

# Czerwona Królowa, Błazen i ewolucja Hemiptera



Jacek Szwedo  
*Katedra Zoologii Bezkręgowców i Parazytologii,  
Uniwersytet Gdański, Wita Stwosza 59,  
80-308 Gdańsk;  
e-mail: [jacek.szwedo@biol.ug.edu.pl](mailto:jacek.szwedo@biol.ug.edu.pl)*

CAROLI LINNÆI

EQUITIS DE STELLA POLARI,  
ARCHIATRI REGII, MED. & BOTAN. PROFESS. UPSAL. ;  
ACAD. UPSAL. HOLMENS. PETROPOL. BEROL. IMPER.  
LOND. MONSPEL. TOLOS. FLORENT. SOC.

# SYSTEMA NATURÆ

PER  
REGNA TRIA NATURÆ,

SECUNDUM

CLASSES, ORDINES,  
GENERA, SPECIES,

CUM

CHARACTERIBUS, DIFFERENTIIS,  
SYNONYMIS, LOCIS.

TOMUS I.

EDITIO DECIMA, REFORMATA.

Cum Privilegio S.æ R.æ M:tis Sveciæ.

HOLMIÆ,

IMPENSIS DIRECT. LAURENTII SALVII,  
1758.

INSECTA.

343

## II. HEMIPTERA.

195. CICADA *Rostrum* inflexum. *Pedes* postici saltatorii.  
196. NOTONECTA *Rostrum* inflexum. *Pedes* postici natatorii  
(ciliati.)  
197. NEPA *Rostrum* inflexum. *Pedes* antici capitis cheliferi.  
198. CIMEX *Rostrum* inflexum. *Pedes* cursorii.  
199. APHIS *Rostrum* inflexum. *Abdomen* bicornæ.  
200. CHERMES *Rostrum* pectorale. *Pedes* postici saltatorii.  
201. COCCUS *Rostrum* pectorale. *Abdomen* postice setosum maribus.  
202. THRIPS *Rostrum* obsoletum. *Ala* incumbentes abdomini reflexi.



Hemiptera (włączone Thripida) – grupa parafiletyczna

IO. CHRIST. FABRICII  
 PROFESS. HAVNIENS. SOC. REG. NORV. ET  
 BEROL. MEMBR.  
**SYSTEMA  
 ENTOMOLOGIAE,**

SISTENS

**INSECTORVM  
 CLASSES, ORDINES, GENERA,  
 SPECIES,**

ADIECTIS  
 S'NONYMIS, LOCIS, DESCRIPTIONIBVS,  
 OBSERVATIONIBVS.



FLENSBURGI ET LIPSIAE  
 IN OFFICINA LIBRARIA KORTII  
 1775.

Ryngota Fabricius, 1775  
 — jednostka parafiletyczna

PROLEGOMENA.

Drury semper addidi. Veterum vero syno-  
 nymiam obfcuram, semper incertam, plane  
 omifi. Difficillime eruitur, et eruta omnino  
 nil praestat.

Classes Insectorum sunt octo.

Os maxillis palpisque

quatuor aut sex.

Maxilla nuda, libera. ELEVTERATA.

Maxilla tecta, galea

obtufa. - - VLONATA.

Maxilla connata

cum labio - - SYNISTATA.

Maxilla inferiore nulla. AGONATA.

Os maxillis palpisque

duobus. Maxilla in-

feriore

PROLEGOMENA.

feriore saepius un-

guiculata. - - VNOGATA.

Os palpis linguae

spirali. - - GLOSSATA.

Os rostro: vagina ar-

ticulata - - **RYNGOTA.**

Os haustello: vagina

inarticulata. - - ANTLIATA.



CHA-



Jakobus ad. Zinn, del. & sculp.

W. G. J. G. J. G.

I. C. FABRICIUS.

NAT. D. 7. IANUAR. 1745.



HISTORIA  
SVCCINORVM

CORPORA ALIENA  
INVOLVENTIUM  
ET  
NATVRAE OPERE  
PICTORVM ET CALLATORVM

AVGVSTORVM I ET II  
CIMELIIS  
DRESDAE CONDITIS  
ARTI INSCVPTORYM  
CONSCRIPTE

NATHANAELE SENDELIO D.  
MEDICO REGIO ET PHYSICO  
SACRO-SANCTAE ROMANAE IMPERII



LIPSIAE  
Apud IO. FRIDERICVM GLEDITSCHIVM  
A. G. R. MDCCLXII

HISTORIA  
SVCCINORVM

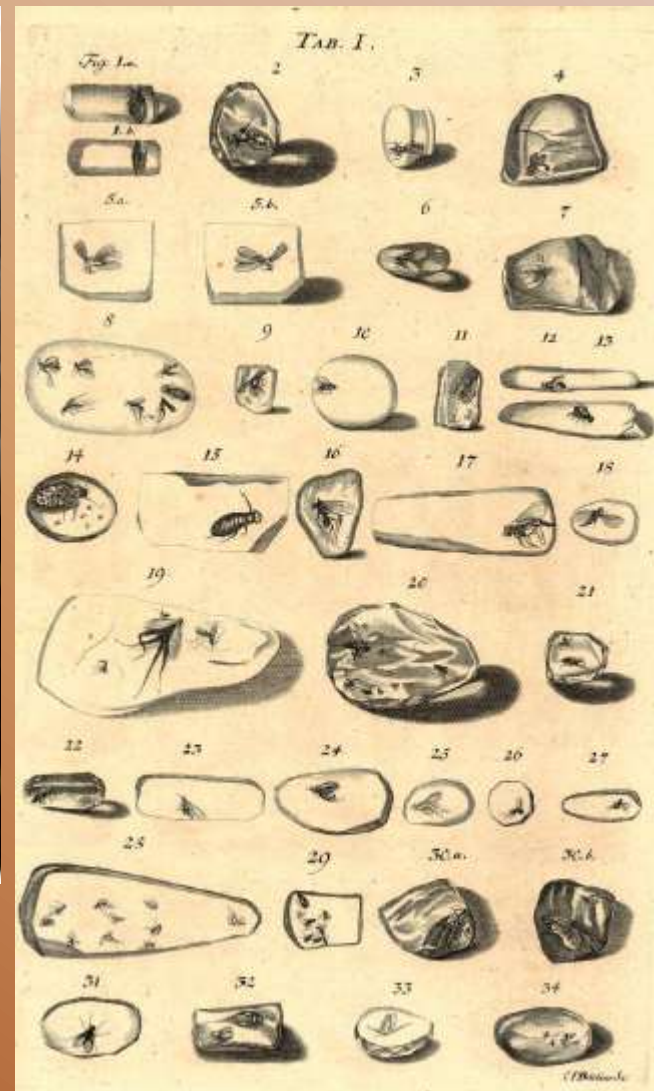
CORPORA ALIENA  
INVOLVENTIUM  
ET  
NATVRAE OPERE  
PICTORVM ET CALLATORVM

REGIIS  
AVGVSTORVM  
CIMELIIS  
DRESDAE CONDITIS  
ARTI INSCVPTORYM  
CONSCRIPTE

NATHANAELE SENDELIO D.  
MEDICO REGIO ET PHYSICO  
SACRO-SANCTAE ROMANAE IMPERII



LIPSIAE  
Apud IO. FRIDERICVM GLEDITSCHIVM  
A. G. R. MDCCLXII



Sendelius N. 1742. *Historia Succinorum Corpora Aliena involventium.*

Skamieliny pluskwiaków były odnotowywane już w czasach przedlinneuszowskich



## VIII.

D. Bloch's

Beitrag

zur

Naturgeschichte des Kopal's.



Erster Abschnitt.

Vom Kopal überhaupt.

§. 1.

Je mehr in den neuern Zeiten die Naturgeschichte allenthalben, wo Künste und Wissenschaften blühen, mit einem bewundernswürdigen Eifer und Fortgange getrieben wird; desto bestrebender scheltet es uns, daß die Naturgeschichte gewisser Koper, die wir so häufig gebrauchen, doch viel zu wenig bearbeitet worden.

§. 2.

Der Kopal, dessen jährlich viele Zentner verbraucht werden, mag uns zum Beispiel dienen. Man wird wohl nicht leicht von einem so gemeinen und be-

Bloch D. 1776

## ITTIOLITOLOGIA

VERONESE

DEL

MUSEO BOZZIANO

ORA ANNESSO A QUELLO

DEL CONTE GIOVAMBATTISTA GAZOLA

E DI ALTRI

GABINETTI DI FOSSILI

VERONESI

CON LA VERSIONE LATINA

1796

VERONA

DALLA STAMPERIA GIULIARI

M. DCC. XCVI.



Volta G.S. 1796

Des  
Mitters Carl von Linné'  
Königlich Schwedischen Leibarztes ac. ac.  
vollständiges  
Naturesystem  
des  
Mineralreichs

nach der zwölften lateinischen Ausgabe  
in  
einer freien und vermehrten Uebersetzung

von

Johann Friedrich Gmelin,

der Arzneykunst Doctor, dieser und der Weltweisheit öffentl.  
chem Lehrer auf der Universität zu Göttingen, der Römisch-kaiserl.  
Academie, und der Zürchischen Gesellschaft der Na-  
turforscher Mitglied.

Dritter Theil.

Nest zwölf Kupfertafeln.

Mit Churfürstl. Sächsischer Freyheit.

Nürnberg,  
bey Gabriel Nicolaus Raspe. 1778.

Skamieliny Hemiptera były też wzmiankowane  
krótco po przełomie linneuszowskim

Linnaeus C. 1778

# Klasyfikacje niefilogenetyczne

**Hemiptera Linnaeus, 1758**



jednostka parafiletyczna, zawiera Thysanoptera

**Ryngota Fabricius, 1775**

jednostka parafiletyczna, zawiera Siphonaptera

**Rhyngota Fabricius, 1803**

**Rhynchota Burmeister, 1835**

korekty nazw

**Arthroidignatha Spinola, 1850**

jednostka monofiletyczna

**Menorrhyncha Brauer, 1885**

jednostka parafiletyczna, zawiera Phthiraptera



## Hemiptera Linnaeus, 1758

Semivaginata Schluga, 1766

Ryngota Fabricius, 1775

Cimicida Laicharting, 1781

Rhyngota Fabricius, 1803

Rhynchota Burmeister, 1835

Arthroidignatha Spinola, 1850

Hemipteroidea Handlirsch, 1903

Hemipteradelphia Crampton, 1924

Panhemiptera Crampton, 1924

Hemipteriforma Metcalf, 1951

Hemipterida Boudreaux, 1979

Euhemiptera Zrzavý, 1990

Homopteroidea Brodsky, 1994

klasyfikacje i nazewnictwo ...

podjednostki

Hydrocorisae Latreille, 1802

Phytadelga Dumeril, 1806

Collirostres Dumeril, 1806

Auchenorrhyncha Dumeril, 1806

Heteroptera Latreille, 1810

Homoptera Leach, 1815

Frontirostria Zetterstedt, 1828

Gulaerostria Zetterstedt, 1828

Hemelytrata Fallén, 1829

Geocorides Burmeister, 1829

Amphibicorisae Dufour, 1833

Cicadina Burmeister, 1835

Pendulirostres Spinola, 1839

Sternorrhynchi Amyot et Serville, 1843

Hypocephalocera Spinola, 1850

Gymnocerata Fieber, 1851

etc...

Coleorrhyncha Myers et China, 1929

Fulgoromorpha Evans, 1946

Cicadomorpha Evans, 1946

Clypeata Quadri, 1967

Heteropteroidea Schlee, 1969 (Heteropteroidea Zrzavý, 1992 nom. emend.)

Prosorrhyncha Sorensen, Campbell, Gill et Steffen-Campbell, 1995

Archaeorrhyncha Sorensen, Campbell, Gill et Steffen-Campbell, 1995

Clypeorrhyncha Sorensen, Campbell, Gill et Steffen-Campbell, 1995

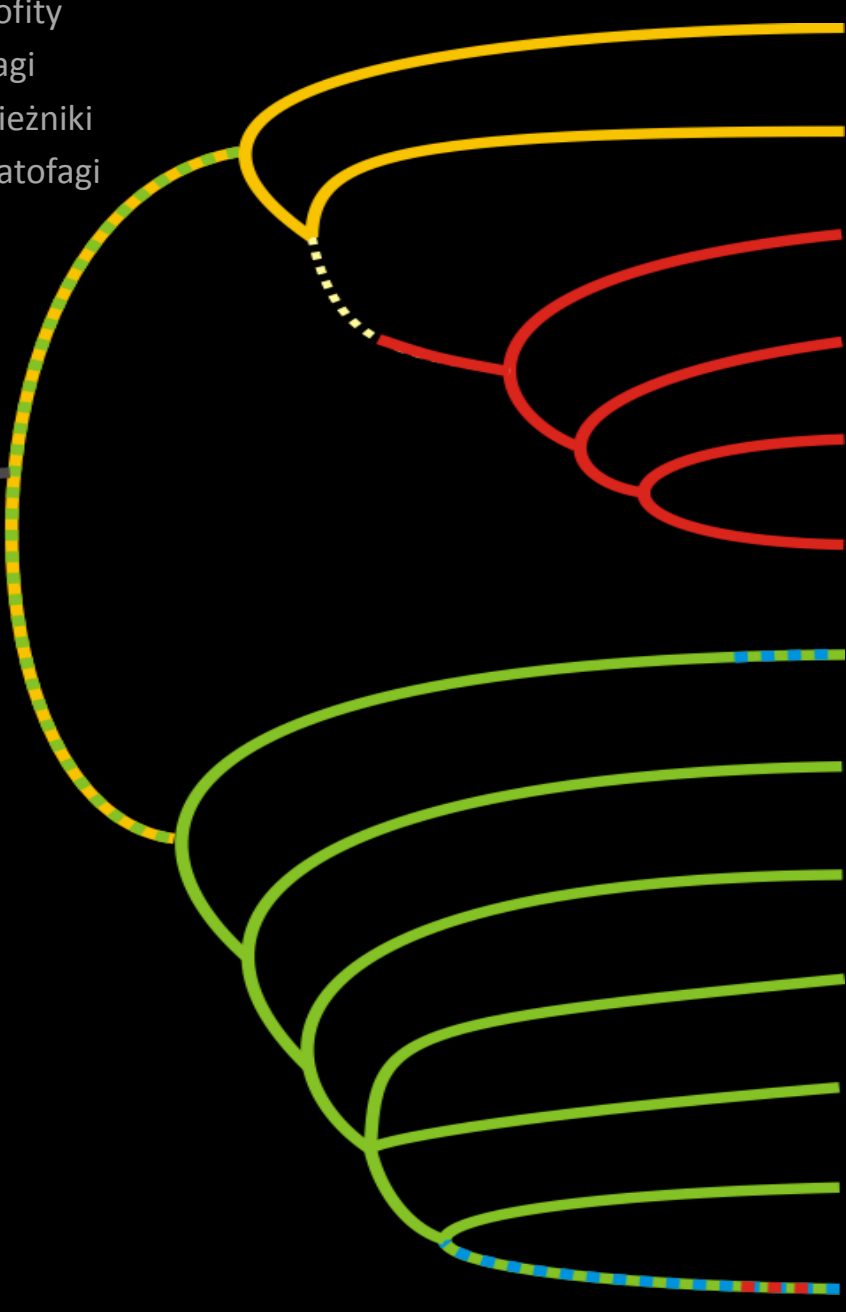
Aphidococca Kluge, 2010

Psyllaleyroda Kluge, 2010

- saprofity
- fitofagi
- drapieżniki
- hematofagi



HOLOMETABOLA



- other Psocoptera
- Liposcelidae
- AMBLYCERA
- ISCHNOCERA
- RHYNCOPTHIRINA
- ANOPLURA
- THRIPIDA
- PALEORRHYNCHA
- STERNORRHYNCHA
- FULGOROMORPHA
- CICADOMORPHA
- COLEORRHYNCHA
- HETEROPTERA



PSOCODEA

PHTHIRAPTERA



HEMIPTERA





**System i klasyfikacja:**

**Ordo: Hemiptera Linnaeus, 1758**

**Subordines: † Paleorrhyncha Carpenter, 1931**

**Sternorrhyncha Duméril, 1806**

**Fulgoromorpha Evans, 1946**

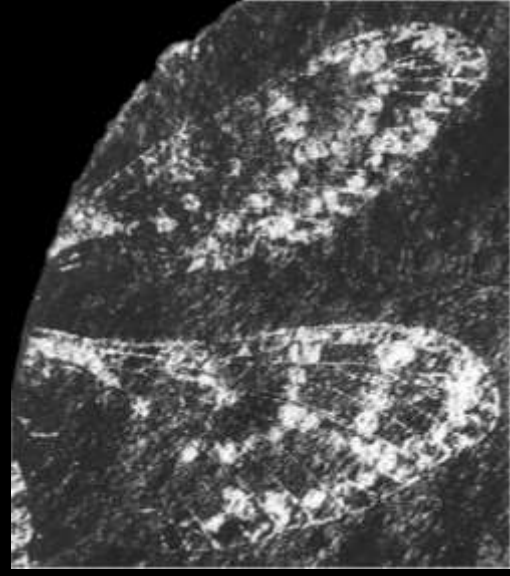
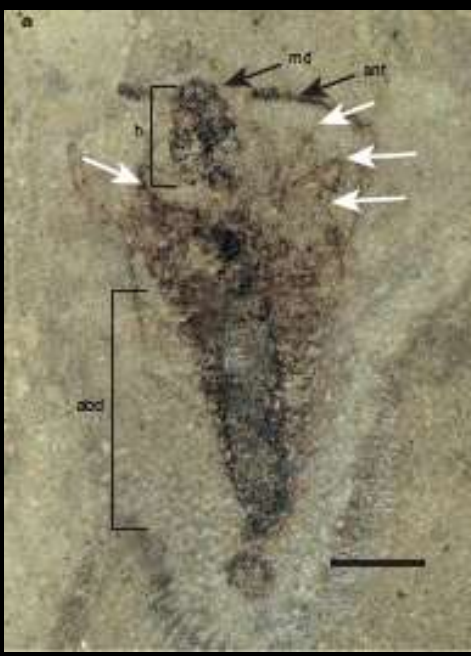
**Cicadomorpha Evans, 1946**

**Coleorrhyncha Myers et China, 1929**

**Heteroptera Latreille, 1810**

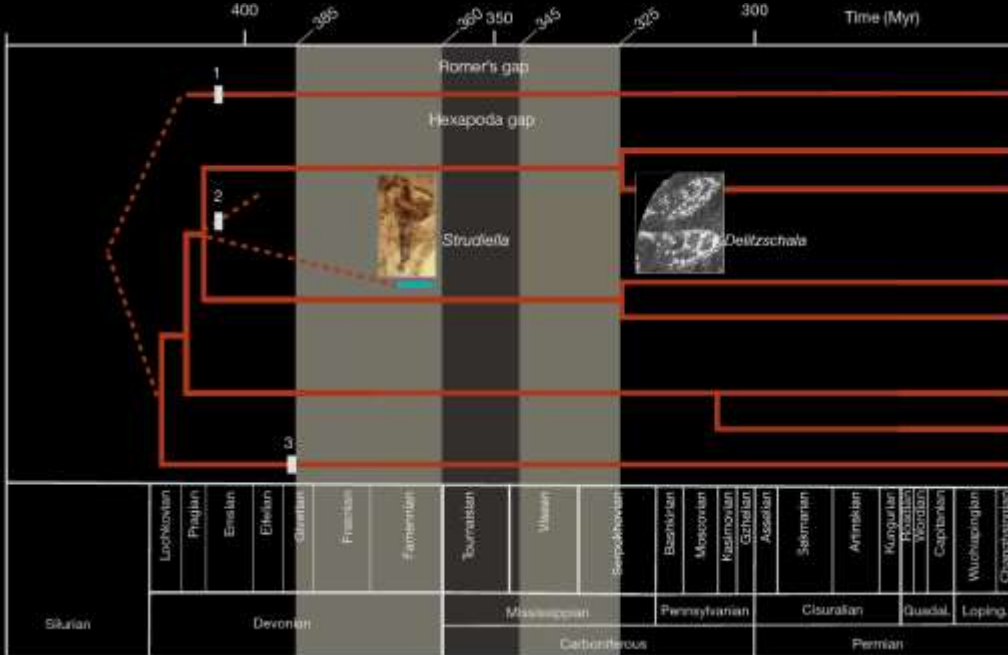
**296 rodzin współczesnych i kopalnych**

**największa liczba rodzin wśród owadów!**



*Strudiella devonica* Garrouste et al., 2012  
 famen, dewon; Strud, Namur, Belgia

*Delitzschala bitterfeldensis*  
 Brauckmann et Schneider, 1996  
 karbon, arnsberg (namur A),  
 późny missisip; Bitterfeld, Niemcy



najstarsze owady – dewon  
 najstarsze owady uskrzydłone - karbon

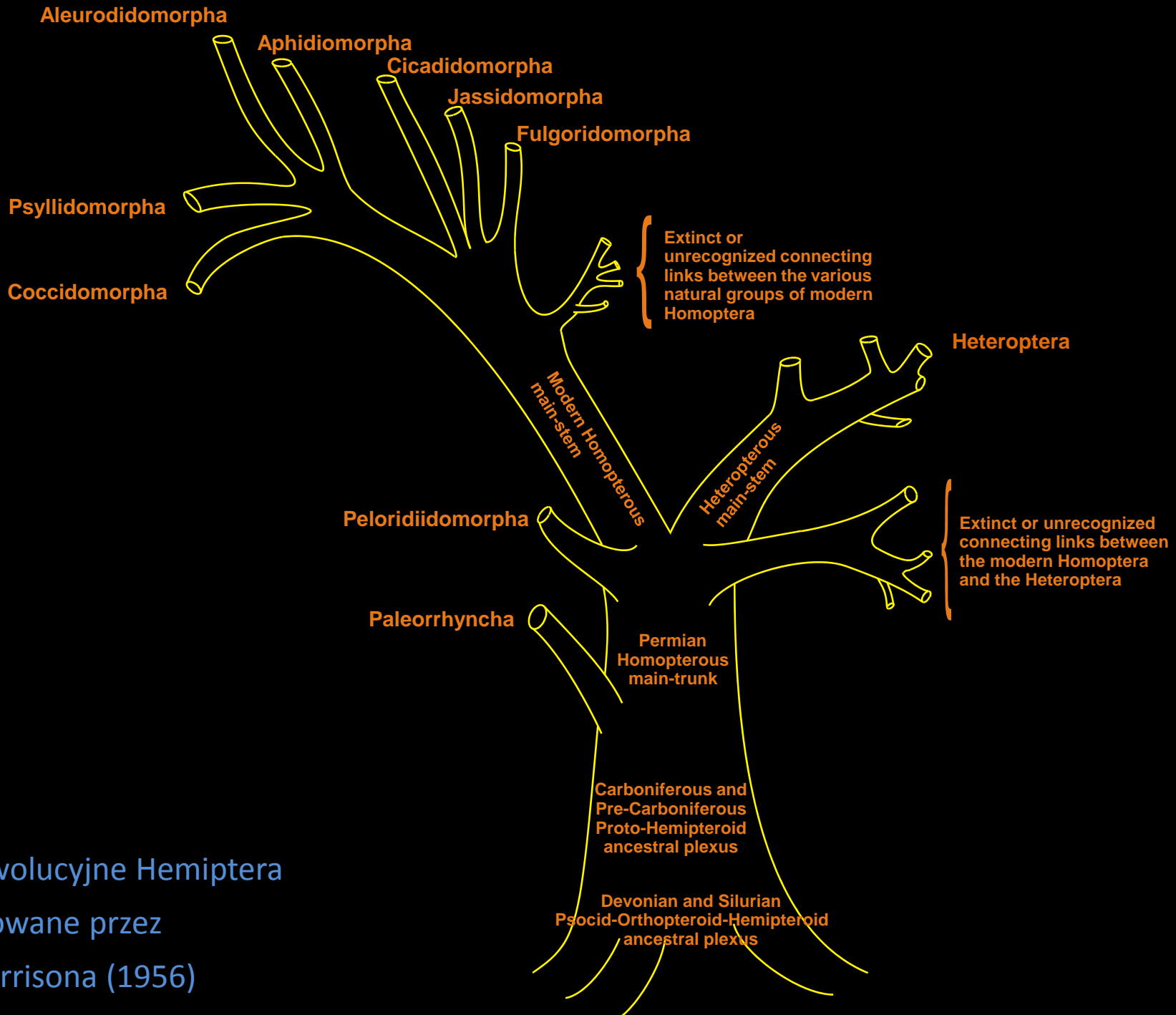
## Synapomorfie Hemiptera:

- aparat gębowy w postaci kłujki, z dwoma parami sztyletów szczękowych i żuwaczkowych otoczonych segmentowaną wargą dolną
- zredukowane głaszczki szczękowe i wargowe
- ocelli w pobliżu oczy złożonych, przyoczek środkowy blisko postklypeusa
- żyłki ScP+R+M+CuA połączone w nasadzie tworzące wspólny pień, w nasadzie obecna poprzeczna żyłka *cua-cup*, rozwinięta w różnym stopniu; żyłka ScP zlaną z RA, żyłka MA kompletnie zlaną z żyłką RP
- stopy 3. segmentowe
- zredukowane cerci
- pierwotnie, owalne, spłaszczone grzbietobrzusznie larwy, z krótkimi odnóżami
- błona perytroficzna chitynowo-białkowa, zastąpiona przez lipidowo-białkową błonę perymikrowillarną

Prawdopodobnie także:

- tylne odnóża skoczne, tylna goleń z wierzchołkowym rzędem kolców
- powiększone dwa pierwsze tarsomery





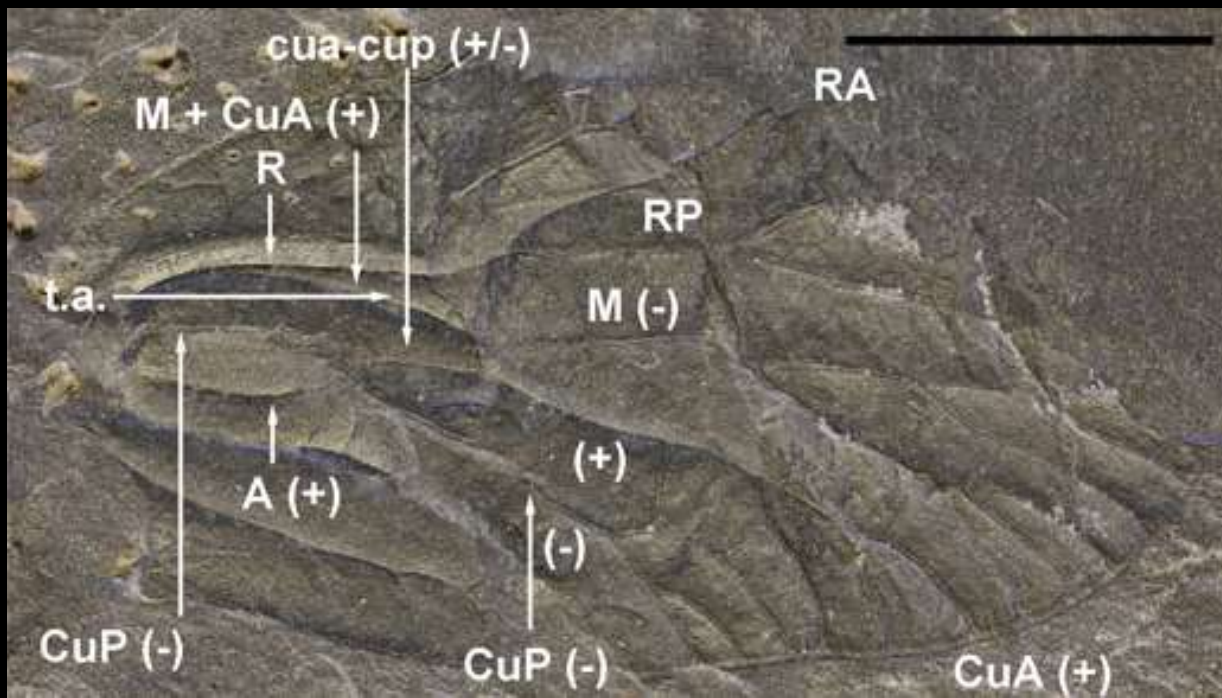
Drzewo ewolucyjne Hemiptera  
zapropnowane przez  
Heslop-Harrisona (1956)



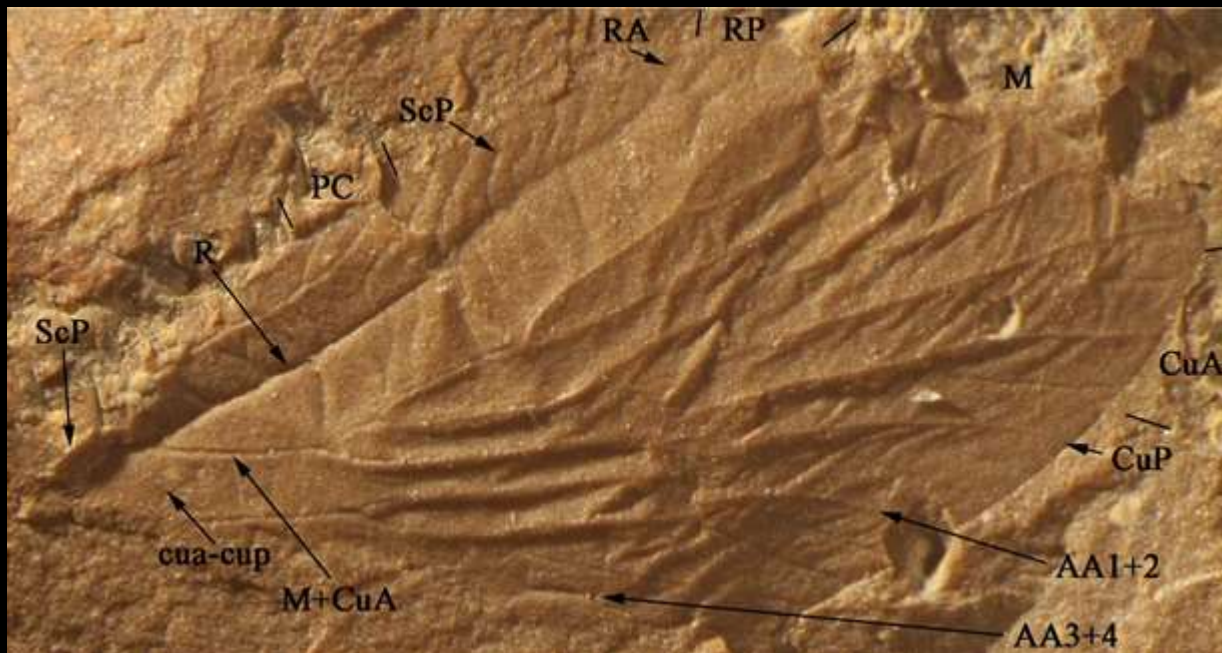


krajobraz karbońskich lasów wokółrównikowych

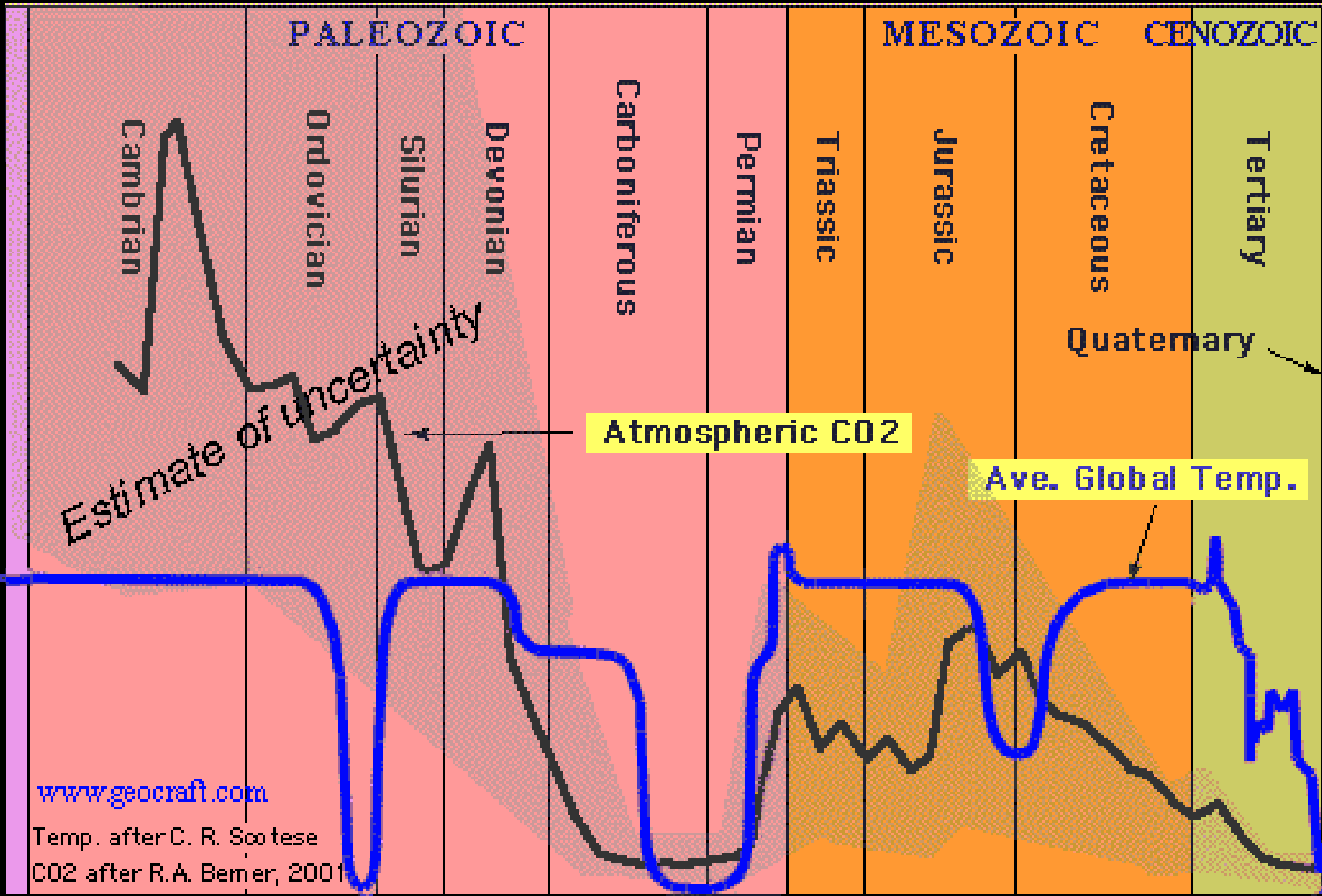




*Protoprosbole straeleni*  
 (Protoprosbolidae, Hemiptera)  
 karbon, późny namur B;  
 Charleroi (Belgia)

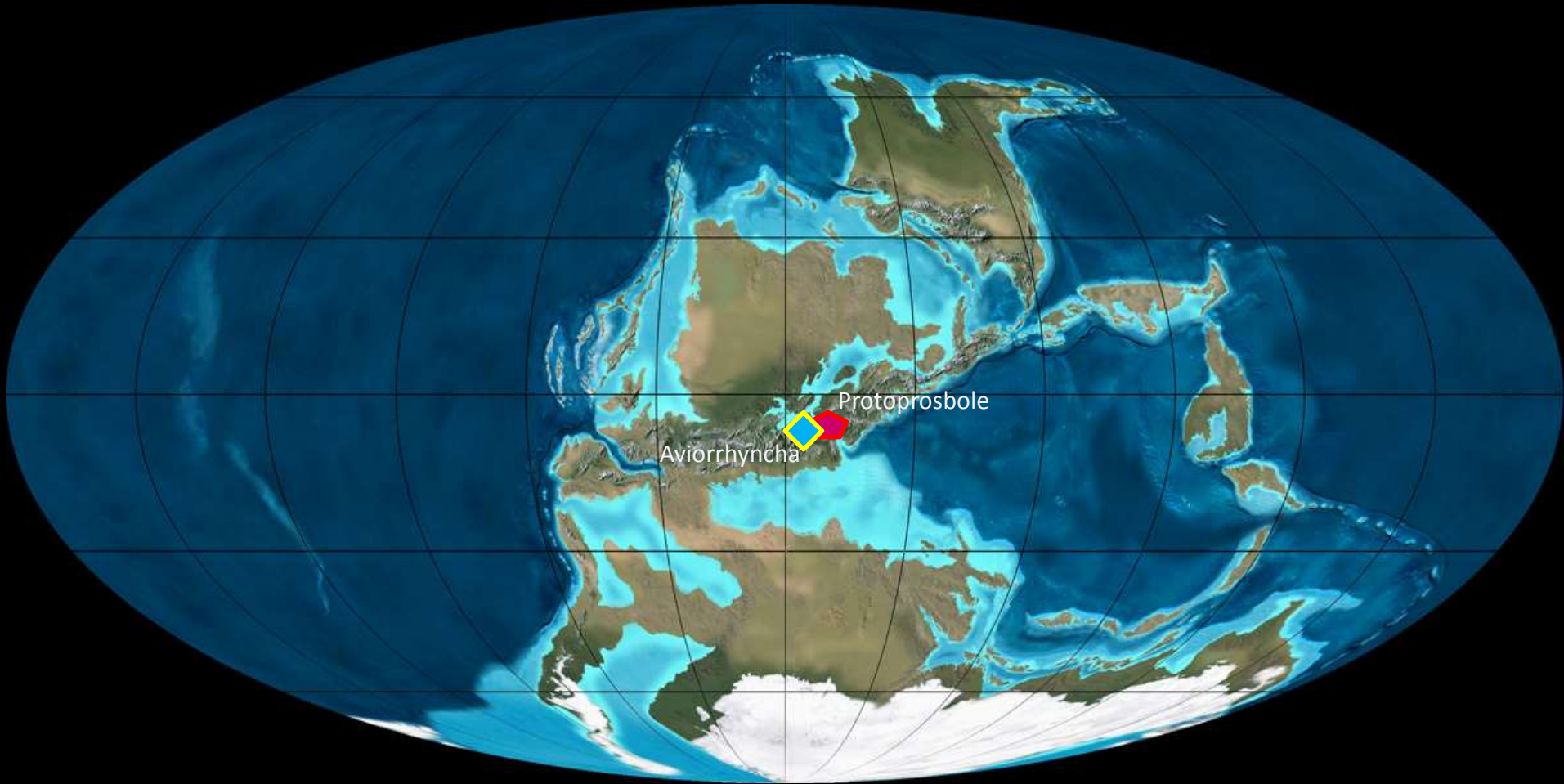


*Aviorrhyncha magnifica*  
 (Aviorrhynchidae, Euhemiptera)  
 karbon, moskow;  
 Avion, Pas-de-Calais (Francja)

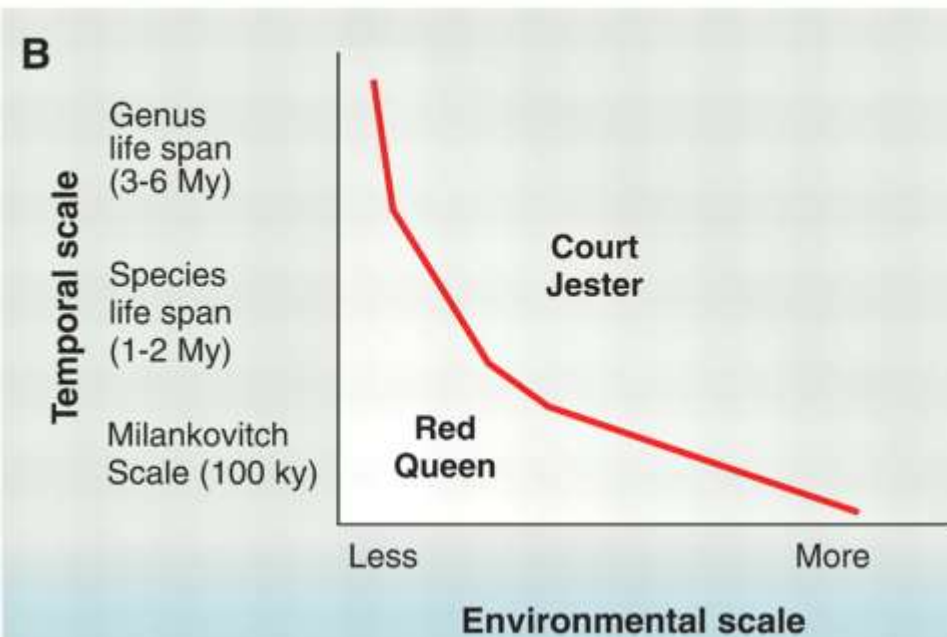
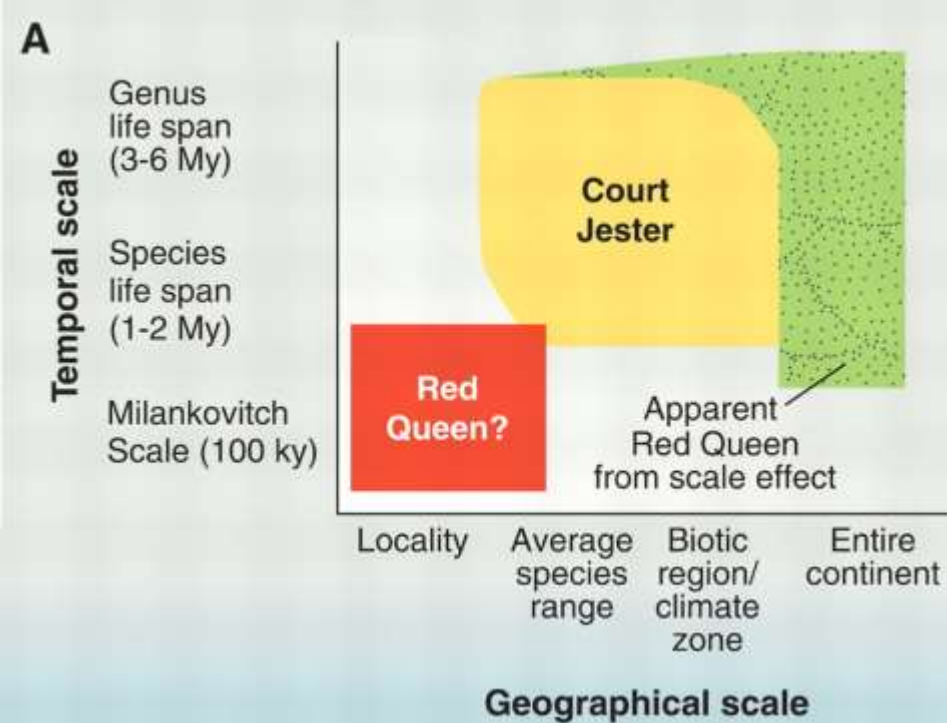


**Czy globalne ochłodzenie i zmiany atmosferyczne są odpowiedzialne za dywersyfikację Hemiptera?**

Złodowacenia występowały w całym okresie karbońskim i na początku permu.  
Najwcześniejsze Hemiptera znane są z pasa wokółrównikowego, z karbonu.







Proces ewolucji może być zdominowany przez czynniki biologiczne, jak w modelu **Czerwonej Królowej**, lub przez abiotyczne jak proponuje to model **Dworskiego Błazna (Jokera)**, lub przez oba. Te dwa modele działają w różnych skalach geograficznych i czasowych: konkurencja, drapieżnictwo, pasożytnictwo i inne czynniki biologiczne kształtują ekosystemy lokalne i w krótkich okresach czasu, ale czynniki zewnętrzne, takie jak zdarzenia tektoniczne i klimatyczne, kształtują wzorce o znacznie większej skali regionalnej i globalnej, oraz rozciągające się przez tysiące i miliony lat. Badania paleobiologiczne sugerują, że głównymi czynnikami kształtującymi ewolucję Hemiptera były czynniki abiotyczne (zmiany klimatyczne, zmiany krajobrazowe), ale zmiany biotyczne, jak dostępność pokarmu czy zajmowanie nowych niszy ekologicznych było istotne dla tworzenia się linii ewolucyjnych.

"It takes all the running you can do, to keep in the same place."

The Red Queen in *Through the Looking-Glass* by Lewis Carroll.

"I believe whatever doesn't kill you, simply makes you.... stranger."

Joker in *The Dark Knight* by Christopher Nolan.



Hipoteza **Czerwonej Królowej** była oryginalnie wyprowadzona, dla wytłumaczenia konkurencji międzygatunkowej, jako głównej siły sprawczej zróżnicowania gatunkowego.

Druga hipoteza, znana jako **Dworski Błazen (Joker)** zakłada, że zmiany gatunków mogą nie być rezultatem konkurencji, lecz przypadkowych czynników geologicznych lub klimatycznych, wymuszających tworzenie się nowych gatunków.

... ale w tej grze o kierunki ewolucji pluskwiaków bierze udział jeszcze jeden gracz – **Czerwony Król**.

Koewolucja dwu gatunków zwykle uznawana jest za czynnik powodujący szybsze tempo ewolucji, aby uniknąć wyścigu **Czerwonej Królowej**. Przeciwnie, gdy dwa gatunki znajdują się w ścisłym związku, może wystąpić efekt **Czerwonego Króla**, hipoteza, która zakłada, iż gatunki wolniej się zmieniające mogą odnieść szersze korzyści ze wzajemnego związku.



Większość Hemiptera weszło w rozmaite związki symbiotyczne z różnymi bakteriami i grzybami. Nie są to związki z pojedynczymi symbiontami, lecz z grupami tworzonymi przez symbionty o różnym charakterze.

Jak stare są te związki, jakim podlegały zmianom – te zagadnienia wciąż nie są w pełni wyjaśnione.

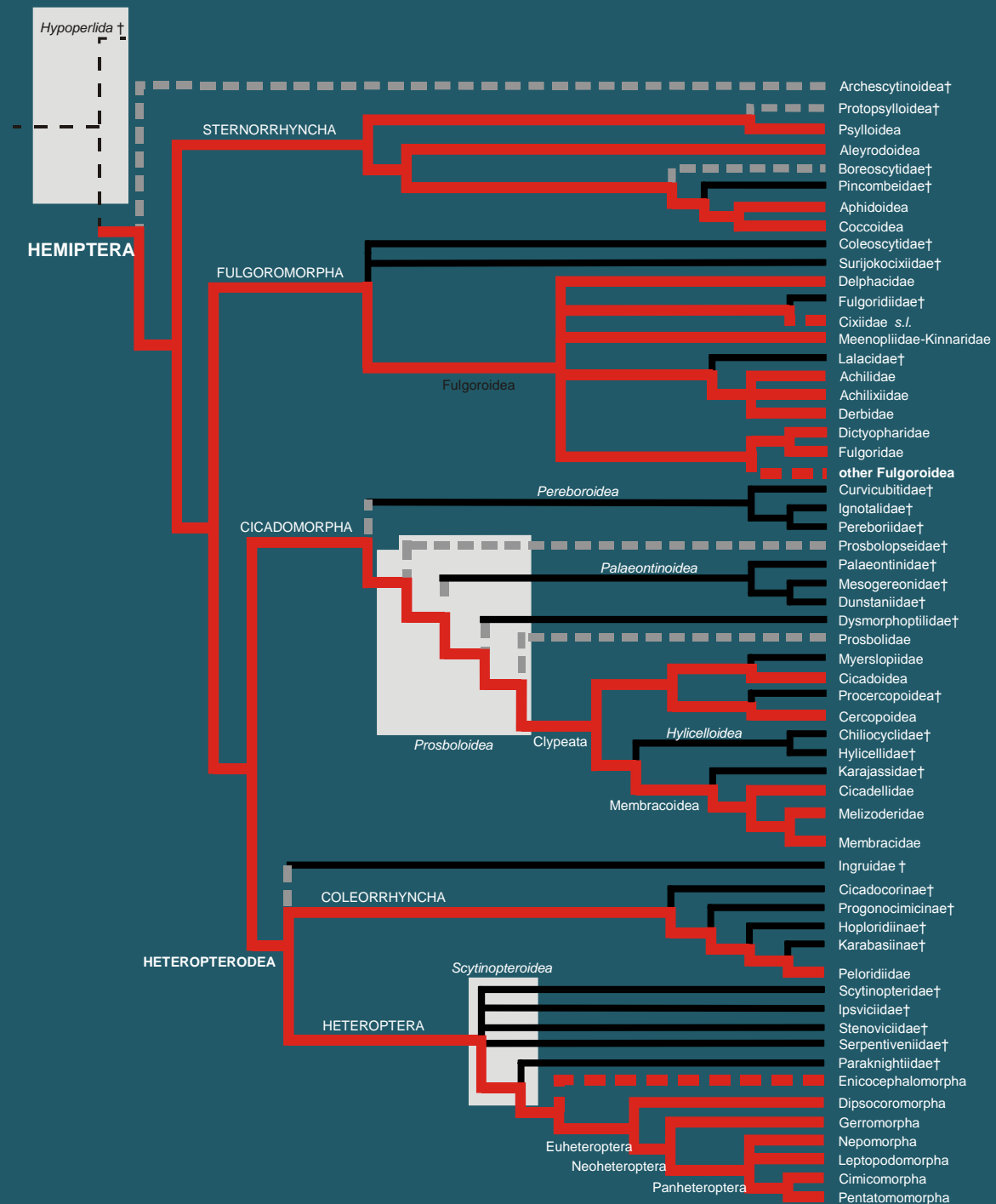
Pluskwiaki wchodzą także w związki mutualistyczne z partnerami zewnętrznymi, np. mrówkami, również w tego rodzaju związkach może występować efekt **Czerwonego Króla**.

Na ile efekt **Czerwonego Króla** jest zaangażowany w związki symbiotyczne Hemiptera i w jaki sposób wpływa na szlaki ewolucyjne pluskwiaków – te kwestie pozostają otwarte. Jednak nie można pominąć tego efektu w rekonstrukcjach historii ewolucyjnej Hemiptera.





problemy filogenetyczne  
 problemy klasyfikacyjne  
 problemy systematyczne  
 problemy nomenklatoryczne  
 brak danych lub dane niepełne  
 błędne interpretacje



**Bourgain & Campbell (2002) –**  
**zebrane razem dane**  
**morfologiczne, molekularne**  
**i paleontologiczne**

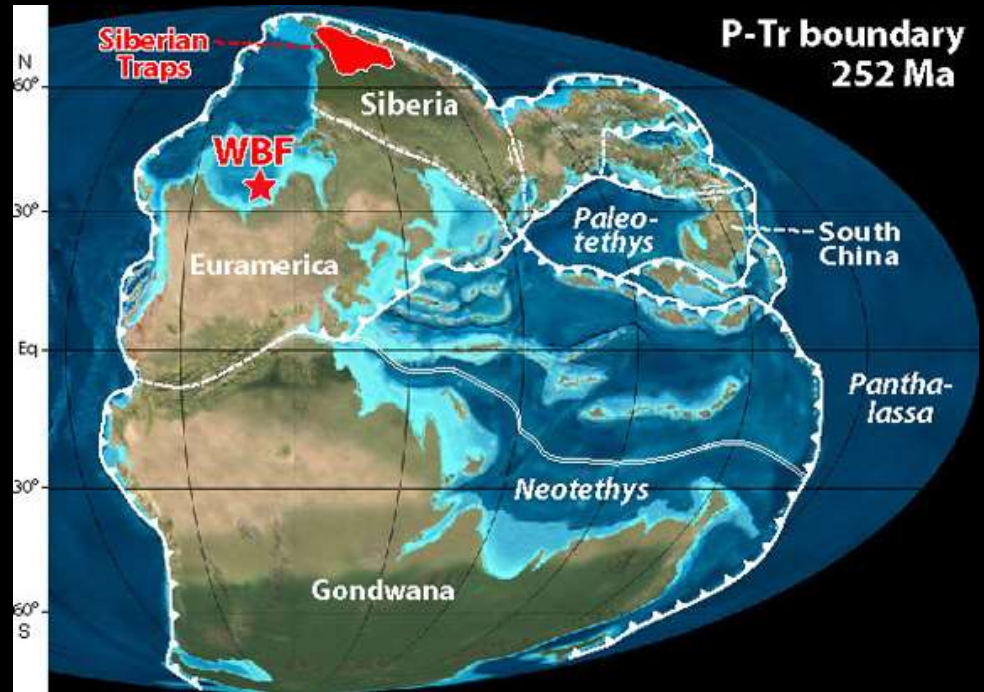
# Wielkie Wymieranie permsko-triasowe

- 252,28 Ma
- najpoważniejszy epizod wymierań (utrata do 96% gatunków morskich i 70% gatunków kręgowców lądowych)
- jedyne znane Wielkie Wymieranie owadów



CHRIS BUTLER/SCIENCE PHOTO LIBRARY/Science Photo Library

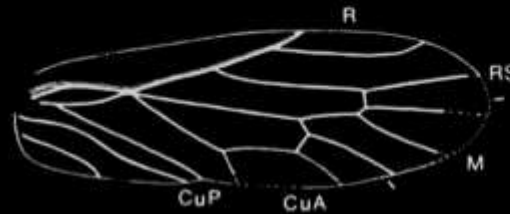
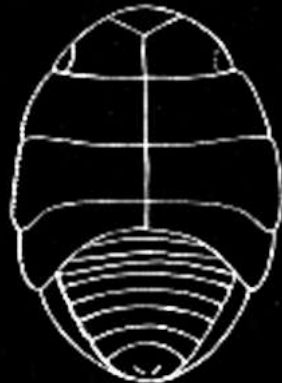
*"Daddy's going to make some extinctions, darling"*



# Paleorrhyncha

## Permskie 'Archescytinidae'

- miniaturyzacja
- homonomiczne użyłkowanie przednich i tylnych skrzydeł
- zróżnicowane osadzenie nasady rostrum
- czułki 10. segmentowe z rinariami
- wydłużone pokładełka
- larwy kryptyczne, płaskie
- tworzyły wyrośla
- troficznie związane z paprociami nasiennymi i wczesnymi nagozalążkowymi



Permoscytina



Paleoscytina



Archescytina



Uraloscytina



Sarbaloscytina



Sojanoscytina



Permopsylla



Kaltanoscytina



Eoscytina



Bekkerscytina



1. Zróżnicowanie 'Archescytinidae' sugeruje silną konkurencję wymuszającą szybką ewolucję – zatem efekt **Czerwonej Królowej**
2. Jedyne Hemiptera, które wymarły w okresie Wielkiego Wymierania permsko-triasowego – zatem ofiary **Jokera**
3. Czy Paleorrhyncha wchodziły w związki symbiotyczne z bakteriami? Zapewne tak – floem paproci nasiennych i wczesnych nagozalążkowych z pewnością nie zawierał wszystkich niezbędnych aminokwasów, zatem musiały być one dostarczone z innych roślin żywicielskich, bądź dzięki symbiozie z bakteriami. Być może wtedy doszło do infekcji przez bakterie, ale nie można stwierdzić jakiego były rodzaju.

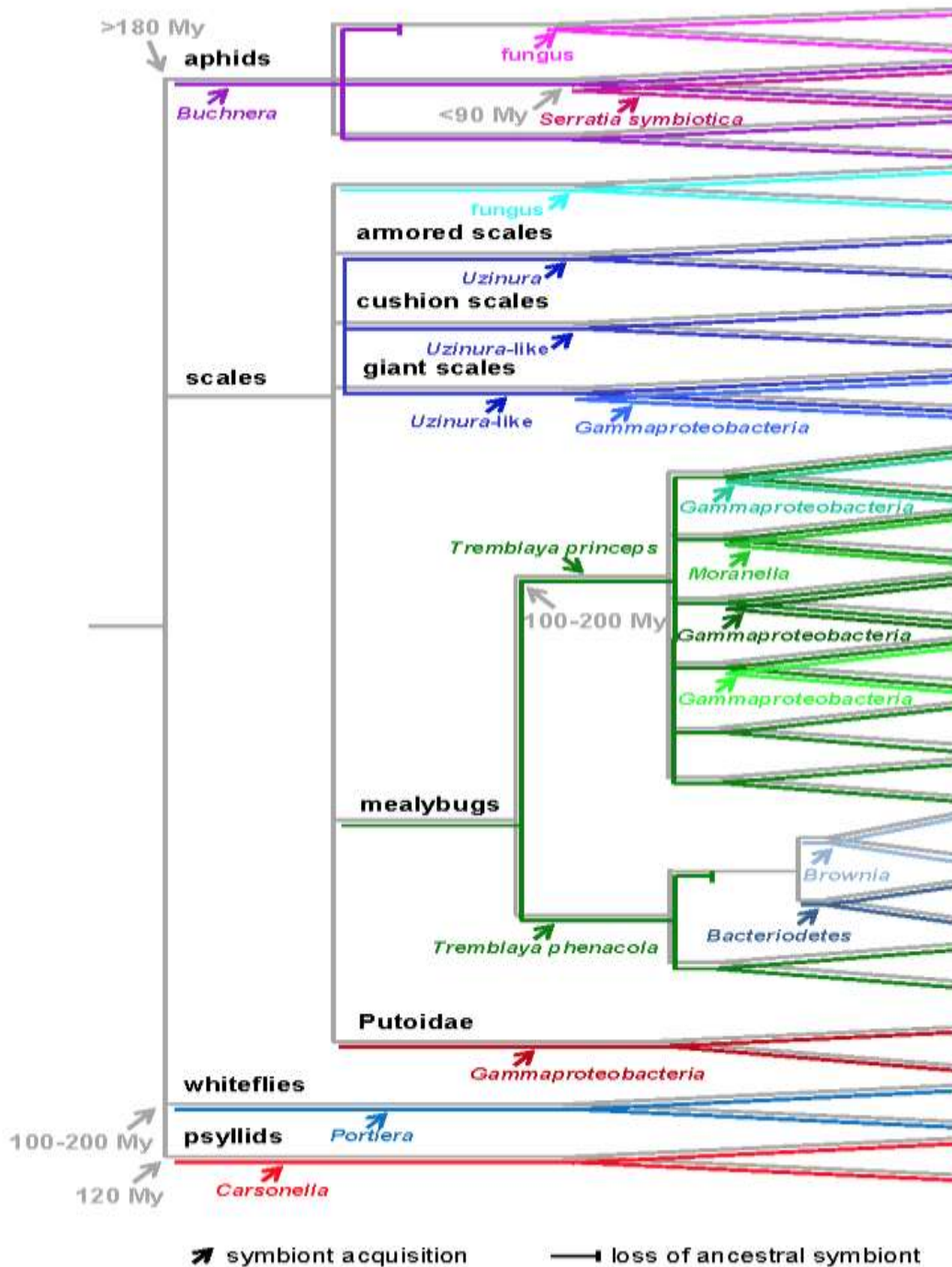




## Sternorrhyncha

- wywodzą się od 'Archescytynidae'
- prawdopodobnie difiletyczne –  
linia Pincombeomorpha + Aphidomorpha + Coccidomorpha oddzielona  
wcześniej niż linia Psyllaeformia + Aleyrodomorpha
- uznane za grupę siostrzaną Euhemiptera
- wyłącznie roślinożerne (floem)
- zróżnicowanie morfologiczne i behawioralne
- pierwsza radiacja w triasie, druga na granicy kredy/paleocenu





## Schemat wielokrotnego nabywania i utraty symbiontów wśród Sternorrhyncha

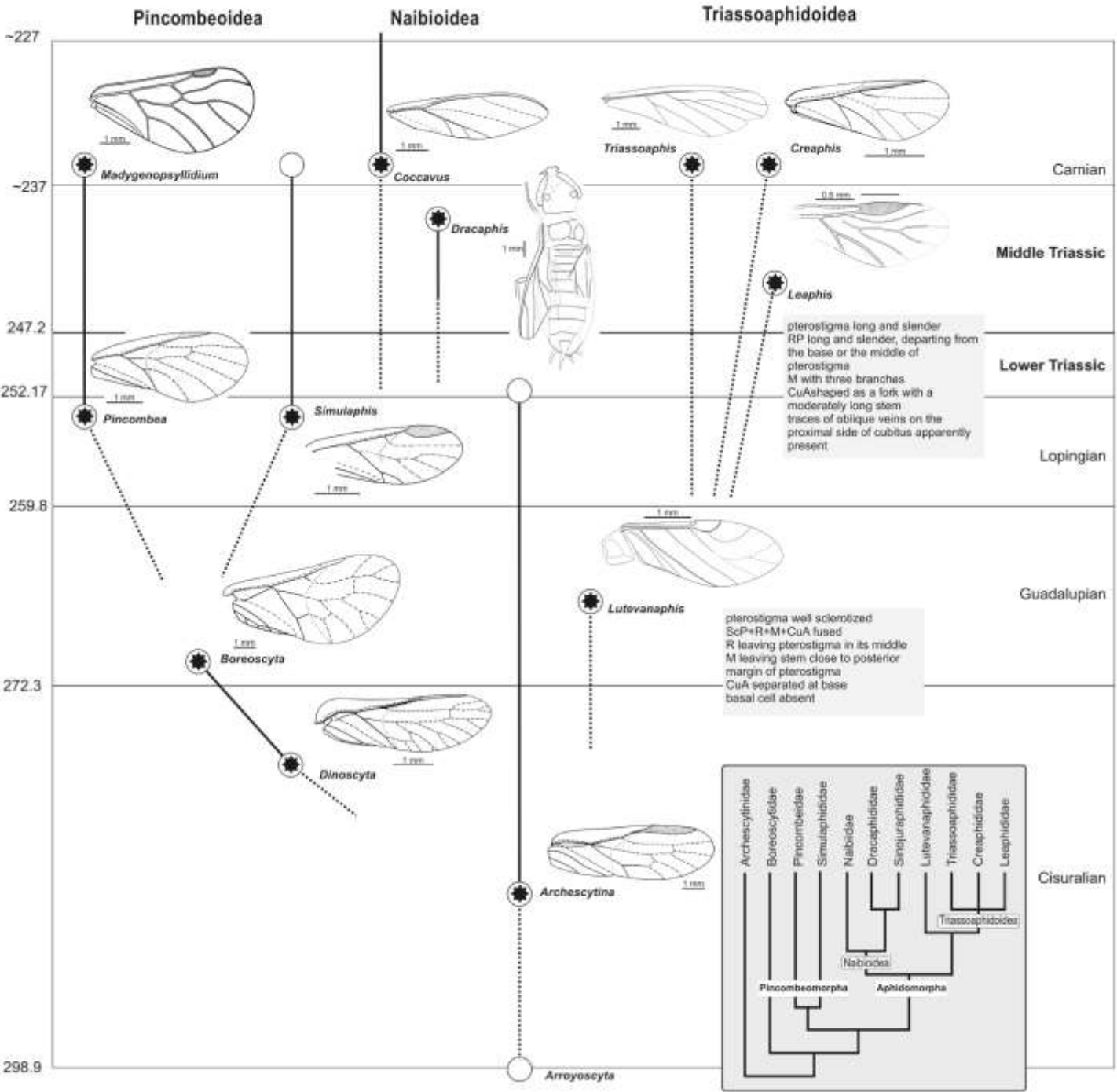
Jaki rzeczywiście jest wpływ efektu **Czerwonego Króla** na ewolucję różnych grup Sternorrhyncha?

Czy i jak ten efekt interferował z działaniami efektów **Czerwonej Królowej** i **Błazna**?

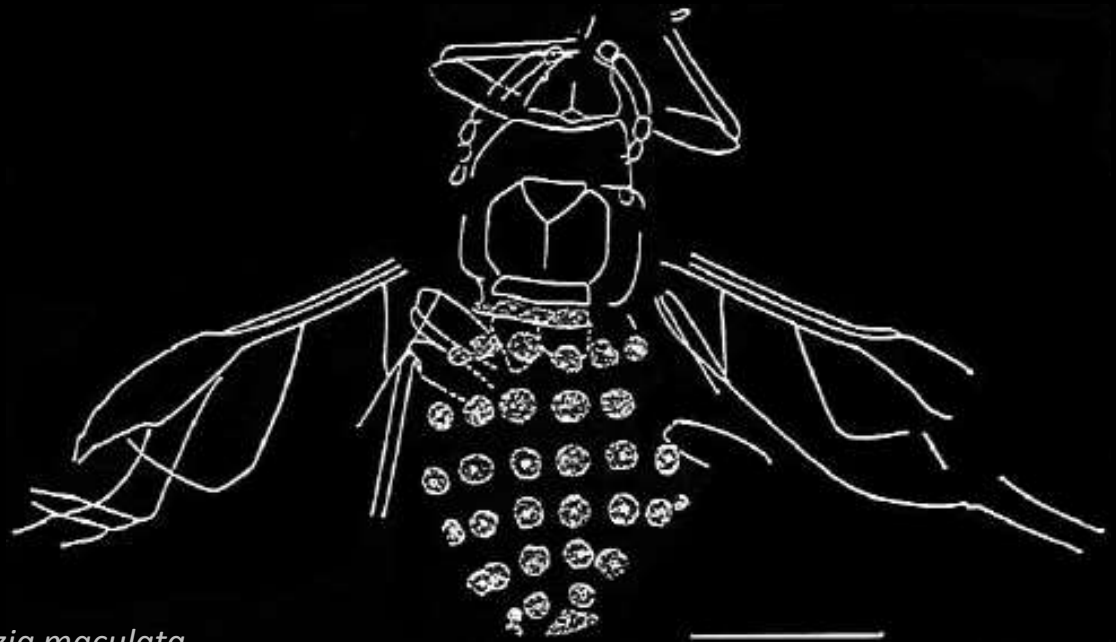


## Sternorrhyncha: Aphidomorpha

- powstały w permie (?), różnicowanie w triasie
- modyfikacje kształtu skrzydeł, z owalnego na trójkątny
- redukcja komórki bazalnej
- wydłużanie wspólnego pnia żyłek ScP+R+(M)+CuA
- redukcja użyłkowania
- utrata połączenia żyłki M z pniem
- kostalizacja
- redukcja płata analnego (clavus)
- dipteryzacja(?) i miniaturyzacja
- oligomeryzacja segmentacji czułków (?), rinarya pierwotne i wtórne
- partenogeneza diploidalna (?)







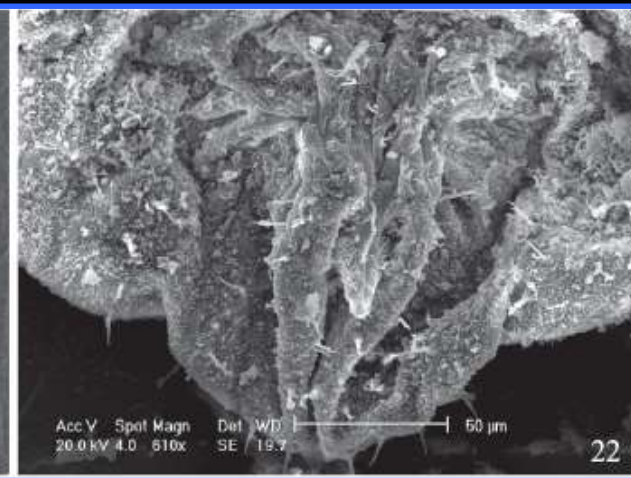
*Szelegiewiczia maculata*  
Szelegiewiczziidae



*Aphis nerii* (Aphididae) - syfony



*Pineus boeneri* (Adelgidae) - pokładełko





**Secondary symbionts:**  
*Hamiltonella defensa*, *Regiella insecticola*,  
*Erwinia aphidicola*, *Serratia symbiotica*,  
*Pseudomonas aeruginosa*,  
*Wolbachia pipientism* *Rickettsiella* sp.,  
*Rickettsia* sp., *Spiroplasma* sp.,  
*Arsenophonus* sp., *Photorhabdus* sp.,  
*Xenorhabdus* sp.

**Primary symbiont:**  
*Buchnera aphidicola*

Mszyce jako „organizmy rozszerzone”

Zestaw symbiontów pełniących  
rozmaite funkcje.

Prawdopodobnie pozyskane w różnym  
czasie.

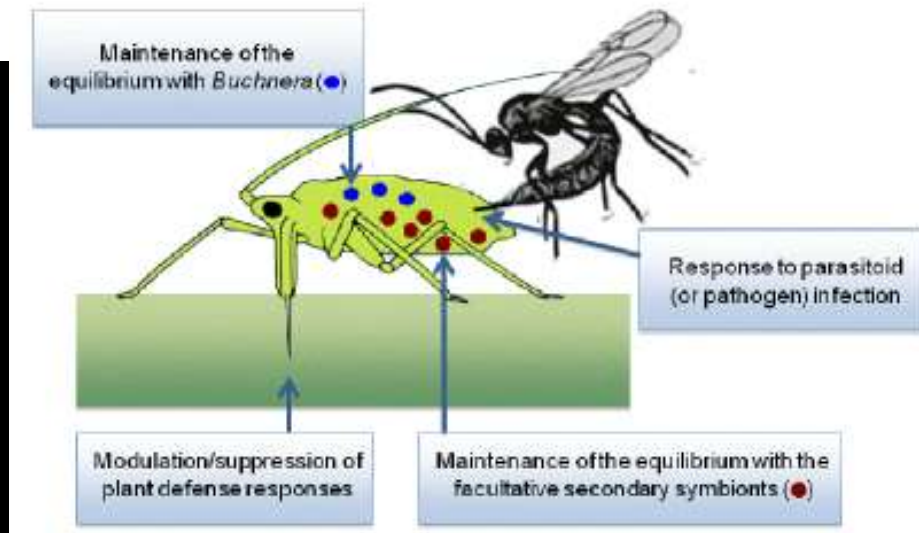
Symbionty:

*Buchnera aphidicola* – synteza aminokwasów

*Regiella insecticola* – rozszerzenie zakresu roślin żywicielskich

*Hamiltonella defensa* – wzrost odporności na parazytoidy

*Serratia symbiotica* – zwiększenie tolerancji termicznej



— underlined sub-families contain species associated with coniferous hosts  
 ..... Host alternation

Families showing characters considered as plesiomorphous

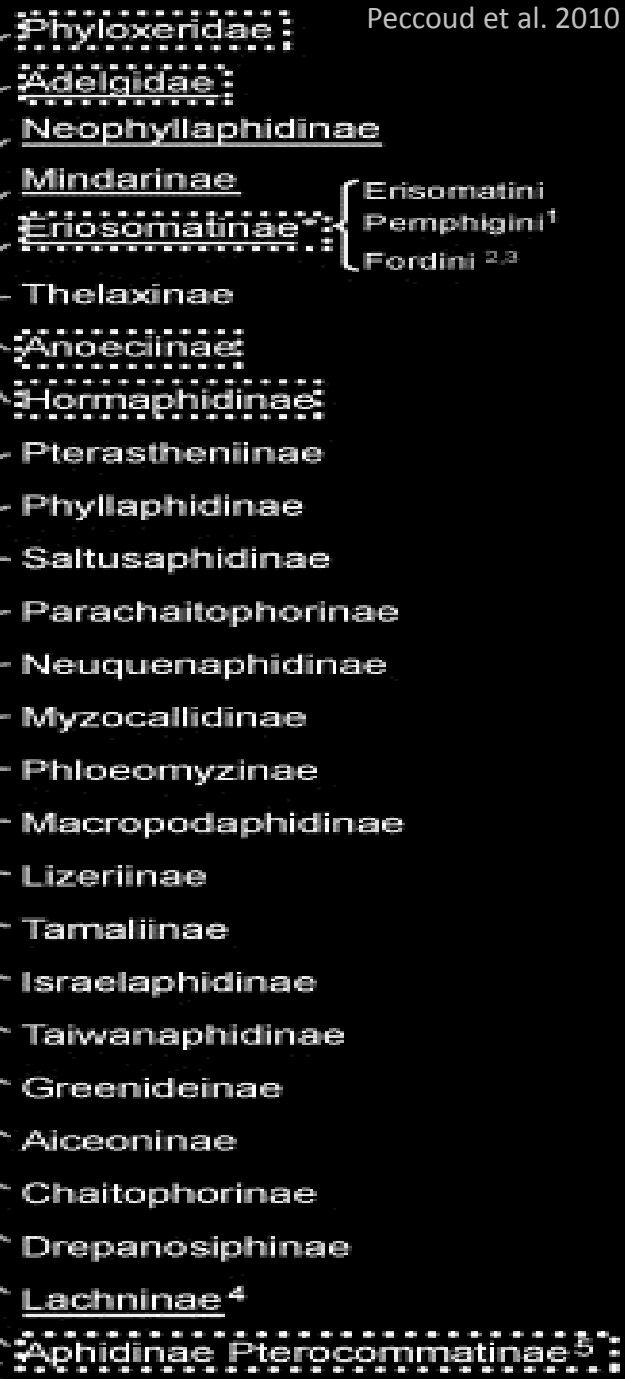
Radiation on gymnosperms

Radiation on ancestors of modern angiosperms and conifers

Rewolucja Biotyczna w połowie kredy

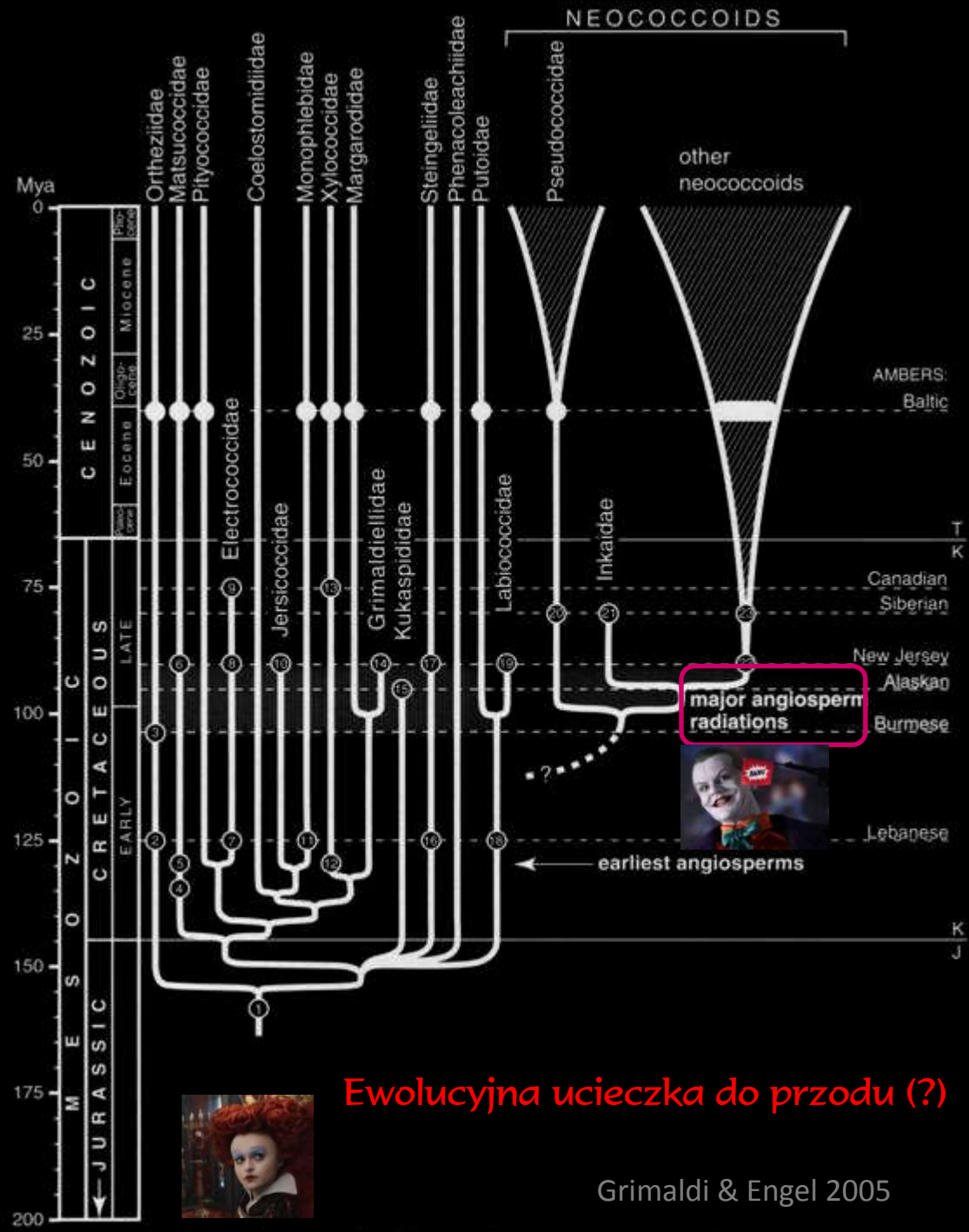
Ancestors feeding on early rosaceae?

Most species-rich subfamily (2500 species)



# Sternorrhyncha: Coccidomorpha

- pierwsza radiacja w triasie (?)
- związane z nagozalązkowymi (grzybami mikoryzowymi?)
- przejście do życia w ściółce, glebie, na korzeniach – ucieczka przed konkurencją (?), wrogami (?), zmianami środowiskowymi (?)
- utrata pazurków tarsalnych, odnóża przekształcone w organ grzebny (?)
- czułki z pełną liczbą segmentów, bez rinariów, pierwotne narządy zmysłowe, liczne sensilla trichoidea
- poruszanie się i orientacja (?)
- dymorfizm płciowy
- zróżnicowanie systemu chromosomalnego
- materiały kopalne znane dopiero od jury/kredy



Ewolucyjna ucieczka do przodu (?)



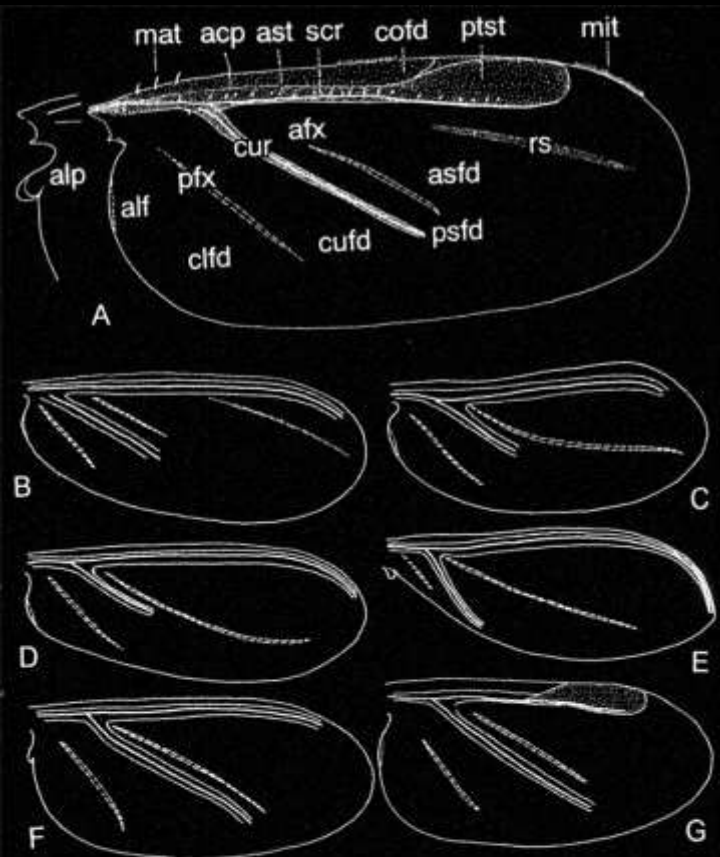
## Kierunki ewolucji

### samce

- życie w ściółce → dipteryzacja i polimorfizm
- życie w ściółce → miniaturyzacja → powstanie pseudopoczwarki
- delikatność + żerowanie na nadziemnych częściach roślin → złożone systemy chromosomów
- żerowanie na roślinach → wyspecjalizowane *digitulae*;
- przednie skrzydła składane wzdłuż odwłoka; zredukowane użyłkowanie
- redukcja tylnych skrzydeł do przezmianek (*halterae*)
- stadia spoczynkowe (prepupa i pupa)
- determinacja płci

### samice

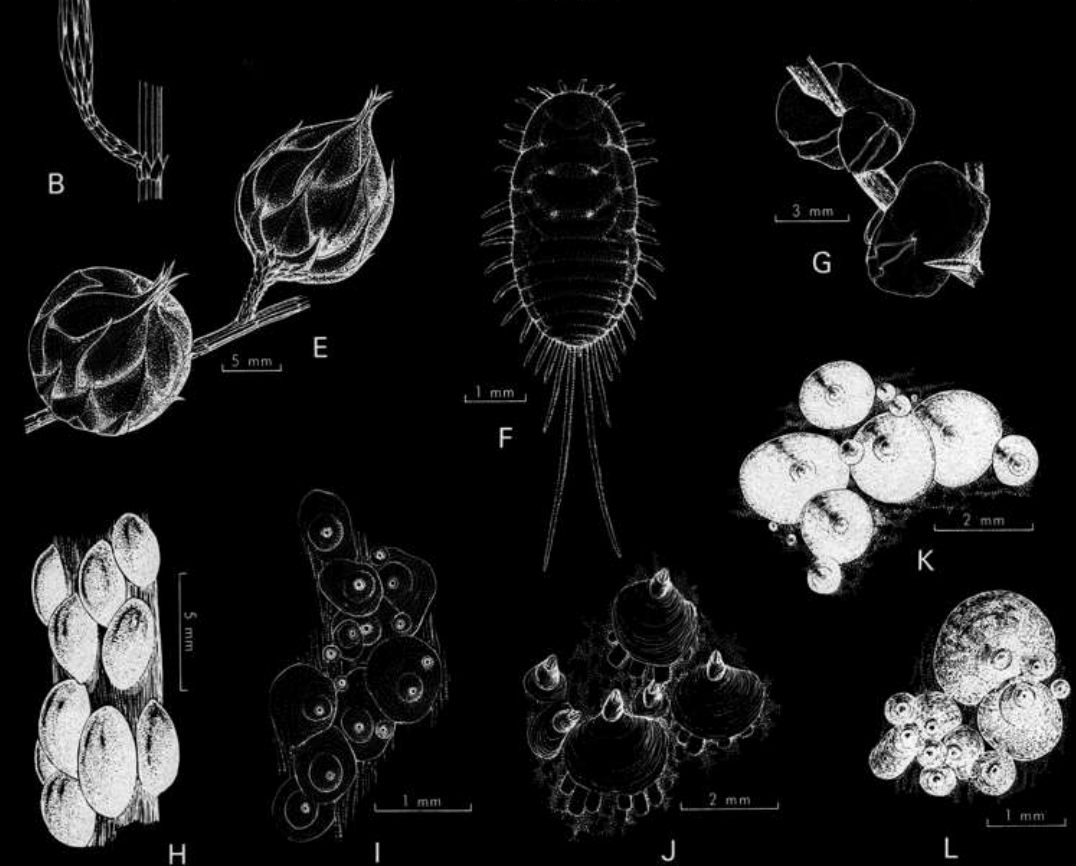
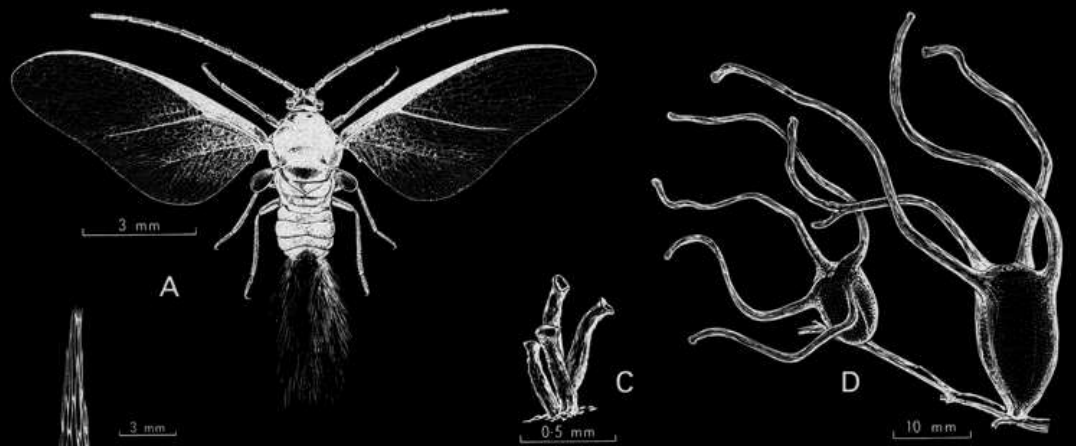
- życie w ściółce → utrata skrzydeł
- życie w ściółce → larwalizacja (*neotenia?*), jaja w marsupium
- wtórnie, niezależne przejście na nadziemne części roślin w różnych grupach → różne systemy symbiontów
- zmiany morfologii związane z osiadłym trybem życia; rozwój systemów ochronnych



Outline, ridges and flexing patches of scale insect wing.

A – generalized (based on wing of *Weitschatus vysniauskasi* gen. et sp. n.), B–F – wings of species dealt with in the present paper. B – *Xylococcus grabenhorsti* sp. n., C – *Arnoldus capitatus* gen. et sp. n., D – *Arnoldus clavatus* gen. et sp. n., E – *Serafinus acutipterus* gen. et sp. n., F – *Grohnus eichmanni* gen. et sp. n., G – *Weitschatus stigmatum* gen. et sp. n. Wings enlarged to the same length independent of real size. Ridges shown as three parallel solid lines; flexing patches indicated by interrupted lines; pterostigma and sclerotized strips shown by dotting.

acp – alar cupolae, afx – anterior flexing patch, alf – alar fold, alp – alar lobe (pocket), asfd – anterior subcostal field, ast – alar setae, clfd – claval (anal) field, cofd – costal field or thickening, cufd – cubital field, cur – cubital ridge, mat – macrotrichia, mit – microtrichia, pfx – posterior flexing patch, psfd – posterior subcostal field, ptst – pterostigma, rs – „radial sector”, scr – subcostal ridge.



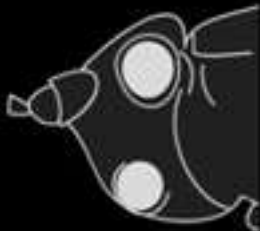
Margarodidae  
(*Margarodes vitium*)



Steingellidae  
(*Steingelia gorodetskia*)



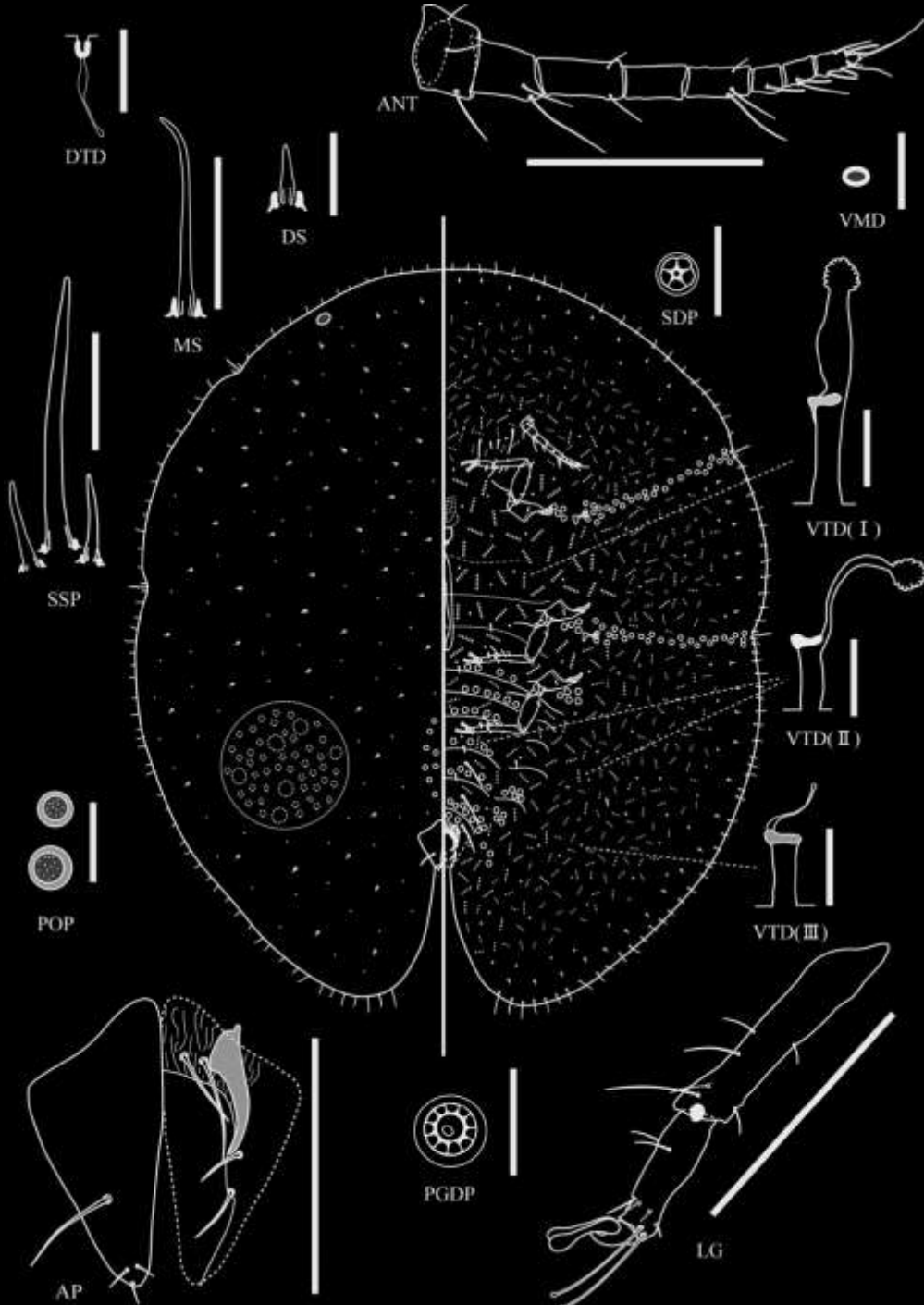
Pseudococcidae  
(*Pseudococcus citri*)



Diaspididae  
(*Aulacaspis pentagona*)

Fig. 30.25. Coccoidea: A, ♂ of *Callipappus* sp., Margarodidae; B, ♂ gall of *Cyliandrococcus spiniferus*, Eriococcidae; C, ♂ gall of *Apiomorpha munita*, Eriococcidae; D, ♀ gall of same; E, ♀ gall, *Cyliandrococcus spiniferus*, Eriococcidae; F, *Pseudococcus longispinus*, ♀, Pseudococcidae; G, *Ceroplastes destructor*, ♀, Coccidae; H, *Parasaissetia nigra*, ♀, Coccidae; I-L, diaspid scales, ♀♀: I, *Aonidiella aurantii*; J, *Berlesaspis spinifera*; K, *Chrysomphalus aonidum*; L, *Quadraspidiotus perniciosus*.  
[A, C-L by S. Monteith; B after Gullan 1984b]





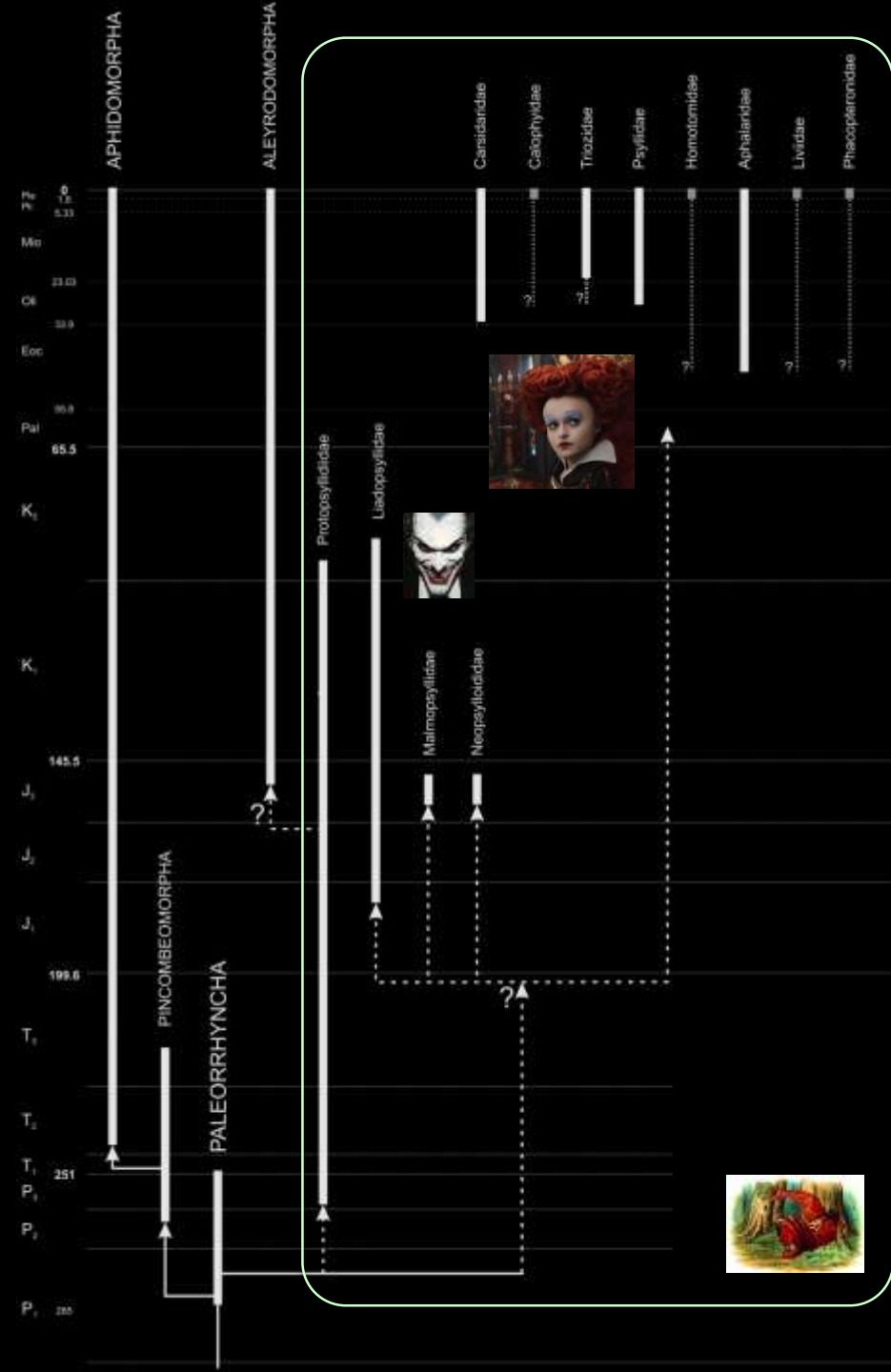
**samice**  
 zmiany morfologiczne  
 zmiany behawioralne  
 mutualizm z endosymbiontami  
 mutualizm z mrówkami





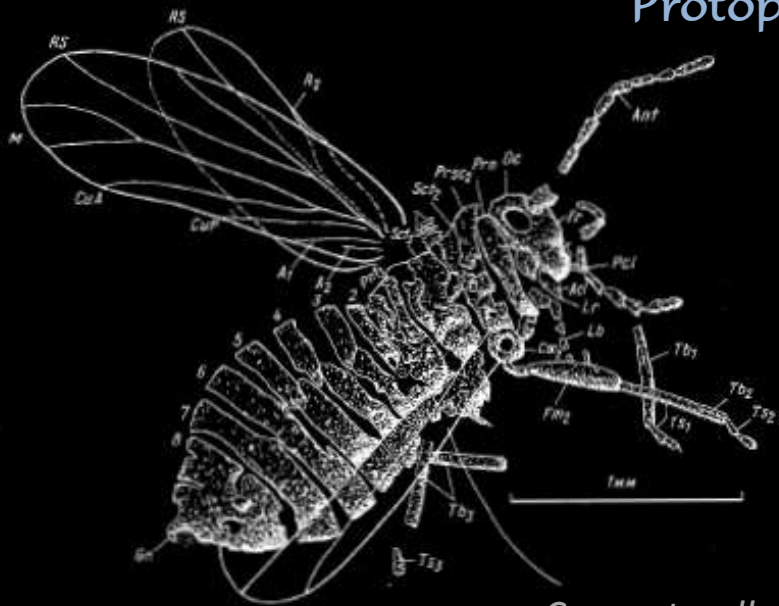
# Sternorrhyncha: Psyllaeformia

- oddzielenie w permie (?)
- utrzymanie wielu cech obecnych u 'Archescytinidae'
- różnicowanie Protopsyllidiidae w jurze
- pochodzenie fauny współczesnej związane z radiacją paleogeńską powiązaną z różnicowaniem się okrytozalążkowych
- zachowany model użytkowania
- zachowane 10. segmentowe czułki
- tylne odnóża skoczne
- spłaszczone larwy
- larwy Psylloidea z wyspecjalizowanymi szczeciami
- larwy ściślej związane z roślinami żywicielskimi niż dorosłe

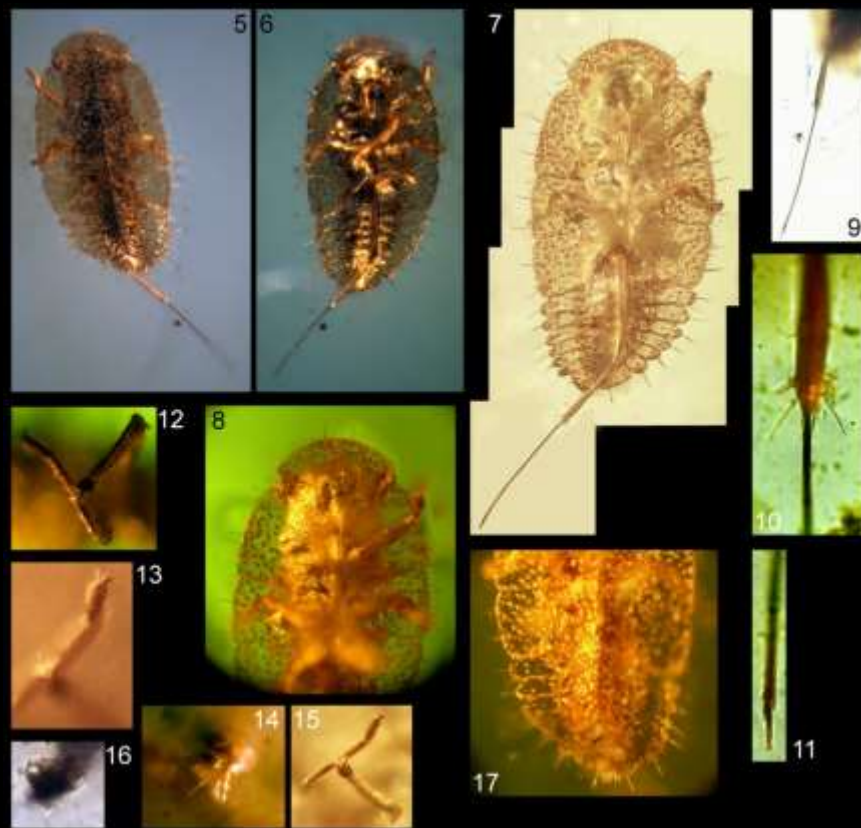




Protopsyllidiidae



*Carpenterella pusilla*



*Talaya batraba*



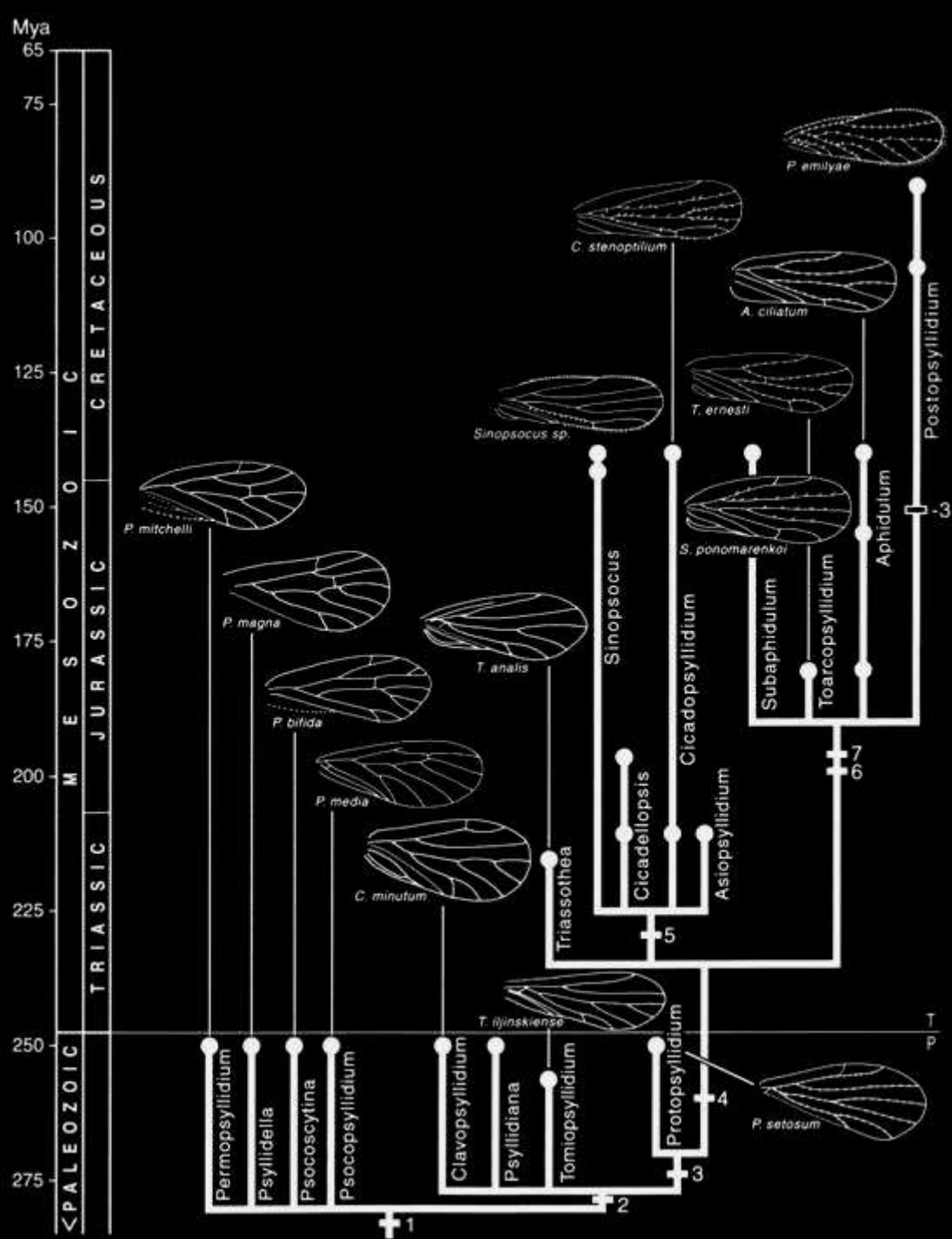
*Poljanka hirsuta*

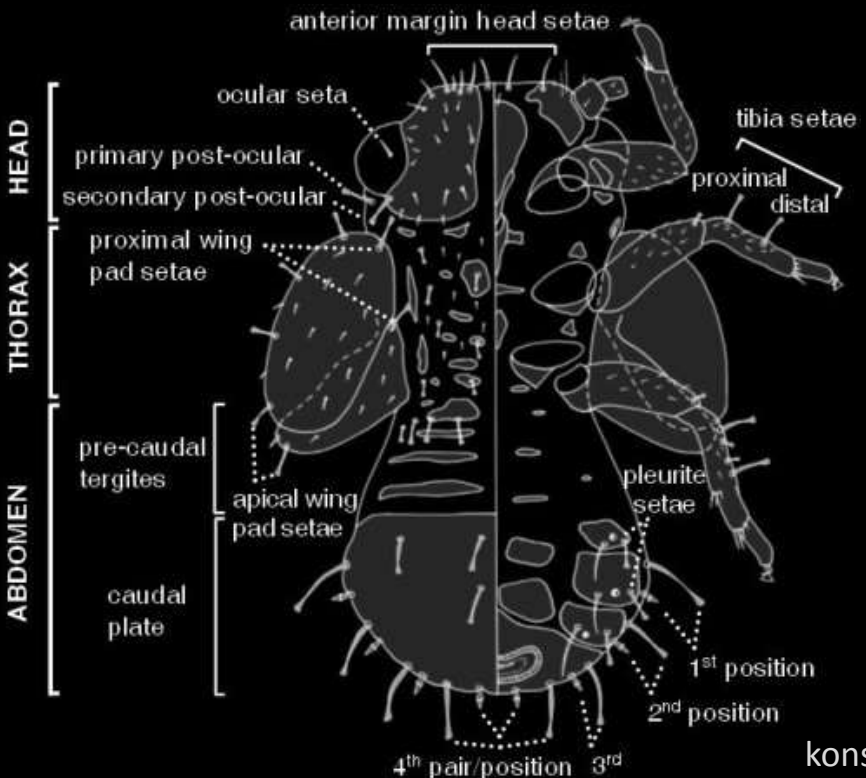
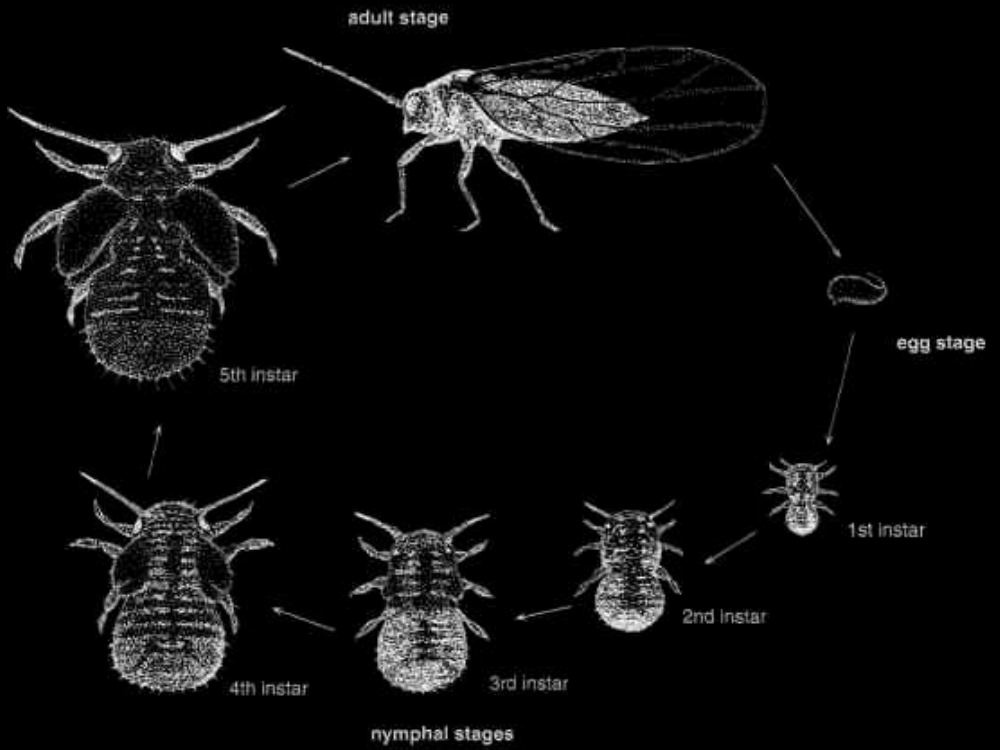


*Postopsyllidium emilyae*



# Pokrewieństwa Protosyllidiidae



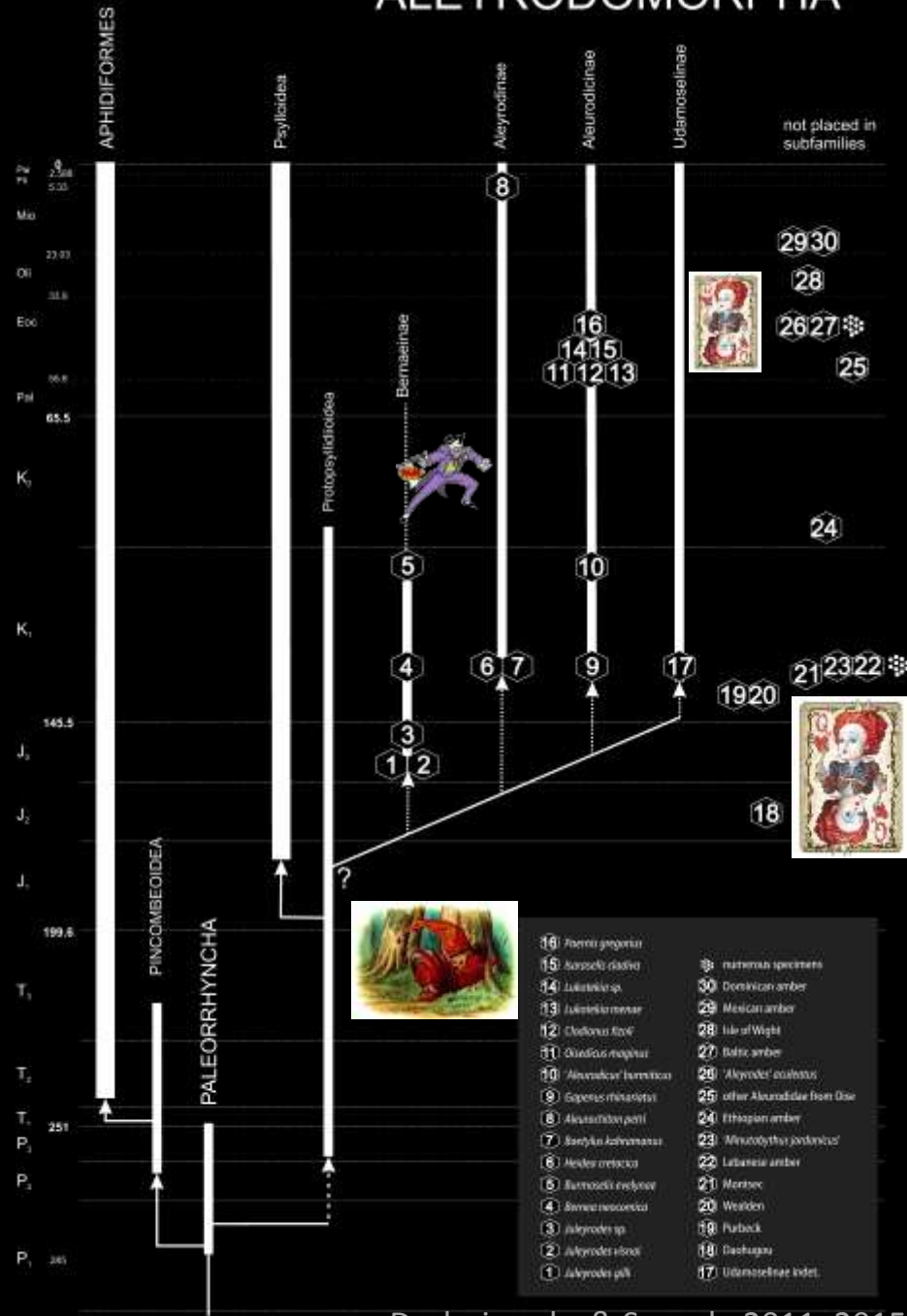


konserwatyzm i dywergencja morfologiczna

# Sternorrhyncha: Aleyrodomorpha

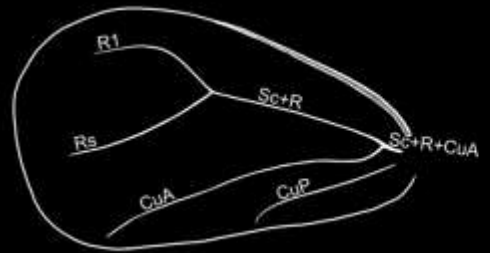
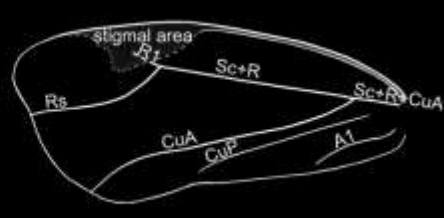
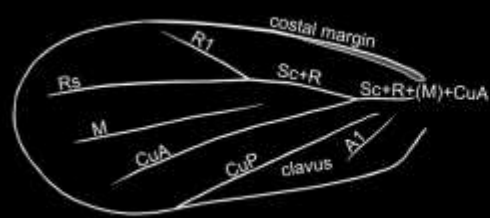
- najstarsze skamieliny ze środkowej jury
- redukcja liczby segmentów czułków [10 → 7 (4)]
- tendencja do rozdzielania oka złożonego na dwie części
- miniaturyzacja
- redukcja żyłkowania obu skrzydeł
- redukcja klawusa
- utrata żyłki M i żyłek klawalnych
- tylne odnóża skoczne
- dorosłe i larwy pokryte woskiem i substancjami woskopochodnymi
- cztery stadia larwalne żerujące, piąte stadium nie żerujące
- piąte stadium – stadium spoczynkowe (pupa)

# ALEYRODOMORPHA





Przednie skrzydło



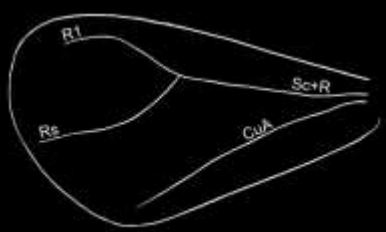
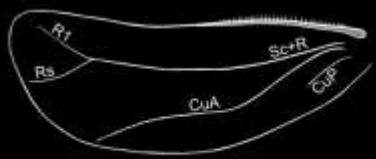
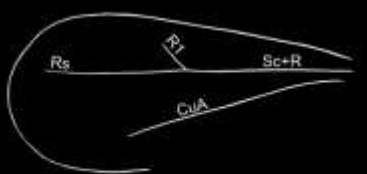
Bernaeinae

Udamoselinae

Aleurodicinae

Aleyrodinae

Tylne skrzydło

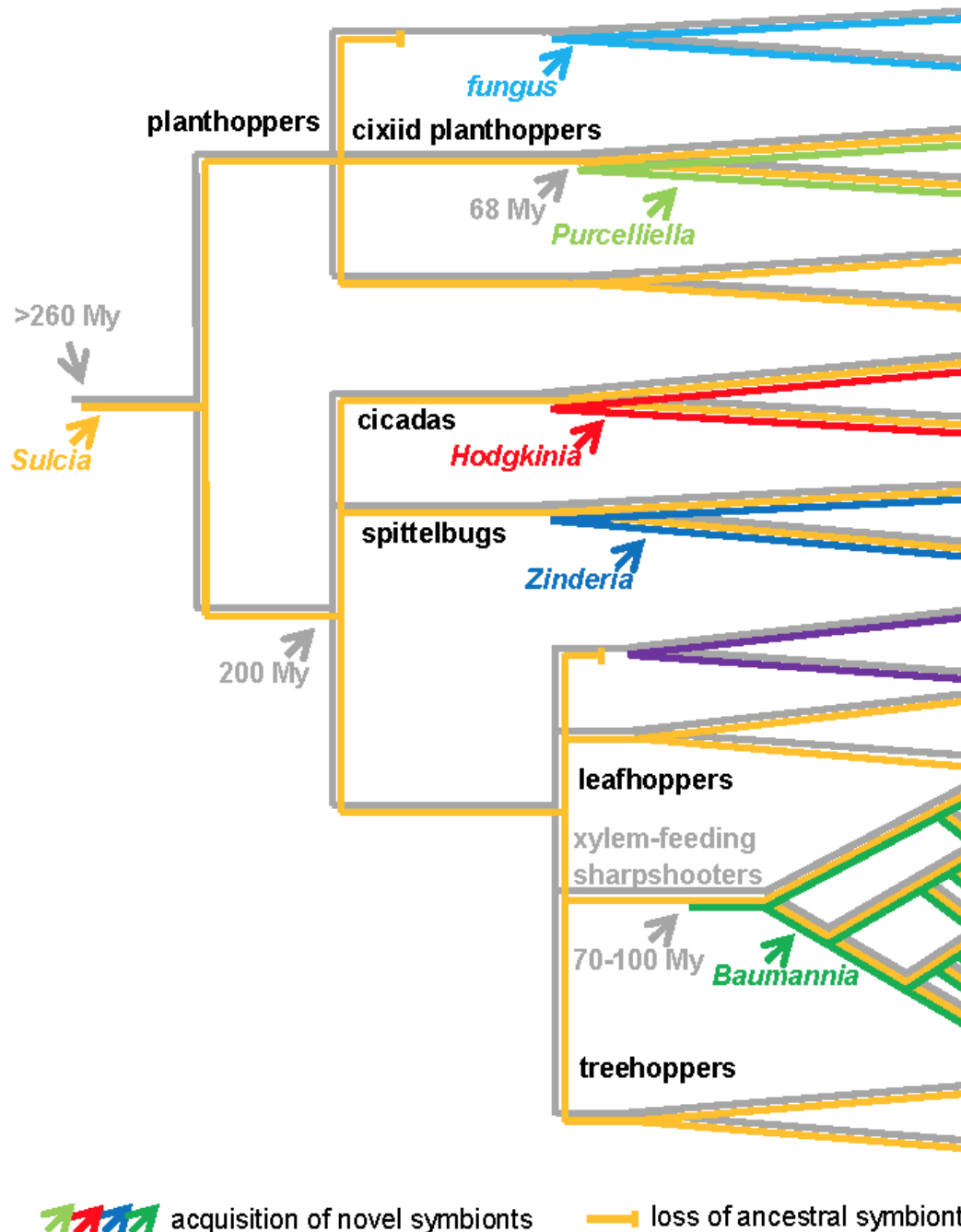




## Pozyskanie symbiontów w różnych grupach Euhemiptera

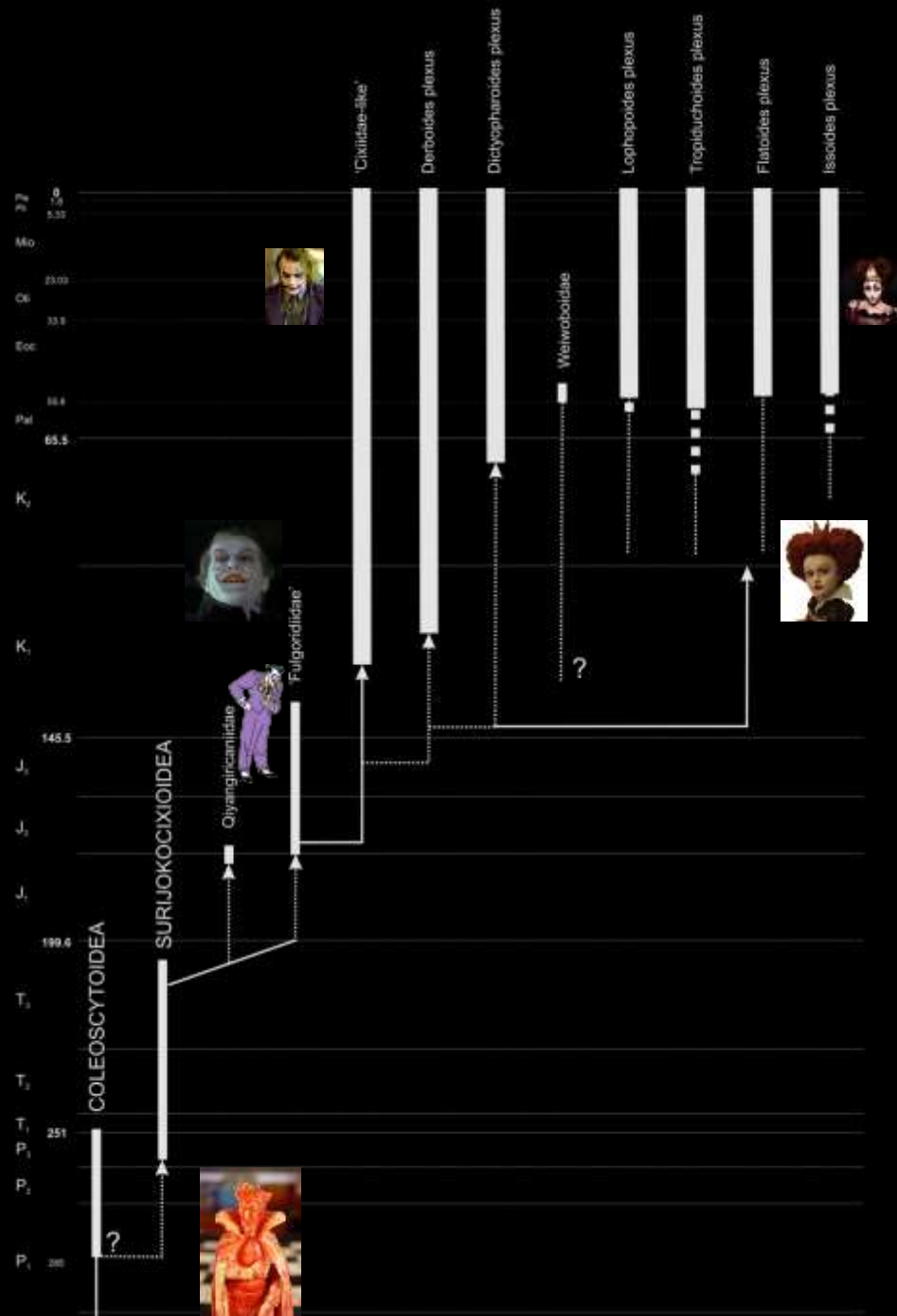
### Euhemiptera

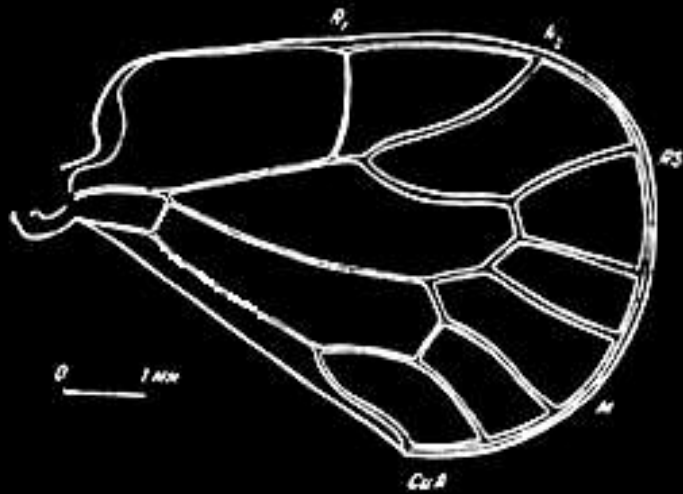
- Znane od karbonu
- Różne systemy symbiontów
- Floemofagi
- Ksylemofagi (różne adaptacje)
- Mezofilofagi (utrata symbiontów)



# Euhemiptera: Fulgoromorpha

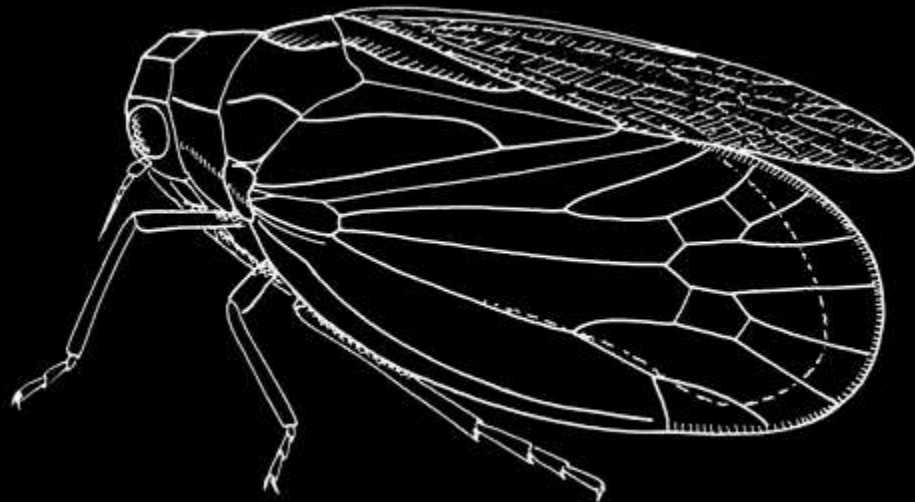
- nasada stawu skrzydłowego przykryta przez tegulę
- tegmen z skróconym trójkątnym polem bazikubitalnym
- głowa z listwami
- mezonotum z podłużnymi listwami
- metanotum z podłużnymi listwami
- biodra 2. i 3. pary odsunięte od siebie
- biodra 2. i 3. pary oddzielone w nasadzie, połączone w części wierzchołkowej
- krętarze 3. pary u larw z 'przekładnią zębatą' (?)





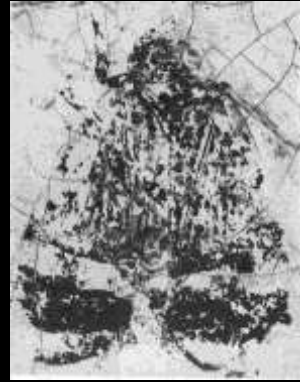
*Coleoscyta* sp.  
późny perm, Rosja

*Coleoscytidae* były wysoce wyspecjalizowane,  
z wyraźnym mikrobrachypteryzmem tegmin



*Surijokocixius tomiensis*  
Surijokocixioidea: Surijokocixiidae  
późny perm, Rosja

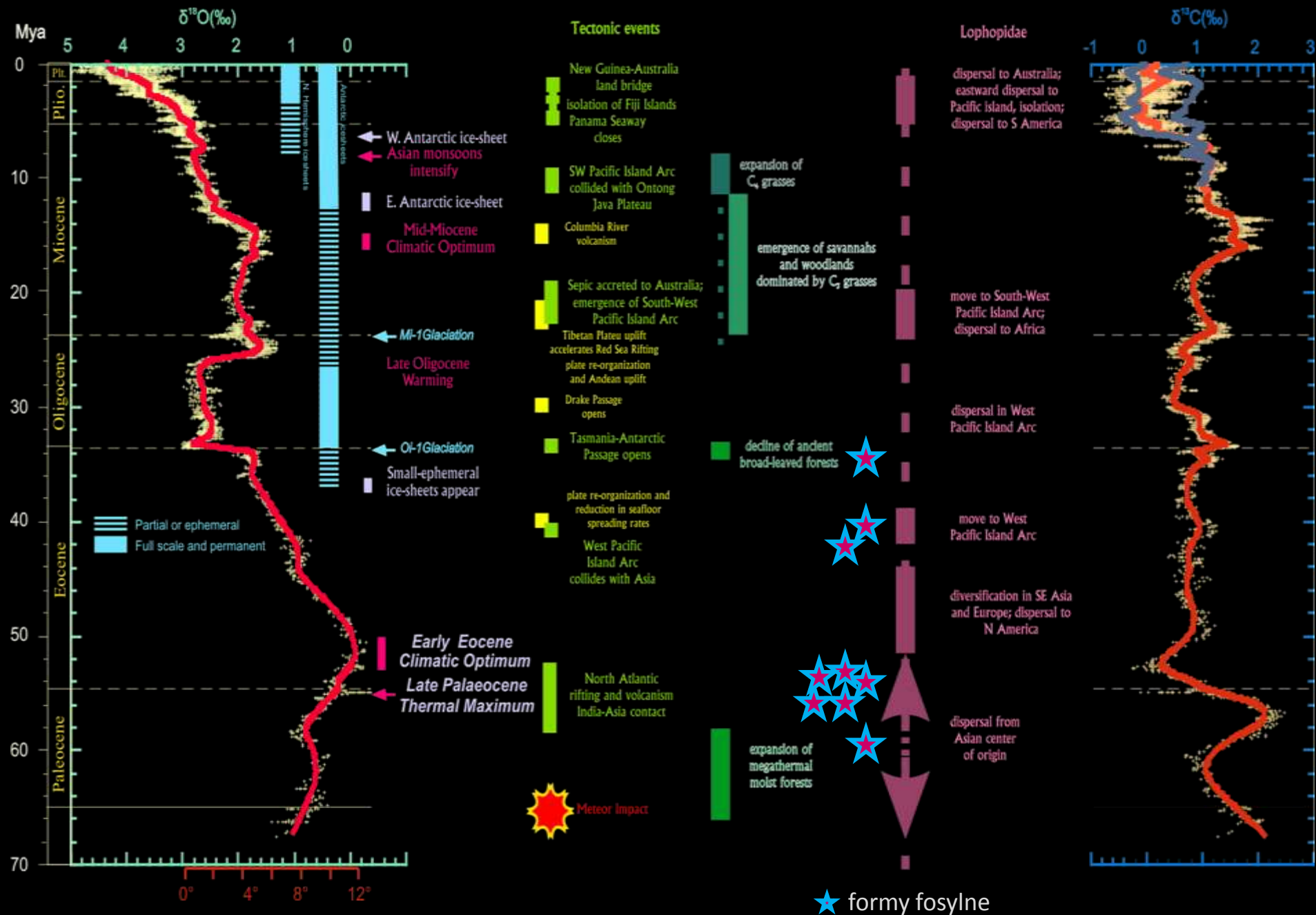


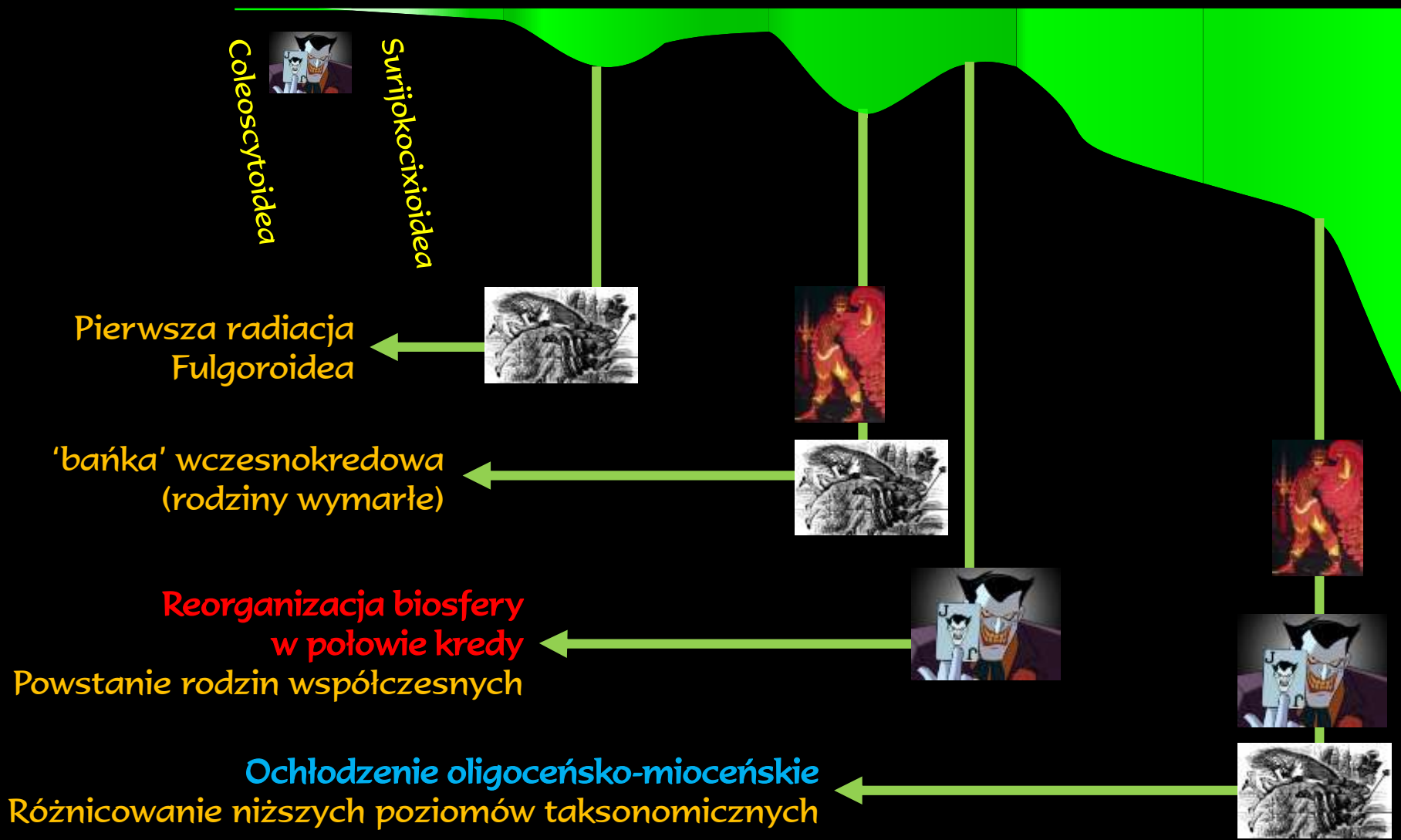
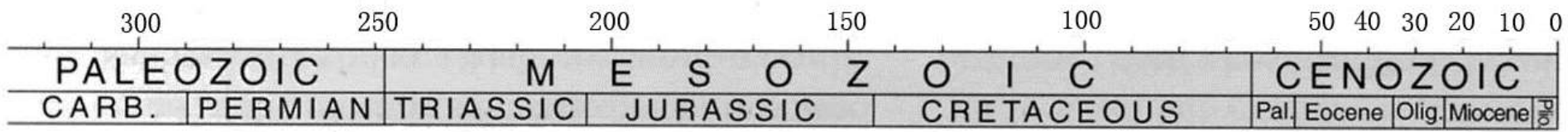


różnorodność morfologiczna i taksonomiczna



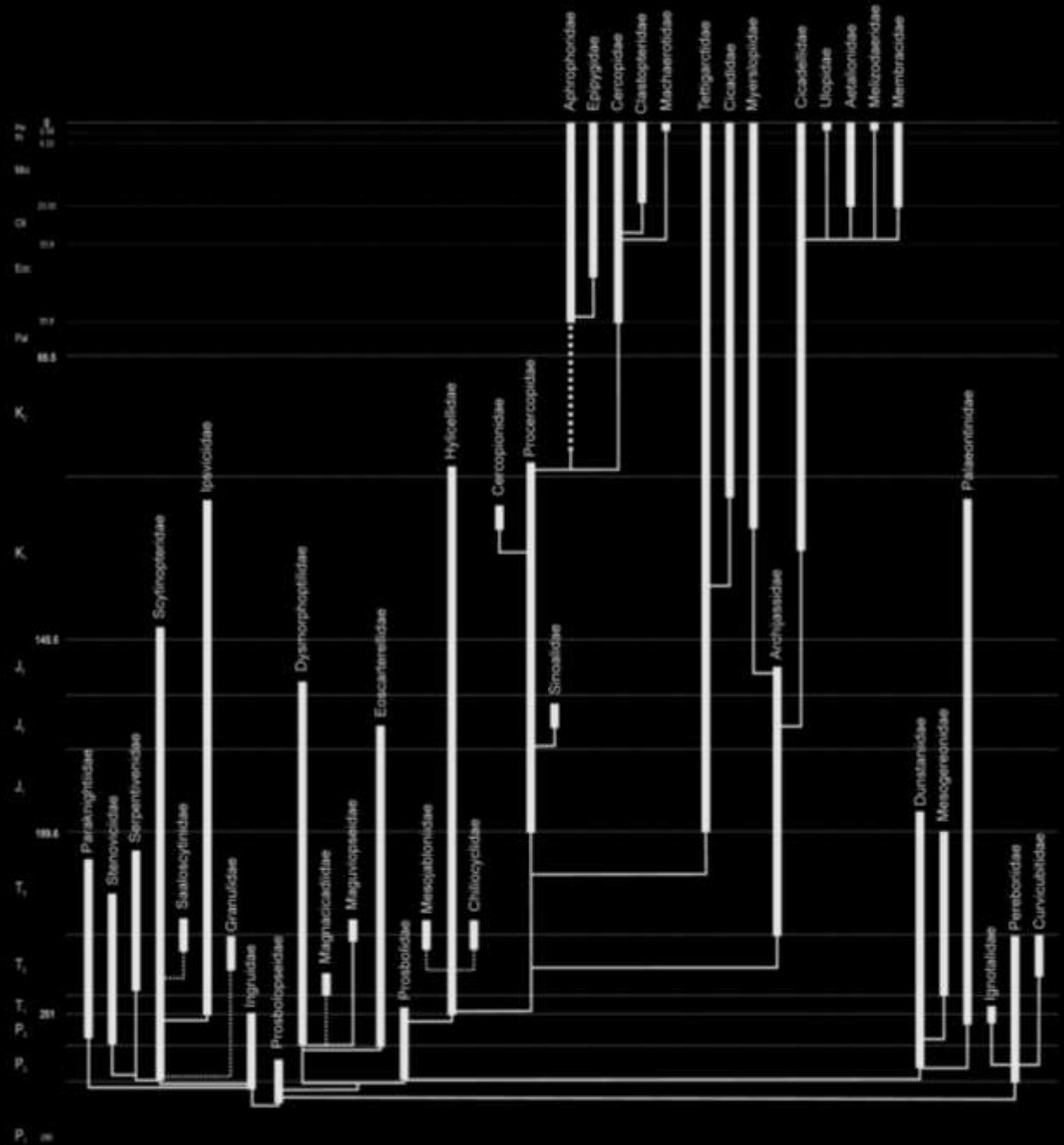
# Wypadki tektoniczne, klimatyczne i biotyczne kształtujące historię Lophopidae





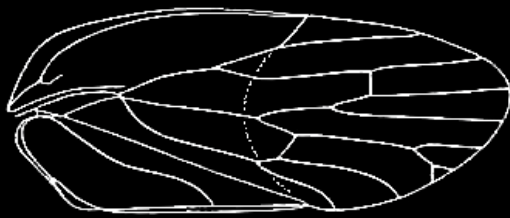
# Cicadomorpha

- zachowane długie trójkątne pole bazikubitalne
- wydłużona komórka bazalna
- Costa wzmocniona listwą;
- ScP odsunięta od pnia  
R+M+CuA w nasadzie
- tendencja do zlewania się  
M+CuA za komórką bazalną
- polimeryzacja żyłek
- zwiększenie rozmiarów
- przejście na ksylemofagizm;
- symbionty
- specjalizacja w wysysaniu  
zawartości komórek  
(miniaturyzacja)
- powiększenie frontoklypeusa  
i pompy ślinowej
- kolce i szczeci na odnóżach
- odnóża skoczne
- larwy wolno żyjące
- aparaty dźwiękowe

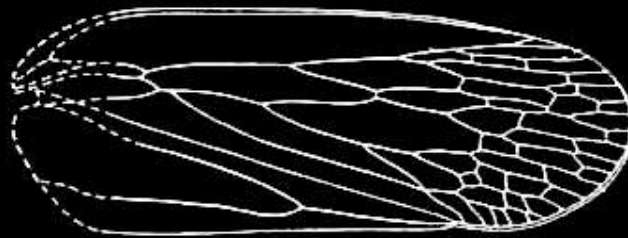


pokrewieństwa Cicadomorpha

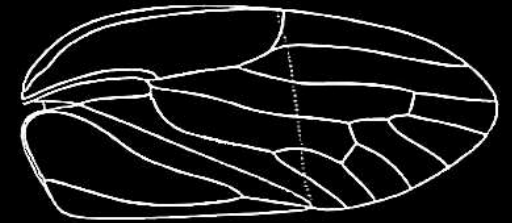




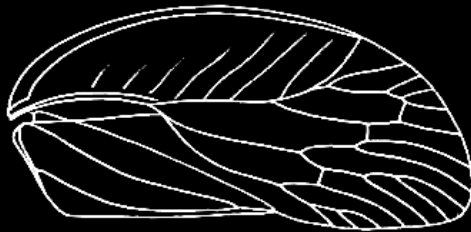
*Permocicada integra*  
Prosbolidae



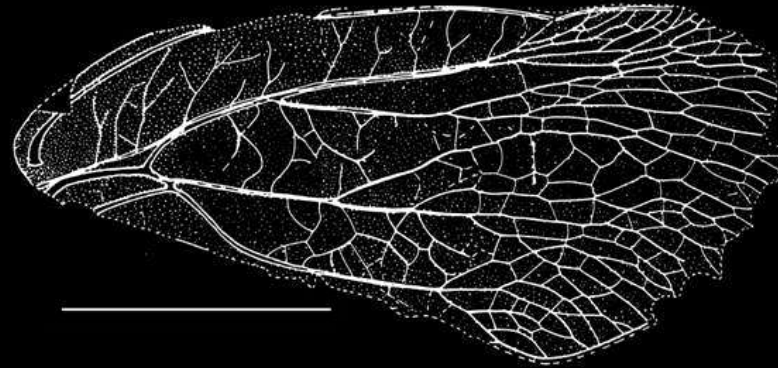
*Scytophara extensa*  
Pereboriidae



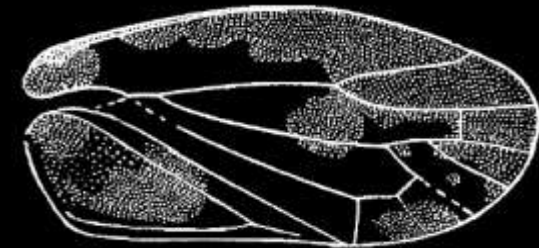
*Scytoneurella major*  
Ingruidae



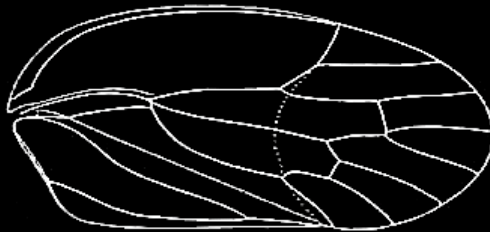
*Prosbolopsis ovalis*  
Prosbolopseidae:  
Prosbolopseinae



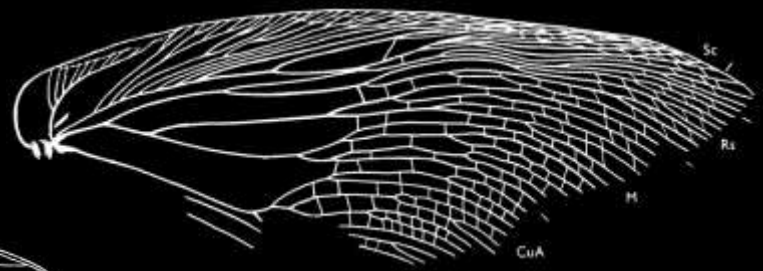
*Gondwanaptera capsii*  
Pereboriidae



*Scytinoptera kaltanica*  
Scytinopteridae



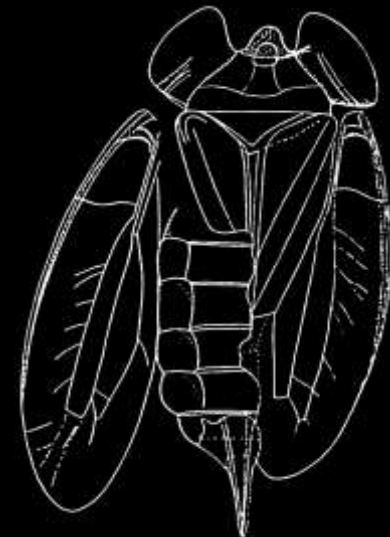
*Prosboloneura kondomiensis*  
Prosbolopseidae: Ivaiinae



*Ignotala mirifica*  
Ignotalidae



*Stenoglyphis kimbiensis*  
Palaeontinidae



*Paraknightia magnifica*  
Paraknightiidae



Dysmorphoptilidae

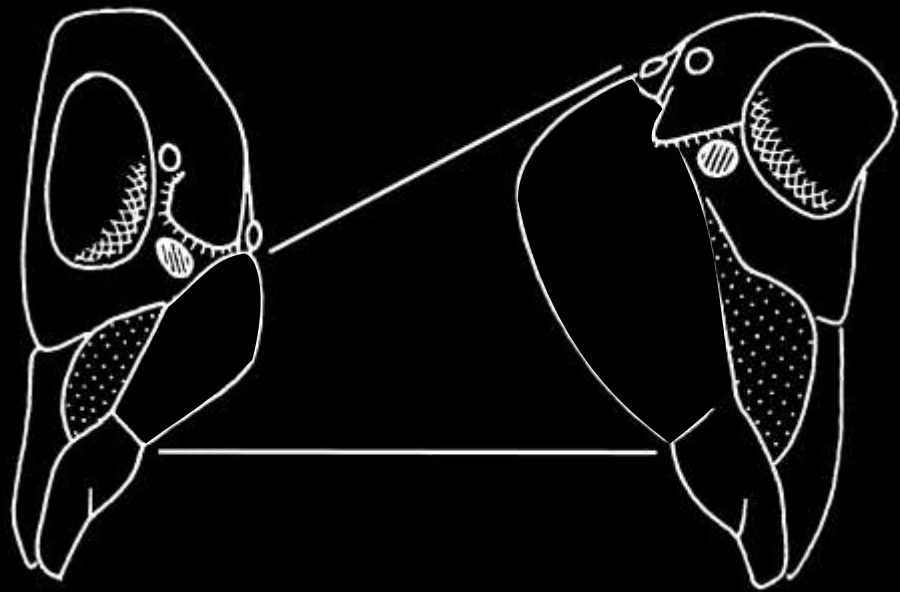


Hylicellidae



Palaeontinidae





## Clypeata

- powiększony, wydęty frontoklypeus, z wyraźnymi śladami przyczepów mięśni pompy ślinowej
- głowa z przyoczkiem środkowym przesuniętym do góry
- ksylemofagiczne
- larwy (pierwotnie) żyjące pod ziemią
- adaptacje do skoków
- ochrona ciała przez płyn tworzony w cewkach Malpighiego – brochosomy u Membracoidea
- rozwój kolców i szczecin na odnóżach związany z pokrywaniem ciała przez płyn i brochosomy

Prosbolidae

Clypeata

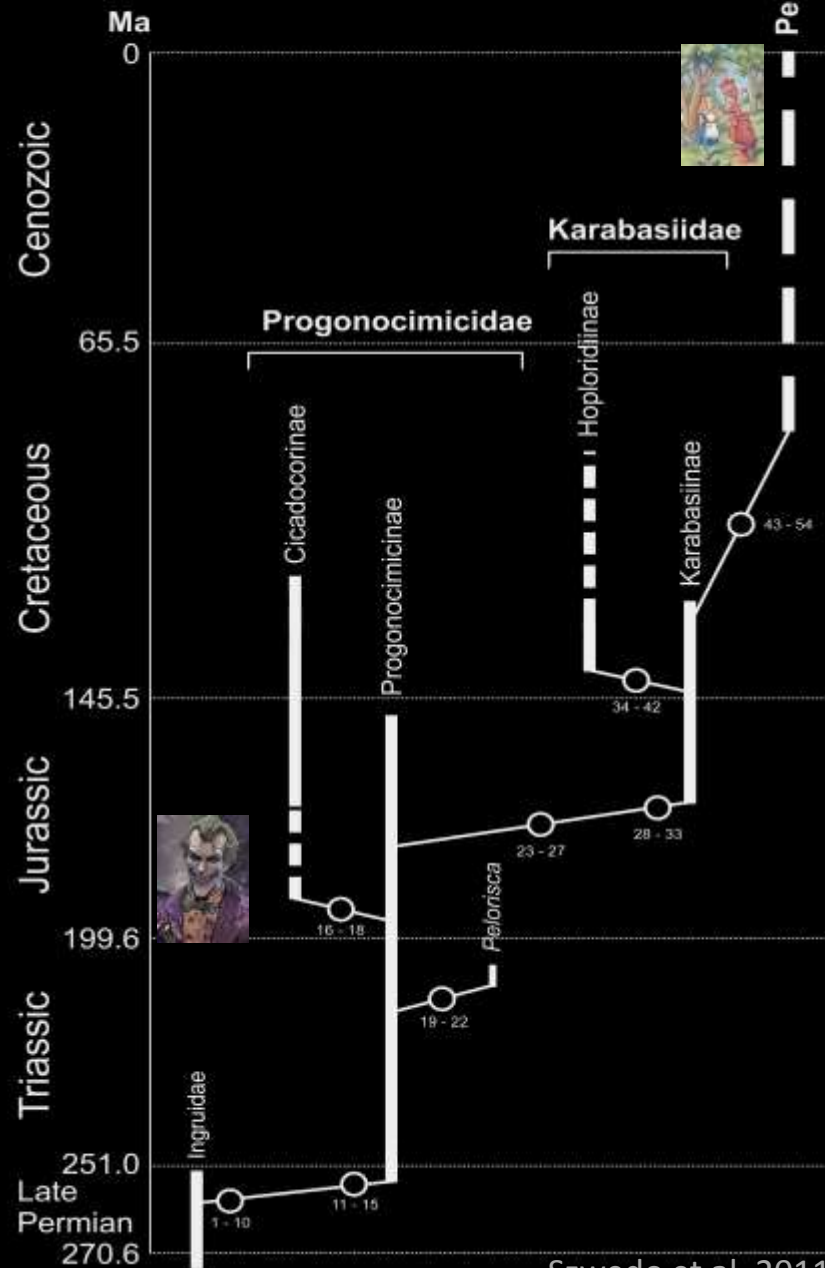






# Coleorrhyncha

- znane od późnego permu, powstały z Ingruidae (Scytinopteroidea)
- żerowały na floemie nagozalążkowych;
- ciało spłaszczone
- zmiany w strukturze puszki głowowej (alweolaryzacja)
- listwy nadczułkowe zlane nad frontoklypeusem
- pronotum z paranotami
- asymetria tegmin z powodu sposobu składania skrzydeł lewe na prawe – powiększanie membrany
- membrana z apendiksem
- aparat szczepiający skrzydła typu Heteroptera;
- 1. i 2. stopy 2. segmentowe
- pygofer baryłkowaty, styli zagięte
- larwy spłaszczone, kryptyczne, nie skaczą
- imagines skaczą
- formy współczesne wtórnie w mchach i ściółce - żerują na mszakach (?) lub grzybnii (?)

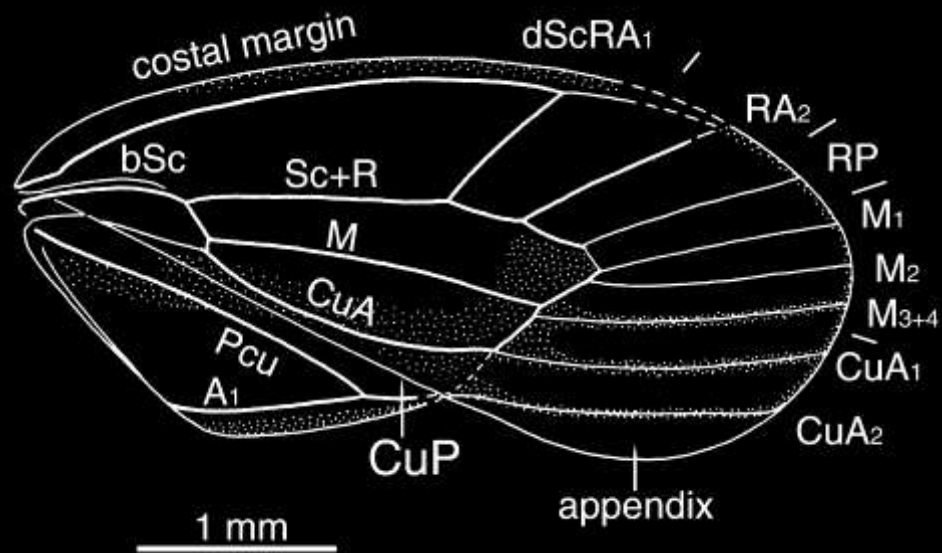




*Mesocimex lini*



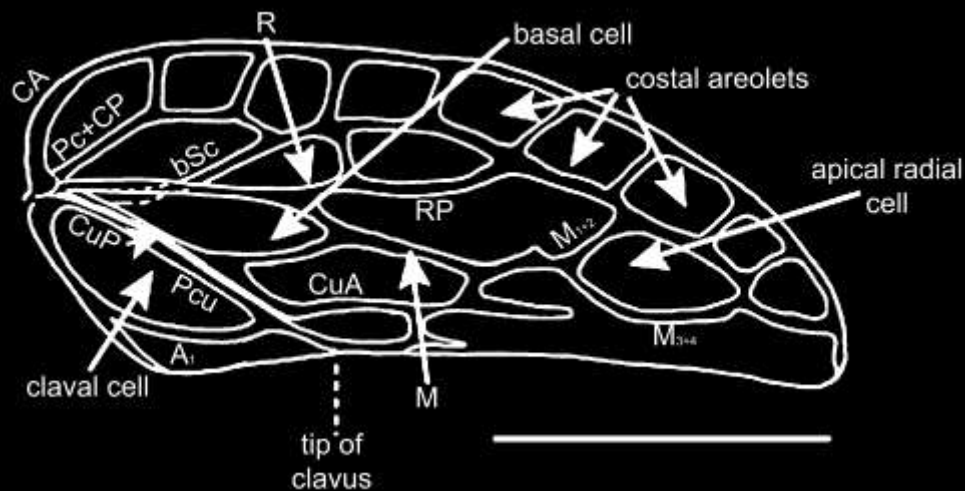
*Karabasia plana*



*Eocercopsis similis*



*Hackeriella veitchi*

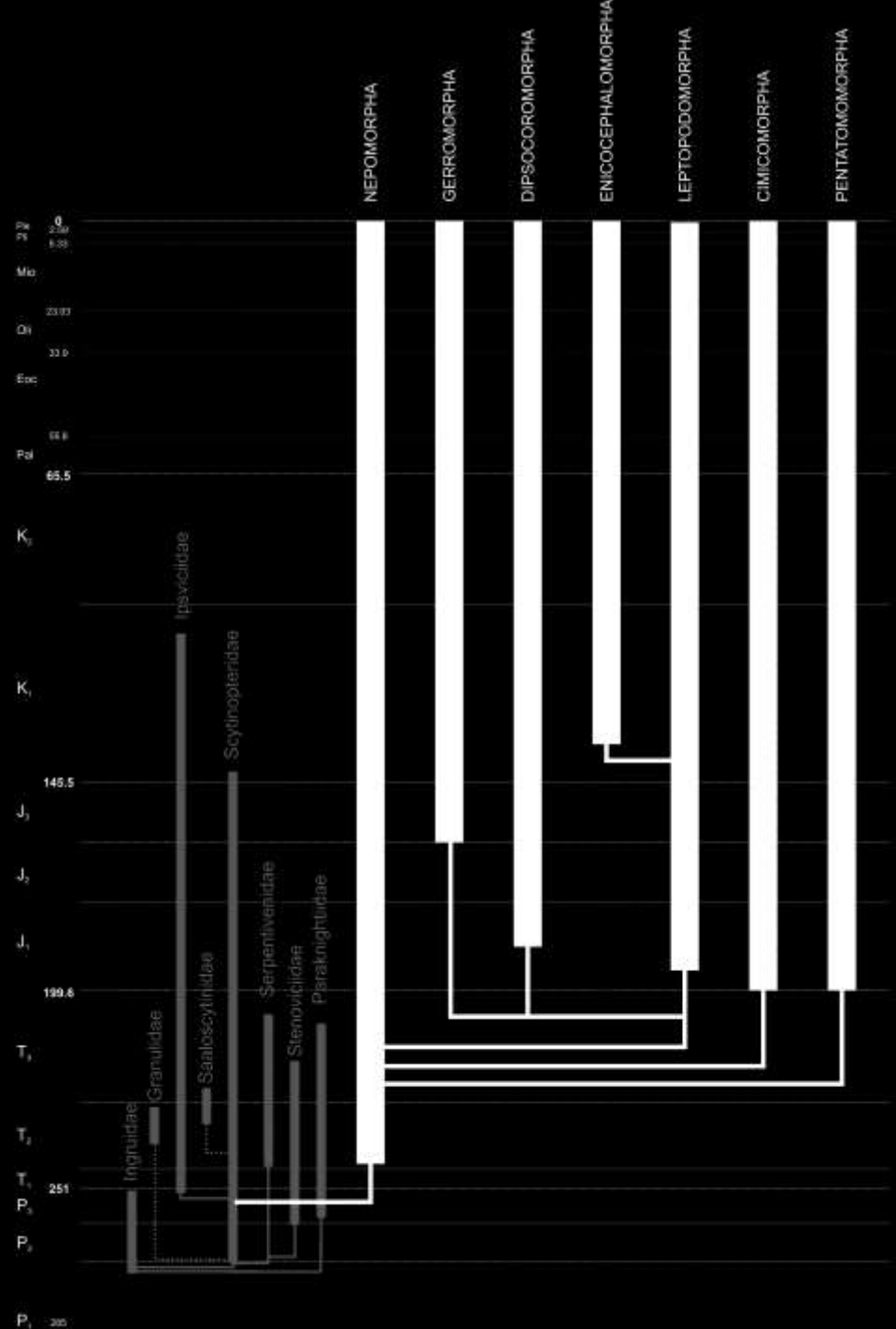


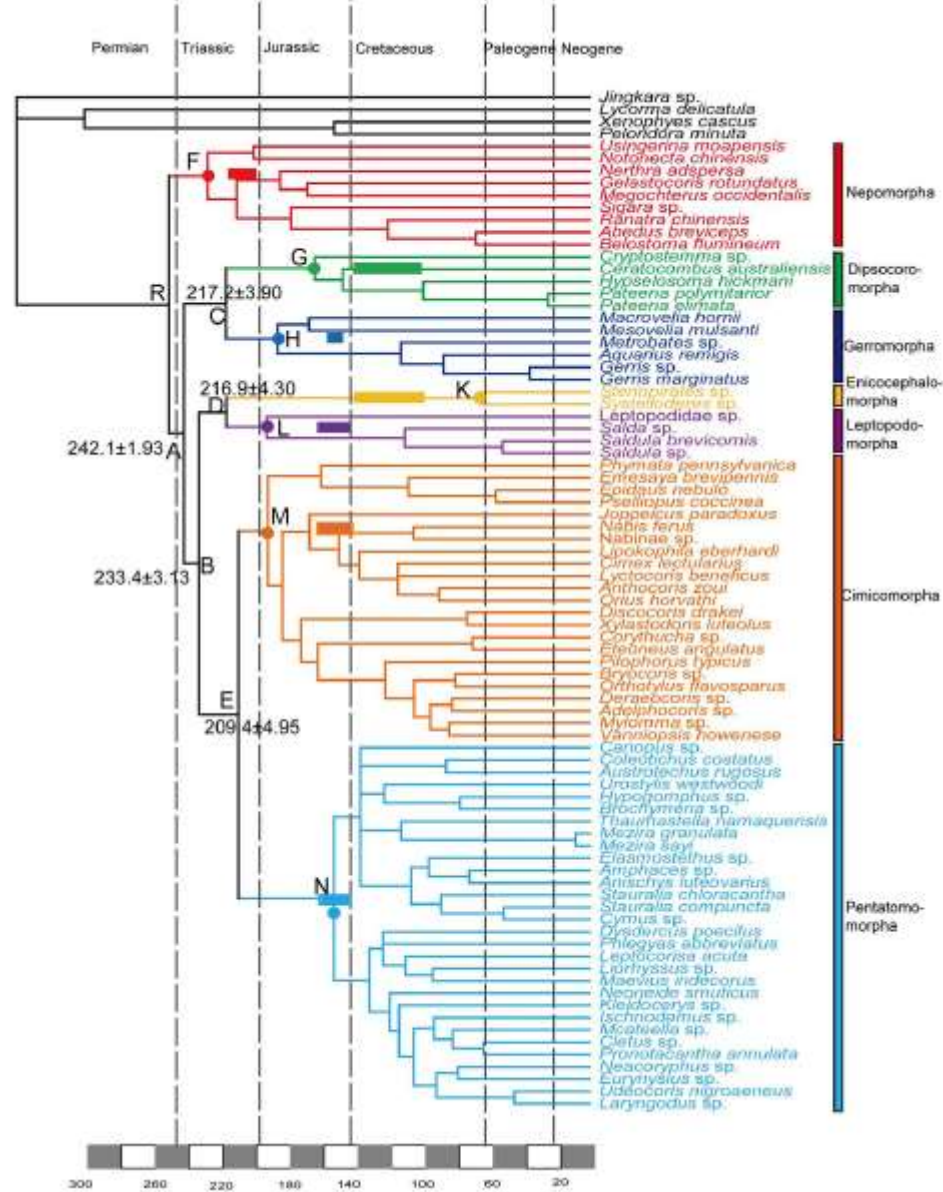
*Peloridium hammoniorum*



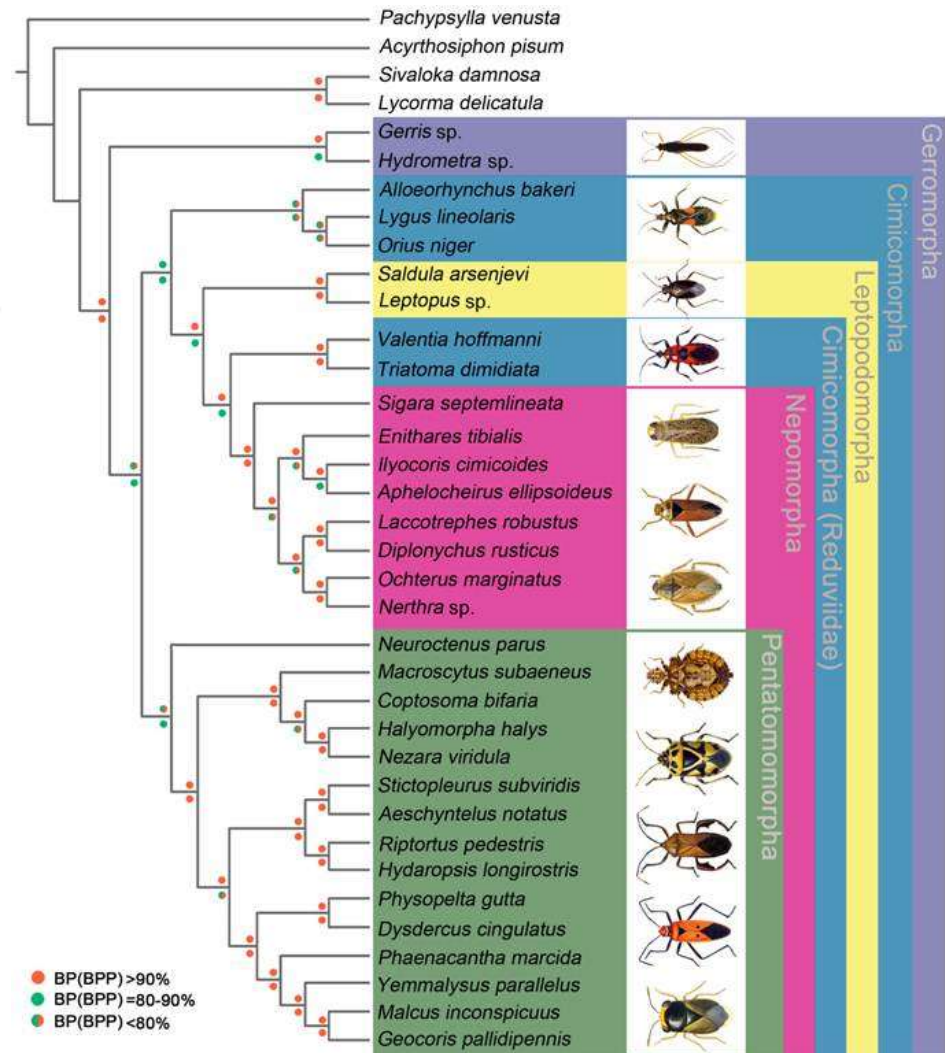
# Heteroptera

- zapis kopalny od środkowego triasu;
- neoteniczne Scytinopteridae (?)
- zachowane cechy larwalne
- spłaszczone ciało – przejście ze środowiska 3D do 2D
- zmiana reżimu pokarmowego od saprofagii (?), przez padlinożerność do drapieżnictwa
- czułki 5 (4). członowe
- wzmożona ruchliwość głowy
- przesunięcie nasady rostrum na przód głowy; głowa opistognatyczna;
- dodatkowy skleryt – gula
- tegmina z załamaniem kostalnym
- Druckknopfsystem – zatrzask przytrzymujący pokrywę w spoczynku;
- skrócenie klawusa, membrany tegmin zachodzą na siebie
- wyraźne wydłużenie komórki bazalnej
- błoniasta membrana tegminis
- wtórna roślinożerność/drapieżnictwo/krwiopijność



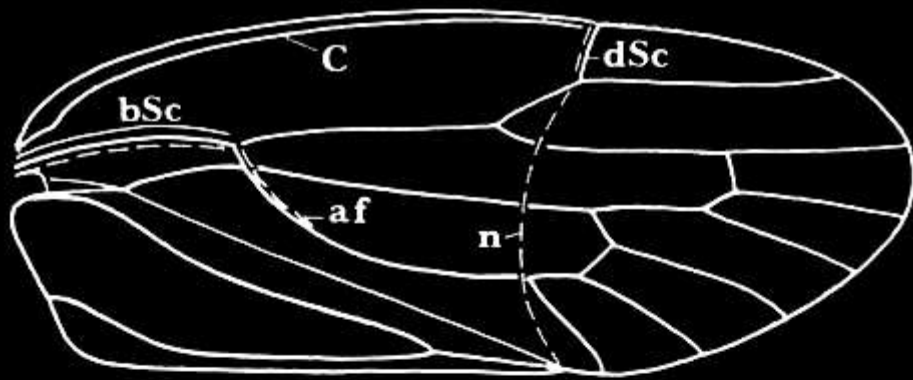


Li M. *et al.* 2012  
jądrowe DNA

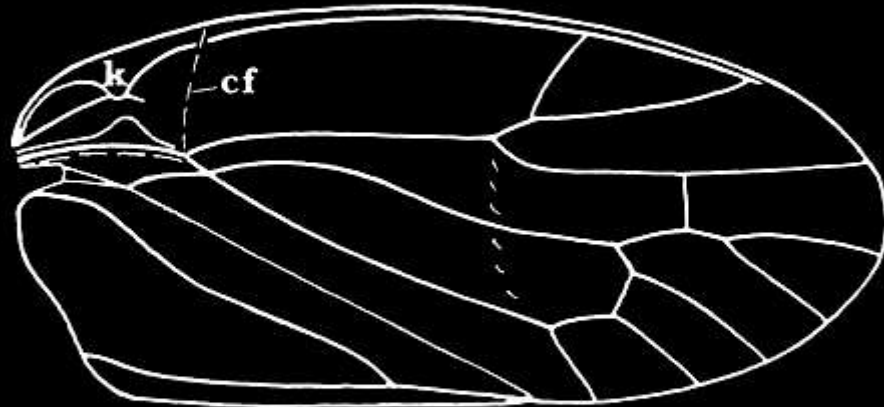


Li H. *et al.* 2012  
mitochondrialne DNA

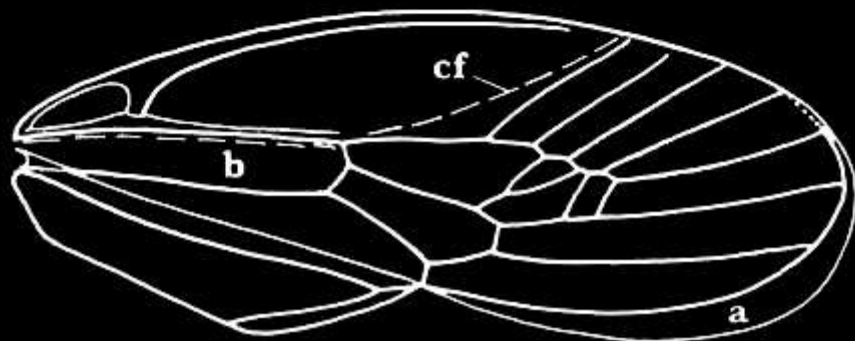
Dane molekularne korespondują z danymi paleontologicznymi



Prosbolopseidae (Cicadomorpha)



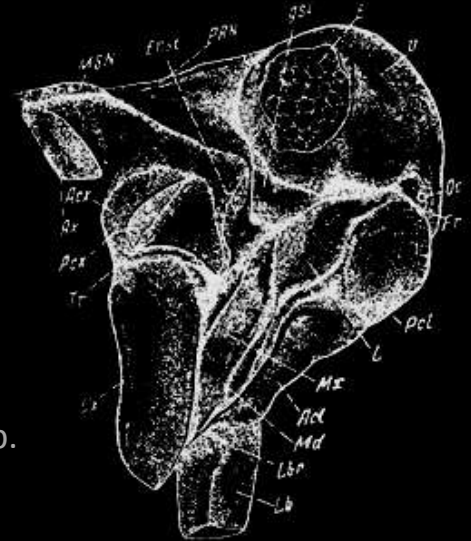
Scytinopteridae (Cicadomorpha s.l.)



Archegocimicidae (Leptopodomorpha)



Prosbolopseidae



*Scytinoptera* sp.



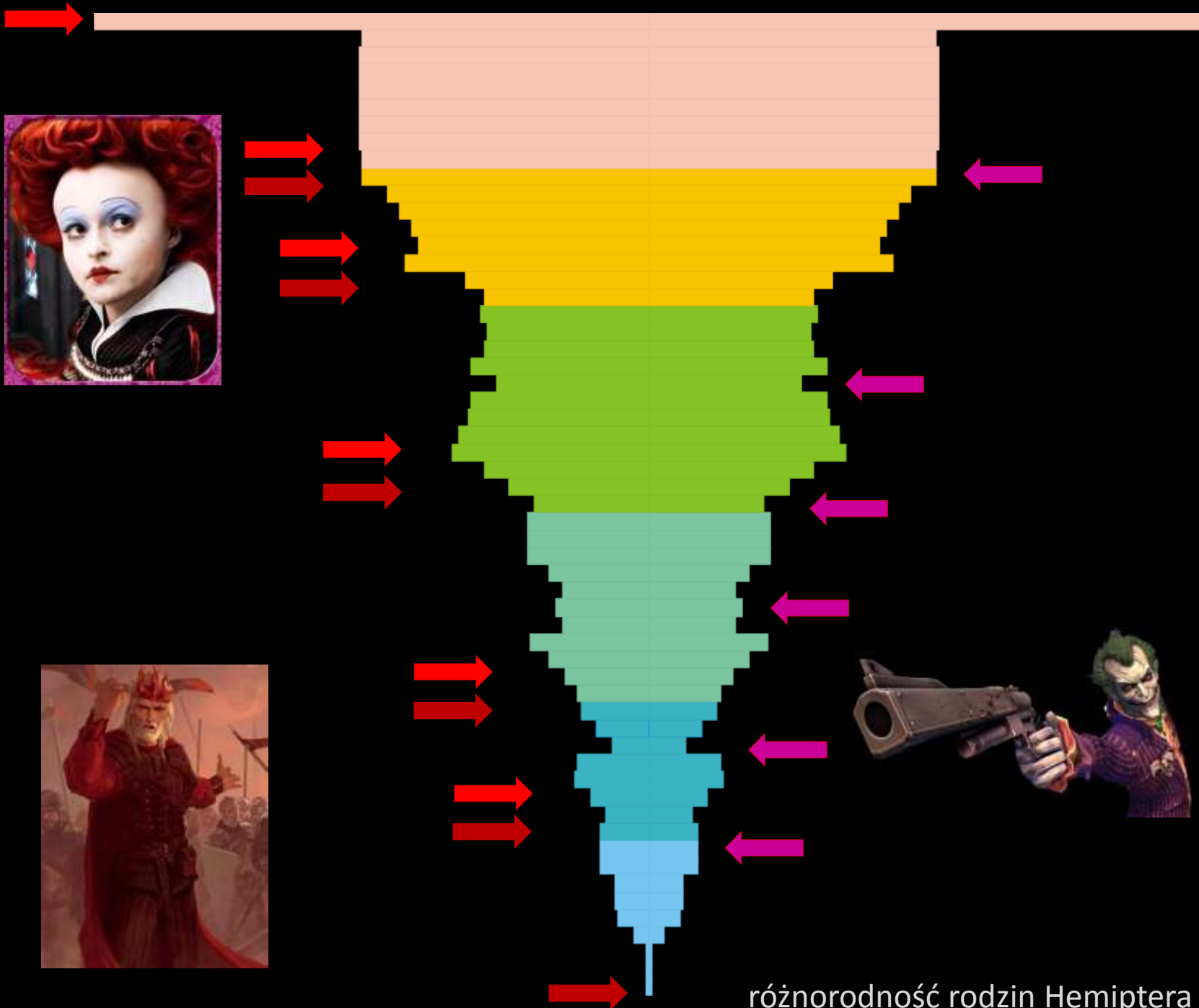
*Saldula* sp.











- Holocene
- Pleistocene
- Piacenzian
- Zanclean
- Messinian
- Tortonian
- Serravallian
- Langhian
- Burdigalian
- Aquitanian
- Chattian
- Rupelian
- Priabonian
- Bartonian
- Lutetian
- Ypresian
- Thanetian
- Danian
- Maastrichtian
- Campanian
- Santonian
- Coniacian
- Turonian
- Cenomanian
- Albian
- Aptian
- Barremian
- Hauterivian
- Valanginian
- Berriasian
- Tithonian
- Kimmeridgian
- Oxfordian
- Callovian
- Bathonian
- Bajocian
- Aalenian
- Toarcian
- Sinemurian
- Pliensbachian
- Hettangian
- Rhaetian
- Norian
- Carnian
- Ladinian
- Anisian
- Spathian
- Nammalian
- Griesbachian
- Changxingian
- Longtanian
- Capitanian
- Wordian
- Ufimian
- Kungurian
- Artinskian
- Sakmarian
- Asselian

różnorodność rodzin Hemiptera





**Hipoteza Czerwonej Królowej** mówi o koniecznych ciągłych adaptacjach pozwalających gatunkowi przetrwać i się rozprzestrzeniać. Wszystko co otacza gatunek – środowisko i współzawodniczące gatunki – to zmieniające się wyzwania. Każdy osobnik staje się eksperymentem, każdy osobnik musi stawić czoła zmianom.

**Hipoteza Dworskiego Błazna (Jokera)** zakłada, że to czynniki środowiskowe odpowiadają za zmiany ewolucyjne gatunków. Wielkie przykłady, jak upadki meteorytów czy sztormy są często przywoływane aby wyjaśnić te obserwacje, ale nawet codzienne zmiany, jak zmiany temperatury mogą być powodem rozpoczęcia zmian adaptacyjnych czy ewolucyjnych.

Czerwona Królowa i Błazen mogą pracować wspólnie. Razem wyjaśniają wiele z tej złożonej całości, i niekoniecznie muszą deptać sobie po stopach.

## Rodziny Hemiptera opisane po roku 2004:

- † Burmaphididae Poinar et Brown, 2005 – Sternorrhyncha: Aphidomorpha
- † Parvaverrucosidae Poinar et Brown, 2005 – Sternorrhyncha: Aphidomorpha
- † Ignotingidae Zhang J., Golub, Popov et Shcherbakov, 2005 – Heteroptera: Cimicomorpha
- † Ebboidae Perrichot, Nel, Guilbert et Néraudeau, 2006 – Heteroptera: Cimicomorpha
- † Pseudonerthridae Martins-Neto et Pérez Goodwyn, 2006 – Heteroptera: Nepomorpha
- † Vetanthocoridae† Yao, Cai et Ren, 2006
- † Naibiidae Shcherbakov, 2007 – Sternorrhyncha: Naibiomorpha
- † Simulaphididae Shcherbakov, 2007 – Sternorrhyncha: Aphidomorpha
- † Perforissidae Shcherbakov, 2008 – Fulgoromorpha
- † Mimarachnidae Shcherbakov, 2007 – Fulgoromorpha
- † Neazoniidae Szwedo, 2007 – Fulgoromorpha
- † Sinojuraphididae Huang et Nel, 2008 – Sternorrhyncha: Aphidomorpha
- † Ellinaphididae Kania et Wegierek, 2008 – Sternorrhyncha: Aphidomorpha
- Curaliidae Schuh, Weirauch, Henry et Halbert, 2008 – Heteroptera: Cimicomorpha
- † Arnoldidae Koteja, 2008 – Sternorrhyncha: Coccinea
- † Grohnidae Koteja 2008 – Sternorrhyncha: Coccinea
- † Lithuanicoccidae Koteja, 2008 – Sternorrhyncha: Coccinea
- † Serafinidae Koteja, 2008 – Sternorrhyncha: Coccinea
- † Weitschatidae Koteja, 2008 – Sternorrhyncha: Coccinea
- † Palaeoleptidae Poinar et Buckley, 2009 – Heteroptera: Leptopodomorpha
- † Sinojuraphididae Huang et Nel, 2008 – Sternorrhyncha: Naibiomorpha
- † Dracaphididae Hong, Zhang, Guo et Heie, 2009 – Sternorrhyncha: Aphidomorpha
- † Weiwoboidae Lin, Szwedo, Huang et Stroinski, 2010
- † Leaphididae Shcherbakov, 2010 (= Vosegidae Szwedo et Nel, 2011) – Sternorrhyncha: Aphidomorpha
- † Maguviopseidae Shcherbakov, 2011 – Cicadomorpha: Hyliculoidea
- † Yuripopoviniidae Azar, Nel, Engel, Garrouste et Matocq, 2011 – Heteroptera: Pentatomomorpha
- † Rasnitsynaphididae Homan et Wegierek, 2011 – Sternorrhyncha: Aphidomorpha
- † Sinoalidae Wang et Szwedo, 2012 – Cicadomorpha: Cercopoidea
- † Venicoridae Yao, Ren et Cai, 2012 in Yao, Ren, Rider et Cai, 2012 – Heteroptera: Pentatomomorpha
- † Primipentatomidae Yao, Cai, Rider et Ren, 2013 – Heteroptera: Pentatomomorpha
- † Aviorrhynchidae Nel, Bourgoïn, Engel et Szwedo, 2013 - Euhemiptera
- † Torirostratidae Yao, Cai, Shih et Engel, 2014 – Heteroptera: Cimicomorpha
- † Juraphididae Żyła, Blagoderov et Wegierek, 2014 – Sternorrhyncha: Aphidomorpha
- † Lutevanaphididae Szwedo, Lapeyrie et Nel, 2015 – Sternorrhyncha: Aphidomorpha

## Co zatem wiemy?

- Znamy zarys pokrewieństw pomiędzy głównymi liniami ewolucyjnymi, ale wiele kwestii pozostaje nierozwiązanych
- Różne propozycje wzajemnych pokrewieństw pomiędzy liniami ewolucyjnymi
- Znane i wykorzystywane zaledwie kilka markerów molekularnych

## Czego nie wiemy i co powinniśmy wiedzieć?

- Morfologia porównawcza i funkcjonalna (brak zgody co do interpretacji użytkowania, struktur ciała, struktur genitaliowych, brak dokładnych danych embriologicznych)
- Anatomia i fizjologia (gruczoły, produkty gruczołów, zachowania pokarmowe, wybór żywicieli, etc.)
- Behavior (wydawanie dźwięków, opieka nad potomstwem, zachowania pre- i subspołeczne)
- Wewnętrzne (bakterie i grzyby) oraz zewnętrzne (odwiedzanie przez mrówki, konsumpcja spadzi) relacje mutualistyczne
- Pewne, niezawodne markery molekularne i dane molekularne, prawidłowa interpretacja rezultatów
- Kopalne, kopalne, kopalne (rewizje starych materiałów, opracowywanie nowych)



Poszukiwanie wzorów ewolucji grupy to zajęcie fascynujące z jednej strony, zaś frustrujące z drugiej. Układanie tych ewolucyjnych puzzli nie jest łatwe i szybkie, ale i ta fascynacja, i ta frustracja, to nieodłączne elementy pracy badawczej.



Dziękuję za uwagę

