baerensprung, 1858: 205.

Cantacader staudingeri: Fieber, 1861: 118; Drake, 1950: 164.

Cantacader staudingeri var. *doriae* Ferrari, 1874: 169.

Cantacader quadricornis var. *nubilus* Horváth, 1906: 12

Cantacader quadricornis [!]: Gonzáles, 1948: 49.

Cantacader quadricornis var. *doriae*: Drake, 1950: 164.

Cantacader quadricornis var. *nubilus* [!]: Drake, 1950: 164; Stichel, 1960: 268.

Cantacader quadricornis quadricornis: Stichel, 1960: 268.

Cantacader quadricornis: Amyot i Serville, 1843: 299; Fieber, 1861: 118; Puton, 1879: 88; Horváth, 1906: 12; Drake, 1950: 164; Drake i Davis, 1960: 25; Drake i Ruhoff, 1965: 27; Péricart, 1983: 70.

Materiał typowy: syntypy *Piesma quadricornis*: [HISZPANIA]: Hispania (MNHN); Syntypy *Taphrostethus staudingeri*: [HISZPANIA]: Andalusia (ZMHB); Syntypy *Taphrostethus staudingeri* var. *doriae*: [WŁOCHY]: Liguria, La Spezia (MCSN).

Występowanie: Algieria, Egipt, Grecja, Francja, Hiszpania, Iran, Izrael, Kaukaz, Korsyka, Maroko Mauretania, Portugalia, Turcja, Włochy.

Materiał przebadany: 18 ok., 1 ST, MNHN; 32 ok., BMNH; 4 ok., ISNB; 2 ok., RMNH; 1 ok., MZLU; 6 ok., ZMAS; 2 ST, MCSN; 1 ST, ZMHB; 9 ok., NHMW; 5 ok., ZSMC; 1 ok., EH; 2 ok., ZMAN; 1 ok., REL; 4 ok., JP; 4 ok., BL; 28 ok., HNHM.

Cantacader quinquecostatus (Fieber).

Taphrostethus quinquecostatus Fieber, 1844: 41; Herrich-Schaeffer, 1850: 150.

Monanthia subovata Motschulsky, 1863: 91.

Cantacader subovatus: Stål, 1873: 116; Drake, 1950: 164.

Cantacader quinquecostata: Drake i Poor, 1936: 141.

Cantacader infuscata: Drake, 1956: 105.

Cantacader quinquecostatus: Stål, 1873: 117; Distant, 1903: 123; 1910: 100; Horváth, 1912: 341; 1926: 327; Bergroth, 1921: 103; Blöte, 1945: 78; Drake, 1950: 164; Drake, 1956: 103 i 106; 1960: 341; Drake i Ruhoff, 1965: 28.

Materiał typowy: "Ostindien" [brak innych danych, typ zaginął].

Występowanie: Birma, Filipiny, Indie, Indonezja, Malezja, Mikronezja (Palau), Papua Nowa Gwinea, Sri Lanka.

Materiał przebadany: 24 ok., BMNH; 48 ok., RMNH; 1 ok., AMNH; 35 ok., MZLU; 1 ok., NHMW; 4 ok., JP; 10 ok., HNHM.

Cantacader schoutedeni Štusák

Cantacader schoutedeni Štusák, 1984: 237.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [ZAIR]: Leopoldville (MRAC).

Występowanie: Zair.

Cantacader sejunctus Duarte Rodrigues

Cantacader sejunctus Duarte Rodrigues, 1987: 350.

Materiał typowy: Holotyp samica: [REPUBLIKA POŁUDNIOWEJ AFRYKI]: Pretoria (TMP); 5 paratypów: [REPUBLIKA POŁUDNIOWEJ AFRYKI]: Pretoria (TMP).

Występowanie: Republika Południowej Afryki.

Cantacader subtilis B. Lis

Cantacader subtilis B. Lis (w druku a).

Materiał typowy: Holotyp samiec: [FILIPINY]: P.I., Misamis Or., Gingoog (BMH).

Występowanie: Filipiny.

Materiał przebadany: HT (BMH)

Cantacader tenuipes Stål

Cantacader tenuipes Stål, 1865: 26; 1873: 116; Distant, 1902b: 238; Schouteden, 1916: 290; 1923: 83; 1965: 169; Drake, 1950: 153 i 164; Drake i Ruhoff, 1965: 28; Linnavuori, 1977: 6; Štusák, 1979: 146; Duarte Rodrigues, 1980: 262; 1984: 80.

Cantacader tenuipes var. *infuscatata* Schouteden, 1916: 290; 1923: 83; Drake i Ruhoff, 1965: 28.

Cantacader tenuipes var. *infuscatus*: Drake, 1950: 164.

Cantacader tenuipes var. *furtivus* Drake, 1950: 153 i 164.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [SIERRA LEONE]: Sierra Leone (NHRS).

Występowanie: Angola, Ghana, Gwinea, Jemen, Kenia, Kongo-Brazzaville, Madagaskar, Nigeria, Sierra Leone, Somalia, Sudan, Tanzania, Wybrzeże Kości Słoniowej, Zair.

Materiał przebadany: 21 ok., MNHN; 16 ok., BMNH; 4 ok., ISNB; 6 ok., AMNH; 1 ok., MZLU; 1 ok., ZMAS; 6 ok., HNHM; 27 ok., ZMHB; 3 ok., REL; 4 ok., JP.

Cantacader uniformis Distant

Cantacader uniformis Distant, 1902a: 353, 1903: 124; Drake, 1950: 164; Drake i Ruhoff, 1965: 28.

Materiał typowy: Lektotyp samica (obecne wyznaczenie): [INDIE]: North India (BMNH).

Występowanie: Birma, Indie.

Materiał przebadany: LT, BMNH.

Cantacader vandenplasi Schouteden

Canthacader[sic!] *Vandenplasi* Schouteden, 1923: 83, 1965: 169.

Cantacader vandenplasi: Drake, 1950: 164; Drake i Ruhoff, 1965: 29; Linnavuori, 1977: 6; Duarte Rodrigues, 1984: 80.

Materiał typowy: 2 syntypy: [ZAIR]: Belgian Kongo (MRAC).

Występowanie: Zair.

Materiał przebadany: 1 ok., AMNH.

Rodzaj *Pseudophatnoma* Blöte

Pseudophatnoma Blöte, 1945: 78. Gatunek typowy: *Pseudophatnoma corniculata* Blöte, 1945; wyznaczenie oryginalne.

Froeschnerocader Péricart, 1986: 245 (syn. Péricart, 1991: 49). *Froeschnerocader denticollis* Péricart, 1986; wyznaczenie oryginalne.

Pseudophatnoma corniculata Blöte

Pseudophatnoma corniculata Blöte, 1945: 78; Drake, 1950: 166; Drake i Ruhoff, 1965: 40.

Materiał typowy: Holotyp: [INDONEZJA]: Durian, Rhio-Archipelago (RMNH).

Występowanie: Indonesia (Archipelag Riau).

Pseudophatnoma denticollis (Péricart)

Froeschnerocader denticollis Péricart, 1986: 245.

Pseudophatnoma denticollis: Péricart, 1991: 49.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [MALEZJA]: Sabah, North Borneo, Mt.

Kinabalu National Park, Poring Hot Springs (MHNG).

Występowanie: Malezja (Borneo-Sabah).

Pseudophatnoma laosana B. Lis

Pseudophatnoma laosana B. Lis (w druku b).

Materiał typowy: Holotyp samiec: [LAOS]: Laos, Khammouane Prov., Phon Tioue (BMH).

Występowanie: Laos.

Materiał przebadany: HT, BMH.

Rodzaj *Teratocader* Drake

Teratocader Drake, 1950: 158. Gatunek typowy: *Cantacader magnificus* Drake, 1923; wyznaczenie oryginalne.

Teratocader magnificus (Drake)

Cantacader magnifica Drake, 1923: 83.

Teratocader magnificus: Drake, 1950: 158, 166; Drake i Ruhoff, 1965: 30.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [MALEZJA]: Perak, Malacca (USNM).

Występowanie: Malezja (Półwysep Malajski).

Materiał przebadany: HT, USNM.

Plemię *Ceratocaderini* B. Lis**Rodzaj *Allocader* Drake**

Allocader Drake, 1950: 156. Gatunek typowy: *Cantacader leai* Hacker, 1928; wyznaczenie oryginalne.

Allocader cordatus (Hacker)*Phatnoma cordata* Hacker, 1927: 19.*Cantacader cordatus*: Hacker, 1928: 174.*Allocader cordata*: Drake, 1950: 156.

Materiał typowy: Lektotyp samica (wyznaczenie Cassis i Gross, 1995: 398):

[AUSTRALIA]: National Park, Queensland (QMBA)

Występowanie: Australia (Queensland).

Materiał przebadany: HT, QMBA; 1 ok., HNHM.

Allocader leai (Hacker)*Cantacader leai* Hacker, 1928: 176.*Allocader leai*: Drake, 1950: 156; Drake i Ruhoff, 1965: 23.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [AUSTRALIA]: Hobart, Tasmania (QMBA).

Występowanie: Australia (Tasmania).

Allocader nesiotos Drake et Ruhoff*Allocader nesiotos* Drake i Ruhoff, 1962: 249, 1965: 23.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [AUSTRALIA]: Lord Howe Island (SAM).

Występowanie: Australia (Lord Howe).

Rodzaj *Australocader* B. Lis*Australocader* B. Lis, 1997: 211. Gatunek typowy: *Australocader kerzhneri* B. Lis, 1997; wyznaczenie oryginalne.*Australocader kerzhneri* B. Lis*Australocader kerzhneri* B. Lis, 1997: 212.

Materiał typowy: Holotyp samica: [AUSTRALIA]: ACT, Canberra, Black Mt. (ZMAS).

Występowanie: Australia (Canberra).

Materiał przebadany: HT, 3 PT, ZMAS.

Rodzaj *Ceratocader* Drake*Ceratocader* Drake, 1950: 157. Gatunek typowy: *Cantacader armatus* Hacker, 1928; wyznaczenie oryginalne.

Ceratocader armatus (Hacker)*Cantacader armatus* Hacker, 1928: 174.*Ceratocader armatus*: Drake, 1950: 158 i 164; Drake Et Ruhoff, 1965: 29.

Materiał typowy: Holotyp: [AUSTRALIA]: South Australia, Murray Bridge (QMBA); Paratypy: [AUSTRALIA]: Murray Bridge (QMBA).

Występowanie: Południowa Australia.

Materiał przebadany: 1 ok. imago, 1 ok. larwa, HNHM; PT, MVMA.

Ceratocader dentatus (Hacker)*Cantacader dentatus* Hacker, 1928: 175.*Ceratocader dentatus*: Drake, 1950: 158 i 164; Drake i Ruhoff, 1965: 29.

Materiał typowy: Holotyp: [AUSTRALIA]: Burnie, Tasmania (QMBA).

Występowanie: Australia (Tasmania).

Rodzaj *Nectocader* Drake

Nectocader Drake, 1928: 41. Gatunek typowy: *Cantacader gounellei* Drake, 1923; wyznaczenie oryginalne.

Nectocader gounellei (Drake)*Cantacader gounellei* Drake, 1923: 81.*Nectocader gounellei*: Drake, 1928: 42, 1950: 165; Drake i Ruhoff, 1965: 29.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [BRAZYLIA]: Novo Friburgo [= okolice Rio de Janeiro (USNM).

Występowanie: Brazylia.

Materiał przebadany: 1 ok., BMNH; 2 ok., ISNB.

Podrodzina *Carldrakeaninae* B. Lis**Rodzaj *Carldrakeana* Froeschner**

Carldrakeana Froeschner, 1968: 250. Gatunek typowy: *Phatnoma tindalei* Hacker, 1928; wyznaczenie oryginalne.

Carldrakeana engista (Drake i Ruhoff)*Gonycentrum engistum* Drake i Ruhoff, 1961: 127, 1965: 33.*Carldrakeana engista*: Froeschner, 1968: 251.

Materiał typowy: Holotyp samica: [AUSTRALIA]: New Guinea [!], Mt.

Lamington (USNM).

Występowanie: Australia.

Uwagi: "Mt. Lamington" nie znajduje się na Nowej Gwinei, lecz na wschodnim wybrzeżu Australii; błąd popełniony przez autorów opisu tego gatunku (Drake i Ruhoff, 1961) był powtarzany w późniejszych opracowaniach (Drake i Ruhoff, 1965; Froeschner, 1968, 1996).

Carldrakeana socia (Drake et Ruhoff)

Gonycentrum socium Drake i Ruhoff, 1961: 128; 1965: 33.

Cyperobia carectorum: Woodward, 1961: 156 [part].

Carldrakeana socia: Froeschner, 1968: 251.

Materiał typowy: Holotyp samiec: [AUSTRALIA]: Launceston, Tasmania (USNM); 3 paratypy: [AUSTRALIA]: Launceston, Tasmania (USNM).

Występowanie: Australia (Australia Południowa, Tasmania), Nowa Zelandia.

Materiał przebadany: 31 ok., HNHM.

Carldrakeana tindalei (Hacker)

Phatnoma tindalei Hacker, 1928: 177.

Sinalda tindalei: Hacker, 1929: 333.

Gonycentrum tindalei: Drake i Ruhoff, 1965: 34.

Carldrakeana tindalei: Froeschner, 1968: 251.

Materiał typowy: Holotyp: [AUSTRALIA]: Lofty Ranges, South Australia (QMBA); paratypy: [AUSTRALIA]: Myponga, South Australia (QMBA), Mount Lofty (QMBA), Belgrave, Victoria (QMBA).

Występowanie: Australia (Południowa Australia, Wiktorja).

Materiał przebadany: PT, BMNH.

Rodzaj *Cyperobia* Bergroth

Cyperobia Bergroth, 1926: 673. Gatunek typowy: *Cyperobia carectorum* Bergroth, 1926; wyznaczenie przez monotypię.

Cyperobia carectorum Bergroth

Cyperobia carectorum Bergroth, 1926: 674; Drake, 1950: 164; Drake i Ruhoff, 1965: 31; Štusák, 1979: 143 i 149.

Cyperobia correctorum [!]: Drake i Davis, 1960: 29.

Materiał typowy: Holotyp samica: [NOWA ZELANDIA]: Gollan's Valley,

Wellington, New Zealand (miejsce przechowywania typu nieznane).

Występowanie: Nowa Zelandia.

Materiał przebadany: 4 ok., BMNH; 1 ok., HNHM.

Rodzaj *Stenocader* Drake et Hambleton

Stenocader Drake i Hambleton, 1944: 120. Gatunek typowy: *Piesma tingidoides* Spinola, 1852; wyznaczenie oryginalne.

Stenocader tingidoides (Spinola)

Piesma tingidoides Spinola, 1852: 200; Stål, 1873: 134.

Cantacader tingidoides: Signoret, 1863: 575.

Cantacader germainii Signoret, 1863: 586; Stål, 1873: 134.

Nectocader Germaini [!]: Drake, 1928: 42.

Nectocader tingitoides [!]: Drake, 1928: 42; Monte, 1937: 114.

Nectocader tingidoides: Monte, 1942: 107.

Stenocader tingidoides: Drake i Hambleton, 1944: 120; Drake, 1950: 166; Drake i Ruhoff, 1965: 40.

Stenocader germani [!]: Drake, 1950: 166.

Materiał typowy: Lektotyp samica (obecne wyznaczenie) *Piesma tingidoides*:

[CHILE]: Chile (MNHN); 1 paratyp: [CHILE]: Chile (MNHN). Syntyp(y) samce

Cantacader germainii: [CHILE]: Chili (lokalizacja typów nieznana).

Występowanie: Chile.

Materiał przebadany: 1 ok., MNHN; 1 ok., ISNB; 2ST, MNHN; 2 ok., HNHM.

7. Podziękowania

Ponieważ w większości badania do niniejszego opracowania prowadzone były na materiałach wypożyczonych z różnych instytucji naukowych, w tym miejscu autorka pragnie podziękować następującym osobom za udostępnienie okazów: Dr Randall T. Schuh (AMNH), Karin Kami (BMH), Mick Webb and Dr Janet Margerison-Knight (BMNH), Dr Tamas Vásárhelyi (HNHM), Prof. Ernst Heiss (EH), Roland Detry (ISNB), Jean Péricart (JP), Dr Valter Raineri (MCSN), Dr Dominique Pluot-Sigwalt (MNHN), Dr Catriona McPhee (MVMA), Dr Roy Danielsson (MZLU), Dr Herbert Zettel (NHMW), Dr Leyi Zheng (NKUM), Dr David Barraclough (NMSA), Dr Masaaki Tomokuni (NSMT), Dr Geoffrey Monteith (QMBA), Dr Rauno E. Linnavuori (REL), Dr Jan van Tol (RMNH), Dr Thomas Henry (USNM), Dr Johann P. Duffels (ZMAN), Dr Izyaslav M. Kerzhner (ZMAS), Dr Jürgen Deckert (ZMHB), Ewa Hałka-Wojciechowicz (ZMPA), oraz Dr Klaus Schönitzer (ZSMC).

Osobne podziękowania należą się Dr T. Vásárhelyi'emu za gościnność w czasie pobytu w Muzeum Przyrodniczym w Budapeszcie i umożliwienie przebadania tamtejszej kolekcji *Cantacaderidae*.

8. Piśmiennictwo

- Amyot C.J.B., J.G.A. Serville. 1843. Histoires naturelle des insectes. Hémiptères. Paris. 17: [295-303].
- Aukema B., Rieger Ch. (ed.). 1995. Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Volume 1: i-xxvi, 1-222.
- Barensprung von F. 1858. Neue und seltene Rhynchoten der europäischen Fauna. Berliner Entomologische Zeitschrift, 2 (2): 188-208.
- Bergroth E. 1894. Tingidae tres Madagascarienses. Revue d'Entomologie, 13: 167-168.
- Bergroth E. 1908. Neue Hemiptera aus Süd-Abyssinien. Revue Russe d'Entomologie, 2-3: 106-110. [1907].
- Bergroth E. 1921. On the types of exotic Hemiptera Heteroptera described by V. Motschulsky. Revue Russe d'Entomologie, 17: 96-109. [1917].
- Bergroth E. 1926. Hemiptera Heteroptera from New Zealand. Transactions of the New Zealand Institute, 57: 671-684.
- Betts C.R. 1986. The comparative morphology of the wings and axillae of selected Heteroptera. Journal of Zoology, London, 1: 255-282.
- Blöte H.C. 1945. Catalogue of the Berytidae, Piesmidae and Tingidae in the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie. Zoologische Mededeelingen, 25: 72-92.
- Borowiec L. 1982. Szybkie wykonywanie preparatów genitalnych u chrząszczy dla celów diagnostycznych. Wiadomości entomologiczne, 3 (3-4): 149-150.
- Bremer K. 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. Systematic Biology, 41 (4): 436-445.
- Briggs J.C. 1995. Global Biogeography. Developments in Palaentology and Stratigraphy, 14: 1-453.
- Carayon J. 1962. Observations sur l'appareil odorifique des Hétéroptères,

- particulièrement celui des Tingidae, Vianaididae et Piesmatidae. Cahiers des Naturalistes, Bulletin des Naturalistes Parisiens (n.s.), 18 (1): 1-16.
- Carayon J. 1969. Emploi du noir chlorazol en anatomie microscopique des Insectes. Extr. Annales de la Société entomologique de France. Nouvelle série, 5 (1): 179-193.
- Cassis G., G.F. Gross. 1995. Hemiptera: Heteroptera (Coleorrhyncha to Cimicomorpha). Zoological Catalogue of Australia, 27.3A: 1-506, [395-401].
- Davis N.T. 1961. Morphology and Phylogeny of the Reduvioidea (Hemiptera: Heteroptera). Part II. Wing Venation. Annals of the Entomological Society of America, 54: 340-354.
- Distant W.L. 1902a. Rhynchotal Notes.-XIII. Heteroptera: Families Tingididae, Phymatidae, and Aradidae. Annals and Magazine Natural History, (7) 9: 353-362.
- Distant W.L. 1902b. Rhynchotal Miscellanea. Part I-African Tingididae. Annals of the South African Museum, 2: 237-243.
- Distant W.L. 1903. The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Rhynchota, 2 (1): 122-145.
- Distant W.L. 1910. The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Rhynchota (Heteroptera: appendix), 5: 100-126.
- Drake C.J. 1923. Two new species of Cantacaderia (Hemip.-Tingitidae). Bulletin of the Brooklyn Entomological Society, 28: 81-84.
- Drake C.J. 1928. New and little known Neotropical Tingitidae. Iowa State College Journal of Science, 3 (1): 41-56.
- Drake C.J. 1947. Tingidae (Hemiptera) from the Orient and South Pacific. Musée Heude, Notes d'Entomologie Chinoise, 11 (7): 225-231.
- Drake C.J. 1950. Concerning the Cantacaderinae of the world (Hemiptera: Tingidae). Arthropoda, 1 (2-4): 153-166.
- Drake C.J. 1951. New genera and species of Tingidae (Hemiptera) in the

- Hungarian National Museum. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 1 (1): 165-178.
- Drake C.J. 1956. Hemiptera: Tingidae. [w:] *Insects of Micronesia*, Bernice P. Bishop Museum, 7 (2): 101-116.
- Drake C.J. 1957. Quelques Tingidae de la Reunion (Hemiptera). *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, ser. E, 8: 399-405.
- Drake C.J. 1958. Tingidae (Hemiptera Heteroptera). *National Upemba Park*, 50 (3): 25-33.
- Drake C.J. 1960. Tingidae of New Guinea (Hemiptera). *Pacific Insects*, 2 (3): 339-380.
- Drake C.J., N.T. Davis. 1960. The morphology, phylogeny, and higher classification of the family Tingidae, including the description of a new genus and species of the subfamily Vianaidinae (Hemiptera: Heteroptera). *Entomologica Americana*, 39 (new ser.): 1-100.
- Drake C.J., E.J. Hambleton. 1944. Concerning Neotropical Tingitidae (Hemiptera). *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 34 (4): 120-129.
- Drake C.J., M.E. Poor. 1936. New Indian Tingitidae (Hemiptera). *Indian Forest Records*, 2 (5): 141-149.
- Drake C.J., F.A. Ruhoff 1960. Lace-bug genera of the world (Hemiptera: Tingidae). *Proceedings of the United States National Museum*, 112 (3431): 1-105.
- Drake C.J., F.A. Ruhoff. 1961. New genera and new species of lacebugs from the Eastern Hemisphere (Hemiptera: Tingidae). *Proceedings of the United States National Museum*, 113 (3455): 125-183.
- Drake C.J., F.A. Ruhoff. 1962. Some Tingidae (Hemiptera) in the South Australian Museum. *Records of the South Australian Museum*, 14 (2): 249-252.
- Drake C.J., F.A. Ruhoff. 1965. *Lacebugs of the World: a Catalog* (Hemiptera:

- Tingidae). United States National Museum Bulletin, 243: 3-634.
- Duarte Rodrigues P. 1978. African Tingidae, IV: Two new and some little-known species, and a new synonym (Heteroptera). *Arquivos do Museu Bocage*, ser. 2, 6 (17): 299-309.
- Duarte Rodrigues P. 1980. African Tingidae, XVI: One new genus and species, new synonyms and new data (Heteroptera). *Arquivos do Museu Bocage*, ser. 2, 7 (15): 261-278.
- Duarte Rodrigues P. 1981a. African Tingidae, XXI: Lacebugs in the British Museum (Natural History) (Heteroptera). *Arquivos do Museu Bocage*, ser. C, 1 (5): 133-200.
- Duarte Rodrigues P. 1981b. African Tingidae, XXII: Lacebugs in the Plant Protection Research Institute (Pretoria) (Heteroptera). *Arquivos do Museu Bocage*, ser. C, 1 (6): 201-256.
- Duarte Rodrigues P. 1982a. African Tingidae XXVI. Lacebugs in the Zoological Museum of the Humboldt-University of Berlin (Heteroptera). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, N. F. 29 (1-3): 57- 68.
- Duarte Rodrigues P. 1982b. African Tingidae, XXV: A new Cantacader, three new Agramma and new data (Heteroptera). *Arquivos do Museu Bocage*, ser. A (1): 325-334.
- Duarte Rodrigues P. 1984. Tentativa de interpretação da distribuição dos Tingidae (Heteroptera) Afrotropicais. *Arquivos do Museu Bocage*, ser. C-suplementos, 2: 77-130.
- Duarte Rodrigues P. 1987. New species and records of lacebugs (Heteroptera: Tingidae) from Southern Africa. *Annals of the Transvaal Museum*, 34(16): 349-369.
- Duarte Rodrigues P. 1992. Faune de Madagascar. Insectes Hétéroptères Tingidae. Paris. 1-94.
- Duarte Rodrigues P., R.J. Pupedis, C.W. Schaefer. 1982. Taxonomic Differences in Some Sensory Structures of the Tingidae (Hemiptera:

- Heteroptera). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 55 (1): 117-124.
- Farris J.S. 1988. Hennig86 version 1.5.
- Ferrari P.M. 1874. Hemiptera agri Ligustici. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria*, 6: 116-208.
- Fieber F.X. 1844. *Entomologische Monografien*. Leipzig: 138 ss.
- Fieber F.X. 1860-1861. *Die Europäischen Hemiptera. Halbflüger (Rhynchota, Heteroptera)*. Vienna, 1-444 [35-36].
- Forey P.L., Humprey C.L., Kitching I.L., Scotland R.W., Siebert D.J., Williams D.M. 1992. *Cladistics: A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford: 190 ss.
- Froeschner R.C. 1968. Notes on the systematics and morphology of the lacebug subfamily Cantacaderinae (Hemiptera: Tingidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 70 (3): 245-254.
- Froeschner R.C. 1981. Heteroptera or True Bugs of Ecuador: A Partial Catalog. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 322: 1-147.
- Froeschner R.C. 1996. Lace Bug Genera of the World, I: Introduction, Subfamily Cantacaderinae (Heteroptera: Tingidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 574: 1-43.
- González S.M. 1948. Avance complementario (1) al estudio de las principales especies de tingidos de España. *Boletín Real del Sociedad Española de Historia Natural*. 46 (1-2): 49-51.
- Hacker H. 1927. New Tingitoidea (Hemiptera) in the Queensland Museum. *Memoirs of the Queensland Museum*, 9 (1): 19-32.
- Hacker H. 1928. New species and records of Australian Tingitoidea (Hemiptera). *Memoirs of the Queensland Museum*, 9 (2): 174-188.
- Hacker H. 1929. New species of Australian Tingitidae (Hemiptera). *Memoirs of the Queensland Museum*, 9 (3): 324-334.
- Hennig W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology*,

10: 97-116.

- Herrich-Schaeffer G.A. 1850. Die Wanzenartigen Insekten, 9 (3-4): 97-192.
- Horváth G. 1906. Synopsis Tingitidarum regionis Palaearticae. Annales Musei Nationalis Hungarici, IV: 1-118.
- Horváth G. 1912. Hemipteren aus Java. Tijdschrift voor Entomologie, 55: 338-346.
- Horváth G. 1926. Hemipterologische Notizen aus Niederländisch-Indien. Treubia, 8 (3-4): 327-333.
- Keast A. (ed.) 1981. Ecological biogeography of Australia. [w:] Illies J. (ed.) Monographiae Biologicae, 41.
- Kerzhner I.M. 1981. Bugs of the family Nabidae. Fauna SSSR (n.s.), 124. Rhynchota, 13 (2): 1-326.
- Kormilev N.A. 1955. A new myrmecophil family of Hemiptera from the delta of Rio Paraná, Argentina. Revista Ecuatoriana de Entomologia y Parasitologia. 2 (3-4): 465-477.
- Lee C.E. 1969. Morphological and phylogenetic studies on the larvae and male genitalia of the East Asiatic Tingidae (Heteroptera). Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University, 15(2): 138-256.
- Le Peletier A.L.M., A. Serville, 1828. Encyclopédie Méthodique (G.A. Olivier, ed.), 10: 652-653.
- Linnavuori R. 1977. Hemiptera of the Sudan, with remarks on some species of the adjacent countries, 6: Tingidae, Piesmididae, Cydnidae, Thaumastellidae and Plataspididae. Acta Zoologica Fennica, 147: 1-81.
- Lis B. 1996. Tingidae of Poland – a faunistic review (Hemiptera: Heteroptera). Annals of the Upper Silesian Museum in Bytom, Entomology, 6-7: 253-298.
- Lis B. 1997a. *Cantacader duffelsi* n. sp. from South India (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae). Genus (Wrocław), 8(3-4): 603-606.
- Lis B. 1997b. *Australocader kerzhneri* gen n., sp. n. (Hemiptera: Tingidae:

- Cantacaderinae) from Australia. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 66: 211-215.
- Lis B. w druku a. *Cantacader subtilis* n. sp. from Phillipines (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae). *Genus* (Wrocław).
- Lis B. w druku b. *Cantacader hirsutus* sp. n. and *Pseudophatnoma laosana* sp. n., the first representatives of the subfamily Cantacaderinae recorded from Laos (Heteroptera: Tingidae). *Polskie Pismo Entomologiczne*.
- Lis J.A. 1996. Taxonomy and phylogeny of the genus *Cydnus* F., 1803 (Hemiptera: Heteroptera: Cydnidae). *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), 32 (4): 403-409.
- Monte O. 1937. As especies do genero *Nectocader* (Hemiptera – Tingitidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 41:111-115.
- Monte O. 1942. Crítica sobre alguns gêneros e espécies de Tingitideos. *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia, São Paulo*, 2 (6): 103-115.
- Motschulsky V. de. 1863. Essai d'un catalogue des insectes de l'île Ceylan. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 36: 1-153.
- Nelson G., N. Platnick. 1981. *Systematics and Biogeography, Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York, 1-567.
- Nixon K.C. 1992. *Clados version 1.2*.
- Pendergrast J.G. 1957. Studies on the reproductive organs of the Heteroptera with a consideration of their bearing on classification. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 109: 1-63.
- Péricart J. 1983. Hemiptères Tingidae Euro-Méditerranéens. *Faune de France* 69: 620 ss.
- Péricart J. 1985. Tingidae nouveaux ou intéressants du Nord du sous-continent indien (Hemiptera). II. *Entomologica Basiliensia*, 10: 27-62.
- Péricart J. 1986. *Froeschnerocader denticollis* (Heteroptera: Tingidae): A New Genus and Species of Cantacaderinae from Borneo. *Journal of the New York Entomological Society*, 94: 245-248.

- Péricart J. 1991. Cantacaderinae de Thaïlande, Bornéo et Palawan: Genres nouveaux, espèces nouvelles ou intéressantes ainsi qu'une nouvelle synonymie (Hemiptera, Tingidae). *Revue suisse de Zoologie*, 98 (1): 33-50.
- Péricart J., R. Linnavuori, T. Feler, J. Halperin. 1993. The Tingidae (Hemiptera) of Israel. *Israel Journal of Entomology*, 27: 49-60.
- Popov J.A. 1989. New fossil Hemiptera (Heteroptera + Coleorrhyncha) from the Mesozoic of Mongolia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 3: 166-181.
- Puton A. 1879. Synopsis des hémiptères-hétéroptères de France, part 2. Tingidides, phymatides, aradides, hebrides, hydrometrides. Paris: 83-159.
- Razowski J. 1996. *Słownik morfologii owadów*. Wydawnictwo Naukowe PWN Warszawa – Kraków: 430 ss.
- Schouteden H. 1916. Tingides du Congo Belge. *Revue Zoologique Africaine*, 4 (2-3) [1915]: 287-297.
- Schouteden H. 1923. Nouvelles notes sur les Tingides du Congo Belge. *Revue Zoologique Africaine*, 11: 82-110.
- Schouteden H. 1955. Tingides nouveaux des collections du Musée Royal du Congo Belge. *Revue Zoologique et Botanique Africaine*, 52 (1-2): 162-168.
- Schouteden H. 1965. Tingides africains nouveaux du genre *Cantacader* Amyot et Serville. *Revue Zoologique et Botanique Africaine*, 72 (1-2): 168-172.
- Schuh R.T., J.A. Slater. 1995. True bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). Classification and natural history: I-XII, 1-337. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Schuh R.T., P. Štys. 1991. Phylogenetic analysis of Cimicomorphan family relationships (Heteroptera). *Journal of the New York Entomological Society*, 99 (3): 298-350.
- Sclater J.G., S. Hellinger, C. Tapscott. 1977. The paleobathymetry of the Atlantic Ocean from the Jurassic to the present. *The Journal of Geology*,

85 (5): 509-552.

Scott J. 1874. On a collection of Hemiptera Heteroptera from Japan. Descriptions of various new genera and species. *Annals and Magazine of Natural History*, (4) 11: 426-452.

Scudder G.G.E. 1959. The female genitalia of the Heteroptera: morphology and bearing on classification. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 111 (14): 405-467.

Signoret V. 1863. Révision des hémiptères du Chili. *Annales de la Société entomologique de France*, 4 (3): 541-588.

Slater J.A. 1975. On the biology and zoogeography of Australian Lygaeidae (Hemiptera: Heteroptera) with special reference to the southwest fauna. *Journal of the Australian Entomological Society*, 14: 47-64.

Spinola M. 1852. Hemipteros. [w:] Gay. *Historia física y política de Chile, Zoologia*, 7: 113-320.

Stanley S.M. 1986. *Earth and live through time*. Freeman and Company, New York: 690 ss.

Stål C. 1865. *Hemiptera Africana*. Stockholm, 3: 1-200.

Stål C. 1873. *Enumeratio Hemipterorum*. 3. *Kungliga Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar (N.F.)*, 11 (2): 1-163.

Stichel W. 1960. *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen*. II. Europa. *Hemiptera-Heteroptera Europae* 3 (1960): 193-428. Stichel, Berlin-Hermsdorf. [1958-1960].

Štusák J.M. 1979. *Cantacaderinae Collected by the Hungarian Expeditions to West Africa with Some Notes on Cantacaderinae (Heteroptera, Tingidae)*. *Opuscula Zoologica Instituti Zoosystematici Universitatis Budapestinensis*, 16 (1-2): 141-149.

Štusák J.M. 1984. Two new species of Afrotropical Tingidae (Heteroptera). *Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 17 (205): 237-143.

Štys P., I.M. Kerzhner. 1975. The rank and nomenclature of higher taxa in

- recent Heteroptera. *Acta entomologica bohemoslovaca*, 72 (2): 65-79.
- Sweet M.H. 1996. Comparative External Morphology of the Pregenital Abdomen of the Hemiptera. [w:] Schaefer C.W. (ed.) *Studies on Hemipteran Phylogeny*. Thomas Say Publications in Entomology: Proceedings: 119-158.
- Szafer W. 1964. *Ogólna geografia roślin*. PWN Warszawa. 433 ss.
- Szwanwicz B. 1956. *Entomologia ogólna*. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne. Warszawa. 992 ss.
- Takeya C. 1962. Taxonomic revision of the Tingidae of Japan, Korea, the Ryukyus and Formosa. Part 1 (Hemiptera). *Mushi*, 36 (5): 1-75.
- Tomokuni M. 1987. The Tingidae of Hokkaido, Japan (Insecta, Heteroptera). *Memoirs of the National Science Museum*, 20: 115-121.
- Waloff N. 1983. Absence of wing polymorphism in the arboreal, phytophagous species of some taxa of temperate Hemiptera: an hypothesis. *Ecological Entomology*, 8: 229-232.
- Watrous L.E., Q.D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Entomology*, 30: 1-11.
- Wiley E.O. 1981. *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley and Sons, Inc., New York: 439 ss.
- Wiley E.O., Siegel-Causey D., Brooks D., V.A. Funk. 1991. *The complete cladist. A primer of phylogenetic procedures*. The University of Kansas, Museum of Natural History, Special publ., 19: 158 ss.
- Woodward T.E. 1961. The Heteroptera of New Zealand. Part III-Coreidae, Berytidae, Tingidae, Cimicidae. *Transactions of the Royal Society of New Zealand, Zoology*, 1 (11): 145-158.
- Zrzavý J. 1990. Evolution of Antennal Sclerites in Heteroptera (Insecta). *Acta Universitatis Carolinae – Biologica*, 34: 189-227.

9. Podsumowanie wyników

Celem niniejszej pracy było przeprowadzenie analizy morfologicznej i filogenetycznej plemienia *Cantacaderini* (*Heteroptera: Tingidae: Cantacaderinae*).

Dzięki badaniom przeprowadzonym nad morfologią *Cantacaderini* oraz wybranych przedstawicieli *Phatnomatini* i *Tinginae* uzyskano wiele nowych danych dotyczących ich budowy. Po raz pierwszy stwierdzono występowanie pseudohamusa w użyłkowaniu skrzydeł II pary niektórych *Phatnomatini* oraz obecność dołków czuciowych i dużych nodul na powierzchni ich tergitów, a także fakt zrośnięcia się dystalnej części krętarza z udem u *Cantacaderini*. Po raz pierwszy również przedstawiono budowę męskich i żeńskich wewnętrznych narządów rozrodczych *Phatnomatini*. Szczegółowej analizie poddano użyłkowanie skrzydeł I i II pary u *Tingidae*, oraz wprowadzono właściwe nazewnictwo dla poszczególnych żyłek. Przeprowadzono badania budowy pregenitalnej części odwłoka u *Tingidae* i podano hipotetyczny schemat tworzenia się u nich podwójnego kompletu grzbietowo położonych pleurytów. Zestawiono różnice pomiędzy makropterycznymi formami *Tingidae*, a formami o skrzydłach skróconych, które zgodnie z podaną klasyfikacją (Slater, 1975) zaliczono do form koleopterycznych.

Na bazie uzyskanych danych morfologicznych przeprowadzono (z zastosowaniem programu HENNIG86) komputerową analizę filogenetyczną na poziomie rodziny *Tingidae*, która wykazała, że zaliczane do podrodziny *Cantacaderinae* plemię *Phatnomatini* jest bliżej spokrewnione z podrodzina *Tinginae*, niż z plemieniem *Cantacaderini*, z którym do tej pory było łączone. Plemię *Cantacaderini*, jako grupa siostrzana do pozostałych *Tingidae* sensu novo, uzyskało tym samym status rodziny, a plemię *Phatnomatini* w randze podrodziny pozostało w obrębie *Tingidae*. Jako rezultat tej analizy przedstawiono nową klasyfikację nadrodziny *Tingoidea*.

W podobny sposób przeprowadzona analiza filogenetyczna nowo utworzonej rodziny *Cantacaderidae* pozwoliła dokonać jej podziału na niższe rangą taksony.

Uzyskany w wyniku tej analizy kladogram posłużył do próby ustalenia tzw. centrum powstania dla *Cantacaderidae* wg. metody Bremer (1992). Zgodnie z uzyskanymi tą metodą danymi najbardziej prawdopodobnym regionem powstania całej rodziny był obszar dzisiejszej Australii. Uwzględniając wynik tej próby, dane paleontologiczne i paleogeograficzne oraz obecne rozszedlenie *Cantacaderidae*, przeprowadzono analizę zoogeograficzną, której rezultatem było podanie hipotetycznego czasu i miejsca powstania rodziny, a także przedstawienie prawdopodobnych dróg migracji należących do niej taksonów.

Praca ta zawiera klucze do oznaczania podrodzin, plemion i rodzajów wyróżnianych obrębie rodziny *Cantacaderidae*. Podano również diagnozę rodziny *Cantacaderidae* oraz diagnozy niższych rangą taksonów (do rodzajów włącznie).

Dodatkowo zamieszczono katalog całej rodziny *Cantacaderidae*.

10. Tabele i rysunki

Taksony	Cechy																						
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Vianaididae</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	?	2	1	0	0	0	?	1	1	1
<i>Cantacaderini</i>	0	0	2	0	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Ypsotingini</i>	0	0	0	0	2	1	0	2	1	0	1	0	3	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
<i>Tingini</i>	1	0	1	0	2	1	0	2	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
<i>Litadeini</i>	1	0	1	0	2	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Phatnomatini</i>	0	1	1	0	0	1	0	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0

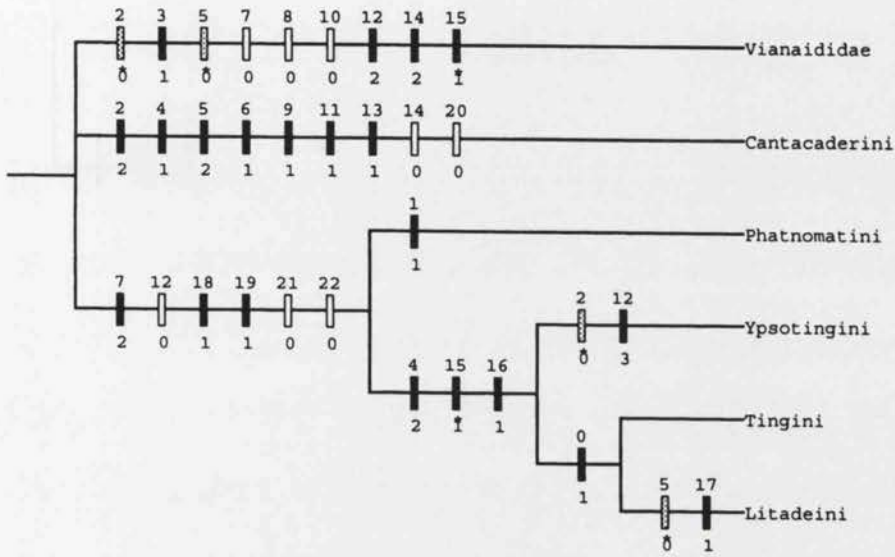
Tabela 1. Matryca cech do analizy filogenetycznej na poziomie rodziny

Taksony	Cechy																									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>Tingis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phatnoma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Allocader</i>	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	
<i>Australocader</i>	0	0	2	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	
<i>Cantacader</i>	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	
<i>Carldrakeana</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	
<i>Ceratocader</i>	0	0	2	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	
<i>Cyperobia</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	
<i>Nectocader</i>	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1
<i>Pseudophatnoma</i>	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	
<i>Stenocader</i>	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	
<i>Teratocader</i>	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	

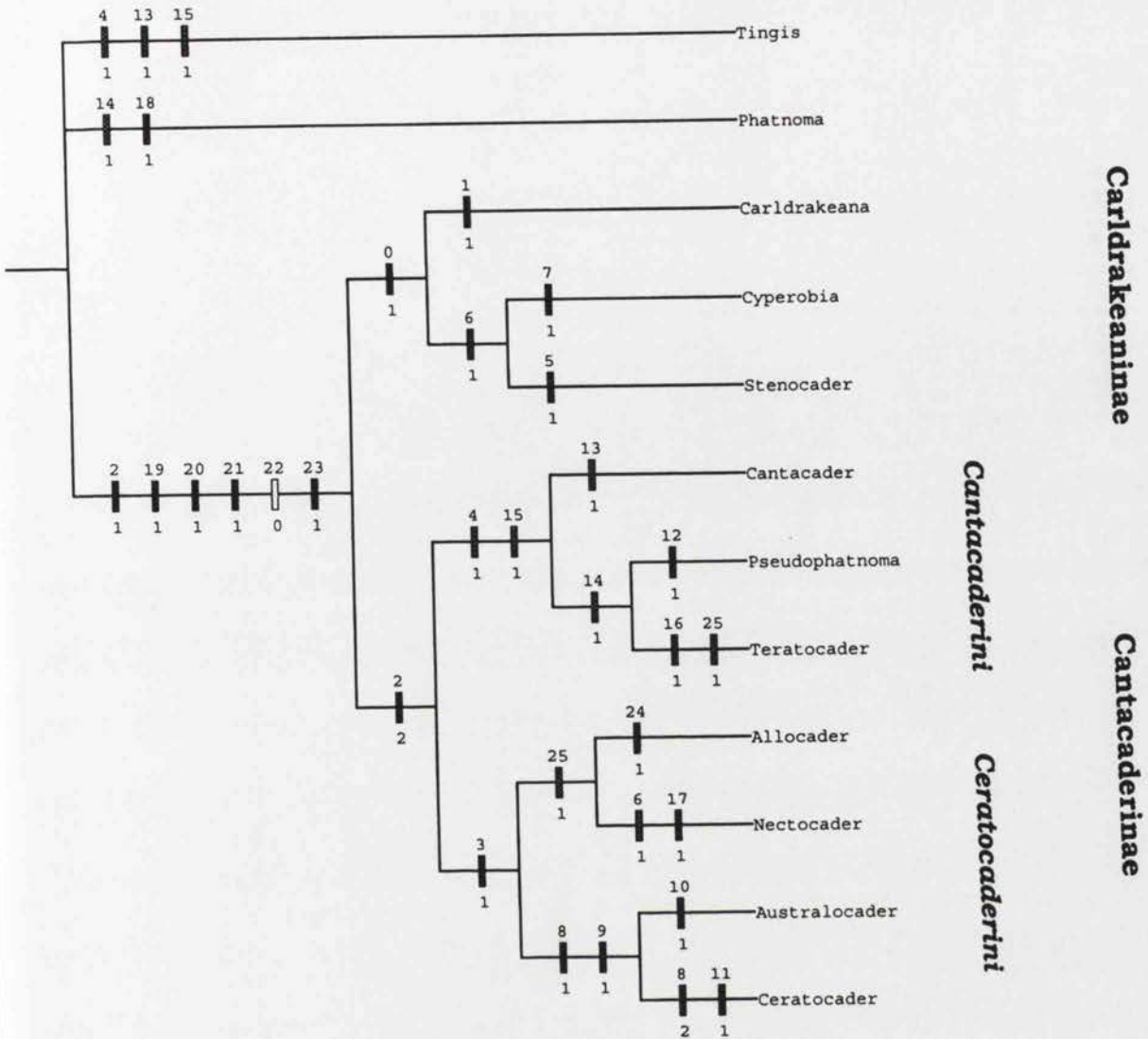
Tabela 2. Matryca cech do analizy filogenetycznej na poziomie plemienia

Obszar	G	L	G/L	AA
PAL	1	3	0.33	0.25
AFR	1	3	0.33	0.25
IND	1	3	0.33	0.25
MAL	1	2	0.50	0.38
NG	1	3	0.33	0.25
AUS	4	3	1.33	1.00
NZ	2	2	1.00	0.75
NEO	2	5	0.40	0.30

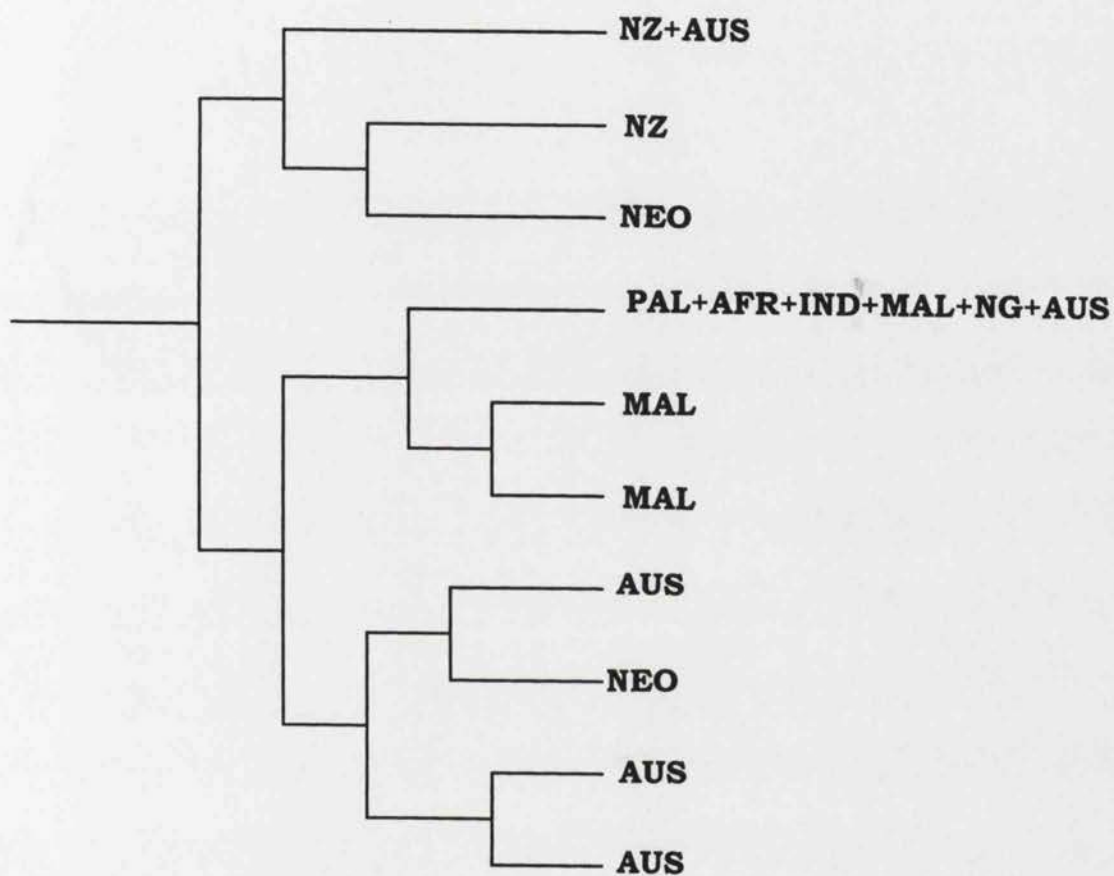
Tabela 3. Wartości zysków (G) i strat (L) przy ustalaniu regionu ancestralnego dla całej rodziny *Cantacaderidae* wg. metody Bremer w oparciu o kladogram z rys. 3 (AA = współczynnik G/L zreskalowany do maksymalnej wartości (równej 1) poprzez dzielenie przez największą wartość G/L).



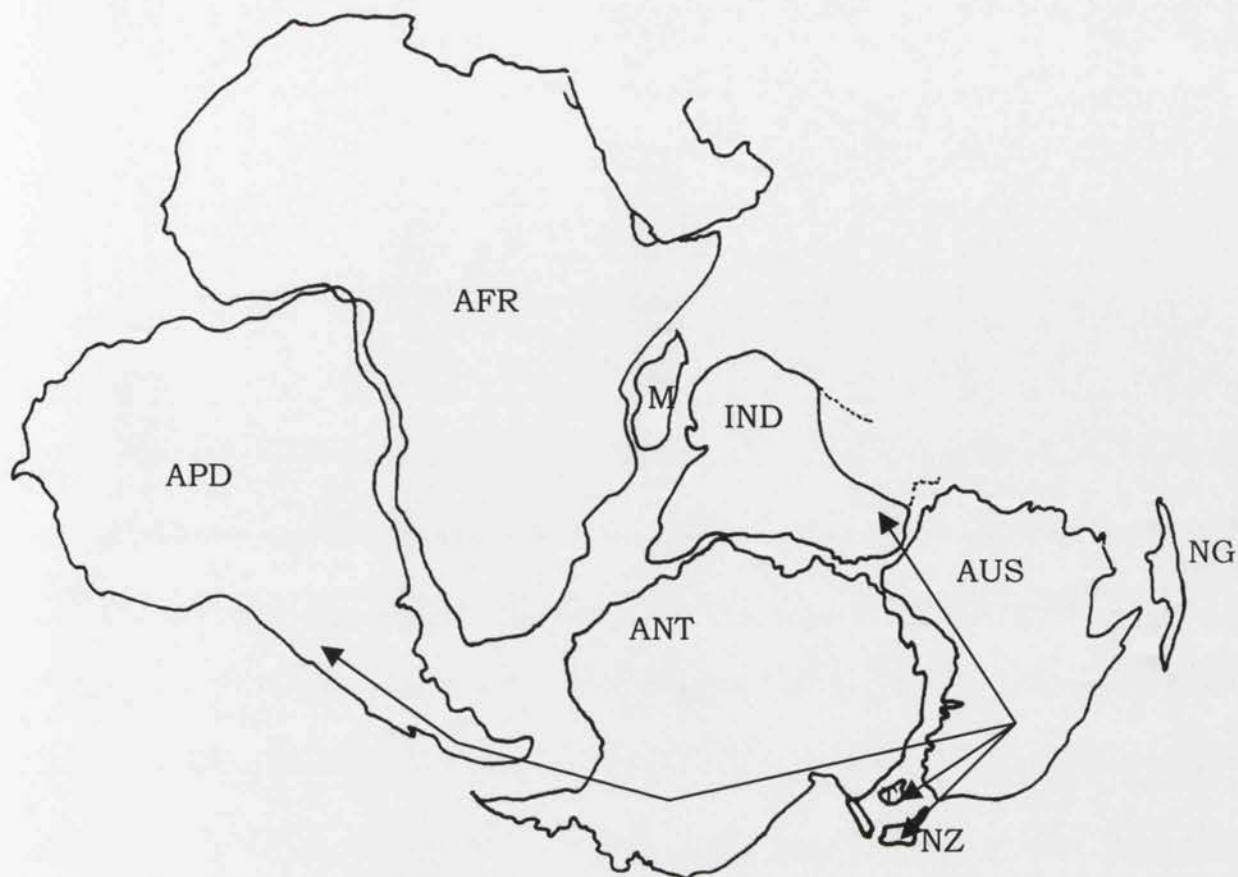
Rys. 1. Kladogram otrzymany w wyniku analizy filogenetycznej na poziomie rodziny (cechy apomorficzne – prostokąty czarne, cechy plezjomorficzne – prostokąty niezaczernione, cechy homoplastyczne – prostokąty punktowane, dodatkowo oznaczone gwiazdką)



Rys. 2. Kladogram otrzymany w wyniku analizy filogenetycznej na poziomie plemienia, z proponowanymi zmianami taksonomicznymi (cechy apomorficzne – prostokąty czarne, cechy plezjomorficzne – prostokąty niezaczernione, cechy apomorficzne homoplastyczne – prostokąty punktowane)

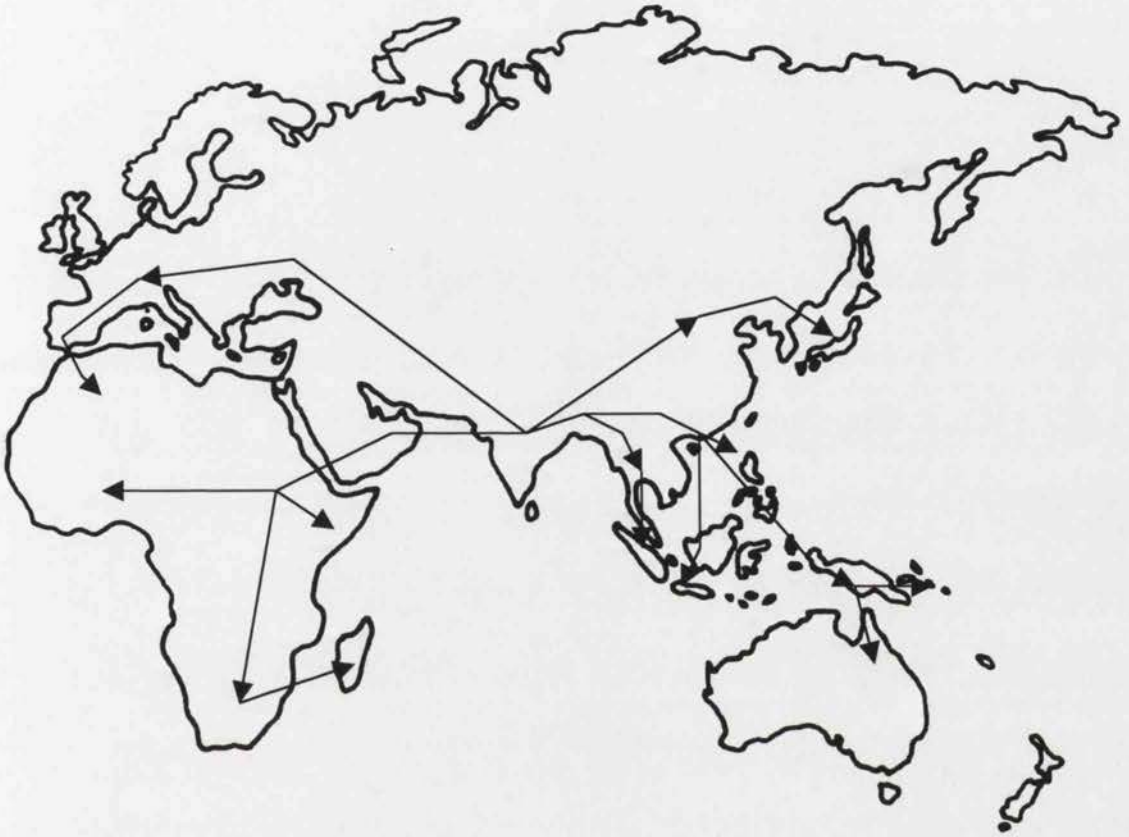


Rys. 3. Kladogram dla rodziny *Cantacaderidae*, uzyskany przez zastąpienie w kladogramie z rys. 2 odpowiednich taksonów ich arealami występowania

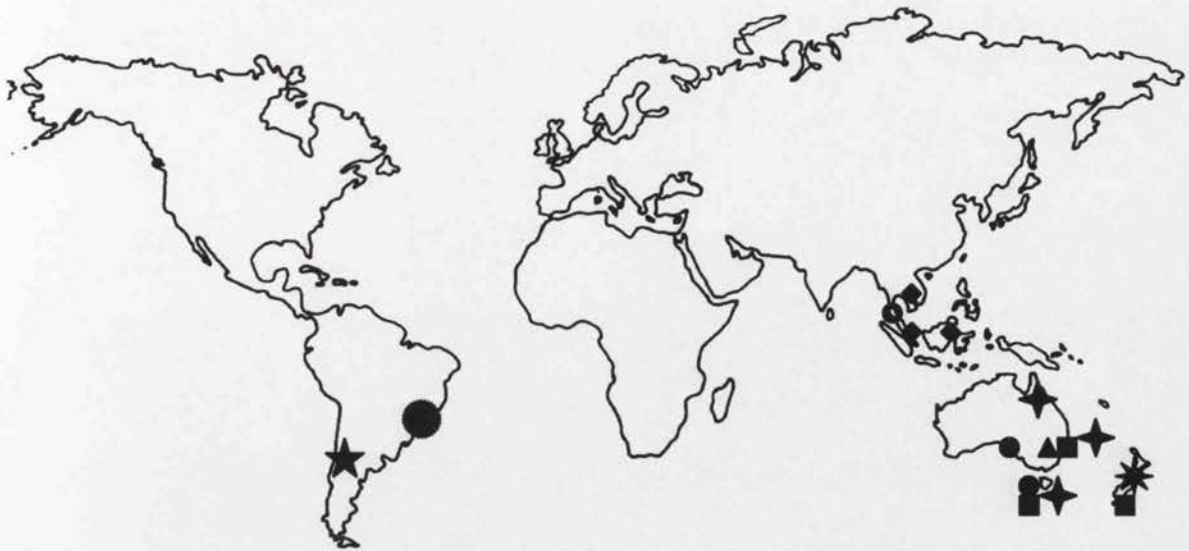


Rys. 4. Hipotetyczne centrum powstania i główne kierunki migracji przedstawicieli *Cantacaderini* na poszczególne kontynenty wchodzące w skład Gondwany.

AFR – Afryka, ANT – Antarktyka, APD – Ameryka Południowa,
 AUS – Australia, M – Madagascar, NG – Nowa Gwinea,
 NZ – Nowa Zelandia, T - Tasmania



Rys. 5. Główne kierunki migracji przedstawicieli rodzaju *Cantacader*



★ Stenocader

● Nectocader

✦ Allocader

▲ Australocader

● Ceratocader

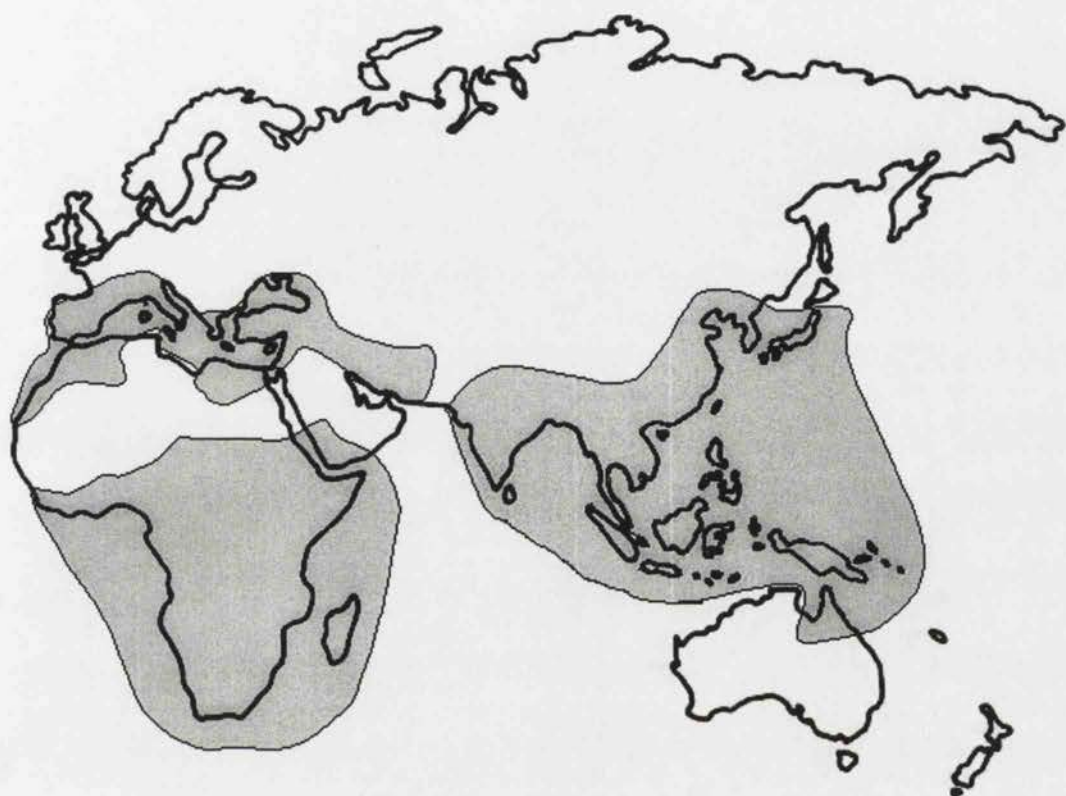
✧ Cyperobia

◆ Pseudophatnoma

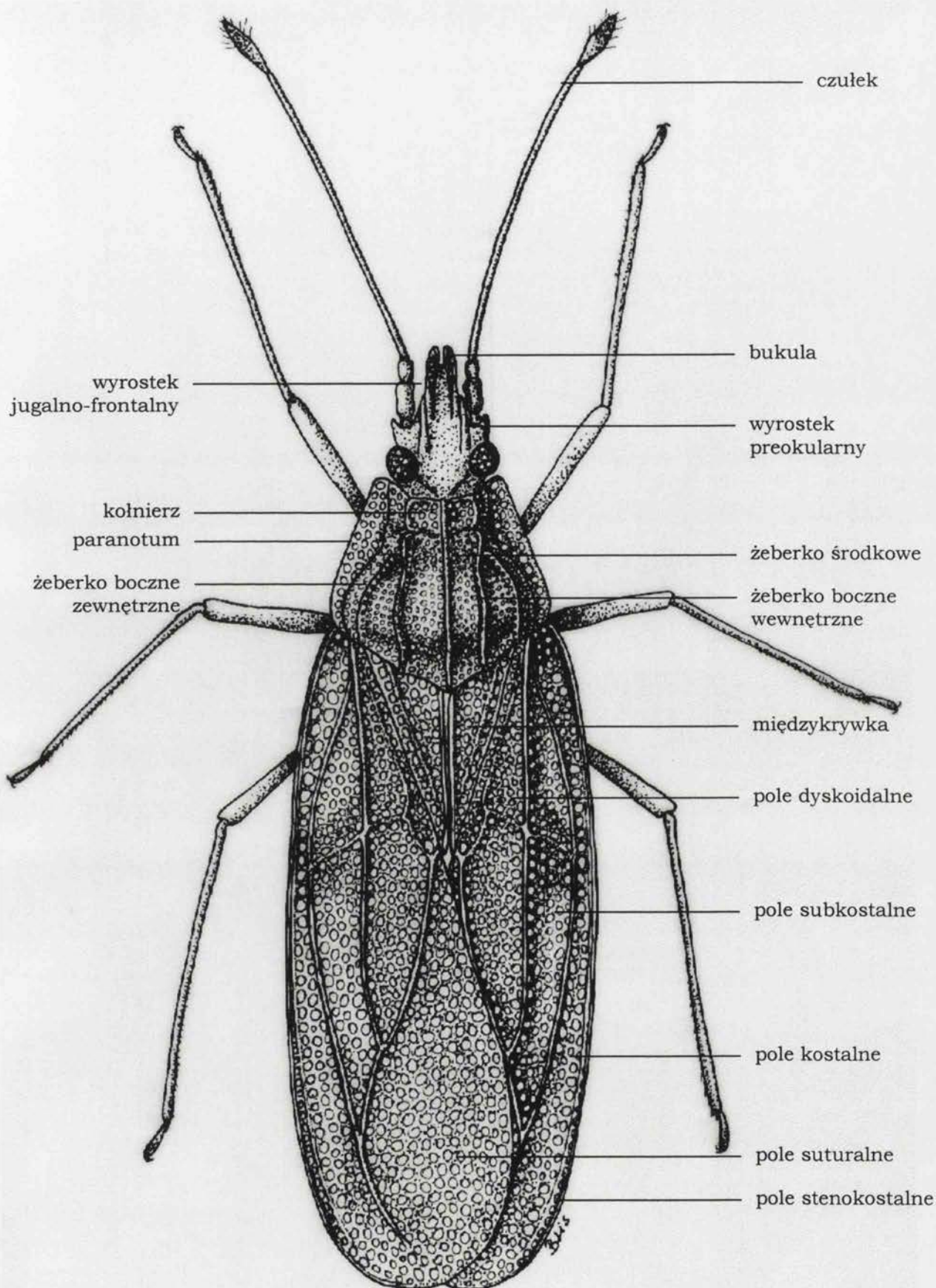
■ Carldrakeana

○ Teratocader

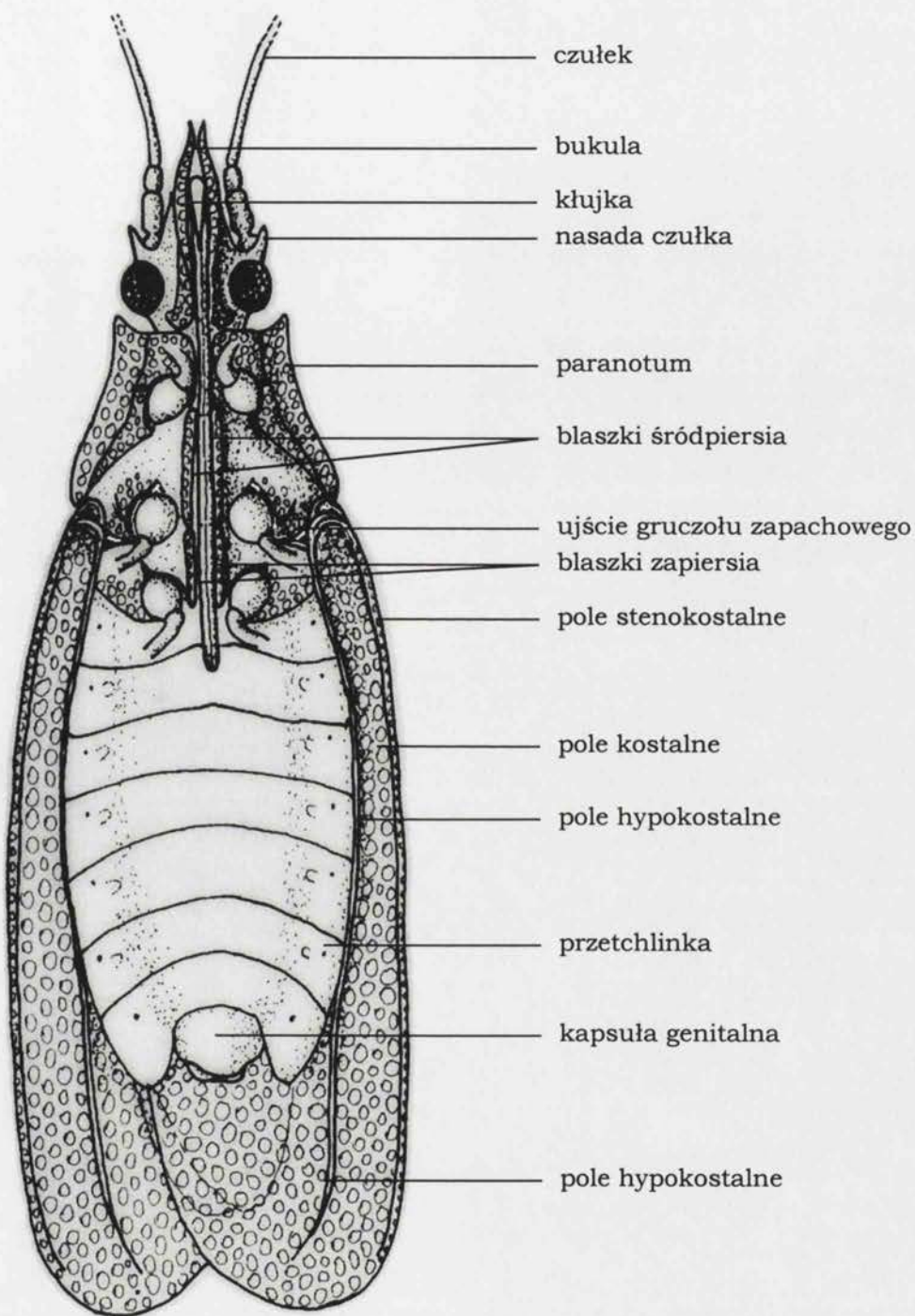
Rys. 6. Występowanie rodzajów należących do *Cantacaderidae*
(bez rodzaju *Cantacader*)



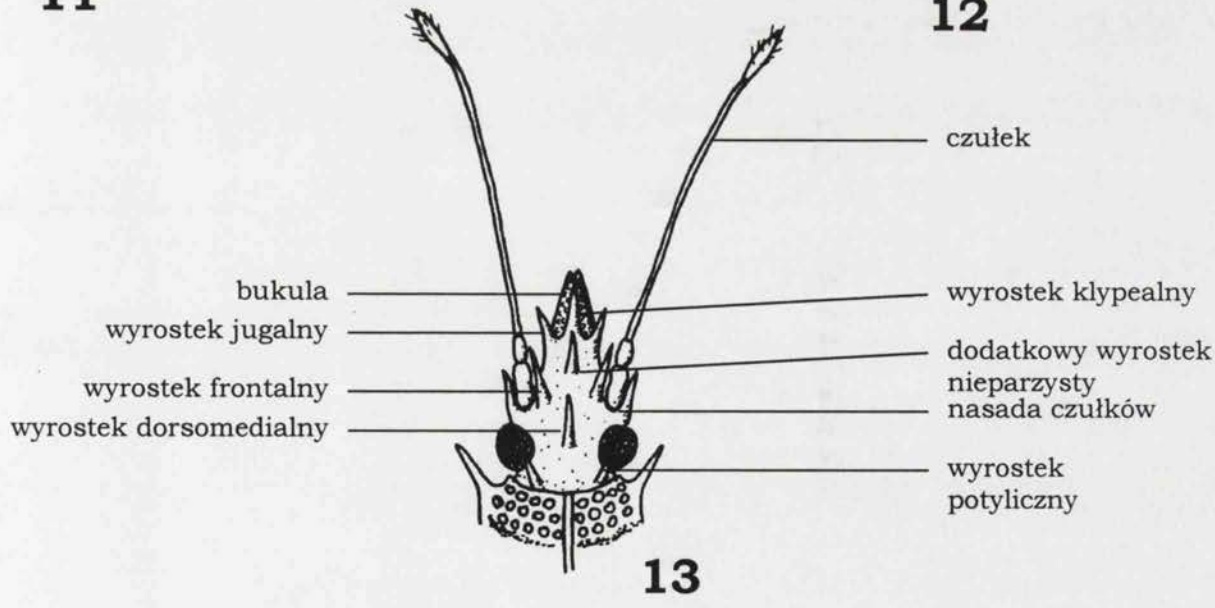
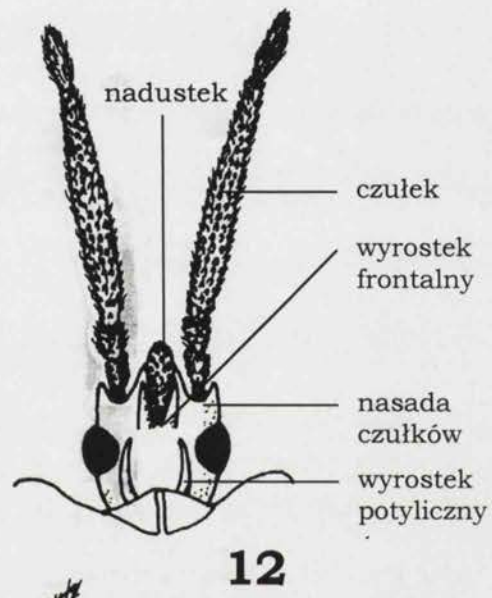
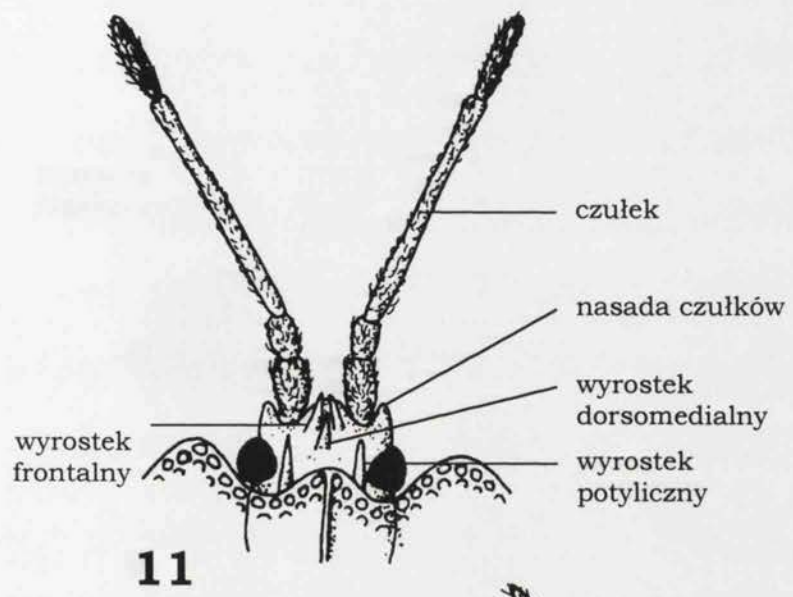
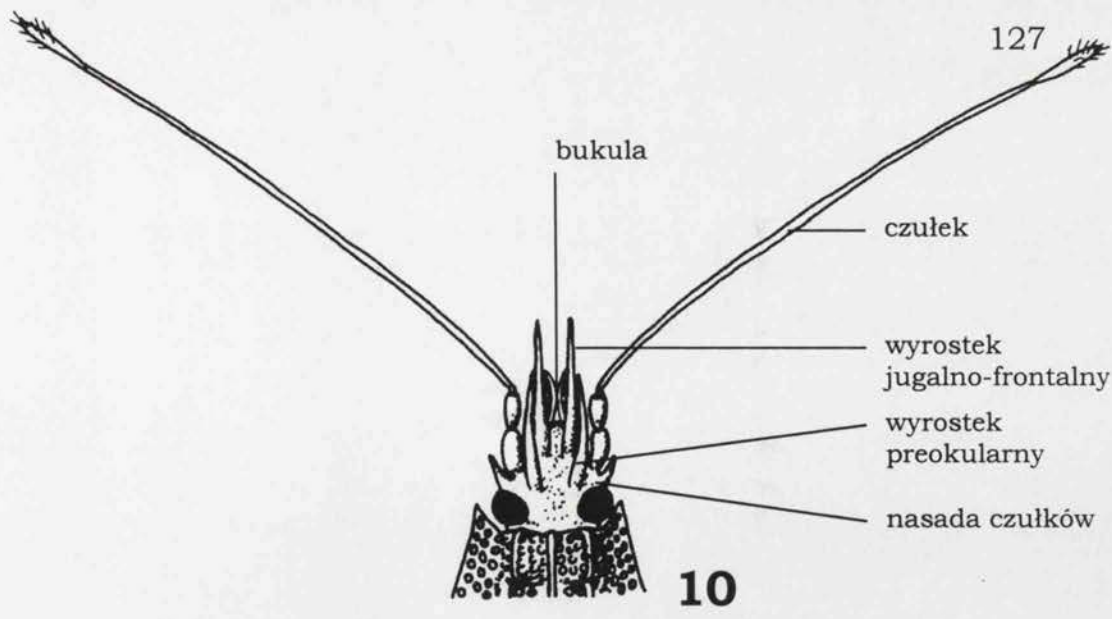
Rys. 7. Obecny areal rodzaju *Cantacader*



Rys. 8. *Cantacader* sp. – strona grzbietowa

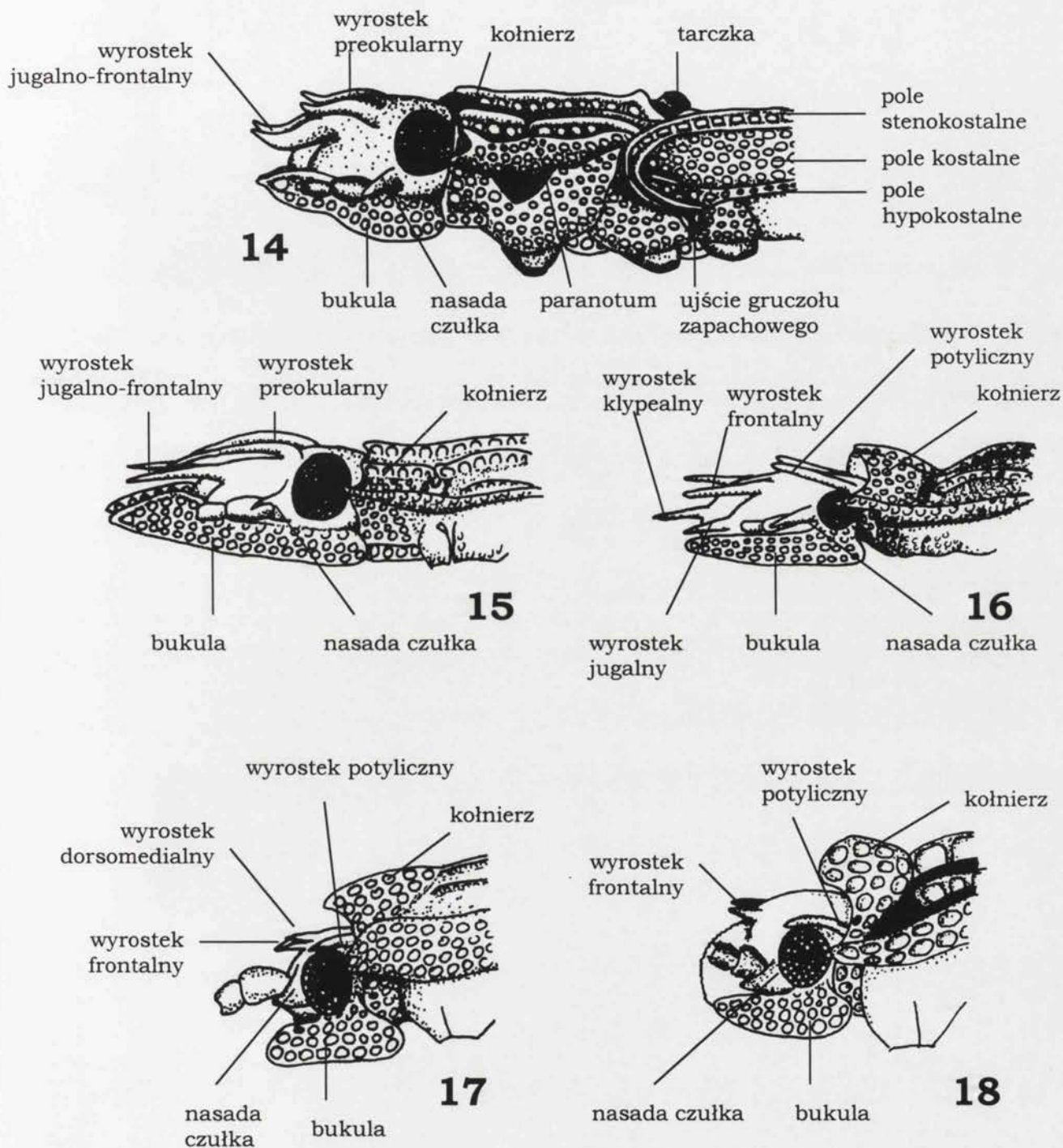


Rys. 9. *Cantacader* sp. – strona brzuszna



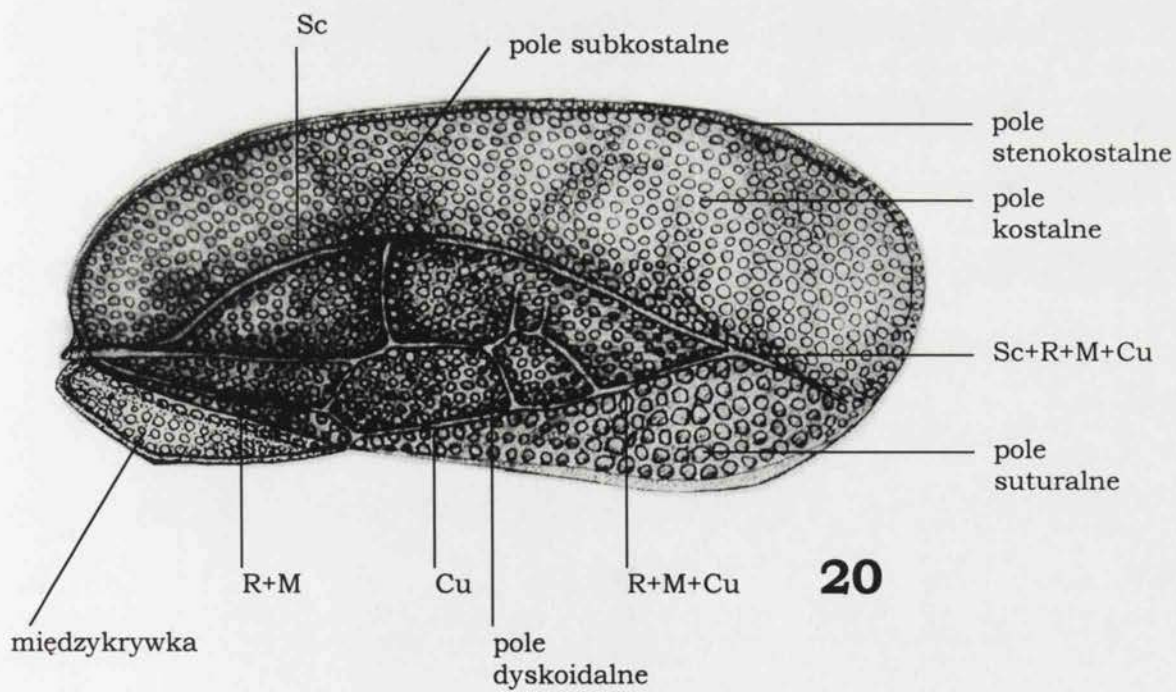
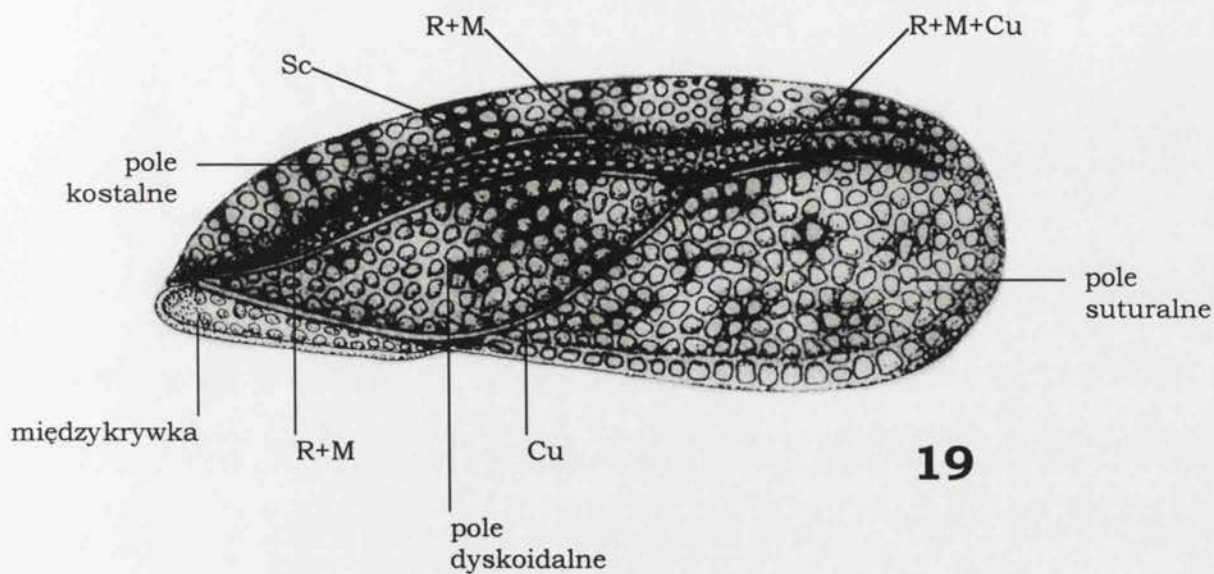
Rys. 10-13. Głowa od strony grzbietowej:

10) *Cantacader subtilis* (Cantacaderini), 11) *Tingis ampliata* (Tingini),
 12) *Dictyonota strichnocera* (Ypsotingini), 13) *Ulmus eteosa* (Phatnomatini)



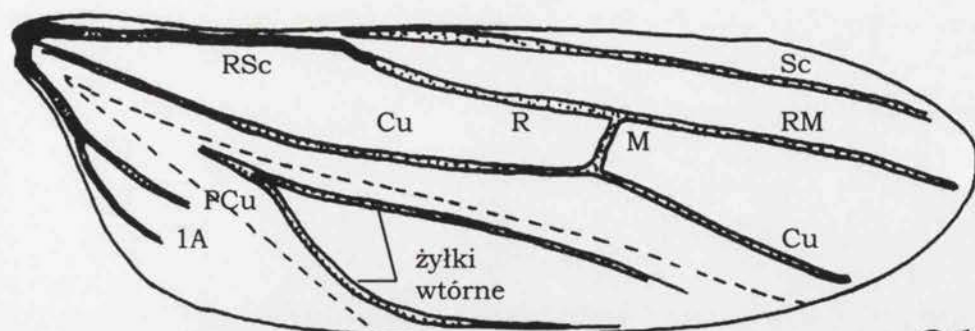
Rys. 14-18. Głowa z boku:

14) *Australocader kerzhneri* (Cantacaderini), 15) *Cantacader tenuipes* (Cantacaderini), 16) *Phatnoma veridica* (Phatnomatini), 17) *Tingis ampliata* (Tingini), 18) *Dictyonota strichnocera* (Ypsotingini)

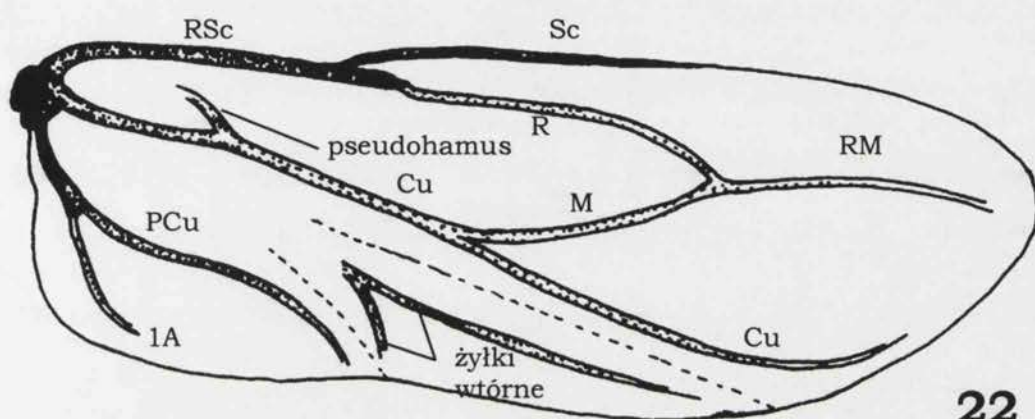


Rys. 19-20. Półpokrywy:

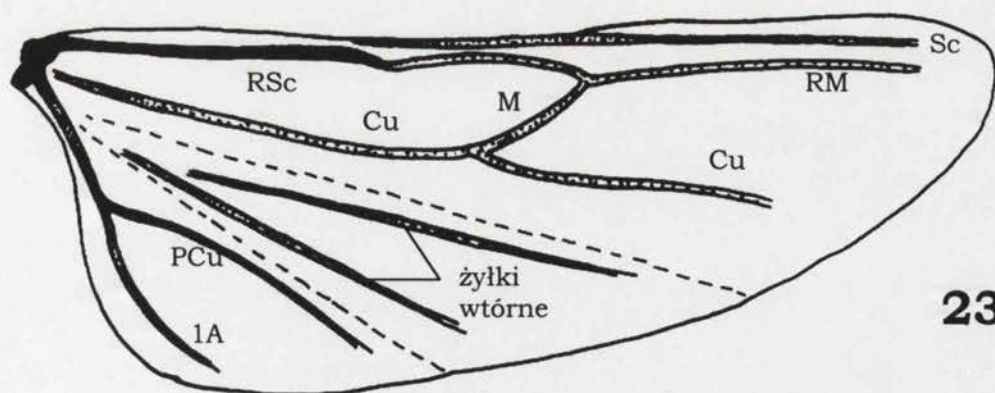
19) *Tingis cardui* (Tinginae), 20) *Nectocader gounellei* (Cantacaderini)



21



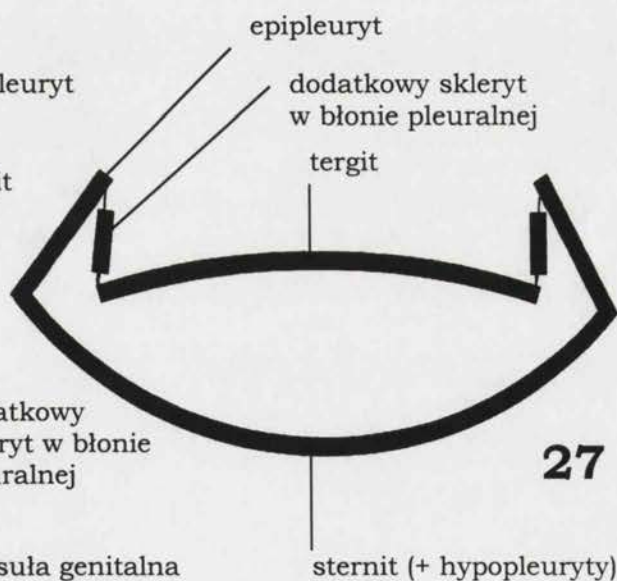
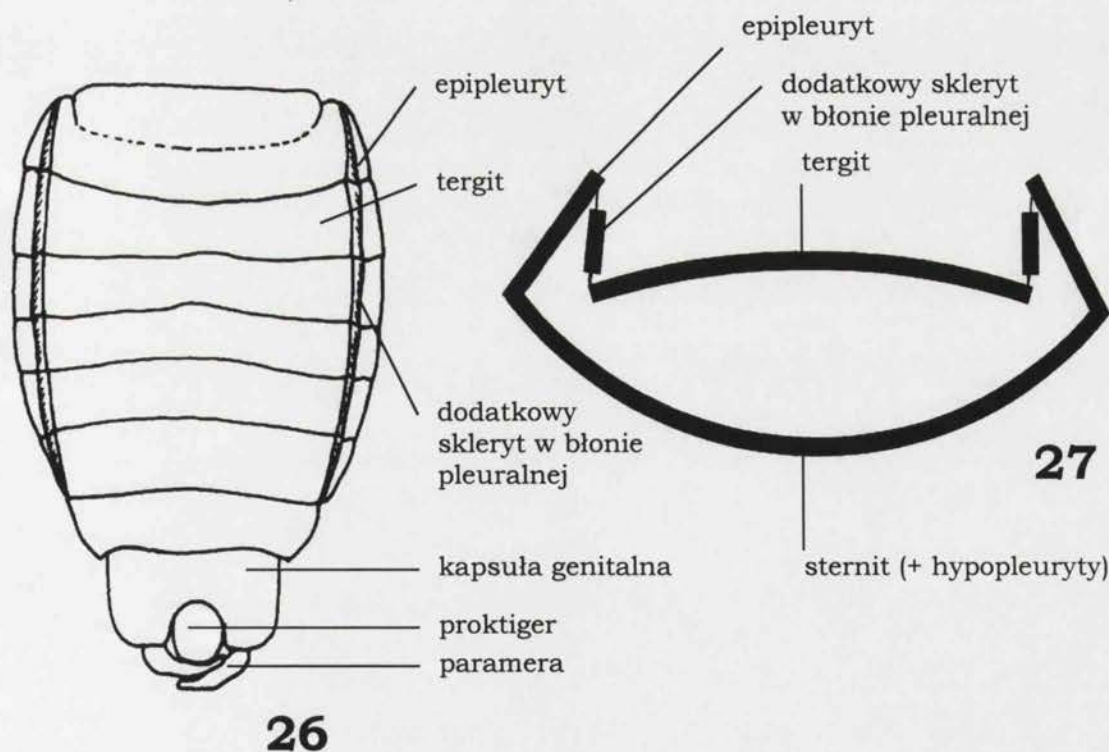
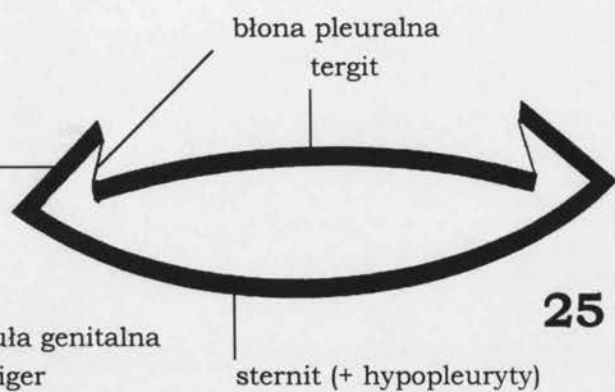
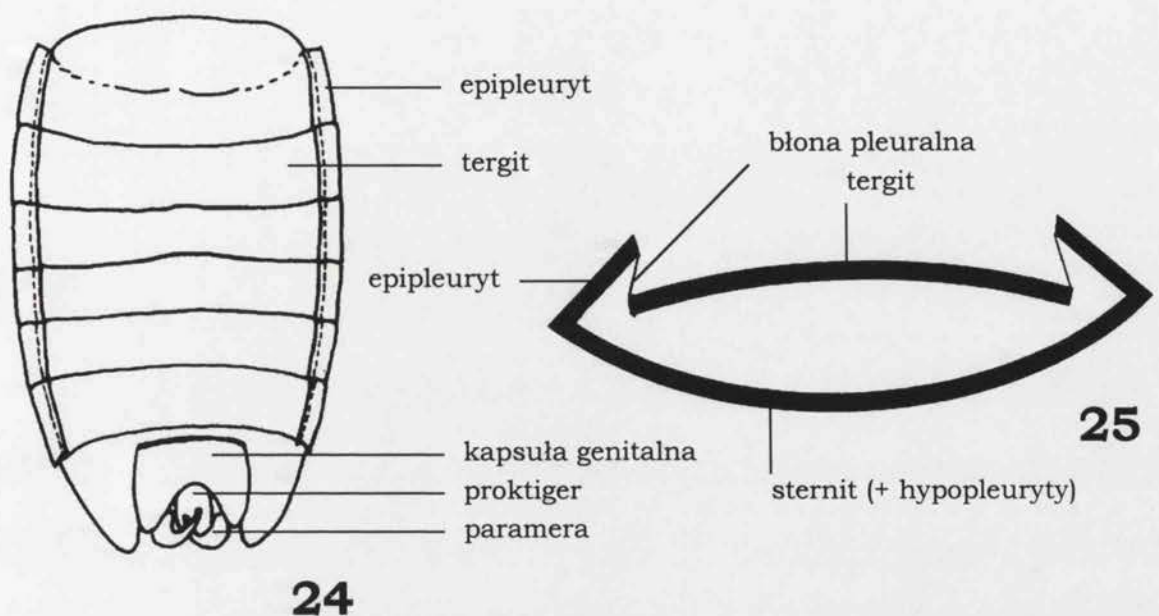
22



23

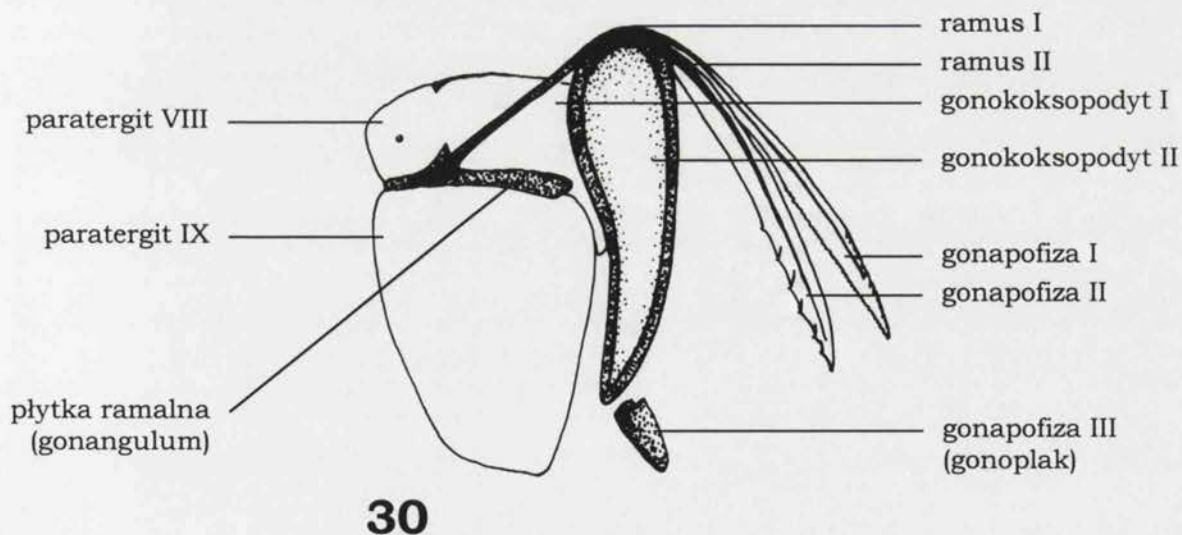
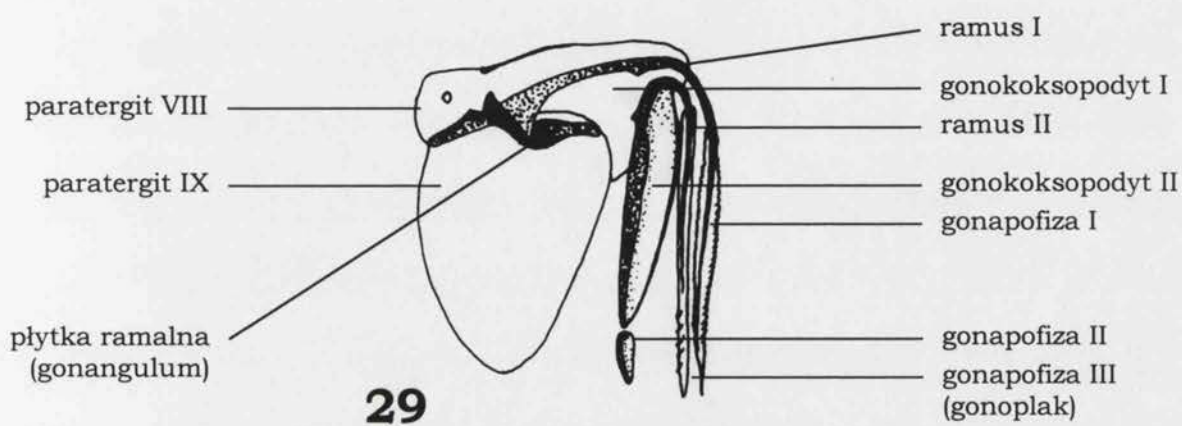
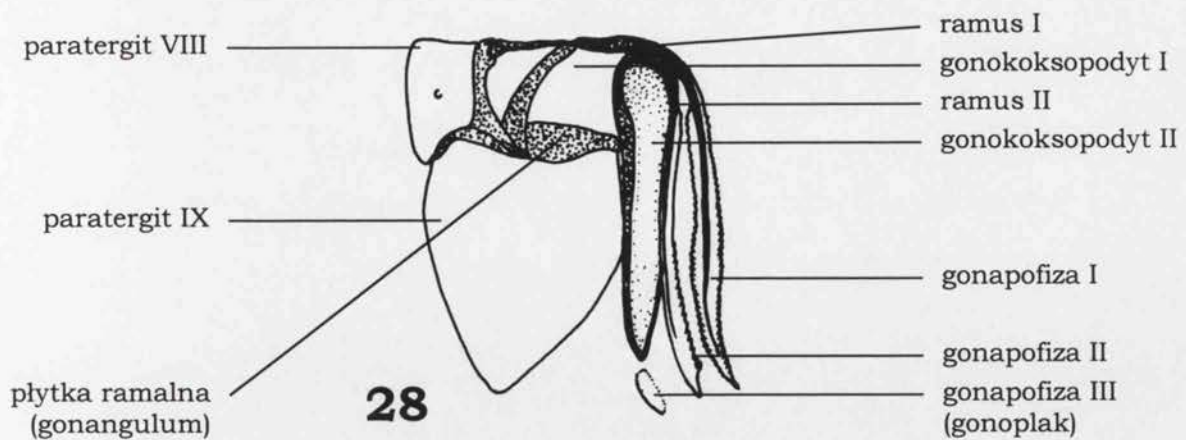
Rys. 21-23. Użyłkowanie skrzydeł II pary:

21) *Cantacader quinquecostatus* (*Cantacaderini*), 22) *Phatnoma* sp. (*Phatnomatini*), 23) *Tingis cardui* (*Tingini*)



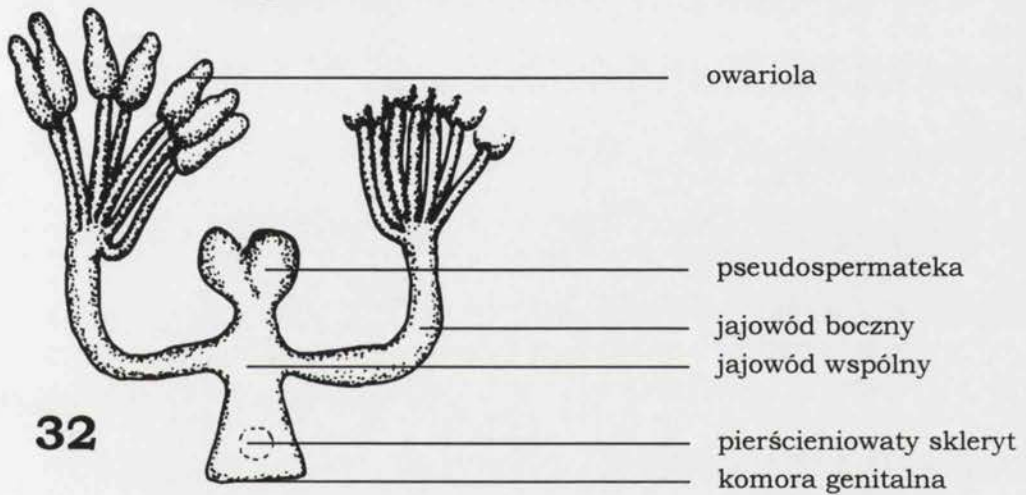
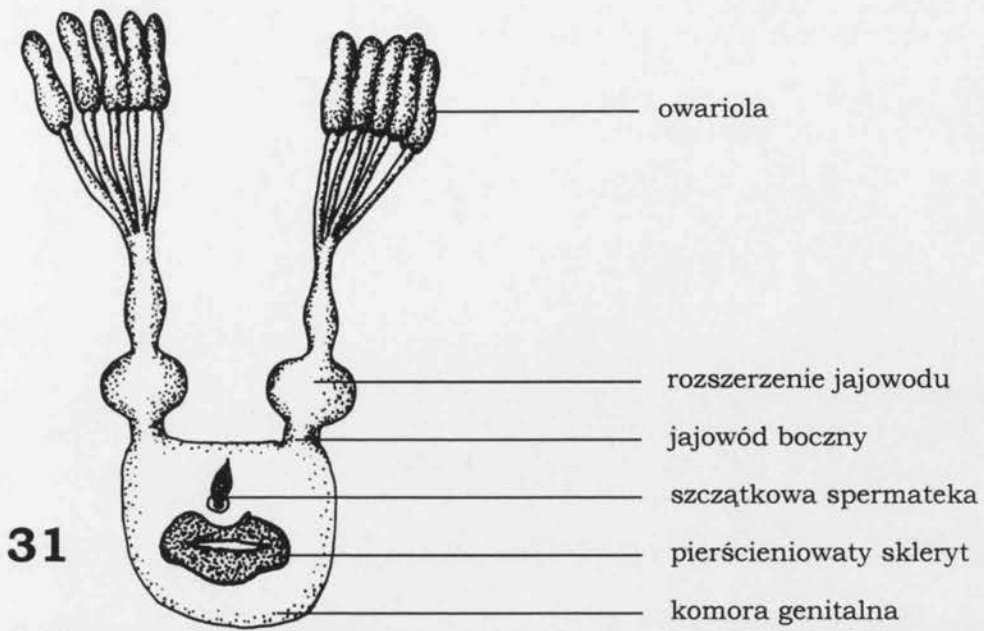
Rys. 24-27. Typy budowy odwłoka:

24-25) *Cantacaderini*, 26-27) *Tinginae* i *Phatnomatini*
(24, 26 - strona grzbietowa, 25, 27 - schemat przekroju)



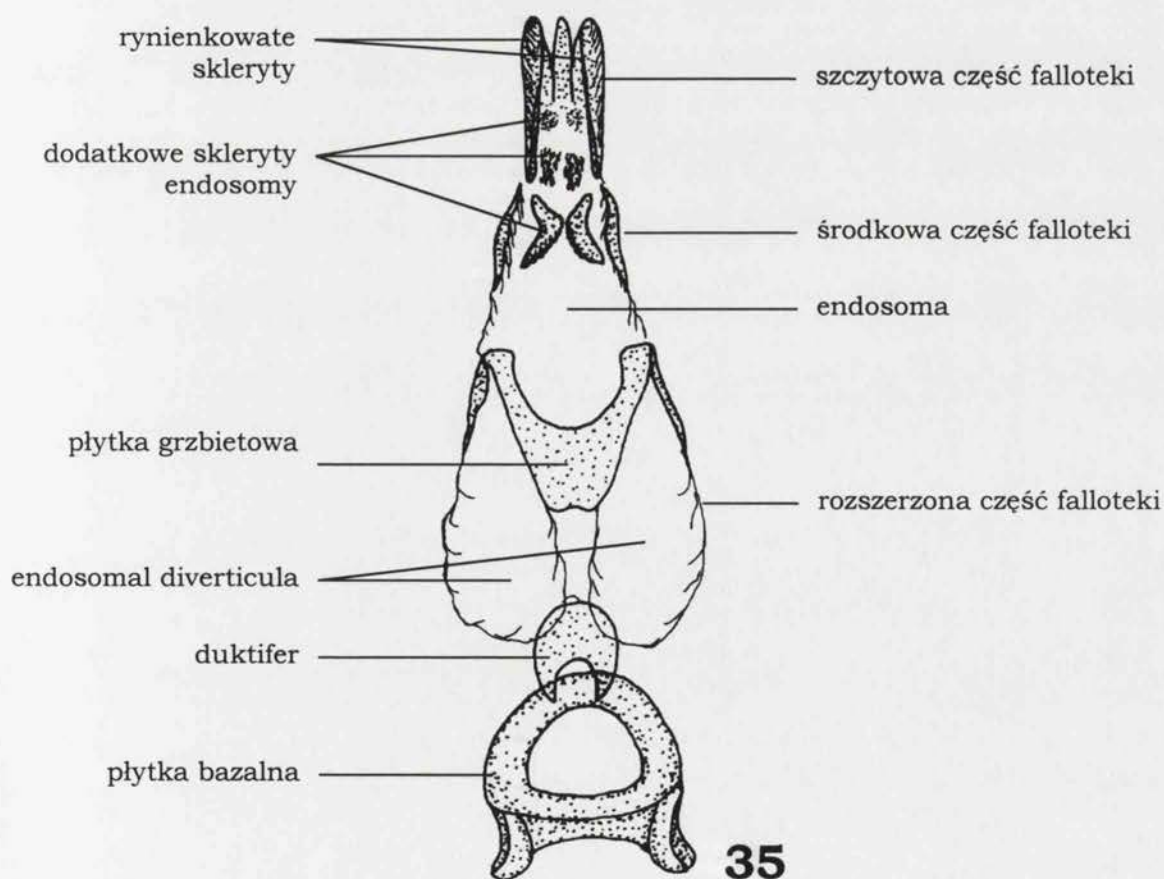
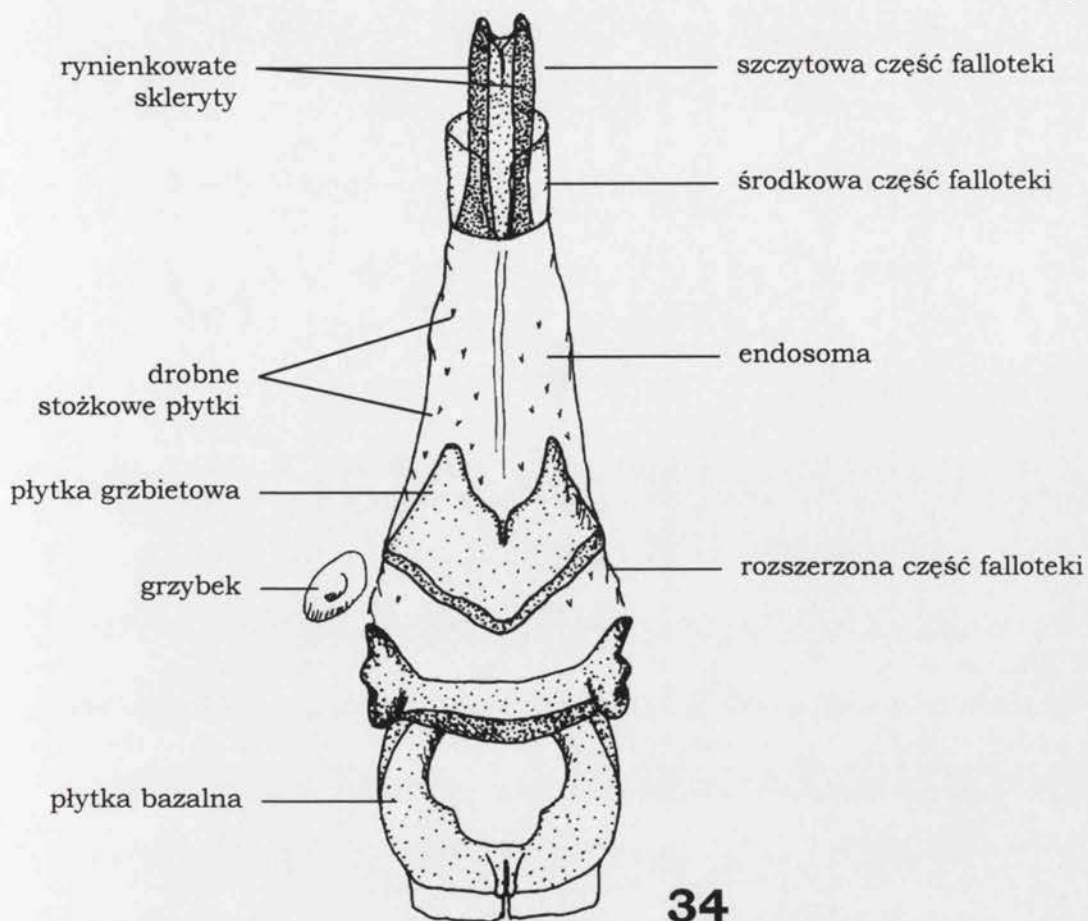
Rys. 28-30. Pokładelko i płytki genitalne samicy:

28) *Cantacader duffelsi* (*Cantacaderini*), 29) *Cnemiandrus typicus* (*Phatnomatini*), 30) *Tingis auriculata* (*Tinginae*)



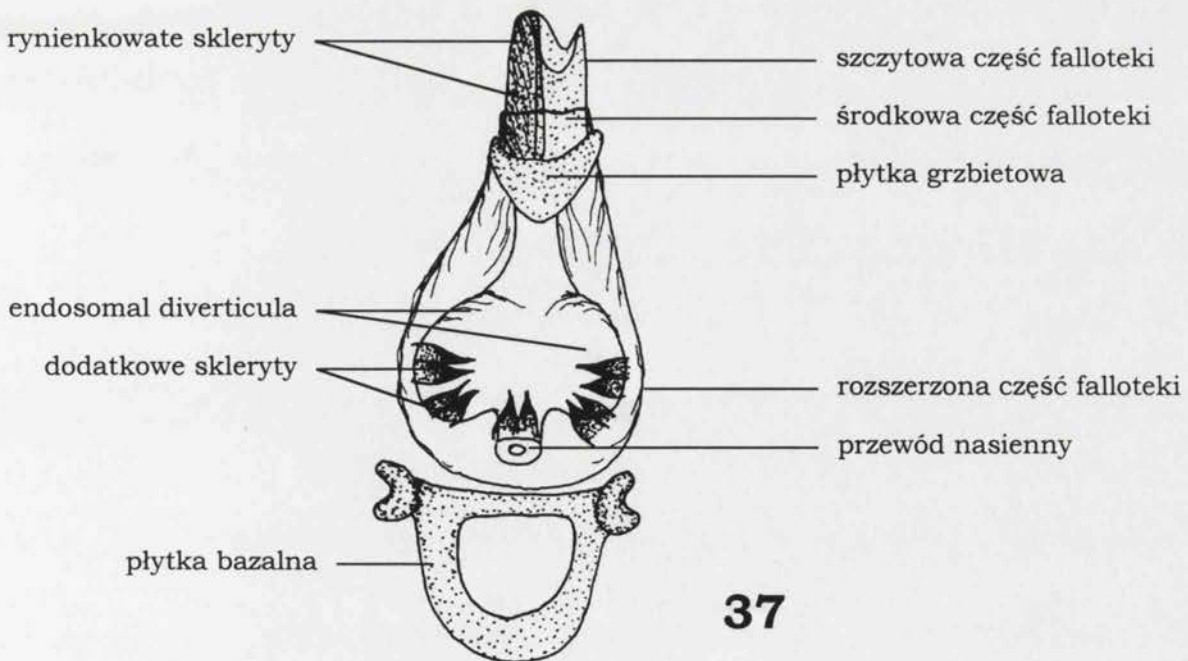
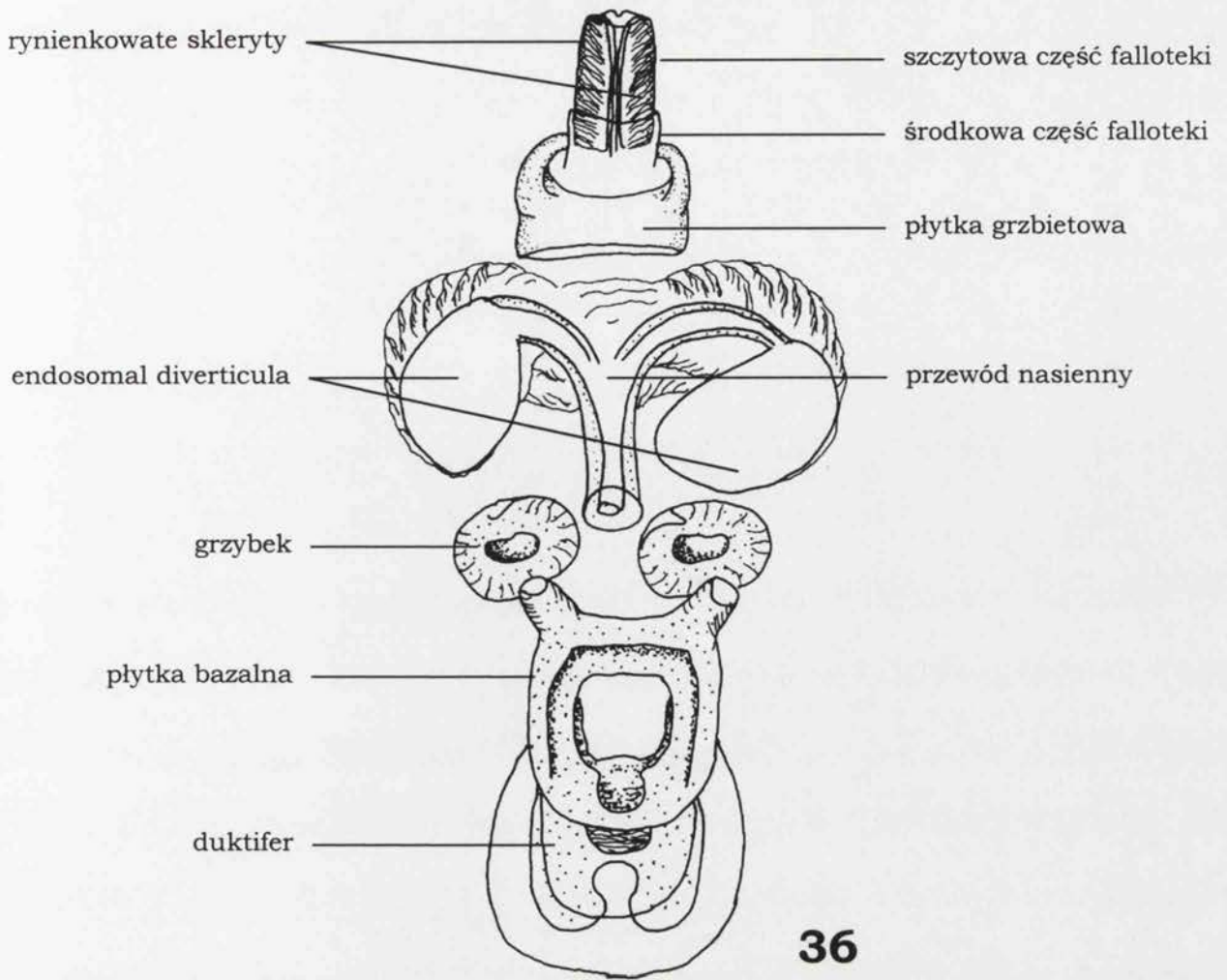
Rys. 31-33. Narządy rozrodcze samicy:

31) *Allocader cordatus* (*Cantacaderini*), 32) *Phatnoma costalis* (*Phatnomatini*),
33) *Tingis auriculata* (*Tinginae*)



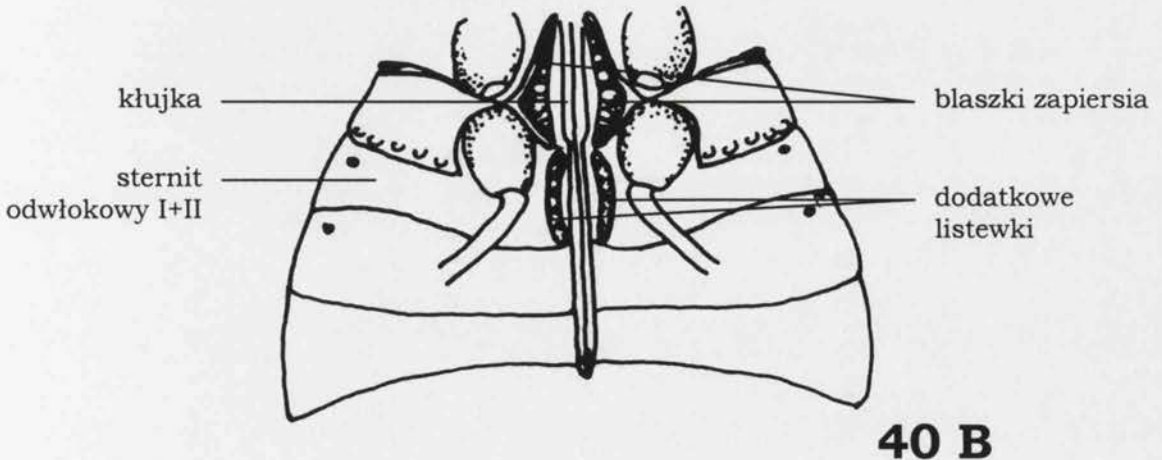
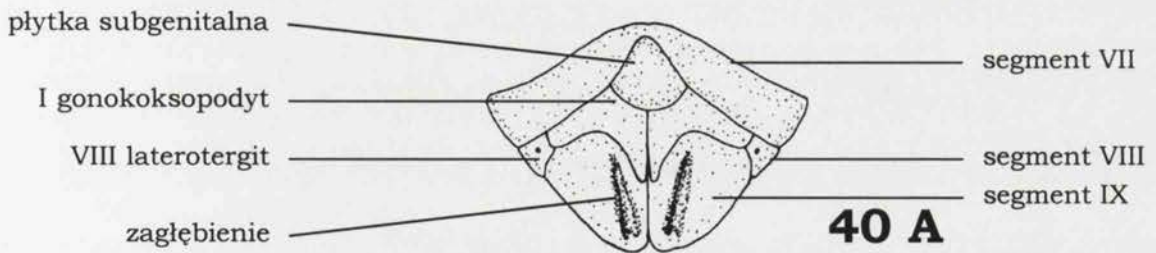
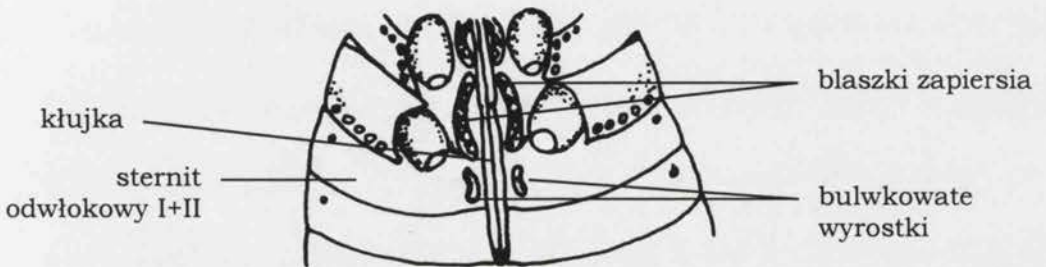
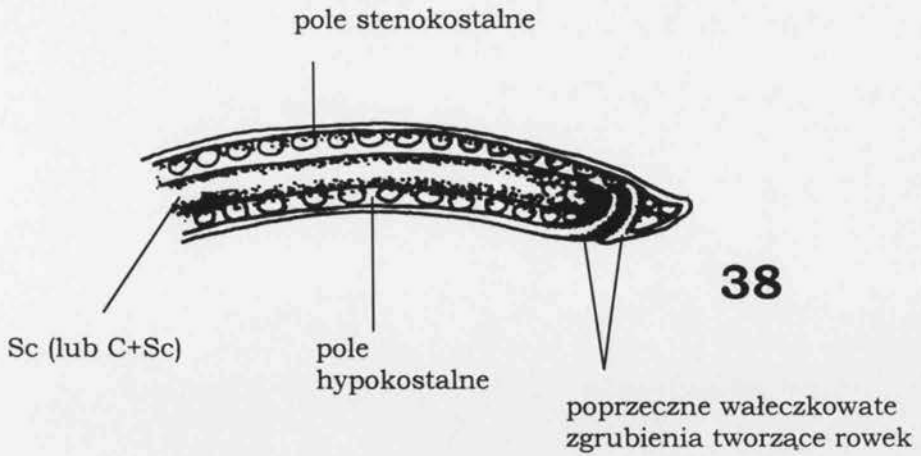
Rys. 34-35. Fallus:

34) *Cantacader afzelii* (*Cantacaderini*), 35) *Stephanitis oberti* (*Tingini*)



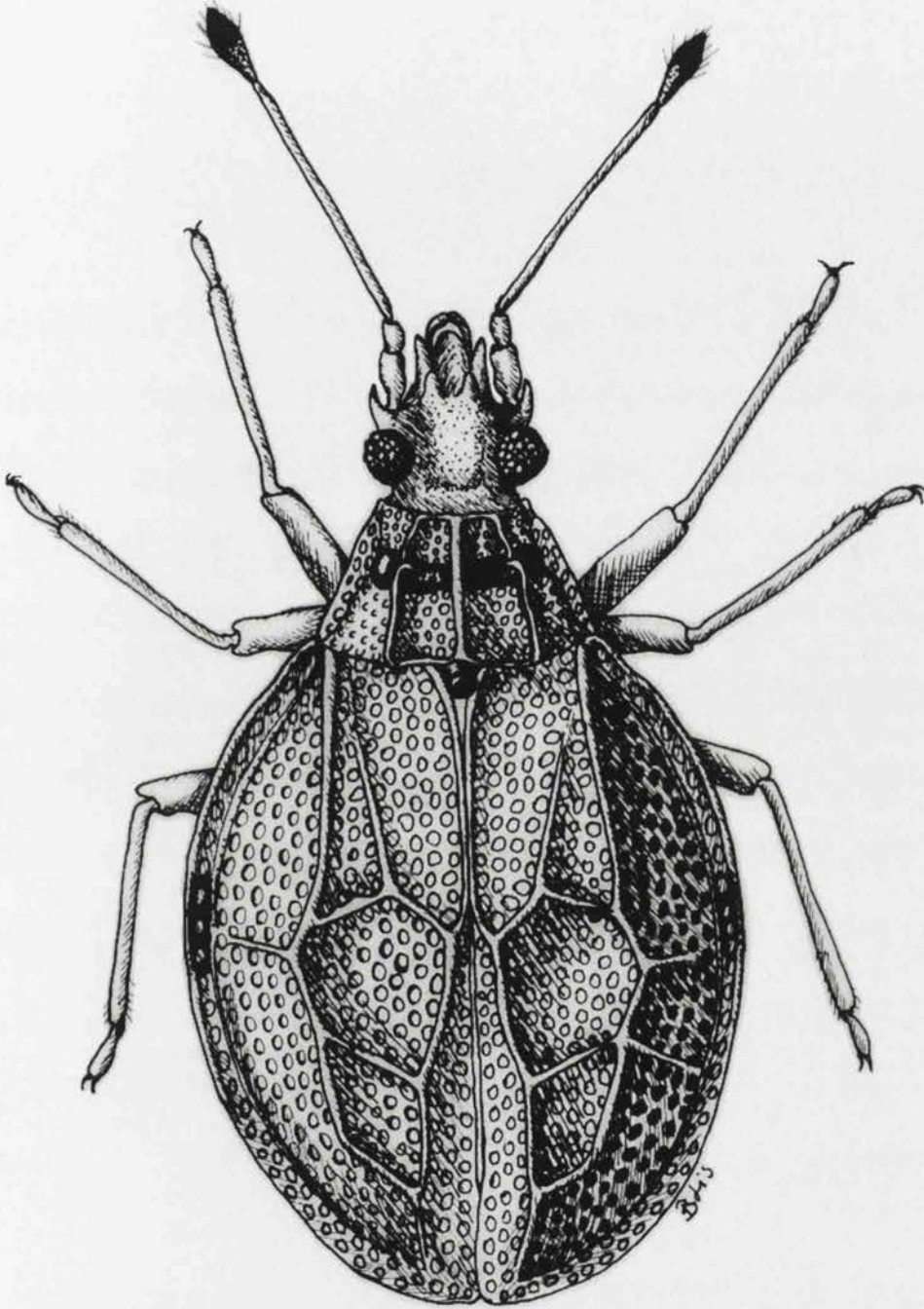
Rys. 36-37. Fallus:

36) *Derephysia cristata* (Ypsotingini), 37) *Cnemiandrus typicus* (Phatnomatini)<http://rcin.org.pl>

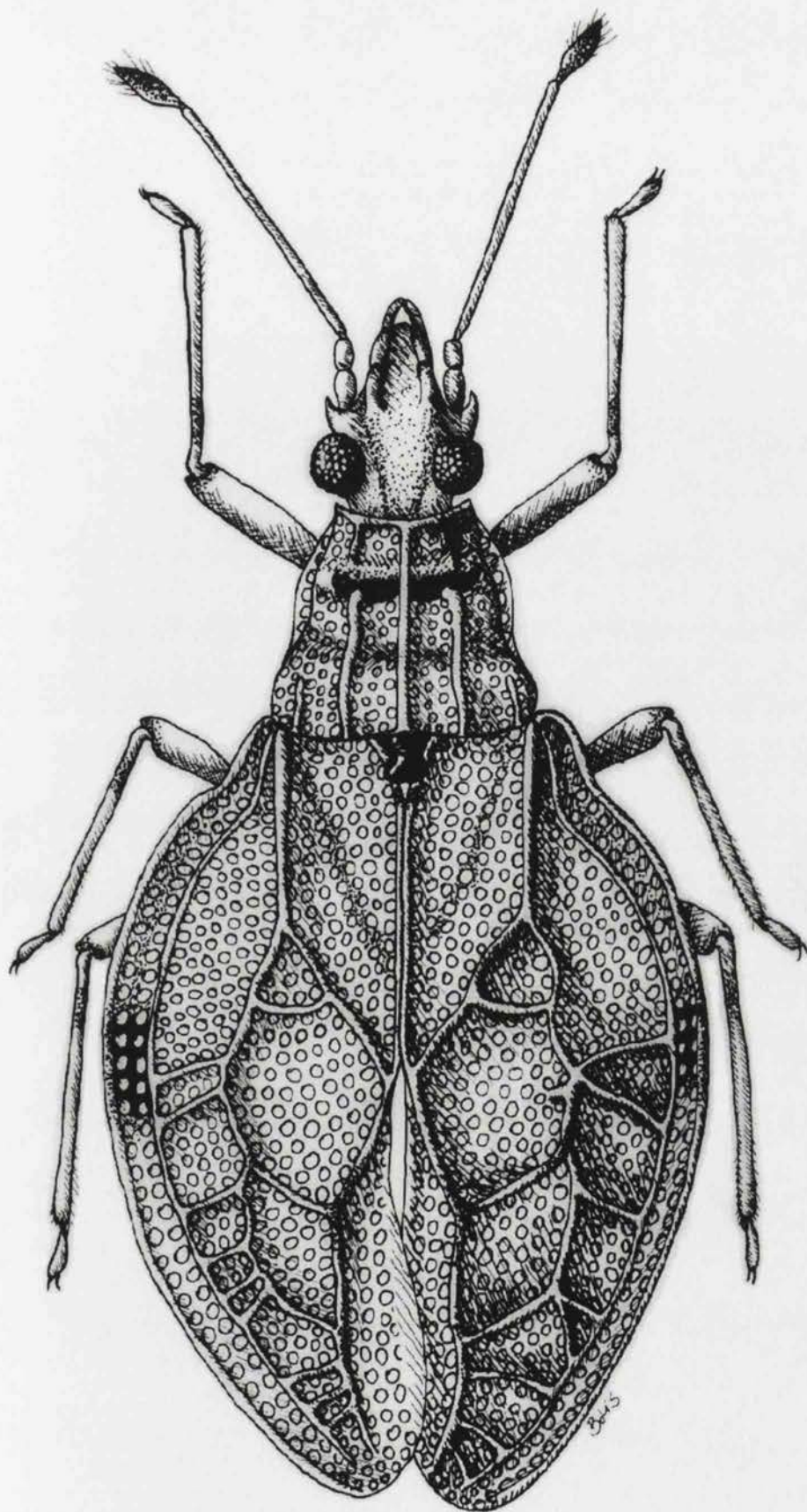


Rys. 38-39. *Carldrakeana engista*:
38) nasadowa część półpokryw – strona brzuszna, 39) brzuszna strona nasadowej części odwłoka

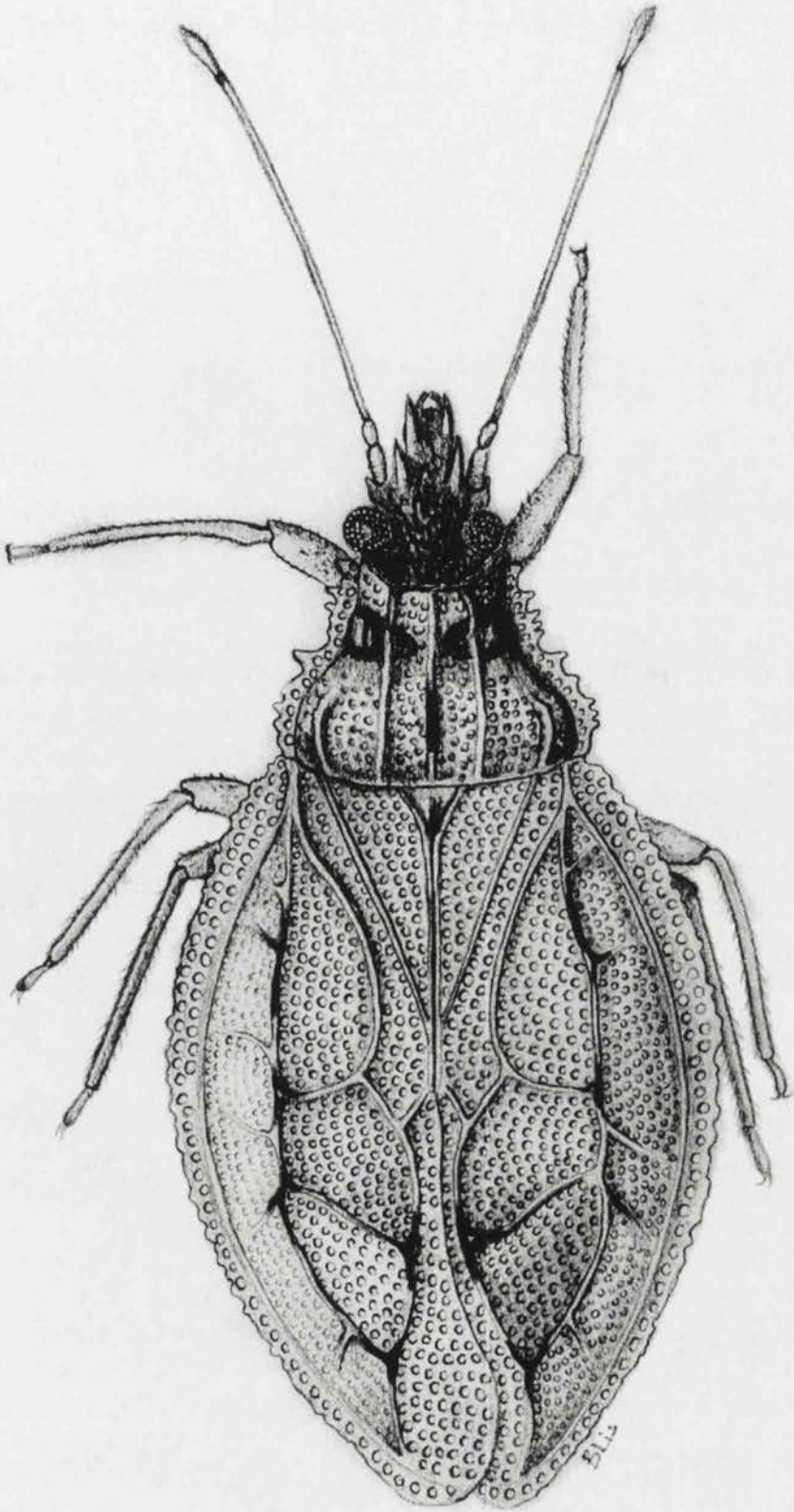
Rys. 40. *Australocader kerzhneri*:
A – segmenty genitalne samicy, B – brzuszna strona nasadowej części odwłoka



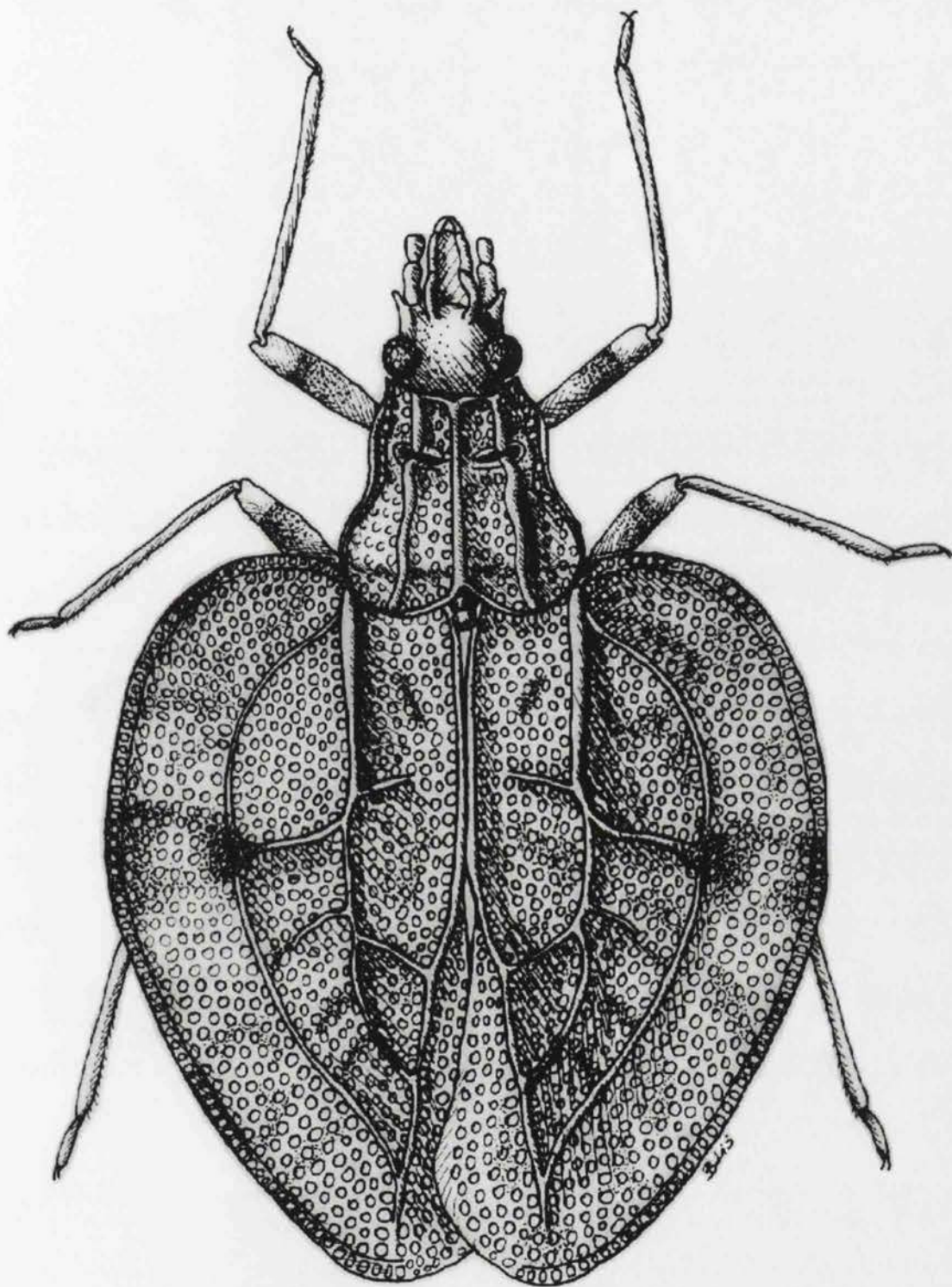
Rys. 41. *Carldrakeana socia* (Drake et Ruhoff)



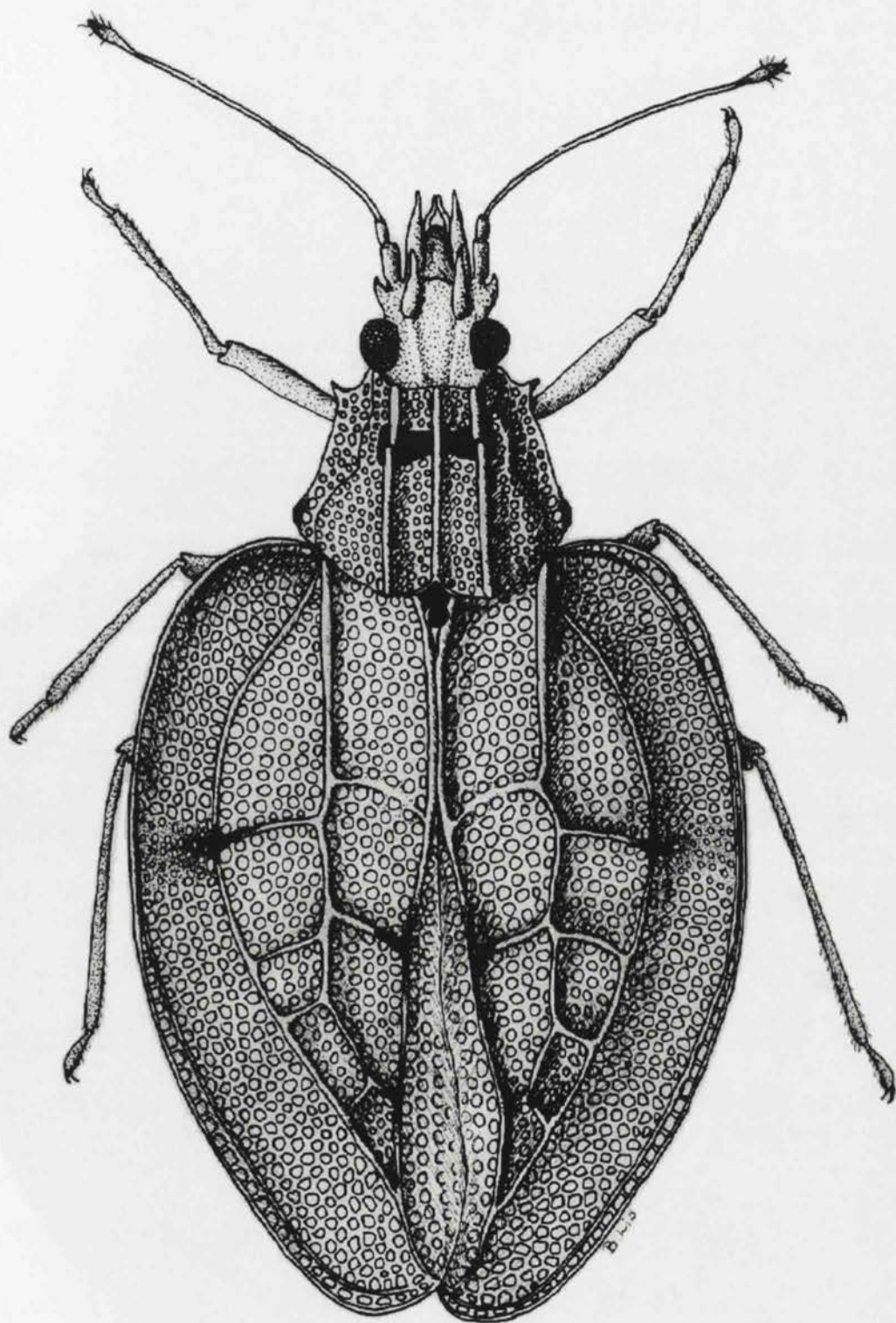
Rys. 42. *Cyperobia carectorum* Bergroth



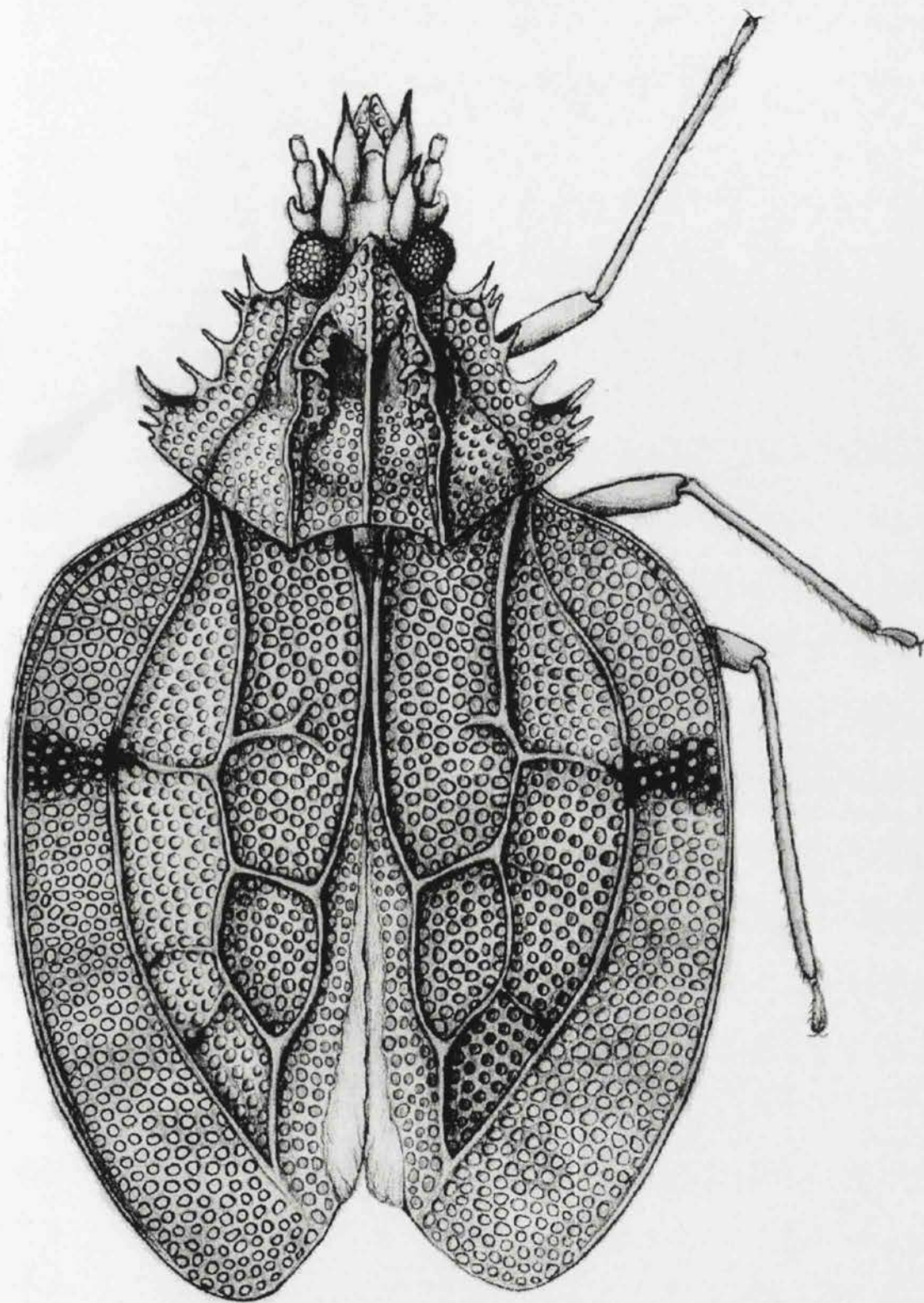
Rys. 43. *Stenocader tingidoides* (Spinola)



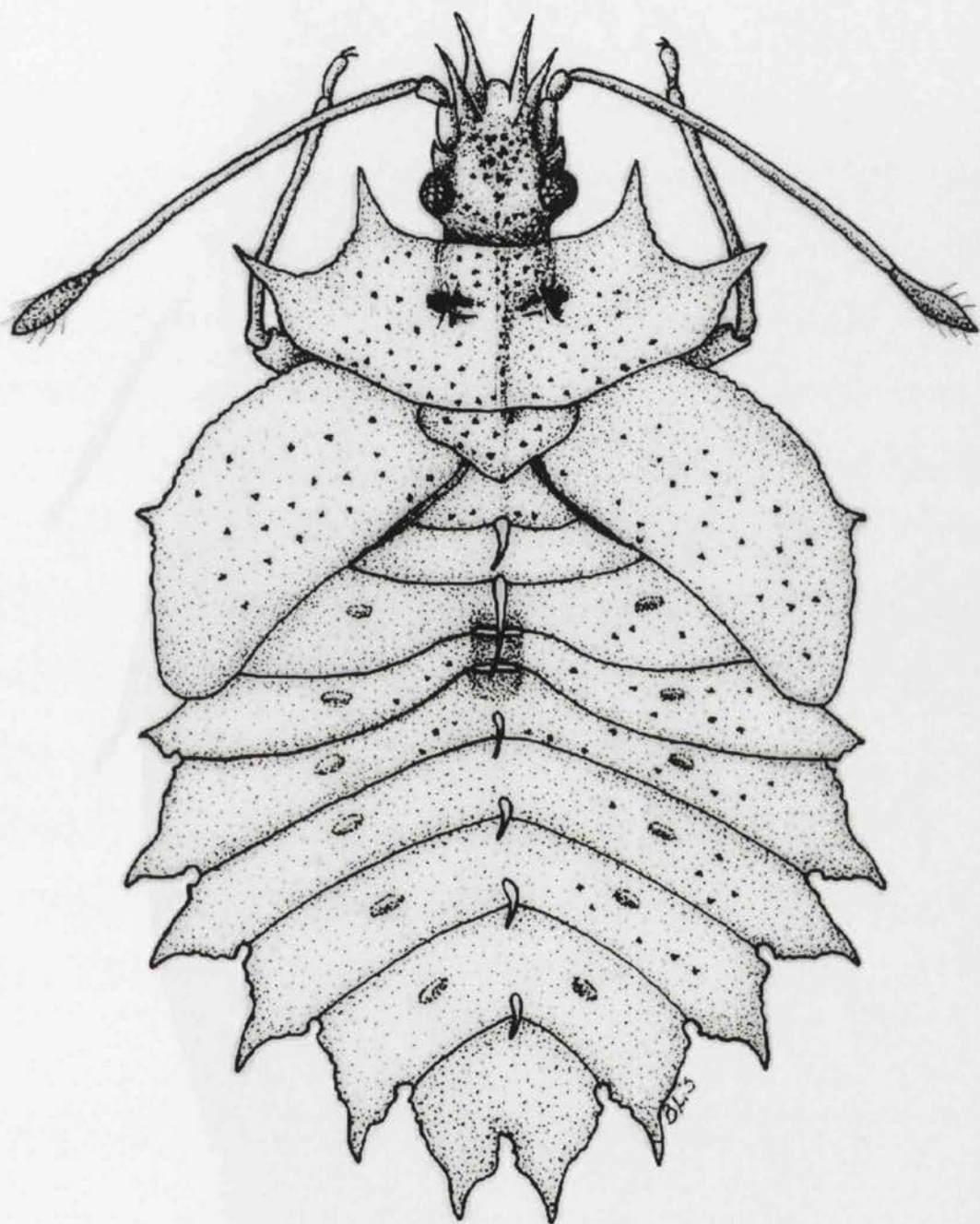
Rys. 44. *Allocader cordatus* (Hacker)



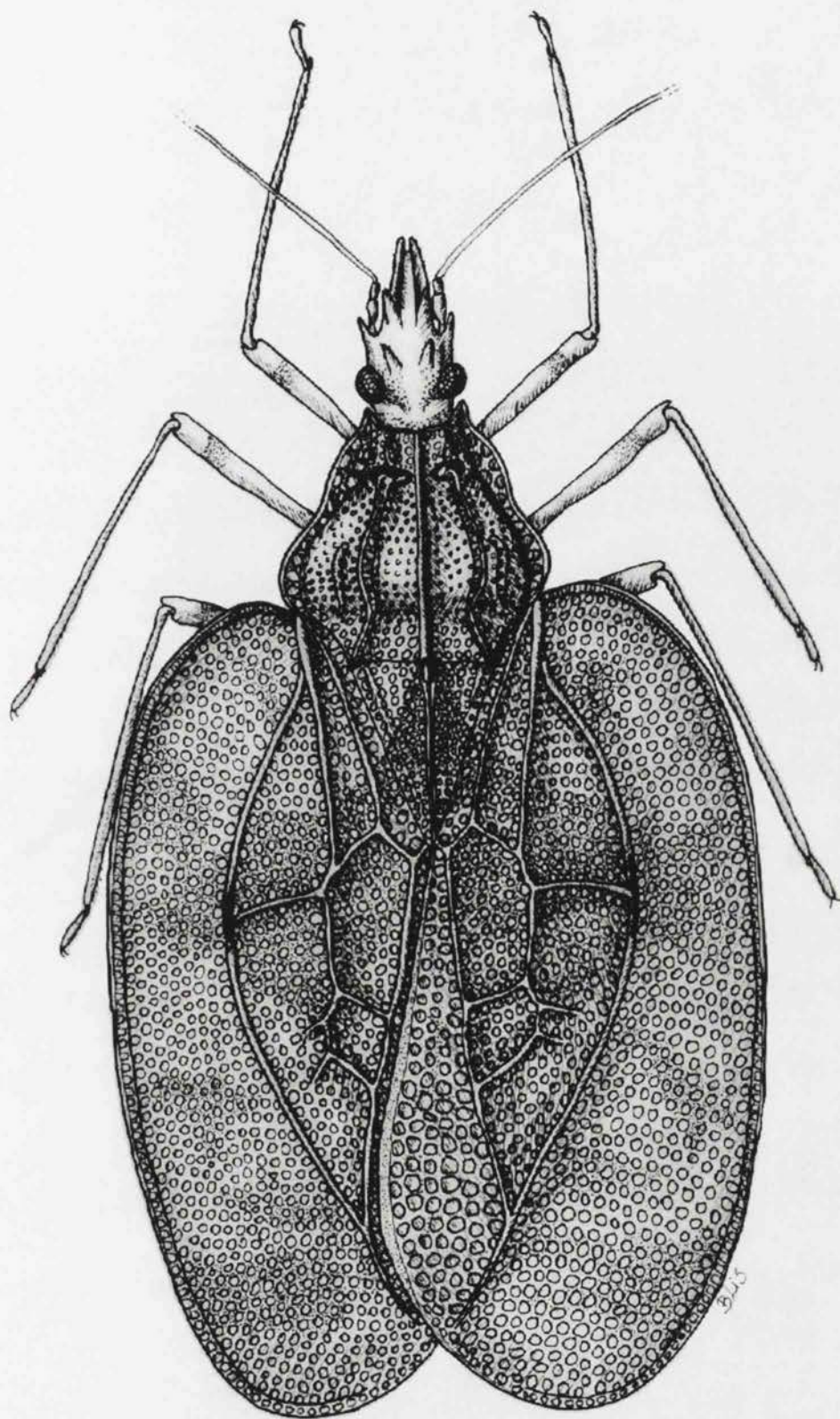
Rys. 45. *Australocader kerzhneri* B. Lis



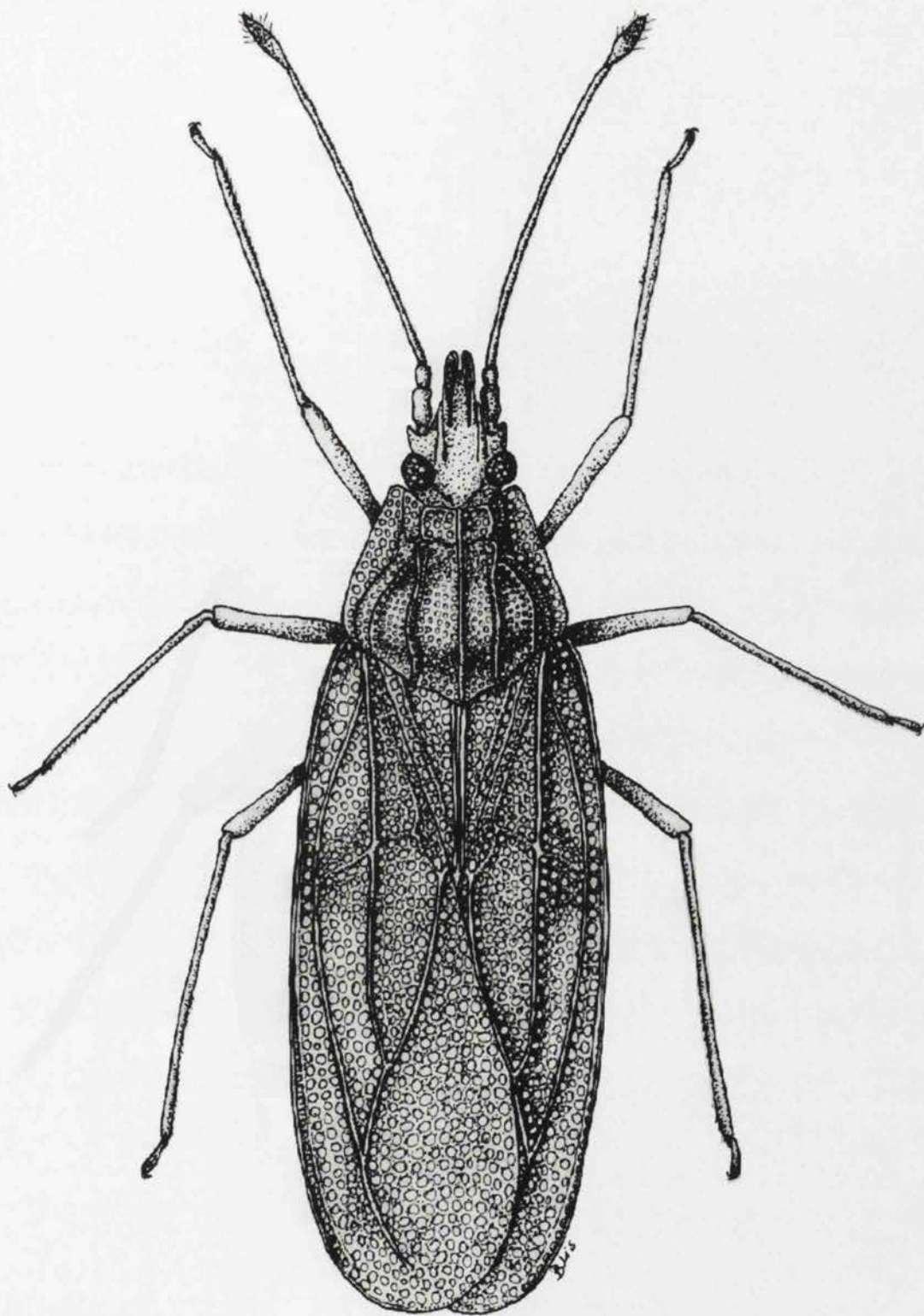
Rys. 46. *Ceratocader armatus* (Hacker)



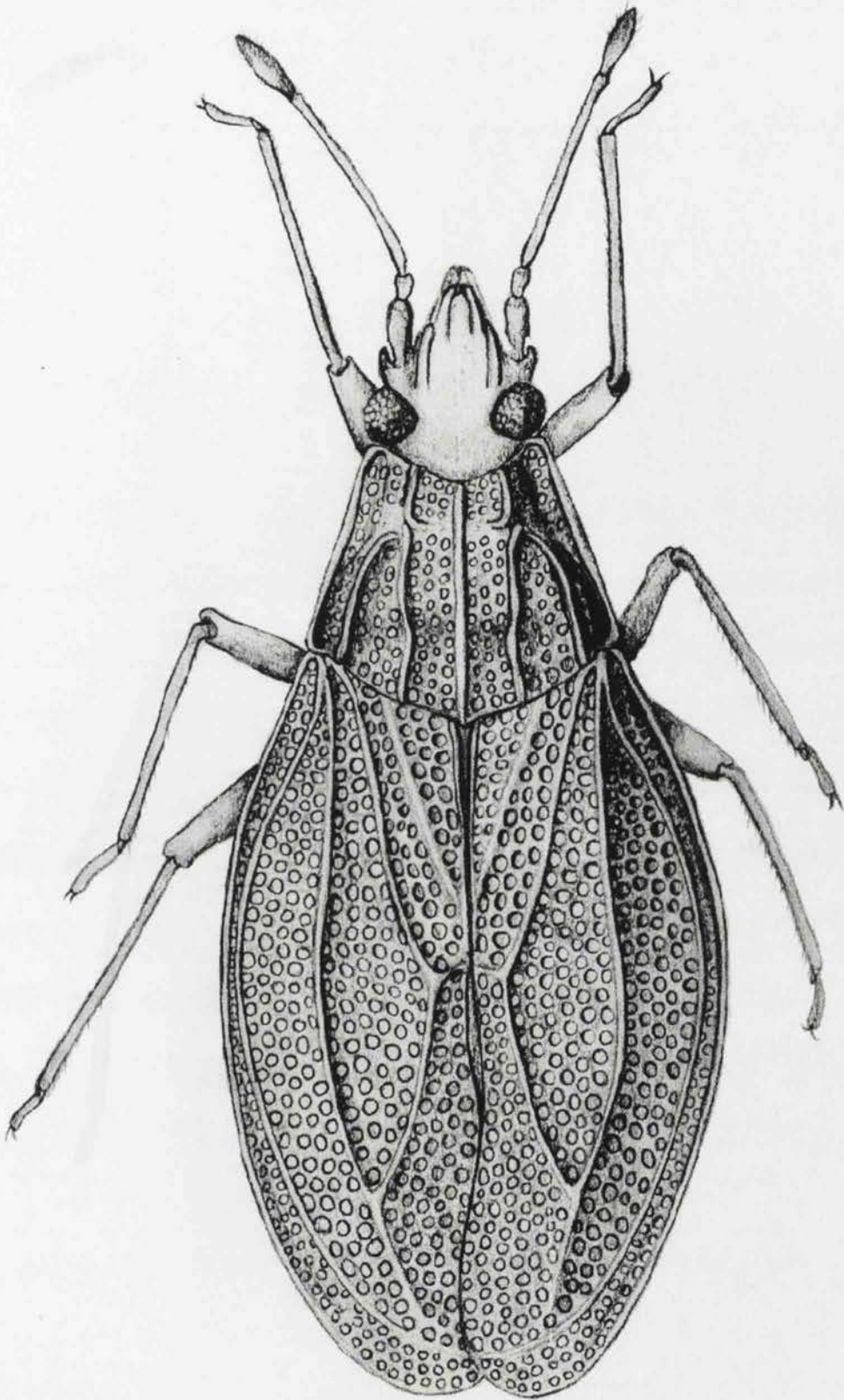
Rys. 47. *Ceratocader armatus* (Hacker) - nimfa



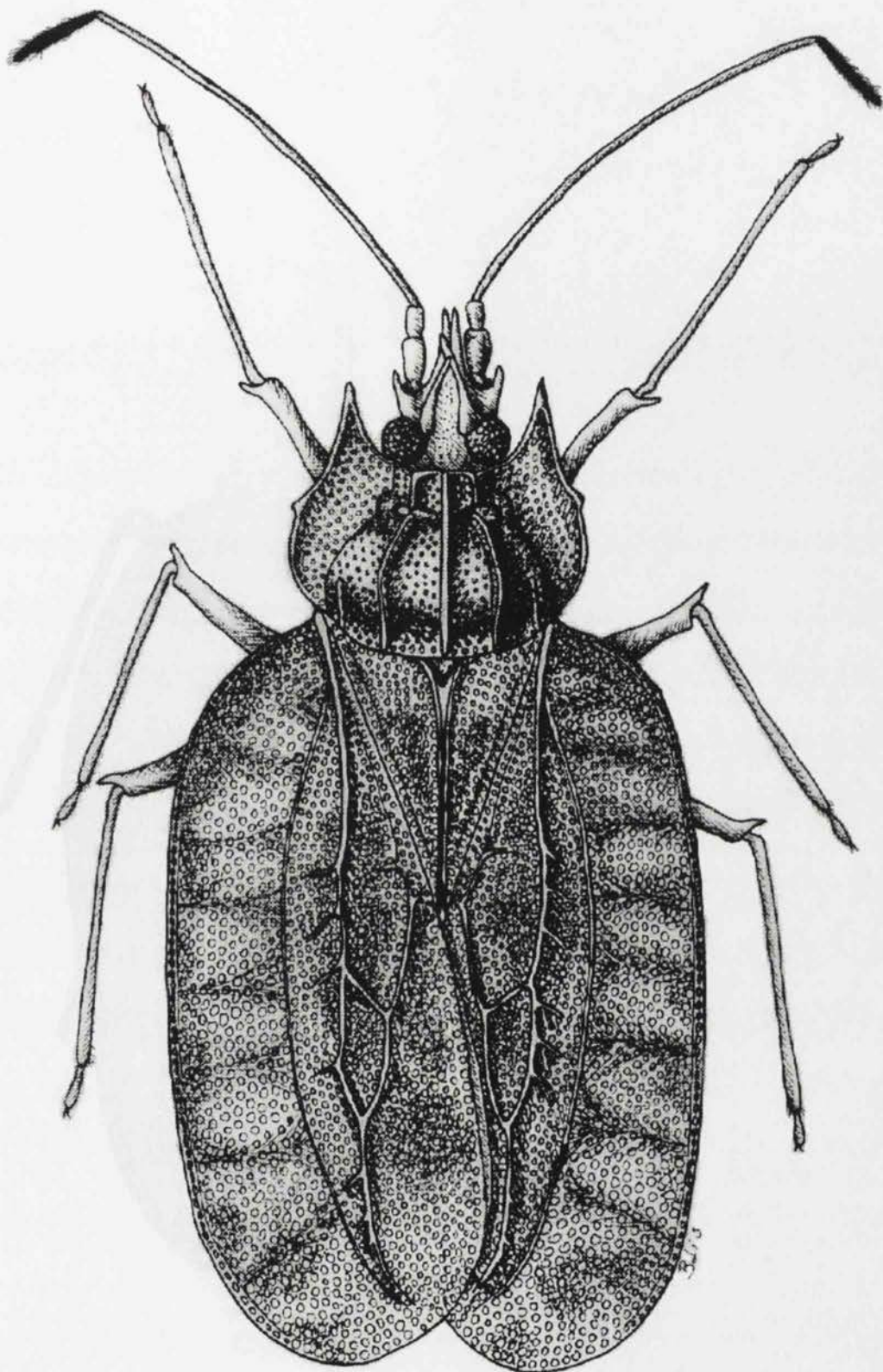
Rys. 48. *Nectocader gounellei* (Drake)



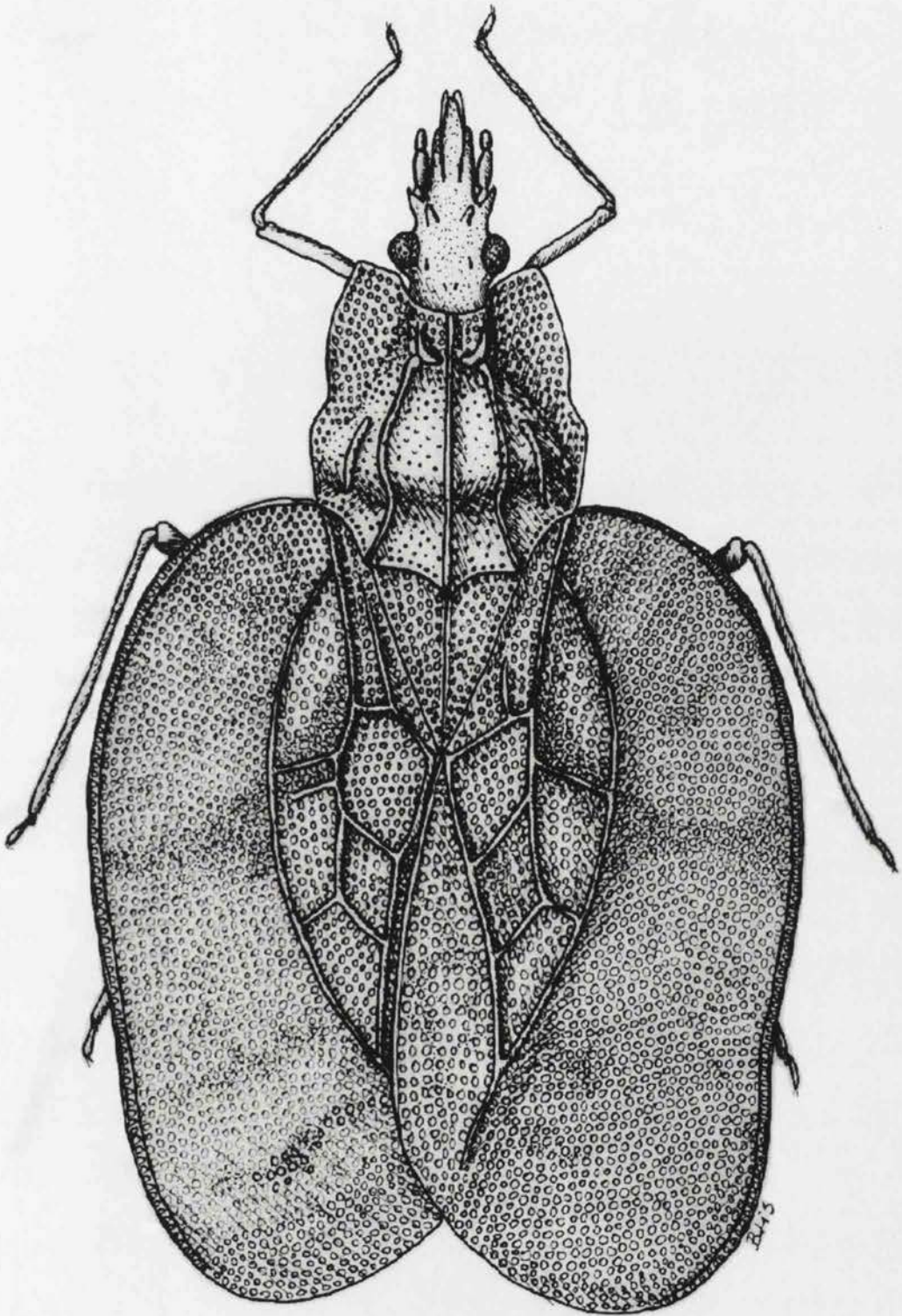
Rys. 49. *Cantacader afzelii* Stål



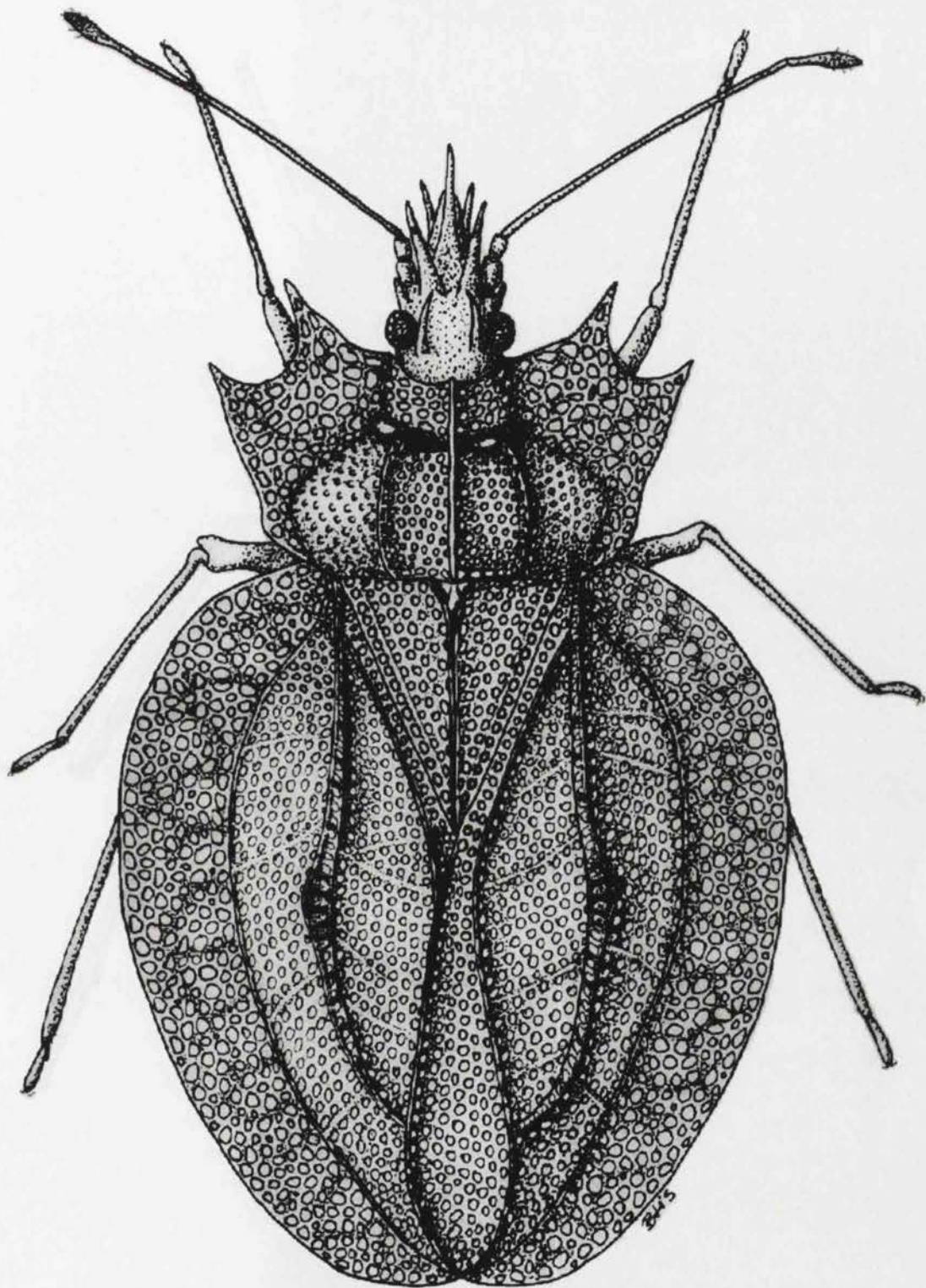
Rys. 50. *Cantacader insularis* Drake



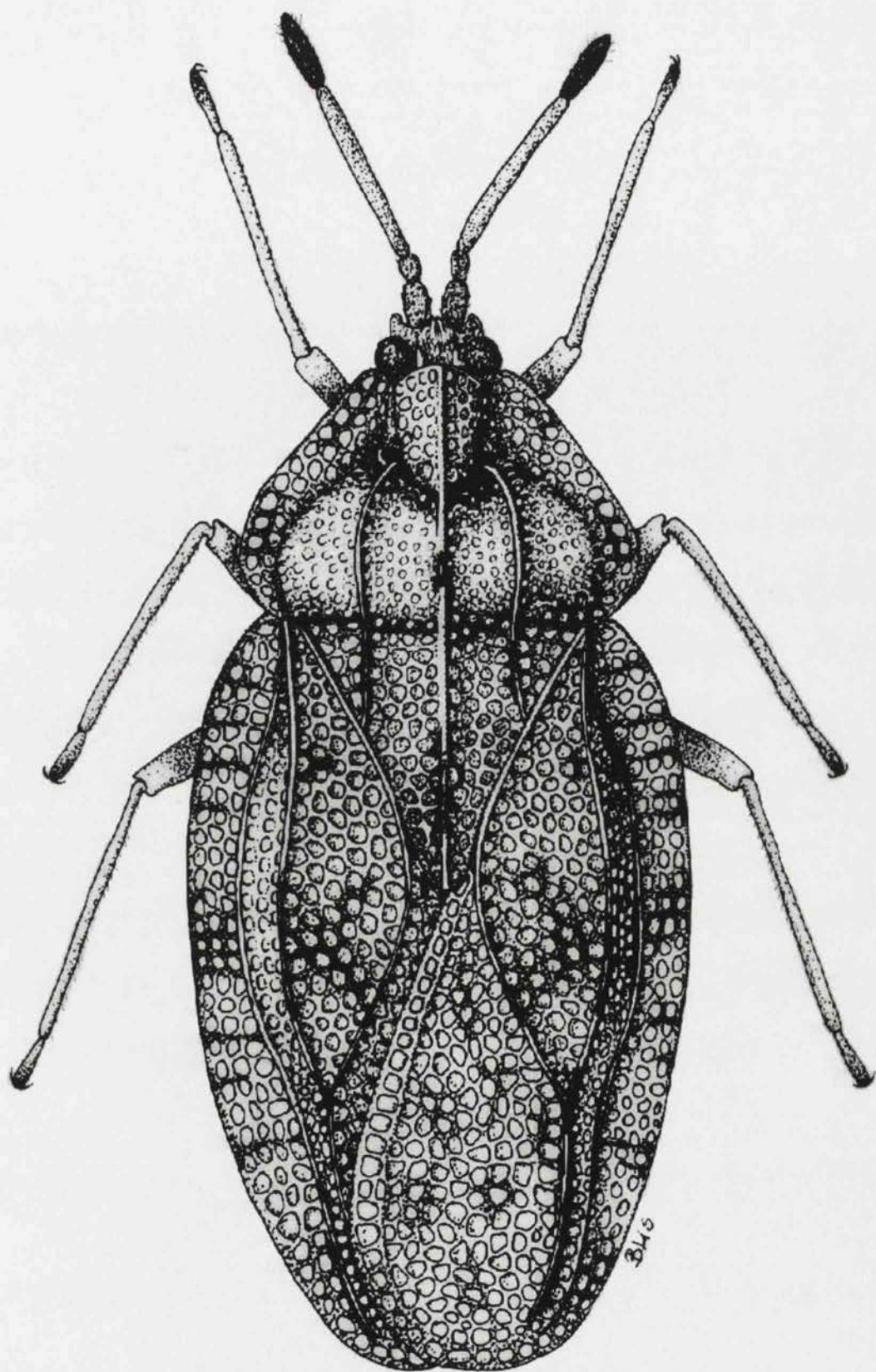
Rys. 51. *Pseudophatnoma laosana* B. Lis



Rys. 52. *Teratocader magnificus* (Drake)



Rys. 53. *Phatnoma costalis* Distant



Rys. 54. *Tingis cardui* (Linnaeus)

Inst. Zool. PAN
Biblioteka

K. 35191