

Sistematika skakavaca veslača (Insecta: Orthoptera: Scelimeninae) temeljena na morfološkim svojstvima

Regul, Jan

Master's thesis / Diplomski rad

2022

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:497775>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-25**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Jan Regul

**Sistematika skakavaca veslača
(Insecta: Orthoptera: Scelimeninae)
temeljena na morfološkim svojstvima**

Diplomski rad

Zagreb, 2022.

Ovaj rad je izrađen u Laboratoriju za evoluciju na zoologijskom zavodu Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod voditeljstvom izv. prof. dr. sc. Damjana Franjevića, te neposrednim voditeljstvom Josipa Skeje, mag. biol. exp. Rad je predan na ocjenu Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu radi stjecanja zvanja magistra struke znanosti o okolišu.

ZAHVALE

Zahvaljujem kolegama, obitelji i mentorima koji su mi pomogli da ovim diplomskim radom
privedem studij kraju.

Posvetio bih ga majci.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Diplomski rad

Sistematika skakavaca veslača (Insecta: Orthoptera: Scelimeninae) temeljena na morfološkim svojstvima

Jan Regul

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Trnovratke (Tetrigidae) jedna su od najvećih skupina skakavaca, ali su za razliku od ostalih skupina vezani za vodu. Jedna skupina među njima posebno je usko specijalizirana za život u vodi i oko nje, a to su skakavci veslači (potporodica Scelimeninae). Njezin jedini tribus Scelimenini obuhvaća oko 100 vrsta unutar 15 rodova, a radi se o najduljim trnovratkama na svijetu. Do sada ova potporodica nikad nije bila sistematski organizirana. Cilj ovog diplomskog rada je odrediti položaj potporodice Scelimeninae, kao i odnose između i unutar rodova skakavaca veslača. Molekularna filogenija pokazala je da ovoj potporodici pripadaju rodovi *Scelimena* i *Paragavialidium*, ali ne i rod *Falconius*. Analizom glavnih komponenti (PCA) definirane su tri skupine – ona roda *Scelimena*, ona roda *Paragavialidium* i ona roda *Falconius*, a rodovi *Tefrinda* i tri vrste roda *Tegotettix*, kao i u ostalim analizama, ostali su nesvrstani. Kladistička je analiza polučila iste rezultate te pokazala da unutar potporodice Scelimeninae postoje dvije srodne skupine rodova. Jednoj pripada rod veslača *Scelimena* i srodni rodovi, a drugoj skupini pripadaju rodovi neveslača, tj. *Gavialidium* i srodni rodovi. Rod *Falconius* se, kao ni u molekularnoj filogeniji, nije priklonio nijednoj skupini. Beskrljni rod *Austrohancockia* po prvi je put morfološki okarakterizirana kao pripadnik potporodice Scelimeninae. Ustanovljeno je da su neke vrste svrstane u pogrešne rodove te im je potrebna taksonomska revizija.

(59 stranica, 11 slika, 5 tablica, 53 literaturna navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Rad je pohranjen u Središnjoj knjižnici Biološkog odsjeka.

Ključne riječi: Tetrigidae, Scelimenini, molekularna filogenija, kladistička analiza, Azija

Voditelj: izv. prof. dr. sc. Damjan Franjević
Josip Skejo, mag. biol. exp.

Ocjenitelji: izv. prof. dr. sc. Damjan Franjević
izv. prof. dr. sc. Jasna Lajtner
doc. dr. sc. Mladen Maradin
doc. dr. sc. Karmen Fio Firi

Rad prihvaćen: 10.2.2022.

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Master thesis

Systematics of pygmy rowerhoppers (Insecta: Orthoptera: Scelimeninae) based on morphological characters

Jan Regul

Rooseveltova trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Pygmy grasshoppers (Tetrigidae) are one of the largest grasshoppers' families, but are, unlike other groups, closely related to water habitats. One group of pygmy grasshoppers is especially connected to rivers and ponds – the rowerhoppers, subfamily Scelimeninae. This subfamily with its only tribe, Scelimeni, gathers around 100 species within 15 genera. Those are the longest pygmy grasshoppers in the world. This subfamily has never been classified by the means of evolutionary systematics. The aim of this study was to determine the position of the subfamily Scelimeninae within Tetrigidae, as well as to investigate the relationships of the genera and species within the subfamily. Molecular phylogeny shows that *Scelimena* and *Paragavialidium* belong to this subfamily, but *Falconius* does not. Principal Component Analysis (PCA) shows three clusters, i.e., *Scelimena* genus group, *Paragavialidium* genus group, and *Falconius* genus group. Three species of *Tegotettix* and *Tefrinda* do not have clear affinity to any of the groups. Cladistic analysis agrees with previous analyses and shows that within Scelimeninae there are two genus groups, the one including *Scelimena* and related genera, as well as *Paragavialidium* and related genera. Genus *Falconius* belongs to its own group, and as in molecular phylogeny, its placement remains unclear. Apterous *Austrohancockia* has been characterized as Scelimeninae member for the first time. It was determined that some genera require taxonomic revision because some species have been incorrectly placed.

(59 pages, 11 figures, 5 tables, 53 references, original in: croatian)

Thesis is deposited in Central Library of the Department of Biology.

Key words: Tetrigidae, Scelimenini, molecular phylogeny, cladistic analysis, Asia

Supervisors: Dr. Damjan Franjević, Assoc. Prof.

Josip Skejo, *magister biologiae experimentalis*

Reviewers: Dr. Damjan Franjević, Assoc. Prof.

Dr. Jasna Lajtner, Assoc. Prof.

Dr. Mladen Maradin, Asst. Prof.

Dr. Karmen Fio Firi, Asst. Prof.

Thesis accepted: Feb 10, 2022

SADRŽAJ:

1	UVOD.....	1
1.1	OSNOVNE ZNAČAJKE RAVNOKRILACA	1
1.2	OSNOVNE ZNAČAJKE TRNOVRATKI	3
1.3	FOSILNI NALAZI TRNOVRATKI.....	6
1.4	SKAKAVCI VESLAČI	8
2	HIPOTEZE I CILJEVI	12
3	MATERIJALI.....	13
3.1	PROUČAVANA SKUPINA I PODRUČJE	13
3.2	TIPSKU JEDINKE.....	15
3.3	MATRICA SVOJSTAVA I STANJA	16
3.4	MORFOLOŠKA SVOJSTVA I NJIHOVA STANJA.....	17
4	METODE.....	27
4.1	MOLEKULARNA ANALIZA	27
4.2	ANALIZA GLAVNIH KOMPONENTI	27
4.3	KLADISTIČKA ANALIZA	28
5	REZULTATI	34
5.1	REZULTATI MOLEKULARNE ANALIZE	34
5.2	REZULTATI ANALIZE GLAVNIH KOMPONENTI.....	37
5.3	REZULTATI KLADISTIČKE ANALIZE	40
6	RASPRAVA.....	45
6.1	POVIJEST ISTRAŽIVANJA SKAKAVACA VESLAČA.....	45
6.2	POLOŽAJ SCHELMENINAE UNUTAR TETRIGIDAE.....	48
6.3	ODNOSI UNUTAR POTPORODICE SCHELMENINAE	49
6.4	BUDUĆA ISTRAŽIVANJA.....	50
7	ZAKLJUČCI	52
8	LITERATURA	53
9	ŽIVOTOPIS.....	58
10	PRILOG	59

1 UVOD

1.1 OSNOVNE ZNAČAJKE RAVNOKRILACA

Ravnokrilci (Orthoptera) su najveći red kukaca unutar kohorte Polyneoptera, zajedno s bogomoljkama (Mantodea), žoharima (Blattodea), paličnjacima (Phasmida), uholažama (Dermaptera), prelonošcima (Embioptera), obalčarima (Plecoptera) i nekim manje poznatim redovima (Grylloblatodea i Mantophasmatodea). Ravnokrilci danas broje preko 29 000 opisanih vrsta rasprostranjenih na svim kontinentima osim Antarktike i u gotovo svim kopnenim ekosustavima osim na ledu i golim vrhovima planina. Druga najpoznatija velika kohorta kukaca su Holometabola kojima pripadaju kukci sa potpunom preobrazbom, primjerice leptiri (Lepidoptera), tulari (Trichoptera), dvokrilci (Diptera), kornjaši (Coleoptera) i opnokrilci (Hymenoptera) (Cigliano et al. 2022). Pretpostavlja se da je broj vrsta u stvarnosti mnogo veći, možda čak i dvostruko, tj. moglo bi se raditi o gotovo 60 000 vrsta. Posebno su raznolike tropske skupine ravnokrilaca; u ekvatorijalnom području našeg planeta pojavljuju se mnoge porodice i potporodice kojih u umjerenim područjima nema, kao što su primjerice Gryllacrididae (Cigliano et al. 2022). Budući da su stari preko 300 milijuna godina (Song et al. 2015), ravnokrilci su se do danas diferencirali u mnoge natporodice, porodice i potporodice skakavaca i zrikavaca.

Red ravnokrilaca dijeli se na dva podreda, Caelifera koji uključuje lažne rovce (natporodica Tridactyloidea), monaške skakavce (Tetrigoidea) i prave skakavce (Acridomorpha). Današnja podjela skakavaca i zrikavaca u dva podreda potječe još od Andera (1939). Ravnokrilci su hemimetabolični kukci, dakle pripadaju skupini sa drugim redovima koji imaju nepotpunu preobrazbu, od jaja preko nimfe do odraslog kukca (Rentz & Su 2003). Većina ravnokrilaca glasa se stridulacijom. Kod skakavaca, većina vrsta trlja nogu o prednje krilo, a kod zrikavaca većina vrsta trlja krila jedno o drugo.

Ravnokrilci, osim što se glasaju, posjeduju i timpanalne organe. Kod zrikavaca ovi se organi nalaze na prednjoj tibiji, odnosno na prednjem zadčanom kolutiću u skakavaca (Rentz 1978). Gotovo svi pripadnici reda ravnokrilaca imaju jake stražnje noge prilagođene za skakanje, ali kao i kod drugih pravila, iznimke postoje (Rentz & Su 2003).

Morfološka raznolikost skakavaca i zrikavaca je ogromna. Ako se pogleda samo veličina, u redu se pojavljuju vrste kojima je duljina odrasle jedinke svega nekoliko milimetara, ali i neki od najvećih kukaca na svijetu s tijelima duljim od 11,5 cm i rasponom krila većim od 22 cm.

Skakavci i zrikavci se od drugih redova kukaca razlikuju po tome što imaju kriptopleuron, a to znači da pronotum ne prekriva samo leđni, nego i bočne dijelove toraksa (Rentz & Su 2003). Kod fosilnih vrsta u sistematizaciji je važna venacija krila jer su to najčešće jedini dijelovi koji se u sedimentu očuvaju (Sharov 1968). Moderna klasifikacija skakavaca i zrikavaca bazirana je na kombinaciji molekularnih filogenija (Song et al. 2015), znanja o fosilima (Sharov 1968), kao i na velikim bazama podataka u kojima se nalaze opisi vrsta, fotografije tipskih jedinki, ali i taksonomski crteži određenih morfoloških obilježja (Cigliano et al. 2022).

Predmet ovog diplomskog je jedna mala skupina unutar porodice trnovratki (Tetrigidae). Trnovratke ili monaški skakavci pripadaju podredu Caelifera, a infraredu Acrididea, zajedno sa skupinom Acridomorpha koja uključuje prave skakavce, primjerice porodice običnih skakavaca (Acrididae), majmunolikih skakavaca (Eumastacidae), debelozačanih skakavaca (Pneumoridae), štapićastih skakavaca (Proscopiidae), otrovnih skakavaca (Pyrgomorphidae) ili tropskih listolikih skakavaca (Trigonopterygidae) (Cigliano et al. 2022). Kod trnovratki ili monaških skakavaca, poznati su vibrcijski signali (Benediktov 2014; Benediktov et al. 2020), ali još nije jasno čime taj isti zvuk koji proizvode i čuju (Kočárek et al. 2011).

1.2 OSNOVNE ZNAČAJKE TRNOVRATKI

Trnovratke ili monaški skakavci (Orthoptera: Tetrigidae) evolucijski su vrlo stara porodica ravnokrilaca koja se od drugih porodica skakavaca odvojila, prema molekularnom satu, u trijasu, prije nekih 250 milijuna godina (Song et al. 2015). Danas živeći većinom nastanjuju vlažna staništa uz rijeke i jezera, gdje se primarno hrane detritusom, algama i mahovinama te kao razlagači predstavljaju važnu kariku, pogotovo u tropskim ekosistemima (Kuřavova et al. 2017). Porodica je kozmopolitski rasprostranjena, a najveća raznolikost vrsta trnovratki je, kao i kod većine živog svijeta, zabilježena u tropskim područjima jugoistočne Azije i Južne Amerike (Hancock 1907). Broj vrsta trnovratki smanjuje se s povećanjem geografske širine, a nisu pronađene jedino na Antarktici i Novom Zelandu (Devriese 1996). Iako ne preferiraju sjeverna područja, neke vrste su cirkumpolarne i žive u polarnim krajevima, primjerice *Tetrix fuliginosa* (Zetterstedt, 1828) (Sergeev 2011).

Monaški skakavci danas su vrlo raznolika porodica (**slika 1**) koja uključuje oko 2000 vrsta podijeljenih u oko 400 rodova i 8 potporodica: Batrachideinae, Cladonotinae, Discotettiginae, Lophotettiginae, Metrodorinae, Scelimeninae, Tetriginae i Tripetalocerinae. (Cigliano et al. 2022). Njihova taksonomija u velikoj je mjeri zastarjela (Tumbrinck 2014; Devriese 1999); potporodice koje je 1887. ustanovio Ignacio Bolívar, odnosno koje je 1907. ustanovio Joseph Lane Hancock u velikoj su mjeri još uvijek važeće. Od tog se vremena gotovo ništa nije mijenjalo. Njihove podjele temelje se na homoplaziji, odnosno analogiji svojstava koja su više puta neovisno nastala. Ta su svojstva u početku bila korisna – sam Bolívar kazao je da ta podjela nije prirodna evolucijska podjela, nego ona koju nudi samo u svrhu lakše determinacije tako sitnih i kompliciranih skakavaca. U posljednjih 20 godina rade se paralelno filogenetska i sistematska morfološka istraživanja, pa su tako brojni rodovi prebacivani iz jedne potporodice u drugu, a neki su rodovi i porodice ukinuti. Tako je primjerice rod *Oxyphyllum* Hancock, 1909 prebačen iz Cladonotinae u Tetriginae (Skejo et al. 2019), *Bufonides* Bolívar, 1898 je iz potporodice Bufonidinae prebačen u Cladonotinae, a zatim iz Cladonotinae u potporodicu Batrachideinae (Tumbrinck & Skejo 2017; Storozhenko 2020).

Imena nekih vrsta bila su inspirirana raznim životinjama i mitskim bićima: primjerice *Gavialidium bufocrocodil* (Storozhenko & Dawwrueng, 2015), koji nije žaba, a zasigurno ne krokodil ili gavijal; ili rod *Falconius* Bolívar, 1898 koji je dobio ime po sokolu. *Discotettix belzebuth* (Serville, 1838), *Pterotettix asmodaeus* (Serville, 1838), *Pterotettix belphegor* (Serville, 1838) i *Holocerus lucifer* (Serville, 1838) dobili su imena po biblijskim demonima, a *Misythus gladiatrix* (Walker, 1871) po rijetkoj i egzotičnoj pojavi u starome Rimu – gladijatoricama.

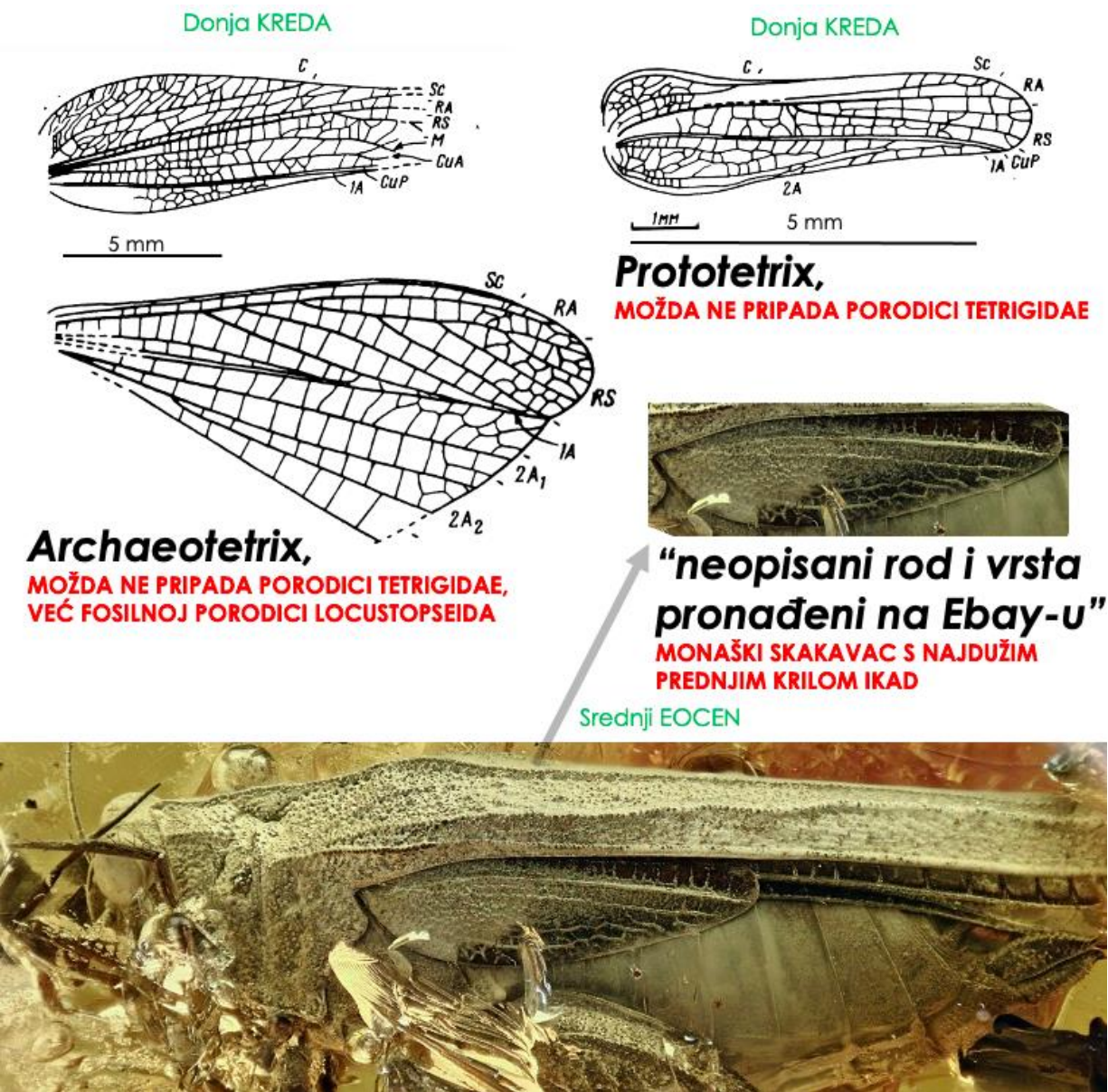


Slika 1. Raznolikost rodova porodice Tettigidae. Neki monaški skakavci su šareni i bodljikavi, neki su šareni i glatki, neki su jednobojni i naborani, neki žive na kori drveta, a neki uz rijeku. Većinu tropskih vrsta najčešće je moguće naći samo na uskom području (izvor: <https://www.inaturalist.org/>)

1.3 FOSILNI NALAZI TRNOVRATKI

Unatoč tome što nastanjuju vlažna staništa uz potoke, rijeke i jezera, u kakvom okolišu se inače može očekivati bogatstvo fosila (Gray 1988; Jell & Duncan 1986), fosilizirani primjerci monaških skakavaca iznimno su rijetki. Do danas je opisano samo 12 fosilnih vrsta iz 11 rodova. Šest rodova je poznato iz srednjeeocenskog (baltičkog) i ranomiocenskog (dominikanskog) jantara (Thomas et al. 2019). Sharov je 1968. pretpostavio da je predak Tetrigidae živio u srednjoj juri, prije oko 170 milijuna godina, a najstariji pronađeni fosilizirani primjerci koji su objavljeni (rodovi *Archaeotetrix* i *Prototetrix*) datiraju iz razdoblja donje krede (**slika 2**), a pronađeni su u vulkano-sedimentnim naslagama Turga formacije. Fosilne trnovratke imale su dulja krila nego današnji predstavnici porodice. Neki od najstarijih fosila koji se smatraju monaškim skakavcima imali su neobično dugačka krila. Dva roda iz krede imali su toliko duga krila da se danas sumnja u Sharovljevu determinaciju. Možda se radi o pripadnicima porodice Locustopseidae. I bez tih najstarijih trnovratki, fosili ukazuju na to da su neke vrste prije imale mnogo dulja krila nego što je to slučaj kod današnjih vrsta (Sharov 1968).

Uz kredske fosile tetrigida, postoje i trijaski, odnosno oni koji su starosti oko 210 milijuna godina, no oni još nisu objavljeni (Heads 2014; Thomas & Skejo, neobjavljeni podaci). Molekularna filogenija procjenjuje da je porodica stara 230 milijuna godina (Song et al. 2015).



Slika 2. Crteži prikazuju fosile iz krede (*Archaeotetrix locustopseiformis* Sharov, 1968 lijevo i *Prototetrix reductus* Sharov, 1968 desno) u sedimentu (izvor: Sharov 1968), a fotografije jantarni fosil (srednji eocen Baltika) neopisanog roda i vrste koji pripadaju potporodici Batrachideinae pronađen na Ebay-u (izvor: Ebay 2022).

1.4 SKAKAVCI VESLAČI

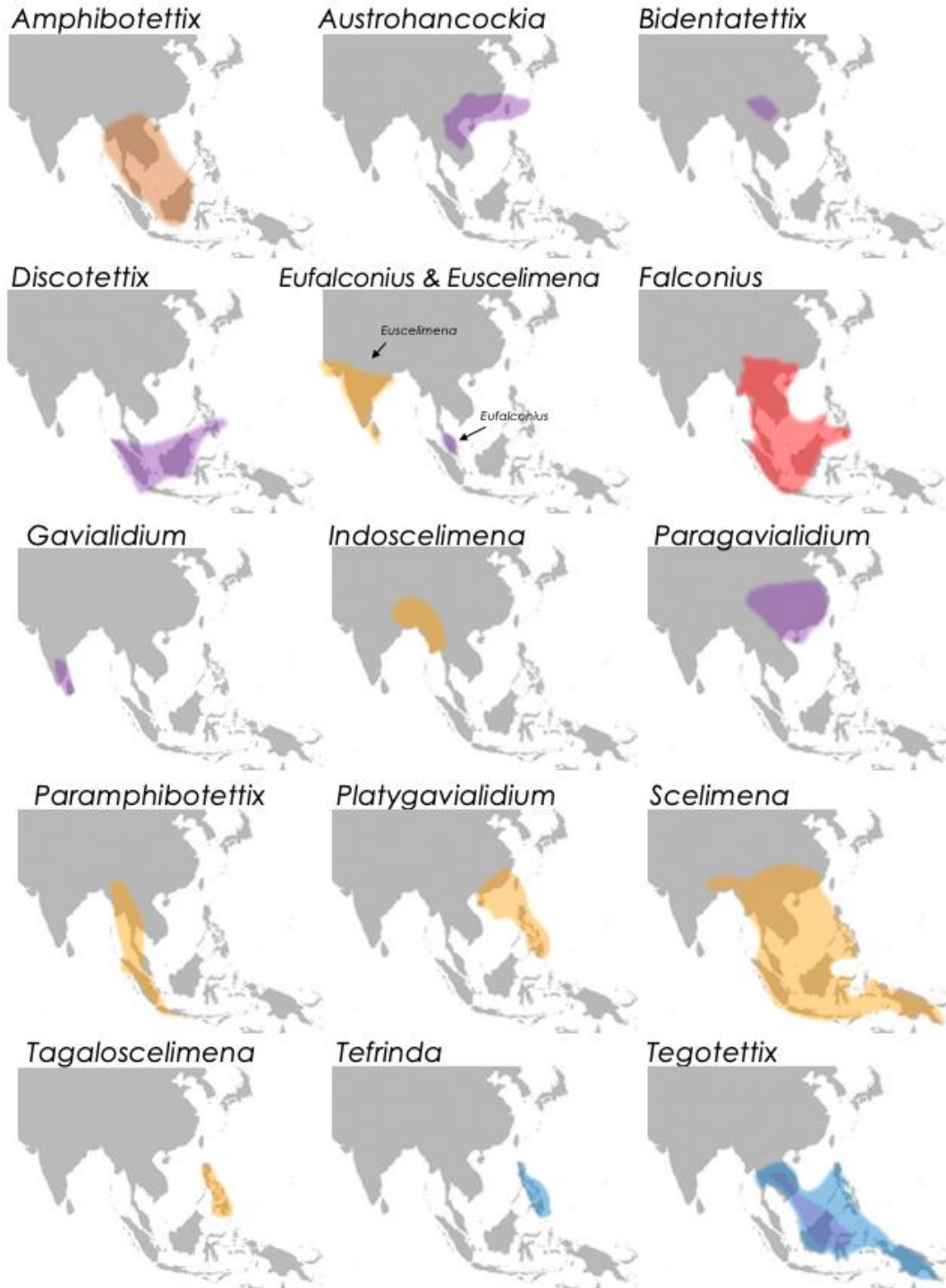
Skakavci veslači (Scelimeninae) jedna su od osam potporodica velike porodice Tetrigidae, a tipski rod karakteriziraju stražnje noge u obliku vesla te semiakvatički ili akvatički način života, a neke su vrste sposobne i roniti te plivati pod vodom (Hancock 1904). Kod vrste *Euscelimena harpago* Bhalerao i Paranjape (1993) otkrili su da jedinke provode pod vodom dugo vremena, a ne utapaju se jer ispod pronotuma koji prekriva čitav zadak skladište mjehuriće zraka. Osim što su rezervoar za kisik dok rone, mjehurići skakavcima veslačima služe kao svojevrsan hidrostatski organ (Bhalerao & Paranjape 1993). Potporodica sadrži 20-ak rodova i 100-tinjak vrsta (Muhammad et al. 2018). U njoj se nalaze i neki od najduljih i najbodljikavijih monaških skakavaca na svijetu, primjerice rodovi *Amphibotettix* Hancock, 1906, *Discotettix* Costa, 1864, *Scelimena* Serville, 1838, *Gavialidium* Saussure, 1862, *Paragavialidium* Zheng, 1994 i *Paramphibotettix* Günther, 1938. Nažalost, odnosi među rodovima i vrstama ove potporodice još nisu do kraja razjašnjeni (Chen et al. 2018; Adžić et al. 2020). Rasprostranjeni su u Jugoistočnoj Aziji i na pripadajućim otocima (**slika 3**). Rodu *Amphibotettix* pripadaju tri vrste duguljastih skakavaca veslača koji imaju izduženi FM. Pripadnici ovog roda žive na Borneu, na Malezijskom poluotoku i na Tajlandu. *Bidentatettix* je rod koji uključuje dvije jako „nazubljene“ vrste iz Yunnana i Vijetnama, koje najvjerojatnije žive na kori drveća.

Ignacio Bolívar je 1877. godine opisao potporodicu Scelimeninae (skakavce veslače) kao onu koja objedinjuje sve rodove koji na pronotumu imaju bočne bodlje. Joseph Lane Hancock je 1907. uz ostale Tetrigidae opisao i nekoliko novih rodova i vrsta te ih svrstao u potporodicu Scelimeninae. Klaus Günther je 1838. revidirao porodicu i također opisao nekoliko novih rodova i vrsta. Do 90-ih godina prošlog stoljeća još je nekolicina autora opisala desetak rodova. Od 90-ih godina do danas kineski tim (Zheng, Deng) intenzivno opisuje mnoge nove rodove i vrste iz Kine. Skejo (2016) predlaže da su Discotettiginae sinonim od Scelimeninae jer rod *Discotettix*, tipski rod potporodice Discotettiginae, zapravo pripada potporodici Scelimeninae (Muhammad et al. 2018). Prije nekoliko godina ustanovljeno je da su bodlje svojstvo koje je neovisno nastalo više puta, odnosno zna se da više skupina porodice Tetrigidae posjeduje bodlje, stoga je danas u potporodici Scelimeninae ostao samo tribus Scelimenini. Potporodicu je potrebno definirati prema saznanjima

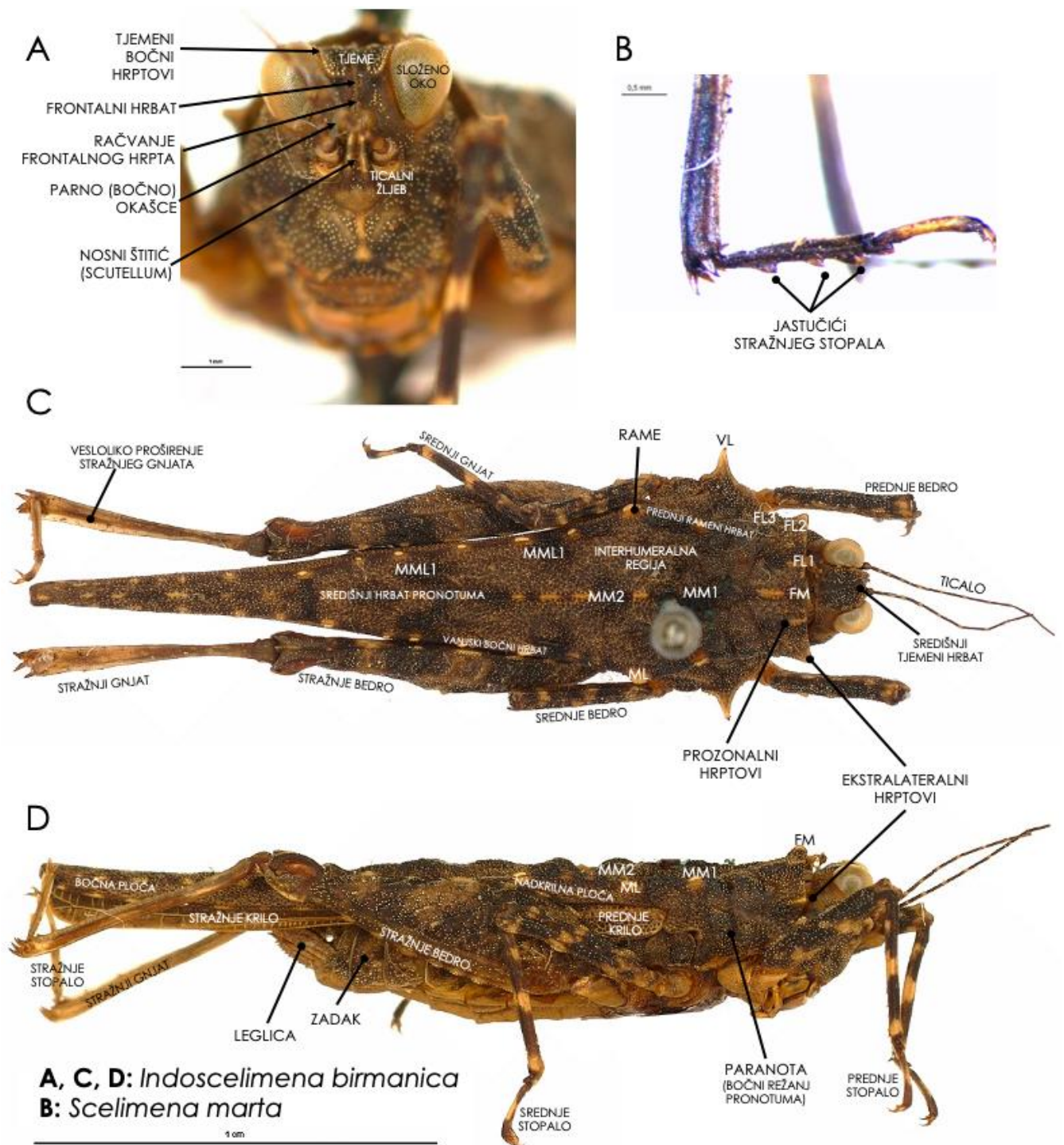
koji su rodovi srodni tipskom rodu, rodu *Scelimena* (Adžić et al. 2020). To je tribus velikih, dugokrilih skakavaca veslača, poput rodova *Scelimena*, *Gavialidium*, *Paragavialidium* ili *Discotettix*. Iz potporodice Scelimeninae neki su rodovi izbačeni, poput rodova *Criotettix* Bolívar, 1887, *Eucriotettix* Hebard, 1930 i *Bolivaritettix* Günther, 1939, za koje se smatra da pripadaju novoj, zasad neopisanoj potporodici (Muhammad et al. 2018; Storozhenko & Pushkar 2017; Skejo & Bertner 2017).

Neka molekularna istraživanja pokazuju da potporodica Scelimeninae nije sasvim točno definirana (Adžić 2020; Chen et al. 2018). Pošto je dokazano da su bočne bodlje pronotuma posljedica homoplazije, postalo je jasno da je to svojstvo neupotrebljivo u taksonomiji. Ono što je potrebno promatrati su svojstva sinapomorfije, odnosno svojstva koja su naslijeđena od pretka. Jedno od prvih svojstava koja dokazano odlikuju Scelimeninae je set prozonalnih projekcija (FM, MM, PM, MML, ML) koje se u svakom rodu dobro razaznaju, ali među rodovima variraju duljinom i rasporedom (Muhammad et al. 2018) (**slika 4**).

Jedno molekularno istraživanje pokazuje da bi neki rodovi potporodice Cladonotinae, poput roda *Austrohancockia* Günther, 1938, mogli pripadati potporodici Scelimeninae, no to dosad nikada nije morfološki provjereno.



Slika 3. Geografska rasprostranjenost svih rodova trenutno svrstanih u tribus Scelimenini. Samo rod *Austrohancockia* pripada sasvim drugoj potporodici (Cladonotinae). Najšire rasprostranjeni rod je *Scelimena*, dok je najuže rasprostranjen rod *Bidentatettix*. Na vulkanskom otoku Sulawesi pojavljuju se samo dva roda: *Scelimena* i *Tegotettix*. Boje odgovaraju trima velikim grupama iz rezultata. (izvor: orthoptera.speciesfile.org/)



Slika 4. Morfologija osnovnih dijelova glave, pronotuma i nogu na primjeru vrsta *Scelimena marta* i *Indoscelimena birmanica*. Karakteristična prilagodba na (semi)akvatički način života je stražnji gnjat proširen prema stopalu, koji služi kao veslo za potiskivanje životinje prilikom plivanja kroz vodu. (izvor: orthoptera.speciesfile.org/)

2 HIPOTEZE I CILJEVI

Kako bi se pobliže prikazao evolucijski odnos rodova, prije izrade analiza uzete su sljedeće pretpostavke: potporodica Scelimeninae i tribus Scelimenini su monofiletske i holofiletske kategorije, postoji preko 50 varijabilnih morfoloških svojstava koja se mogu egzaktno numerički kodirati u matricu svojstava i stanja te da svojstva karakteristična za rodove tribusa Scelimenini predstavljaju apomorfije; pretpostavlja se da je na temelju detaljne matrice istih svojstava i njihovih stanja moguće rekonstruirati evolucijske odnose. Također pretpostavlja se da je svaka postojeća vrsta dobro definirana te da svi tipove neke vrste sigurno predstavljaju istu vrstu.

Cilj ovog rada je, uz gore navedene pretpostavke, klasičnim kladističkim i filogenetskim metodama rekonstruirati evolucijske odnose između rodova potporodice Scelimeninae na temelju morfoloških svojstava i svih dostupnih sekvenci mitohondrijskih genoma. Specifični ciljevi rada su (i) odrediti položaj roda *Scelimena* kao tipskog roda u stablu, (ii) odrediti koji su rodovi pravi pripadnici tribusa Scelimenini, (iii) utvrditi međusobne odnose rodova kojima noge nisu preoblikovane u vesla za plivanje, (iv) odrediti kojem je rodu srodan rod *Discotettix*, (v) odrediti je li rod *Austrohncockia* bliži potporodici Scelimeninae ili Cladonotinae, (vi) utvrditi biogeografsku pripadnost svih rodova tribusa Scelimenini te (vii) utvrditi koja su svojstva pleziomorfije, koja sinapomorfije, a koja homoplazije u skakavaca veslača.

3 MATERIJALI

3.1 PROUČAVANA SKUPINA I PODRUČJE

Potporodica Scelimeninae uključuje monaške skakavce kojima se bočna okašca i tjemeni žljebovi nalaze relativno nisko na licu, koji imaju uvučen prednji brid tjemena te posjeduju specifičnu organizaciju pronotalnih produžetaka. Nastanjuje područje jugoistočne Azije (Indokina, Indija) i pripadajuće otoke (Šri Lanka, Tajvan, Sumatra, Java, Borneo, Sulawesi, Filipini, Nova Gvineja) (Cigliano et al. 2022) (**slika 3**). U ovom radu promatrala se evolucija jedinog tribusa potporodice, tribusa Scelimenini, koji uključuje niže navedene rodove, za koje je navedena tipska vrsta, broj vrsta te rasprostranjenost.

Rod *Amphibotettix* Hancock, 1906 (tipska vrsta *Amphibotettix longipes* Hancock, 1906), 3 vrste (Borneo, Malajski poluotok i Tajland);

Rod *Austrohancockia* Günther, 1938 (tipska vrsta *Hancockia kwangtungensis* Tinkham, 1936), 19 vrsta (Vijetnam, Laos, NR Kina, R Kina, južnojapanski otočići);

Rod *Bidentatettix* Zheng, 1992 (tipska vrsta *Bidentatettix yunnanensis* Zheng, 1992), 2 vrste (južna Kina i sjeverni Vijetnam);

Rod *Discotettix* Costa, 1864 (tipska vrsta *Discotettix armatus* Costa, 1864 = *D. belzebuth* (Serville, 1838)), 6 vrsta (Malajski poluotok, Sumatra, Borneo, Filipini);

Rod *Eufalconius* Günther, 1938 (tipska vrsta *Eufalconius pendleburyi* Günther, 1938), 1 vrsta (Malajski poluotok);

Rod *Euscelimena* Günther, 1938 (tipska vrsta *Scelymena gavialis* Saussure, 1862), 3 vrste (Pakistan, Indija i Šri Lanka);

Rod *Falconius* Bolívar, 1898 (tipska vrsta *Criotettix clavitarsis* Bolívar, 1887), 21 vrsta (NR Kina, Indokina, Malajski poluotok, Sumatra, Java, Borneo, Filipini);

Rod **Gavialidium** Saussure, 1862 (tipska vrsta *Scelymena crocodilus* Saussure, 1862), 2 vrste (Indija i Šri Lanka);

Rod **Indoscelimena** Günther, 1938 (tipska vrsta *Eugavialidium flavopictum* Bolívar, 1909), 6 vrsta (Indija i Indokina);

Rod **Paragavialidium** Zheng, 1994 (tipska vrsta *Paragavialidium curvispinum* Zheng, 1994), 15 vrsta (NR Kina);

Rod **Paramphibotettix** Günther, 1938 (tipska vrsta *Scelimena sanguinolenta* Bolívar, 1877), 3 vrste (Java, Sumatra, Mjanmar);

Rod **Platygavialidium** Günther, 1938 (tipska vrsta *Eugavialidium formosanum* Tinkham, 1936), 5 vrsta (Tajvan, PR Kina, Filipini);

Rod **Scelimena** Serville, 1838 (tipska vrsta *Tetrix producta* Serville, 1838 = *Scelimena producta producta* (Serville, 1838)), 25 vrsta (Indokina, Indonezija, Malezija, Sumatra, Java, Borneo, Sulawesi, Nova Gvineja);

Rod **Tagaloscelimena** Günther, 1938 (tipska vrsta *Gavialidium aurivillii* Bolívar, 1887), 2 vrste (Filipini);

Rod **Tefrinda** Bolívar, 1906 (tipska vrsta *Tettix palpatus* Stål, 1877 = *Tefrinda palpata* Stål, 1877), 1 vrsta (Filipini);

Rod **Tegotettix** Hancock, 1913 (tipska vrsta *Tegotettix armatus* Hancock 1913), 3 vrste (Sulawesi, Borneo, Indokina, Filipini i Nova Gvineja).

3.2 TIPSKE JEDINKE

Orthoptera Species File (<http://orthoptera.speciesfile.org/>) svjetska je taksonomska baza skakavaca i zrikavaca na kojoj se nalaze visokokvalitetne fotografije tipskih primjeraka (holotipova, lektotipova, sintipova, neotipova), kao i crteži tipskih primjeraka. Bez visokokvalitetnih fotografija tipskih primjeraka u moderno vrijeme nije moguće baviti se taksonomijom jer je u suprotnom neke detalje nemoguće promatrati. Uz svaku tipsku jedinku u Excel tablici stavio sam link na kvalitetne fotografije odozgo, sa strane i sprijeda, kako bi analiza bila ponovljiva u vidu da druga osoba točno može provjeriti koji sam dio i kako kodirao.

Primarno sam promatrao **holotip** (jedna jedinka po kojoj je vrsta opisana i koja je nomenklaturalno „nositelj imena vrste“). Jedinke koje uz holotip ulaze u opis zovu se **paratipovi** i one nisu nositelji imena, ali mogu ponuditi mnoge korisne informacije, poput morfoloških karakteristika koje holotip nema. U prošlosti nisu postojali holotipovi i paratipovi, već se uz opis prilagalo po nekoliko jedinki zajedno, koje se u tom slučaju zovu **sintipovi**. Kod problema u taksonomiji i zbog nepostojeće jedne referentne jedinice, od postojećih sintipova nekad se odabere jedan, koji se u tom slučaju zove **lektotip**, te on od tada ima vrijednost holotipa, tj. sam je „nositelj imena“. U slučaju gubitka svih tipskih jedinki, a ako postoji problem sa definicijom neke vrste, odabire se sasvim nova jedinka, nazvana **neotip**, koja također vrijedi kao holotip. **Tipski lokalitet** onaj je lokalitet s kojeg je holotip, sintipovi ili lektotip sakupljen, a kod izbora neotipa pazi se da on bude s mjesta što bliže originalnom tipskom lokalitetu.

3.3 MATRICA SVOJSTAVA I STANJA

Nakon što sam pripremio tablicu metapodataka tipskih i netipskih primjeraka koja uključuje vrste svih rodova koji pripadaju skakavcima veslačima, a kako bih što točnije dočarao odnose između njih, pripremio sam matricu svojstava i stanja. Kako bi se kladistička analiza pravilno provela, potrebno je prethodno prirediti matricu svojstava i stanja u numeričkom zapisu (Henning 1999). Potrebno je odabrati svojte koje će se kodirati, a potom je potrebno za svako svojstvo vidjeti razdiobu njegovih stanja kako bi se stanja što bolje numerički kodirala (Mayr 1974). Najprije sam prema literaturi priredio listu od 50 svojstva koja su se do sada promatrala u taksonomiji skakavaca veslača (Muhammad et al. 2018; Tumbrinck 2014; Bolívar 1887; Hancock 1907; Günther 1938), nakon čega sam egzaktno provjerio prema varijabilnosti seta podataka na koji način je svojstvo najtočnije kodirati. Stoga je kod nekih svojstava korištena binarna skala za kodiranje (gdje primjerice 0 označava odsutnost, a 1 prisutnost), a kod drugih skala koja sadrži više od dva svojstva (primjerice 0, 1, 2, 3). Svojstva i njima pripadajuća stanja podijeljena su u tri velike grupe s obzirom na to koji se dio životinje gledaju. Konačna matrica svojstava i stanja sadrži 15 svojstava vezanih uz morfologiju glave, 34 svojstva vezana uz morfologiju pronotuma i krila, te 12 svojstava vezanih uz morfologiju nogu (bedra, gnjata i stopala).

Najprije sam priredio tablicu u kojoj je za svaku jedinku kodirano svako svojstvo. Kako neki muzejski primjerci nemaju neke dijelove tijela, svojstvo sam kodirao upitnikom („?”), a ukoliko je kodirano svojstvo prisutno samo kod jednog spola, kod drugog spola nije, stavljena je oznaka N/A (eng. *Not applicable*, nije primjenjivo). Nakon što sam kodirao matricu za sve jedinke (**prilog 1**), uvidio sam da sve jedinke pripadaju istim vrstama, tj. da nema razlike u sekvencama između različitih tipskih jedinki. Nakon potvrde da tipske jedinke pripadaju istoj vrsti, izradio sam kondenziranu matricu (**tablica 1**) u kojoj svaka vrsta ima svoju jedinstvenu sekvencu. Obradeno je i nekoliko vrsta čije tipske jedinke nisu očuvane ili dostupne na uvid, ali kako su vrste relevantne za interpretaciju evolucije skakavaca veslača, svojstva sam određivao prema dostupnim jedinkama za koje stručnjaci smatraju da pripadaju navedenoj vrsti.

Niže je izlistano svih 50 svojstva i njima pripadajućih stanja korištenih u analizi. Ukoliko neko svojstvo nije bilo moguće kodirati jednoznačno, kodirano je kao dvoznačno (npr. 0/1).

3.4 MORFOLOŠKA SVOJSTVA I NJIHOVA STANJA

SVOJSTVA GLAVE (svojstva 1. - 15.)

1. Gdje se nalazi račvanje frontalnog hrpta (lat. *frontal costa*)?

0 = nalazi se u razini čela (hrbat iznad račvanja je kraći od 1/6 visine oka), 1 = nalazi se između očiju (hrbat iznad račvanja dug je kao 1/3 do 2/3 visine oka), 2 = nalazi se u razini donjeg ruba oka (hrbat je dug koliko i visina oka ili dulji);

2. Kolika je širina nosnog štitića (lat. *scutellum*) naspram stručka (lat. *scapus*)?

0 = otprilike je iste širine kao stručak/usad, 1 = uži je od stručka, 2 = širi je od stručka;

3. Gdje se nalazi ticalni žlijeb?

0 = donji rub žlijeba nalazi se iznad donjeg ruba oka, 1 = gornji rub nalazi se nešto iznad ili na razini donjeg ruba oka, a donji rub je ispod donjeg ruba oka, 2 = gornji rub žlijeba nalazi se ispod donjeg ruba oka;

4. Gdje se nalaze parna (bočna) okašca?

0 = nalaze se između složenih očiju, 1 = nalaze se u razini donjih rubova složenih očiju ili ispod te razine;

5. Gdje se nalazi gornji rub složenog oka u odnosu na tjeme?

0 = gornji rub je ispod razine tjemena, pa se tjeme u lateralnom pogledu jasno vidi iznad očiju, 1 = gornji rub strši iznad vrha tjemena, pa tjeme nije vidljivo u lateralnom pogledu;

6. Koliko antenomera ima ticalo?

0=12–16, 1= > 20;

7. Kakav je oblik ticala?

0 = nitasta su, 1 = kijačasta su;

8. Koji je omjer duljine i širine srednjih antenomera?

0= <4, 1= >5;

9. Kakvi su bridovi ticala?

0 = glatki su, 1 = pilasti;

10. Kolika je širina tjemena između očiju odozgo?

0 =tjeme je uže od jednog oka, 1 = tjeme je jednake širine kao oko, 2 = šire od oka;

11. Kakvi su tjemeni bočni hrptovi (rogovi) gledani sprijeda?

0 = gotovo su nevidljivi, 1 = prisutni su kao mali rogovi čija visina ne prelazi oko, 2 = prisutni su kao visoki rogovi koji se jasno izdižu iznad tjemena;

12. Kakav je središnji tjemeni hrbat odozgo?

0 = reduciran je i nevidljiv, 1 = jasno vidljiv;

13. Gdje se nalazi prednji brid tjemena u odnosu na oko, gledano odozgo?

0 = u razini je očiju, 1 = uvučen je;

14. Jesu li usni palpi lopatasti?

0 = nisu, 1 = jesu;

15. Kakav je prednji rub čela?

0 = ravan (izrezan), 1 = zaobljen;

SVOJSTVA PRONOTUMA (svojstva 16. - 39.)

16. Koliki je omjer duljine između najistaknutijih dijelova ramena (eng. *humeral angles*) i širine područja između prozonalnih hrptova?

0 = 2–2,5, 1 = 2,6–2,9, 2 = 3,0–3,4, 3 = >3,5;

17. Kakav je oblik prednjeg ruba pronotuma?

0 = zaobljen je ili trokutast (U ili V oblika je), 1 = ravan je, odnosno izrezan (I oblika je), 2 = ravan je, ali se produžuje u FM;

18. Kakvi su prozonalni hrptovi (lat. *carinae prozonae*)?

0 = neprimjetni su, 1 = vidljivi su kao jednostavni glatki hrbat, 2 = naborani su, ali nemaju FL1 produžetak („zub“), 3 = naborani su i imaju FL1 produžetak;

19. U kojem su odnosu smjerovi prozonalnih hrptova?

0 = paralelni su ili blago divergiraju prema kraju, 1 = konvergiraju prema kraju;

20. Kakvi su ekstralateralni hrptovi (lat. *carinae extralaterales*)?

0 = neprimjetni su, 1 = prisutni kao glatki hrbat, 2 = naborani su, ali bez FL2 produžetaka, 3 = jako su naborani, a FL2 su prisutni kao blage uzvisine, 4 = jako su naborani, a FL2 prisutni kao visoki produžeci;

21. Kakav je FL3 produžetak?

0 = nedostaje. 1 = prisutan je kao slaba uzvisina, 2 = prisutan je kao mali trn;

22. Kakav je središnji hrbat (lat. *carina medialis*)?

0 = neprimjetan je, 1 = vidljiv je, ali ne nosi produžetke, 2 = izražen je duž cijelog pronotuma te nosi produžetke različitih veličina;

23. Kakav je FM produžetak pronotuma?

0 = nedostaje, 1 = prisutan je kao slaba uzvisina, 2 = prisutan je kao dugi produžetak;

24. Kakvi su MM produžeci?

0 = nedostaju, 1 = prisutni su kao slabe uzvisine, 2 = prisutni su kao tuberkuli, 3 = prisutni su kao trokutasti produžeci ili trnovi;

25. Kakav je FM produžetak u usporedbi s MM produžecima?

0 = FM ili MM nedostaju, 1 = FM je niži od najvišeg MM, 2 = FM je viši od najvišeg MM;

26. Kakvi su mediolateralni produžeci?

0 = nedostaju, 1 = prisutni su kao slabe uzvisine, 2 = prisutni su kao tuberkuli, 3 = prisutni su kao trokutasti produžeci ili trnovi;

27. Kakvi su MML2 produžeci u usporedbi s ostalim mediolateralnim produžecima?

0 = MML2 nedostaju, 1 = MML2 su prisutni samo kao malene uzvisine, 2 = MML2 su prisutni kao bradavičaste izrasline više od mediolateralnih produžetaka ($MML2 >$ najdulji PML/MML), 3 = MML2 su prisutni kao visoki produžeci, jednaki ili viši od ostalih mediolateralnih produžetaka ($MML2 \leq$ najdulji PML/MML);

28. Kakvi su medijalni produžeci (FM i/ili MM) u usporedbi s metamediolateralnim (MML) produžecima?

0 = MM nedostaju, 1 = MM-ovi su prisutni kao slabe uzvisine, tako da je najviši MM ili FM viši od najvišeg MML, 2 = MM su prisutni kao bradavičaste izrasline, tako da je najviši MM ili FM opet viši od najvišeg MML, 3 = MM su prisutni kao dugi produžeci, tako da je najviši MM ili FM jednako dug ili niži od najvišeg MML;

29. Vide li se rameni kutovi (*humeral angle*) sprijeda?

0 = ne vide se, 1 = dobro su vidljivi;

30. Kakvi su ML produžeci ramenih kutova?

0 = nedostaju, 1 = prisutni su kao male izrasline, 2 = prisutni su kao trokutasti produžeci ili „zubici“;

31. Kakav je oblik međuramenog hrpta (lat. *carina interhumeralis*)?

0 = nezamijetljiv je, 1 = gotovo nevidljiv zbog MML1 produžetaka, 2 = dobro vidljiv;

32. Kakav je oblik natkrilne ploče (lat. *regio infrascapularis*)?

0 = vrlo je uska i gotovo neprimjetna, 1 = jasno je vidljiva i ima paralelne rubovime, 2 = dobro je vidljiva;

33. Kakva je bočna ploča (lat. *regio lateralis*) pronotuma u usporedbi s natkrilnom pločom?

0 = uža je od natkrilne ploče, 1 = jednako su široke, 2 = šira je od natkrilne ploče;

34. Kakvi su prednji rameni, (stražnji) rameni i bočni hrptovi pronotuma?

0 = glatki su, 1 = naborani su, ali ne nose produžetke, 2 = naborani su i nose trokutaste ili trnovite produžetke;

35. Kakve su bočne paranotalne bodlje (VL produžeci)?

0 = nedostaju, 1 = kratke su i tupe, 2 = oštre su i/ili pilaste;

36. Kakav je oblik paranota (bočni režnjevi pronotuma)?

0 = četvrtasti, 1 = trokutasti;

37. Kakve je tekstone površina pronotuma između hrptova i produžetaka?

0 = glatka je, fino granulirana, 1 = gruba je, prekrivena bradavicama, 2 = gruba je, s mrežastim uzvisinama;

38. Kolika je duljina pronotuma?

0 = 5–10 mm, 1 = 10–16 mm, 2 = 16–25 mm, 3 => 25 mm;

39. Kakva su krila?

0 = jasno se vide, 1 = djelomično su prekrivena pronotumom, 2 = potpuno su prekrivena pronotumom ili nedostaju;

SVOJSTVA NOGU (svojstva 40. - 50.)

40. Kakav je oblik leđnog hrpta prednjeg bedra (lat. *femur*)?

0 = nema hrpta, nego se na leđnoj strani nalazi jarak, 1 = i leđni i trbušni hrbat imaju glatki, ravni i neprekinuti rub, 2 = i leđni i trbušni hrptovi su glatki, ali valoviti, 3 = i leđni i trbušni hrbat nose nekoliko malih zubaca, 4 = i leđni i trbušni hrbat vrlo su nazubljeni, s dva ili više većih trokutastih „zuba“;

41. Kakav je oblik leđnog hrpta srednjeg bedra?

0 = nema hrpta, nego se na leđnoj strani nalazi jarak, 1 = i leđni i trbušni hrbat imaju glatki, ravni i neprekinuti rub, 2 = i leđni i trbušni hrptovi su glatki, ali valoviti, 3 = i leđni i trbušni hrbat nose nekoliko malih zubaca, 4 = i leđni i trbušni hrbat vrlo su nazubljeni, s dva ili više većih trokutastih „zuba“;

42. Kakav je gornji (dorzalni) rub stražnjeg bedra?

0 = gladak je, s neprekinutim hrptovima, 1 = valovit je, fino je nazubljen ili s nekoliko manjih zubaca, 2 = vrlo je nazubljen, s nekoliko (ili mnogo) većih „zuba“;

43. Kakav je donji (ventralni) rub stražnjeg bedra?

0 = gladak je, s neprekinutim hrptovima, 1 = valovit je, fino je nazubljen ili s nekoliko manjih zubaca, 2 = vrlo je nazubljen, s nekoliko (ili mnogo) većih „zubiju“;

44. Kakva je površina stražnjeg bedra?

0 = ima jasne glatke vanjske i unutarnje hrptove, 1 = ima grube vanjske i unutarnje hrptove, ponekad s malim produžecima, 1 = ima više ili manje jasne vanjske hrptove, a na mjestu unutarnjih hrptova nalaze se nepravilni mrežasti oblici sa velikim produžecima;

45. Kakav je vanjski i unutarnji brid stražnjeg gnjata (lat. *tibia*)?

0 = gladak je, 1 = ima male zube, ali većih nema, 2 = ima male zube te 8 ili manje velikih „zuba“ na svakom bridu, 3 = ima male „zube“ te 10 velikih „zuba“ na svakom bridu;

46. Kakav je oblik kaudalnog dijela stražnjeg gnjata?

0 = blago je proširen prema spoju sa stopalom, 1 = vrlo je širok;

47. Kakav je oblik prvog članka stražnjeg stopala (lat. *tarsus*)?

0 = članak je dugačak i vitak, 1 = članak je, gledano odozgo, oblika vesla;

48. Usporedba duljine prvog i posljednjeg članka stražnjeg stopala.

0 = prvi članak je dulji od posljednjeg, 1 = prvi i zadnji članak približno su jednake duljine;

49. Je li u ženke posljednji članak stražnjeg stopala nabrekao?

0 = jest, 1 = nije;

50. Kakvi su jastučići (lat. *pulvilli*) prvog članka stražnjeg stopala?

0 = obli su, 1 = oštri su.

Tablica 1. Kondenzirana matrica svojstava u kojoj se za svaku vrstu nalazi jedna sekvenca. Rodovi i vrste izlistani su abecednim redom, a svojstva (vidi listu) i njihova stanja napisani su u numeričkom obliku prema kodiranju prikazanom gore u popisu svojstava i stanja. Crvenom bojom označene su vanjske grupe.

	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	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50				
1 <i>Amphibotettix longipes</i>	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	1	0	3	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1		
2 <i>Amphibotettix hafizhai</i>	2	0	2	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	1	0	3	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1			
3 <i>Austrohancockia kwangtungensis</i>	2	0	2	1	1	0	0	1	0	0	2	1	1	0	0	3	1	2	0	2	1	2	1	3	1	2	1	2	1	2	1	1	2	1	3	0	2	1	1	2	1	2	4	4	2	1	2	2	0	0	0	1		
4 <i>Austrohancockia orlovi</i>	2	0	2	1	1	0	0	0	3	1	2	0	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	0	2	1	1	2	1	2	1	2	4	4	2	1	2	2	0	0	0	1		
5 <i>Bidentatettix yunnanensis</i>	2	0	2	1	1	0	0	0	3	1	2	0	2	2	0	0	1	1	3	2	3	1	2	1	1	2	1	2	1	2	1	2	2	0	4	4	2	2	2	2	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	1		
6 <i>Bidentatettix gorochovi</i>	2	0	2	1	1	0	0	0	3	1	2	0	2	0	0	1	1	3	2	3	1	2	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	2	0	4	4	2	2	2	2	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	1		
7 <i>Discotettix belzebuth</i>	2	1	2	1	1	0	0	0	3	2	3	1	3	2	2	3	1	3	2	2	3	1	3	2	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	0	4	4	1	1	1	2	0	0	0	1				
8 <i>Discotettix scabridus</i>	2	1	2	1	1	0	0	0	3	2	3	1	3	2	2	1	2	1	3	2	2	1	2	1	3	2	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	0	4	4	2	1	2	2	0	0	0	1			
9 <i>Discotettix selysi</i>	2	1	2	1	1	0	0	0	3	2	3	1	3	2	2	2	2	3	2	2	2	3	2	2	1	2	1	1	1	2	2	1	2	1	0	4	4	2	0	1	2	2	0	0	0	1	1	1	2	0	0	1		
10 <i>Eufalconius pendleburyi</i>	2	0	2	1	1	0	0	0	3	1	3	0	3	2	2	1	3	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	3	0	2	1	1	2	1	1	4	4	2	1	1	2	0	0	0	1	1	1	0	1		
11 <i>Euscelimena gavialis</i>	2	0	2	1	1	0	1	0	1	2	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	0	2	1	0	3	0	2	3	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1			
12 <i>Euscelimena harpago</i>	2	1	2	1	1	0	1	3	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	0	2	1	1	0	3	0	2	3	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1		
13 <i>Euscelimena logani</i>	2	0	2	1	1	0	1	3	1	1	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	0	2	1	0	3	0	2	3	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1			
14 <i>Falconius bedoti</i>	1	0	2	0	1	0	0	2	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	0	2	1	1	2	0	4	3	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1		
15 <i>Falconius clavatus</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	0	2	1	0	2	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1			
16 <i>Falconius clavivarsis</i>	1	1	1	0	1	0	0	2	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	2	0	2	1	0	2	1	1	2	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1		
17 <i>Falconius deceptor</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	0	2	1	0	1	2	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1			
18 <i>Falconius inaequalis</i>	1	1	1	0	1	0	0	2	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	0	1	1	1	2	0	3	2	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1		
19 <i>Falconius pseudoclavivarsis</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	0	2	1	0	1	2	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1			
20 <i>Gavialidium carli</i>	2	0	2	1	1	0	0	3	1	2	0	2	2	0	0	1	1	3	2	3	1	2	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	0	4	4	2	2	2	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	1		
21 <i>Gavialidium crocodilum</i>	2	1	2	1	0	0	0	2	1	2	0	2	2	0	0	1	1	3	2	3	1	2	1	1	2	1	1	2	1	2	1	2	2	0	4	4	1	1	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1			
22 <i>Indoscelimena birmanica</i>	2	1	2	1	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	2	1	1	3	0	2	2	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	
23 <i>Indoscelimena flavopicta</i>	2	0	2	1	1	0	0	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	0	2	1	0	1	3	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1			
24 <i>Indoscelimena india</i>	?	0	2	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	2	0	2	1	0	1	3	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	
25 <i>Paragavialidium nodiferum</i>	2	0	2	1	1	0	0	2	1	3	0	2	1	3	0	2	1	3	2	3	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	2	1	2	0	4	4	2	1	2	1	2	0	0	0	1	1	0	0	1		
26 <i>Paragavialidium serrimarginis</i>	2	0	2	1	1	0	0	3	1	3	0	4	2	2	1	3	1	3	3	1	2	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	0	4	4	2	1	2	0	4	4	2	1	2	0	0	0	1	1	0	0	1		
27 <i>Paramphibotettix sanguinolentus</i>	2	1	2	1	1	0	0	1	2	1	0	3	2	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	2	0	2	1	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	
28 <i>Platygavialidium dentifer</i>	2	0	2	1	1	0	0	3	1	2	0	2	1	1	1	1	1	2	0	2	1	1	2	0	2	1	1	1	2	0	2	1	1	2	0	3	4	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	
29 <i>Platygavialidium formosanum</i>	2	1	2	1	1	0	0	2	1	2	0	2	1	1	1	0	1	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	2	0	3	2	1	1	2	0	3	2	1	1	0	0	0	1	0	0	1		
30 <i>Platygavialidium kraussi</i>	2	0	2	1	1	0	0	2	1	2	0	2	1	1	1	1	1	2	0	2	1	1	1	3	2	0	2	1	1	2	0	4	4	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	
31 <i>Platygavialidium sinicum</i>	2	0	2	1	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	1	1	1	2	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	2	1	1	2	0	3	2	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	
32 <i>Scelimena bellula</i>	2	0	2	1	1	0	0	1	1	2	0	3	2	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	2	1	0	3	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	
33 <i>Scelimena celebica</i>	2	?	2	1	1	0	0	1	1	2	0	2	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	2	1	0	3	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1		
34 <i>Scelimena discalis</i>	2	0	2	1	1	0	0	1	1	2	0	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	2	1	1	3	0	3	1	1	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1		
35 <i>Scelimena eremita</i>	2	0	2	1	1	0	0	3	1	2	0	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	0	2	1	1	3	0	3	2	1	?	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
36 <i>Scelimena gombakensis</i>	2	0	2	1	1	0	0	1	1	2	0	2	2	1	1																																							

4 METODE

4.1 MOLEKULARNA ANALIZA

Iz baze NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) preuzeo sam sve poznate sekvence mitohondrijskih genoma vrsta potporodice Tetrigidae u FASTA formatu (**tablica 2**), a njihove kodove iz dosad objavljenih radova, te ih unio u Excel tablicu. Potom sam FASTA sekvence unio u mrežni program za poravnavanje sekvenci MAFFT. Poravnate sekvence u FASTA formatu preuzeo sam na svoje računalo i ubacio ih u program MegaX za određivanje filogenije, odabrao model najveće vjerojatnosti evolucije (eng. *Maximum likelihood*) te ga odredio kao „opće vremenski reverzibilnog“ (eng. *General time reversible, GTR+G+I*), prema Bayesovom koeficijentu. Za utvrđivanje poržanosti odabrao sam 100 ponavljanja. Dobiveno stablo preuzeo sam iz programa MegaX u Newickovom formatu i prebacio u program iTOL, mrežni softver za uređivanje filogenetskih stabala, i uredio ga kako bi vizualno što zornije prikazalo odnose (**slika 5**). Stablo sam ukorijenio vrstom *Saussurella borneensis* jer ona pripada potporodici Batrachideinae, a neki je znanstvenici odvajaju u zasebnu porodicu Batrachideidae. Pošto je toliko različita i udaljena, poslužila je kao idealna kontrolna grupa. Ukoliko iznad pojedinog čvora piše broj 100, računalo je svaki put jednako smjestilo vrste koje povezuje.

4.2 ANALIZA GLAVNIH KOMPONENTI

Kako bih provjerio točnost kodiranih svojstava i stanja, najprije sam izradio analizu glavnih komponenti (eng. *Principal component analysis, PCA*). To je analiza koja višedimenzionalne podatke pretvara u dvo- ili trodimenzionalne grafove. Iz PCA valja iščitati koliko iznosi prva glavna, a koliko druga glavna komponenta, a zatim vrijednosti zbrojiti; $\sim 50\% + \sim 20\% = \sim 70\%$, što će značiti da je $\sim 70\%$ varijabilnosti originalnog seta podataka.

4.3 KLADISTIČKA ANALIZA

Analizirao sam sveukupno 55 vrsta iz 17 rodova (**tablica 4**). Taksonomiju za svaku vrstu odredio sam prema svjetskoj bazi skakavaca i zrikavaca – Orthoptera Species File (Cigliano et al. 2022), gdje sam i pristupio slikama tipskih jedinki. Proučavao sam prvenstveno holotipove, lektotipove, sintipove i paratipove pohranjene u svjetskim muzejima (**tablica 3**), ali i nekoliko netipskih jedinki. Svojstva sam numerirao brojevima od 1. do 50., a zatim sam numerički kodirao stanja tih svojstava (binarno 0-1, ili s više stanja, npr. 0-1-2). Kodirana svojstva organizirao sam u programu Microsoft Excel, a matricu sam analizirao u programu Mesquite (Maddison & Maddison 2007). Nakon što je matrica unesena u program Mesquite, napravio sam analizu jednostrukog povezivanja (eng. *Single linkage*) i analizu jednostavnog grupiranja (eng. *UPGMA*), koje su jednostavne metode klasteriranja. Odabrane su jer su obje aglomerativne i hijerarhijske, što je idealno za prikazivanje evolucijskih odnosa između vrsta. Koristeći analizu jednostavnog grupiranja napravio sam dva stabla – jedno na temelju 5 ponavljanja (**slika 8**) i jedno na temelju 10 ponavljanja (**slika 9**). Stablo koje ima 55 vršnih grana (svojt) ima izuzetno velik broj mogućih topologija – ako su stabla napravljena s 5 i 10 ponavljanja jednaka, pretpostavljamo da će svaki broj ponavljanja dati jednaku topologiju. Kod analize jednostrukog povezivanja napravio sam također dva stabla, jedno na temelju 30 ponavljanja (**slika 10**) i drugo na temelju 200 ponavljanja (**slika 11**). Indeks konzistencije matrice (eng. *Consistency Index*; parametar dobiven omjerom ukupnog broja stanja u kladogramu i najmanjeg mogućeg broja stanja), indeks retencije matrice (eng. *Retention Index*; parametar dobiven logaritamskom interpolacijom), kao i duljina stabla (eng. *Tree length*) izračunati su za svako stablo posebno i izraženi uza nj. Svi prikazani dendrogrami (stabla) (**slika 8, slika 9, slika 10, slika 11**) predstavljaju kladograme, tj. duljina nije informativna. Dendrograme sam uređivao u samom programu Mesquite (uredio sam boju grana tako što sam skupinama rodova koje sam dobio u PCA analizi dodijelio iste boje, a skupine rodova nazvao sam isto kao i u molekularnoj i PCA analizi, tj. skupina roda *Scelimena*, skupina roda *Paragavialidium*, skupina roda *Falconius* i nesvrstani).

Tablica 2. Lista mitohondrijskih genoma korištenih za generiranje stabla metodom najveće vjerodostojnosti. Iz NCBI baze podataka preuzet je pristupni broj (eng. *Accession number*) pod kojim je sekvenca unesena u bazu. Iz baze su također preuzeti podaci o potporodica kojoj vrsta pripada, originalna determinacija vrste od autora koji su genom objavili te kontinent na kojem vrsta živi.

NCBI KOD	POTPORODICA	ROD I VRSTA	KONTINENT
MW722938	Scelimeninae	<i>Scelimena melli</i>	Azija
MN938922	incertae sedis	<i>Teredorus nigropennis</i>	Azija
MN938924	Criotettiginae	<i>Mazarredia convexa</i>	Azija
MN938923	Tetriginae	<i>Ergatettix serrifemora</i>	Azija
MW770353	Tripetalocerinae	<i>Tripetaloceroides tonkinensis</i>	Azija
MT162542	Criotettiginae	<i>Criotettix japonicus</i>	Azija
MT162543	Scelimeninae	<i>Falconius longicornis</i>	Azija
MT162544	Scelimenine	<i>Zhengitettix curvispinus</i>	Azija
MT162545	Criotettiginae	<i>Loxilobus prominoculus</i>	Azija
MT162546	Criotettiginae	<i>Eucriotettix oculatus</i>	Azija
MT162547	Criotettiginae	<i>Thoradonta yunnana</i>	Azija
MT162548	Scelimeninae	<i>Scelimena melli</i>	Azija
MT162549	Scelimeninae	<i>Paragavialidium sichuanense</i>	Azija
KY123120	Criotettiginae	<i>Bolivaritettix sikkinensis</i>	Azija
KY123121	Criotettiginae	<i>Bolivaritettix yuanbaoshanensis</i>	Azija
MN083173	Criotettiginae	<i>Bolivaritettix lativertex</i>	Azija
MN083176	Criotettiginae	<i>Eucriotettix oculatus</i>	Azija
MN083175	Tetriginae	<i>Ergatettix dorsifera</i>	Azija
MN083174	Criotettiginae	<i>Bolivaritettix sikkinensis</i>	Azija
MN083177	Tetriginae	<i>Euparatettix bimaculatus</i>	Azija
MN083178	Tetriginae	<i>Euparatettix variabilis</i>	Azija
MN083179	incertae sedis	<i>Systolederus spicupennis</i>	Azija
MN083180	Tetriginae	<i>Tetrix japonica</i>	Azija
MN083181	Criotettiginae	<i>Yunnantettix bannaensis</i>	Azija
KY798414	Criotettiginae	<i>Thoradonta yunnana</i>	Azija
KY798413	incertae sedis	<i>Coptotettix longjiangensis</i>	Azija
KY798412	Tetriginae	<i>Formosatettix qinlingensis</i>	Azija
JY913766	Xerophyllinae	<i>Trachytettix bufo</i>	Afrika
NC_042697	incertae sedis	<i>Systolederus spicupennis</i>	Azija
NC_046540	Tetriginae	<i>Ergatettix dorsifera</i>	Azija
NC_046541	Tetriginae	<i>Euparatettix bimaculatus</i>	Azija
NC_046542	Tetriginae	<i>Euparatettix variabilis</i>	Azija
NC_046412	Tetriginae	<i>Tetrix japonica</i>	Azija
JQ340002	Tetriginae	<i>Tetrix japonica</i>	Azija
JQ272702	Tetriginae	<i>Alulatettix yunnanensis</i>	Azija
OK540319	incertae sedis	<i>Coptotettix longtanensis</i>	Azija
NC_018543	Tetriginae	<i>Tetrix japonica</i>	Azija
MZ169555	Batrachideinae	<i>Saussurella borneensis</i>	Azija

Tablica 3. Popis muzeja u kojima se nalazi materijal koji je kodiran u kladističkoj analizi.

MUZEJ	PUNO IME MUZEJA	GRAD I DRŽAVA
BMNH	British Museum of Natural History	London, UK
CANTON	(nije jasno u kojem je točno muzeju materijal)	Guazhou, NR Kina
CJT	Collection Josef Tumbrinck	Wassenberg, Njemačka
ISNB	Institut Royal des Sciences Naturalles de Belgique	Brisel, Belgija
MCSN	Museo Civico di Storia Naturale “Giacomo Doria”	Genova, Italija
MFN	Museum für Naturkunde	Berlin, Njemačka
MHNG	Muséum d'Histoire Naturelle	Ženeva, Švicarska
MNCN	Museo Nacional de Ciencias Naturales	Madrid, Španjolska
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle	Pariz, Francuska
NBC	Naturalis Biodiversity Center	Leiden, Nizozemska
NHRS	Naturhistoriska riksmuseet	Stockolm, Švedska
NMW	Naturhistorischesmuseum Wien	Beč, Austrija
IZSNU	Institute of Zoology, Shaanxi Normal University, Xi'an	Shaanxi, NR Kina
SMTD	Staatliche Naturhistorische Sammlung Dresden	Dresden, Njemačka
TAMU	Texas A&M University	Texas, SAD
UKM	Universiti Kebangsaan Malaysia	Kuala Lumpur, Malezija
ZFMK	Zoologisches Forschungsmuseum Alexander König	Bonn, Njemačka
ZIN	Zoological Institute of the National Academy of Sciences	St. Petersburg, Rusija
ZRC	Zoological Reference Collection, Lee Kong Chian Natural History Museum	Singapur

Tablica 4. Materijal proučen za kladističku analizu (tipski i netipski materijal). Za svaku vrstu sažeto je prikazana rasprostranjenost, a za svaki primjerak naveden je muzej u kojemu se tip nalazi (za puni naziv muzeja vidi Tablicu 2.). Kratice tipova HT – holotip, PT – paratip, ST – sintip, LT – lektotip, PLT – paralektotip, notT – nije tipski primjerak. Kratice spolova M – mužjak, F – ženka.

VRSTA	RASPROSTRANJENOST	MUZEJ	TIP1	SPOL
<i>Amphibotettix longipes</i>	Borneo	BMNH	<u>PT 1</u>	M
<i>Amphibotettix longipes</i>	Borneo	MHNG	<u>PT 2</u>	F
<i>Amphibotettix longipes</i>	Borneo	MHNG	<u>PT 3</u>	M
<i>Amphibotettix hafizhaii</i>	Malajski poluotok	UKM	<u>HT</u>	F
<i>Austrohancockia kwangtungensis</i>	NR Kina: Guangdong	Canton	HT	F
<i>Austrohancockia orlovi</i>	Vijetnam	ZIN	<u>HT</u>	F
<i>Bidentatettix yunnanensis</i>	NR Kina: Yunnan	IZSNU	<u>HT</u>	F
<i>Bidentatettix gorochovi</i>	Vijetnam	ZIN	<u>HT</u>	M

Tablica 4. Nastavak.

<i>Discotettix belzebuth</i>	Borneo	MNHN	<u>HT</u>	M
<i>Discotettix belzebuth</i>	Borneo	SMTD	<u>notT</u>	F
<i>Discotettix scabridus</i>	Filipini: Mindanao	NHRS	<u>NT</u>	F
<i>Discotettix selysi</i>	Malajski poluotok, Sumatra	MHNG	<u>ST</u>	M
<i>Eufalconius pendleburyi</i>	Malajski poluotok	BMNH	<u>HT</u>	F
<i>Euscelimena gavialis</i>	Južna Indija, Šri Lanka	BMNH	<u>HT</u>	F
<i>Euscelimena harpago</i>	Indija	BMNH	<u>HT</u>	F
<i>Euscelimena logani</i>	Šri Lanka	BMNH	<u>ST</u>	M
<i>Falconius bedoti</i>	Java	MHNG	<u>ST</u>	M
<i>Falconius clavatus</i>	Malezija	MCSN	<u>HT</u>	F
<i>Falconius clavitaris</i>	Malezija	NMW	<u>HT</u>	F
<i>Falconius deceptor</i>	Malezija	SMTD	<u>ST 1</u>	F
<i>Falconius deceptor</i>	Malezija	SMTD	<u>ST 2</u>	M
<i>Falconius deceptor</i>	Malezija	NBC	<u>ST 3</u>	F
<i>Falconius deceptor</i>	Malezija	NBC	<u>ST 4</u>	M
<i>Falconius inaequalis</i>	Indokina	MHNG	<u>ST 1</u>	F
<i>Falconius inaequalis</i>	Indokina	MCSN	<u>ST 2</u>	F
<i>Falconius inaequalis</i>	Indokina	MCSN	<u>ST 3</u>	F
<i>Falconius inaequalis</i>	Indokina	MCSN	<u>ST 4</u>	M
<i>Falconius pseudoclavitaris</i>	Borneo	SMTD	<u>ST 1</u>	F
<i>Falconius pseudoclavitaris</i>	Borneo	SMTD	<u>ST 2</u>	M
<i>Falconius pseudoclavitaris</i>	Borneo	NBC	<u>ST 3</u>	F
<i>Falconius pseudoclavitaris</i>	Borneo	NBC	<u>ST 4</u>	M
<i>Gavialidium carli</i>	Indija	MHNG	<u>HT</u>	F
<i>Gavialidium carli</i>	Indija	MHNG	<u>AT</u>	M
<i>Gavialidium crocodilum</i>	Šri Lanka	MHNG	<u>ST 1</u>	F
<i>Gavialidium crocodilum</i>	Šri Lanka	MHNG	<u>ST 2</u>	M
<i>Indoscelimena birmanica</i>	Indokina	MCSN	<u>ST 1</u>	F
<i>Indoscelimena birmanica</i>	Indokina	MCSN	<u>ST 2</u>	F
<i>Indoscelimena birmanica</i>	Indokina	MCSN	<u>ST 3</u>	M
<i>Indoscelimena flavopicta</i>	Indija: Zapadni Bengal	MHNG	<u>HT</u>	F
<i>Indoscelimena india</i>	Indija: Zapadni Bengal	TAMU	<u>notT</u>	M
<i>Paragavialidium nodiferum</i>	NR Kina	BMNH	<u>HT</u>	F
<i>Paragavialidium semimarginis</i>	NR Kina: Guangxi	IZSNU	<u>HT</u>	F
<i>Paramphibotettix sanguinolentus</i>	Java	NHRS	<u>HT</u>	F
<i>Platygavialidium dentifer</i>	Filipini	NHRS	<u>HT</u>	F
<i>Platygavialidium formosanum</i>	Republika Kina	MfN	<u>notT</u>	M
<i>Platygavialidium formosanum</i>	Republika Kina	MfN	<u>notT</u>	F

Tablica 4. Nastavak.

<i>Platygalvalidium kraussi</i>	Filipini	NMW	<u>ST 1</u>	F
<i>Platygalvalidium kraussi</i>	Filipini	NMW	<u>ST 2</u>	F
<i>Platygalvalidium sinicum</i>	NR Kina	ZFMK	<u>ST 1</u>	F
<i>Platygalvalidium sinicum</i>	NR Kina	ZFMK	<u>ST 2</u>	M
<i>Platygalvalidium sinicum</i>	NR Kina	SMTD	<u>ST 3</u>	F
<i>Scelimena bellula</i>	Tajland	ZIN	<u>HT</u>	F
<i>Scelimena bellula</i>	Tajland	ZIN	<u>PT</u>	M
<i>Scelimena celebica</i>	Sulawesi	MNCN	<u>LT</u>	F
<i>Scelimena discalis</i>	Indokina, Tajland	CJT	<u>notT</u>	F
<i>Scelimena discalis</i>	Indokina, Tajland	CJT	<u>notT</u>	M
<i>Scelimena eremita</i>	Nova Gvineja	MfN	<u>LT</u>	F
<i>Scelimena eremita</i>	Nova Gvineja	SMTD	<u>PLT</u>	F
<i>Scelimena gombakensis</i>	Malajski poluotok	ZRC	<u>HT</u>	M
<i>Scelimena gombakensis</i>	Malajski poluotok	ZRC	<u>PT1</u>	F
<i>Scelimena guangxiensis</i>	NR Kina: Guangxi	IZSNU	<u>notT</u>	F
<i>Scelimena guangxiensis</i>	NR Kina: Guangxi	IZSNU	<u>notT</u>	M
<i>Scelimena hexodon</i>	Borneo	NBC	<u>HT</u>	F
<i>Scelimena marta</i>	Sumatra	MNCN	<u>HT</u>	F
<i>Scelimena melli</i>	NR Kina	SMTD	<u>HT</u>	F
<i>Scelimena novaeguineae</i>	Nova Gvineja	MCSN	<u>LT</u>	M
<i>Scelimena novaeguineae</i>	Nova Gvineja	ISNB	<u>PLT 1</u>	M
<i>Scelimena novaeguineae</i>	Nova Gvineja	ISNB	<u>PLT 2</u>	F
<i>Scelimena producta</i>	Sumatra, Java, Bali	MNHN	<u>HT</u>	F
<i>Scelimena spiculata</i>	Filipini	NHRS	<u>ST 1</u>	F
<i>Scelimena spiculata</i>	Filipini	MfN	<u>ST 2</u>	F
<i>Tagaloscelimena aurivilii</i>	Filipini	NHRS	<u>ST 1</u>	F
<i>Tagaloscelimena aurivilii</i>	Filipini	NMW	<u>ST 2</u>	M
<i>Tagaloscelimena cebuensis</i>	Filipini: Cebu	SMTD	<u>ST 1</u>	M
<i>Tagaloscelimena cebuensis</i>	Filipini: Cebu	SMTD	<u>ST 2</u>	F
<i>Tefrinda palpata</i>	Filipini	NHRS	<u>HT</u>	M
<i>Tegotettix armatus</i>	Borneo	CJT	<u>notT</u>	F
<i>Tegotettix bufocrocodil</i>	Tajland, Kambodža, Vijetnam	ZIN	<u>HT</u>	F
<i>Tegotettix cristiferus</i>	Borneo	SMTD	<u>ST</u>	F
<i>Tegotettix novaeguineae</i>	Nova Gvineja	SMTD	<u>ST 1</u>	F
<i>Tegotettix novaeguineae</i>	Nova Gvineja	MfN	<u>ST 2</u>	F
<i>Tegotettix novaeguineae</i>	Nova Gvineja	MfN	<u>ST 3</u>	M
<i>Tegotettix sagittarius</i>	Filipini	NHRS	<u>HT</u>	M
<i>Cladonotus turrifer</i>	Šri Lanka	BMNH	HT	M
<i>Misythus echinatus</i>	Filipini	NHRS	HT	M

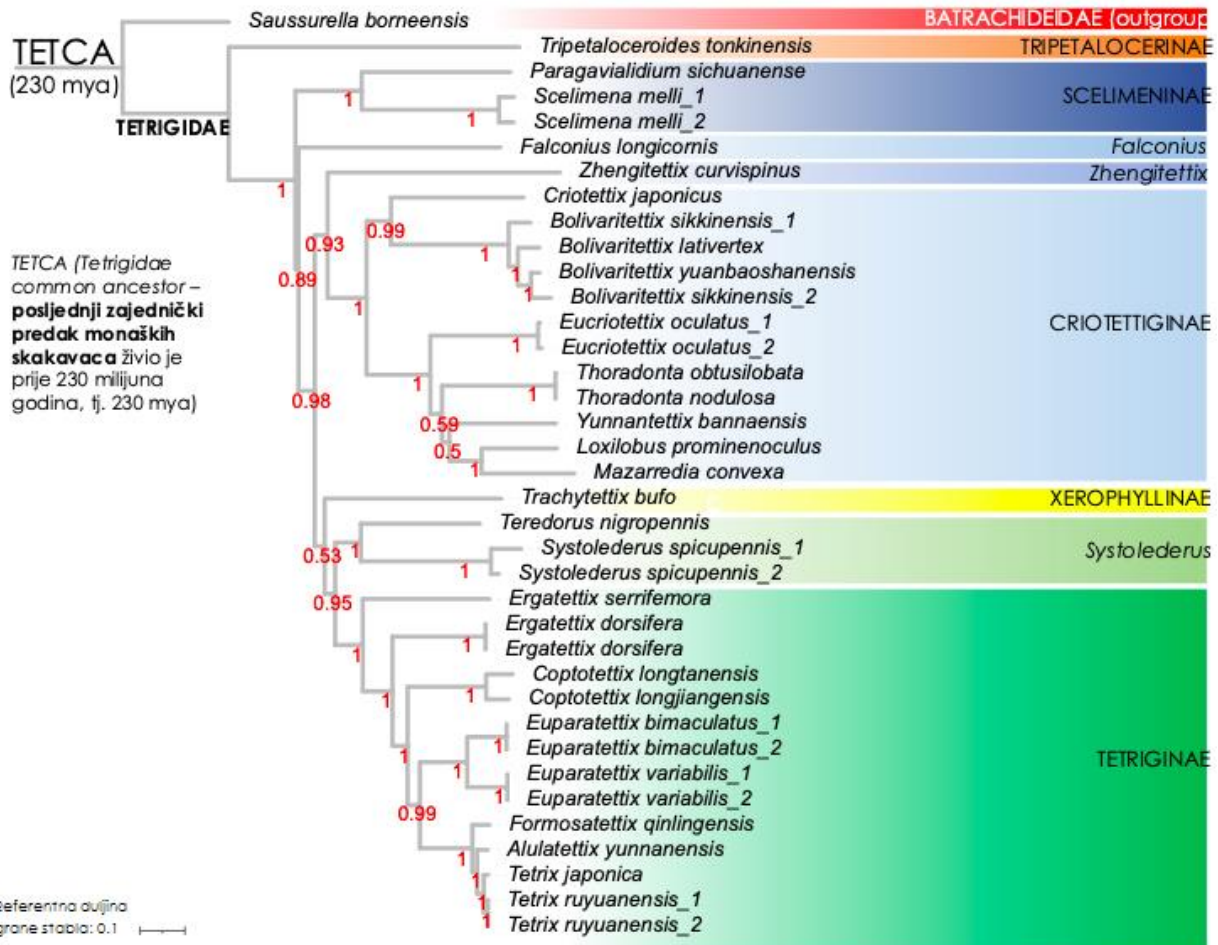
Tablica 4. Nastavak.

<i>Misythus cristicornis</i>	Filipini	BMNH	HT	M
<i>Saussurella decurva</i>	Indokina, Sumatra	MCSN	HT	M

5 REZULTATI

5.1 REZULTATI MOLEKULARNE ANALIZE

Molekularna analiza provedena je na mitohondrijskim genomima 28 vrsta porodice Tetrigidae s 38 sekvenci ukupne duljine 30 952 parova baza, od kojih su 6511 konzerviranih (nevarijabilnih) lokusa, a 12161 varijabilnih lokusa (**slika 5**). *Tripetaloceroides tonkinensis*, pripadnik potporodice Tripetalocerinae, grana se bazalno, ali za njegovo grananje nema statističke podržanosti. Sljedeća velika grupa sastoji se od sedam skupina koje imaju izvrsnu podržanost. Prva skupina koja se bazalno izdvaja sa statističkom podržanosti od 100%, a to je skupina „pravih *Scelimena*“, ili tribus Scelimenini, odnosno rodovi *Scelimena* i *Paragavialidium*. Sljedeća skupina odvaja se sa slabom podržanosti, *Falconius longicornis* iz Kine. On nije grupiran s rodom *Scelimena*. Sljedeća se, s dosta dobrom statističkom podržanošću od 98% izdvaja skupina kojoj pripada porodica Criotettiginae, koja uključuje rodove *Criotettix*, *Bolivaritettix*, *Eucriotettix*, *Thoradonta*, *Yunnantettix*, *Loxilobus* i *Mazzaredia*. Zatim se, s manjom podržanošću, kao skupina izdvaja *Trachytettix bufo*, pripadnik afričke potporodice Xerophylinae. Nakon toga se sa dobrom statističkom podržanošću odvaja grupa roda *Systolederus*, gdje su rodovi *Systolederus* i *Teredorus* (glatki Tetrigidi Azije s uskim vertexom). Zatim se izdvaja skupina koja ima podržanost od 100%, skupina Tetriginae (Tetrigidae ujedinjeni oko roda *Tetrix*): *Tetrix*, *Alulatettix*, *Formosatettix*, *Euparatettix*, *Coptotettix* i *Ergatettix*.



Slika 5. Molekularna filogenija porodice Tetrigidae. Filogram mitohondrijskih genoma svih vrsta porodice Tetrigide čije su sekvence javno dostupne na bazi NCBI. Filogram je generiran metodom najveće vjerodostojnosti (eng. *Maximum likelihood*) uz model GTR+G+I, a statistička podržanost (eng. *Bootstrap*) izračunata je na 300 ponavljanja. Različite grupe obojane su različitim bojama (crveno – Batracideinae ili Batrachideidae, narančasto – Tripetalocerinae, modro – Scelimeninae, svijetlo plavi su *Falconius*, *Zhengitettix* i *Criotettiginae*, koje su nekada pripadale skupini Scelimeninae, žuto – Xerophyllinae, svijetlo zeleno – *Systolederus*, tamno zeleno – Tetriginae).

Analiza je neke vrste rekonstruirala kao holofiletske, primjerice *Scelimena melli*, jer obje jedinke dolaze iz istog čvora, no vrsta *Bolivaritettix sikkinensis* nije rekonstruirana kao holofiletska, nego parafiletska, i unutar nje su smještene vrste *Bolivaritettix lativertex* i *B. yuanbaoshanensis*. Vrsta *Eucriotettix oculatus* pokazala se kao holofiletska, odnosno iz čvora izlaze svi potomci, a rod *Thoradonta* kao monofiletski. Rod *Yunnantettix* (pripadnik porodice Cladonotinae) svrstan je među *Criotettiginae*. Rod *Loxilobus* je grupiran s rodом *Mazzaredia* iz Kine. Rod *Systolederus*

ispostavio se kao holofiletski, obje jedinke izlaze iz istog čvora sa odličnom podržanosti, te zajedno s njima rod *Teredorus*. Rod *Ergatettix* rekonstruiran je kao parafiletski – vrste *E. serrifemora* i *E. dorsifera* sestrinske su svim ostalim pripadnicima porodice Tetrigenae. Rod *Coptotettix* rekonstruiran je kao holofiletski, rod *Euparatettix* i njegove dvije vrste kao holofiletski, rod *Tetrix* kao holofiletski i srodan rodovima *Alulatettix* i *Formosatettix*.

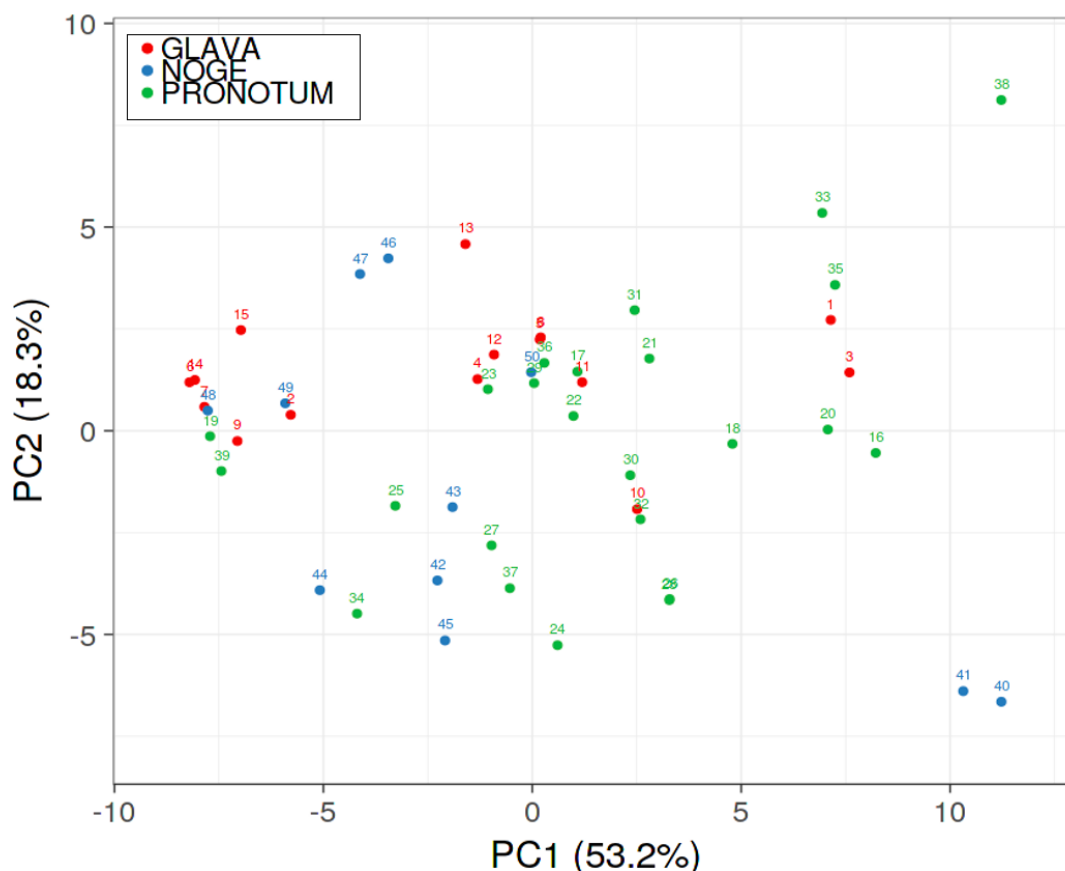
U nekim analizama vrsta *Tripetaloceroides tonkinensis* bila je grupirana s vanjskom grupom, vrstom *Saussurella borneensis*; a uzrok tome mogao bi biti fenomen privlačnosti dugih grana (eng. *Long branch attraction*), koji se događa kada su dvije sekvence jako stare, pa algoritam ne može odrediti potječe li njihova sličnost od njihovog zajedničkog pretka, ili su oni naslijedili dijelove genoma od pretka svih monaških skakavaca.

5.2 REZULTATI ANALIZE GLAVNIH KOMPONENTI

Analizom glavnih komponenti provjereno je koja svojstva imaju sličnu razdiobu među vrstama (slika 6), te koje vrste imaju kakvu razdiobu (slika 7). Slična razdioba svojstava znači da se neka svojstva (prikazana u grafu kao točke) zajedno grupiraju tj. točke im se nalaze blizu.

Svojstva koja se grupiraju:

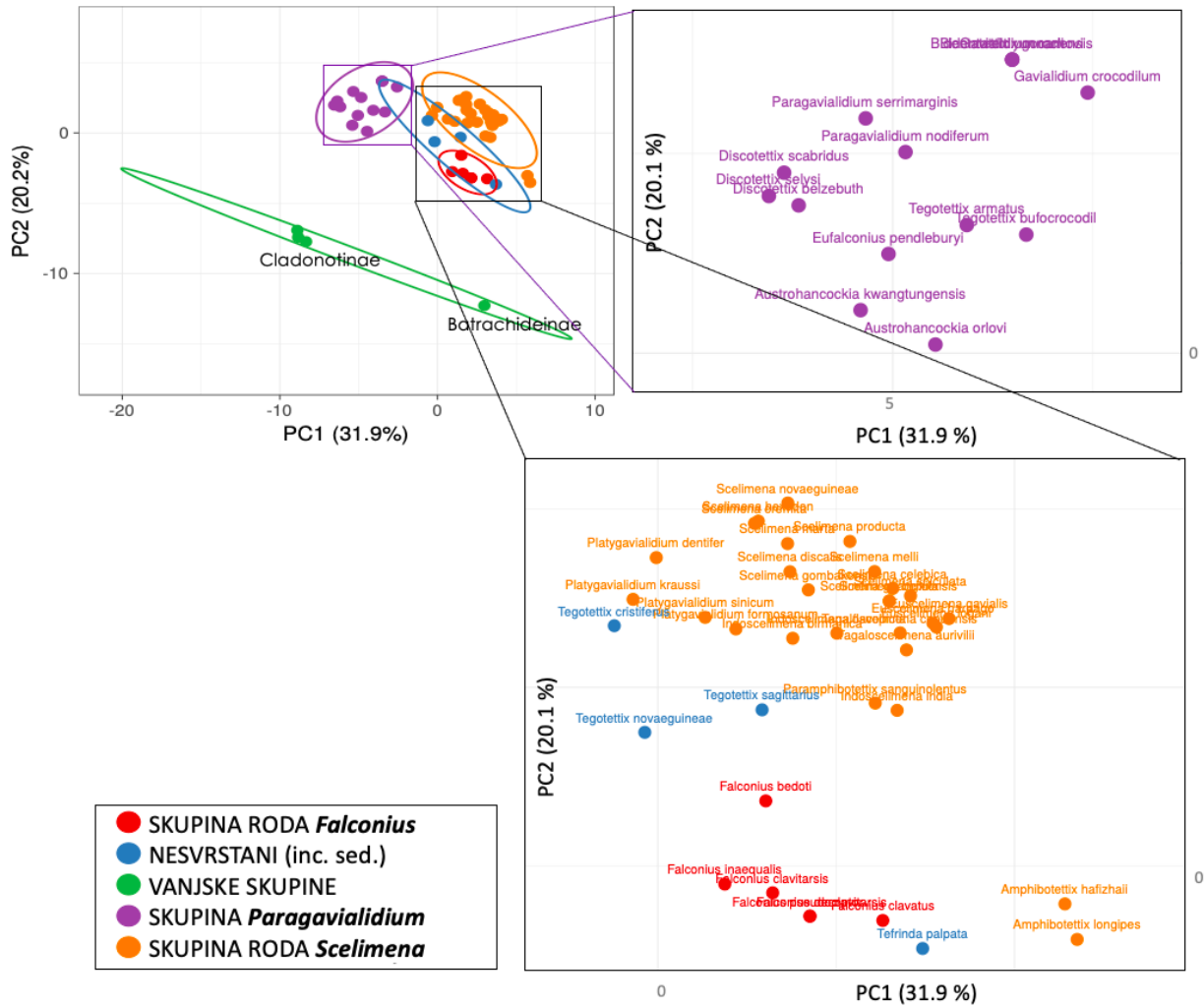
38. svojstvo nije povezano ni sa čim. 46. i 47. su usko povezana svojstva, kao i svojstva 40. i 41.; zajedno su povezana svojstva 4., 12., 23., 29., 50., 36., 17., 11., 22., 21., 31., 8 i 5; svojstva 2. i 49. usko povezani sa svojstvima 9., 39. i 19.; usko su povezana i svojstva 7. i 48., te 6., 14. i 15.



Slika 6: Analiza glavnih komponenti za svojstva. Točke svojstava koje se nalaze bliže imaju sličnu kovarijancu, tj. imaju sličnu rasprostranjenost između vrsta. Na PC1 najviše utječu svojstva 40, 41 i 38, a na PC2 svojstva 6 i 14. Može se reći da su desno na grafu više ekološki uvjetovana svojstva, dok su prema lijevo više evolucijska svojstva.

Vrste koje se grupiraju:

Vrste koje smo promatrali u analizi su formirale tri velike grupe: 1. grupa sastoji se od rodova srodnih rodu *Paragavialidium*: *Discotettix*, *Paragavialidium*, *Bidentatettix*, *Gavialidium*, *Tegotettix*, *Eufalconius* i beskrilna *Austrohancockia*. Dakle, rod *Austrohancockia* nije se grupirala s pripadnicima potporodice Cladonotinae, kamo trenutno pripada, nego s pripadnicima potporodice Scelimeninae ujedinenih oko roda *Paragavialidium*. U 2. grupu smjestili su se pripadnici rodu *Scelimena*: *Scelimena*, *Platygavialidium*, *Paramphibotettix*, *Indoscelimena*, *Euscelimena* i *Tagaloscelimena*. Rod *Amphibotettix* prilično je odvojen je od te grupe. 3. grupu formirao je rod *Falconius*. Vrste koje nisu svrstane ni sa jednom grupom su *Tegotettix cristiferus*, *T. sagittarius*, *T. novaeguineae* i *Tefrinda palpata* (**slika 7**).



Slika 7. Analiza glavnih komponenti za vrste. Točke vrsta koje se nalaze bliže imaju sličnu kovarijancu, tj. imaju slično raspodijeljena svojstva.

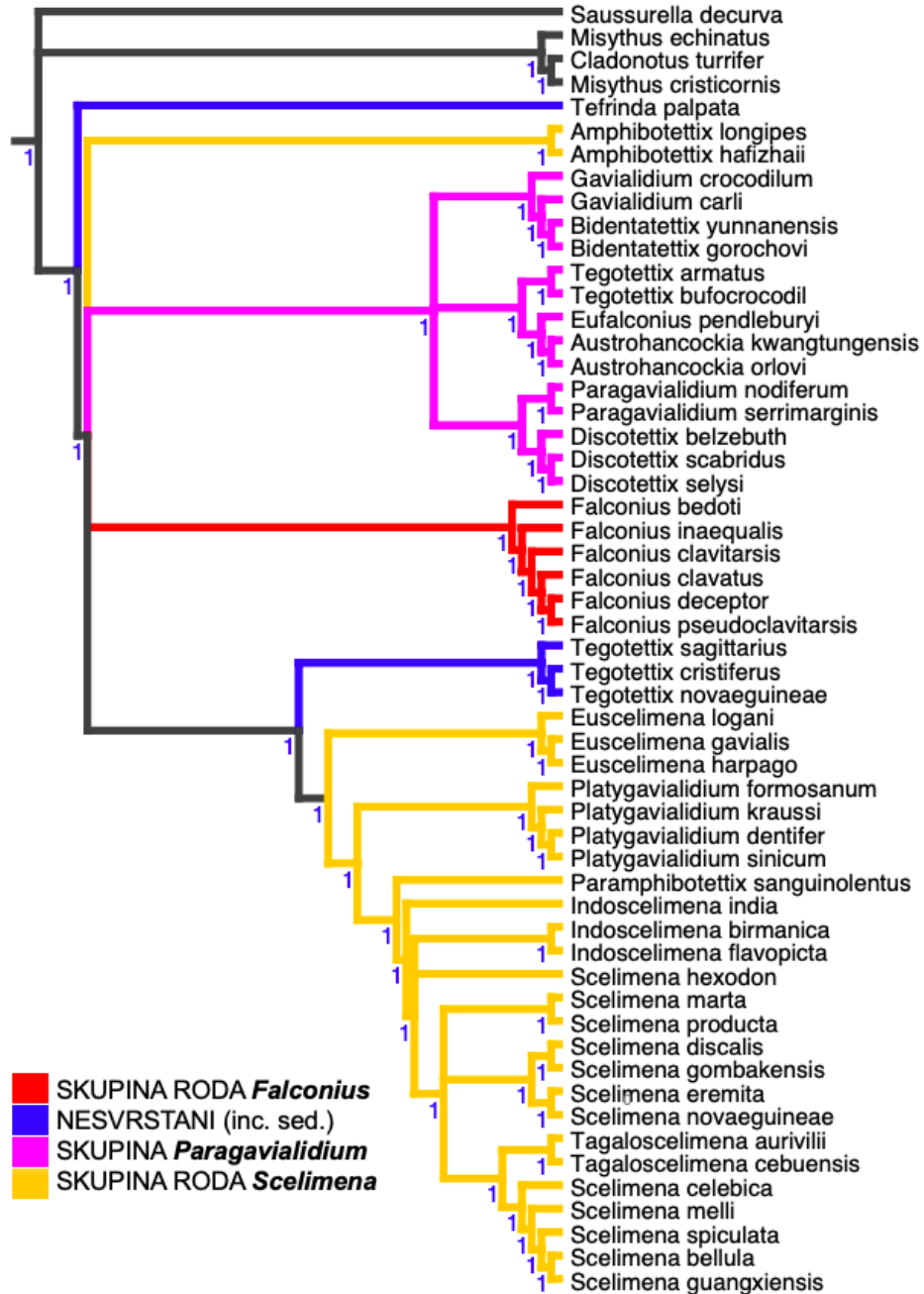
5.3 REZULTATI KLADISTIČKE ANALIZE

Zajedno su grupirani rodovi *Gavialidium*, *Bidentatettix*, *Tegotettix*, *Eufalconius*, *Austrohancockia*, *Paragavialidium* i *Discotettix* u skupinu roda *Paragavialidium* (označen u analizama ljubičastom bojom).

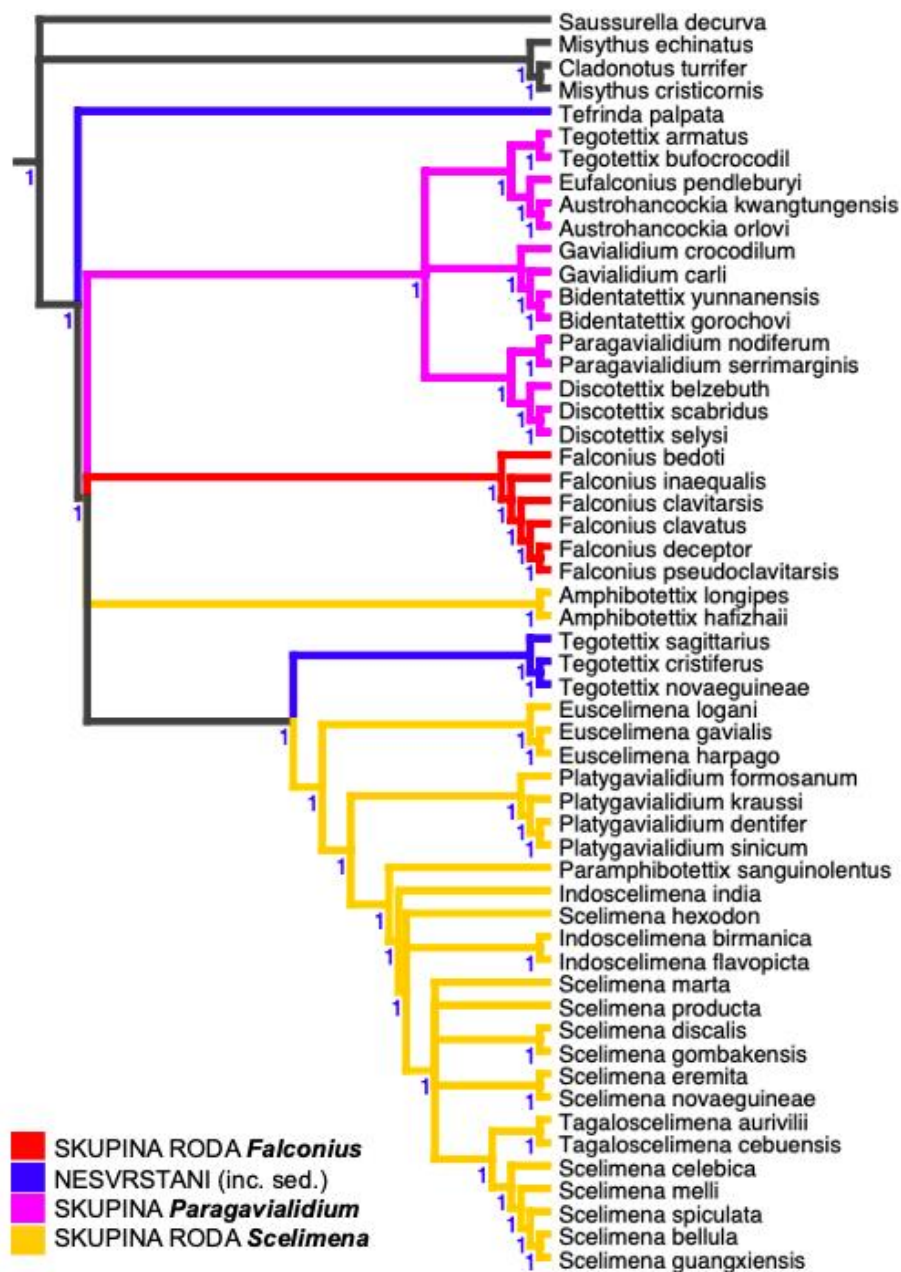
Zajedno su grupirani rodovi *Euscelimena*, *Amphibotettix*, *Platygavialidium*, *Paramphibotettix*, *Indoscelimena* i *Scelimena* u skupinu roda *Scelimena*, no rod *Amphibotettix* nekad se od njih odvaja.

Zajedno su grupirane vrste unutar roda *Falconius* (*F. bedoti*, *F. clavitarsis*, *F. clavatus* i *F. deceptor*). Rod *Tefrinda* nekad se pridružuje ovoj grupi.

Dvije skupine nisu se približile nijednoj od navedene tri, nego se odvajaju zasebno te se ne mogu svrstati – rod *Tefrinda* i tri vrste roda *Tegotettix* (*T. sagittarius*, *T. cristiferus*, *T. novaeguineae*).



Slika 8. Dendrogram rekonstruiran kladističkom analizom (eng. *Cluster analysis, Uncorrected distances from characted matrix, Single Linkage*) s najboljom statističkom podržanošću testiranom na 30 ponavljanja. Potporodica Scelimeninae podijeljena je na skupinu roda *Scelimena* (donja narančasta skupina), skupinu roda *Falconius* (crvena skupina), skupinu roda *Paragavialidium* (ljubičasta skupina), te nekoliko skupina koje nisu svrstane – rod *Tefrinda*, rod *Amphibotettix*, te tri vrste roda *Tegotettix* (*T. sagittarius*, *T. cristiferus*, *T. novaeguineae*) koji se ne grupiraju s ostatkom svog roda. Indeks konzistencije (C.I.) 0.30124224, Indeks retencije (R.I.) 0.71042471. Duljina stabla (eng. *Tree length*): 322. Primjerice, skupina roda *Paragavialidium* označava skupinu rodova srodnih rodu *Paragavialidium*, itd.



Slika 9. Dendrogram rekonstruiran kladističkom analizom (eng. *Cluster analysis, Uncorrected distances from characted matrix, Single Linkage*) s najboljom statističkom podržanošću testiranom na 200 ponavljanja. Topologija stabla ne mijenja se ovom analizom dodavajući broj ponavljanja, već je slična u ovome stablu i onome s 30 replikata. Potporodica Scelimeninae podijeljena je na skupinu roda *Scelimena* (donja narančasta skupina), skupinu roda *Falconius* (crvena skupina), skupinu roda *Paragavialidium* (ljubičasta skupina), te nekoliko skupina koje nisu svrstane – rod *Tefrinda*, rod *Amphibotettix*, te tri vrste roda *Tegotettix* (*T. sagittarius*, *T. cristiferus*, *T. novaeguineae*) koji se ne grupiraju s ostatkom svog roda. Nema ni značajne razlike u indeksima, Indeks konzistencije (C.I.) 0.29938272, Indeks retencije (R.I.) 0.70785071. Duljina stabla (eng. *Tree length*): 324.



Slika 10. Dendrogram rekonstruiran kladističkom analizom (eng. *Cluster analysis, Uncorrected distances from characted matrix, UPGMA*) s najboljom statističkom podržanošću testiranom na 5 ponavljanja. Potporodica Scelimeninae podijeljena je na skupinu roda *Scelimena* (narančasta skupina), skupinu roda *Falconius* (crvena skupina), skupinu roda *Paragavialidium* (ljubičasta skupina), te dvije skupine koje nisu svrstane – rod *Tefrinda* i tri vrste roda *Tegotettix* (*T. sagittarius*, *T. cristiferus*, *T. novaeguineae*) koji se ne grupiraju s ostatkom svog roda. Indeks konzistencije (C.I.) 0.31699346, Indeks retencije (R.I.) 0.73101673. Duljina stabla (eng. *Tree length*): 306.



Slika 11. Dendrogram rekonstruiran kladističkom analizom (eng. *Cluster analysis, Uncorrected distances from characted matrix, UPGMA*) s najboljom statističkom podržanošću testiranom na 10 ponavljanja. Potporodica Scelimeninae podijeljena je na skupinu roda *Scelimena* (narančasta skupina), skupinu roda *Falconius* (crvena skupina), skupinu roda *Paragavialidium* (ljubičasta skupina), te dvije skupine koje nisu svrstane – rod *Tefrinda* i tri vrste roda *Tegotettix* (*T. sagittarius*, *T. cristiferus*, *T. novaeguineae*) koji se ne grupiraju s ostatkom svog roda. Indeks konzistencije (C.I.) 0.31596091, Indeks retencije (R.I.) 0.72972973. Duljina stabla (eng. *Tree length*): 308.

6 RASPRAVA

6.1 POVIJEST ISTRAŽIVANJA SKAKAVACA VESLAČA

Bolívar nije razvijao potporodice, nego sekcije. Sekciju Scelimenae Bolívar je definirao sljedećim svojstvima: ticala su nitasta; središnje okašce nalazi se ispod složenih očiju; nosni štitić nema jako razdvojene hrptove; bočni režnjevi pronotuma pružaju se prema van kao bodlje; prvi članak stražnjeg stopala jasno je duži od zadnjeg; stražnji gnjatovi imaju jako proširene vrhove i nisu bodljikave. Unutar roda *Scelimena* smjestio je 5 vrsta, *Gavialidium* Saussure, 1862 devet vrsta, *Tefrinda* Bolívar, 1906 (*Chthonius* Bolívar, 1887) jedna vrsta i *Criotettix* Bolívar, 1887 19 vrsta. Unutar roda *Scelimena* bile su današnje *Scelimena* Serville, 1838, *Paramphibotettix* Günther, 1938 i *Euscelimena* Günther, 1938. Unutar roda *Gavialidium* su bili današnji *Gavialidium*, *Tegotettix* Hancock, 1913, *Platygavialidium* Günther 1938, *Tagaloscelimena* Günther 1938, i *Scelimena*. Unutar roda *Criotettix* bili su današnji Criotettiginae (*Criotettix*, *Eucriotettix* Hebard, 1930, *Afrocriotettix* Günther, 1938, *Syzygotettix* Günther, 1938, *Bolotettix* Hancock, 1907, *Loxilobus* Hancock 1904, *Thoradonta* Hancock, 1909), današnji Cladonotinae (*Tondanotettix brevis* (de Haan, 1843) i *Epitettix emarginatus* (de Haan, 1843)), ali i jedan pripadnik današnjeg roda *Falconius* Bolívar, 1898 (*Falconius clavitarsis* (Bolívar, 1887)). U Sectio Tripetalocerae smješta rod *Discotettix* Costa, 1864 (tri vrste: *D. belzebuth* (Serville, 1838), *D. selysi* Bolívar, 1887, *D. scabridus* (Stål, 1877)) i nekoliko rodova koji imaju ticala s proširenim vršcima (današnji *Ophiotettix* Walker, 1871; tada *Tettigodina* Bolívar, 1887, *Arulenus* Stål, 1877, *Hirius* Bolívar, 1887, *Tripetalocera* Westwood 1834 i današnji *Phaesticus* Uvarov 1940, nekadašnji *Phaestus* Bolívar, 1887) koji danas ne pripadaju porodici Scelimeninae.

Bolívar (1898) iz roda *Criotettix* odvaja rod *Falconius* sa vrstama *F. clavitarsis* (Bolívar, 1887) i opisuje *F. clavatus* Bolívar, 1898 i *F. gestroi* Bolívar 1898. Opisao je i novu vrstu roda *Discotettix* (*D. doriae* Bolívar, 1898) unutar Sectio Tripetalocerae (Bolívar 1898).

Bolívar (1909) opisuje dvije vrste unutar Hancockovog roda *Eugavialidium* Hancock, 1907 (*E. bedoti* Bolívar, 1909, danas *Falconius bedoti*; i vrstu *E. flavopictum* Bolívar, 1909, danas *Indoscelimena flavopicta*).

Hancock (1907) je sekciju Scelimenae definirao sljedećim svojstvima: ticala imaju više od 8 članaka; ostatak definicije identičan kao kod Bolívara. Ustanovljuje sekciju Discotettigiae za neke od Bolívarovih pripadnika sekcije Tripetalocerae (*Discotettix* četiri vrste, *Arulenus* jedna vrsta, *Hirius* jedna vrsta, *Phaestus* jedna vrsta i *Tettigodina* dvije vrste). Hancock sekciju Scelimenae dijeli na dvije subsekcije: **Subsekcija (I)**: obuhvaća rodove kojima su ticalni žljebovi smješteni ispod složenih očiju: *Amphibotettix* Hancock, 1906 2 vrste, *Scelimena* sedam vrsta, uključujući predstavnike današnjih rodova *Euscelimena* i *Paramphibotettix*, *Gavialidium* devet vrsta, uključujući pripadnike današnjih rodova *Scelimena*, *Platygavialidium*, *Tagaloscelimena*, *Indoscelimena* i *Tegotettix* Hancock, 1913, *Gavialidium* tri vrste, uključujući današnji rod *Platygavialidium*, *Falconius* tri vrste, *Chthonius* (današnji rod *Tefrinda*), *Oxynotus* Hancock, 1900 današnji *Oxytettix* (Rehn, 1929), jedna vrsta s Madagaskara i *Charagotettix* Brancsik, 1893 jedna vrsta s Madagaskara. Unutar subsekcije (I) Hancock razlikuje rodove s jako proširenim stražnim gnjatovima (*Amphibotettix* i *Scelimena*), naspram rodova koji to proširenje nemaju (*Eugavialidium*, *Gavialidium*, *Falconius* i *Chthonius*, *Oxynotus* i *Charagotettix*). Po današnjem shvaćanju *Oxytettix* i *Charagotettix* ne pripadaju potporodici Scelimeninae, nego skupini neslužbeno poznatoj kao „malagaške Metrodorinae“. **Subsekcija (II)**: obuhvaća rodove kojima su ticalni žljebovi smješteni iznad donjih rubova očiju: *Criotettix* (15 vrsta, neke vrste u međuvremenu premještene u: *Eucriotettix*, *Marshallacris* Rehn, 1948, *Afrocriotettix*, *Syzygotettix* i *Thoradonta*), *Acanthalobus* Hancock, 1904 (6 vrsta, rod je u međuvremenu ukinut, a vrste premještene u *Criotettix* i *Eucriotettix*) i *Loxilobus* Hancock, 1904 (8 vrsta, od kojih je 6 i danas *Loxilobus*, a dvije su premještene u potporodicu Cladonotinae, *Tondanotettix brevis* i *Epitettix emarginatus*).

Osim svog kapitalnog djela iz 1907. gdje je predstavio sve rodove i vrste do tada poznatih trnovratki, Hancock je i prije i poslije razvijao njihovu filogeniju, uključujući i Scelimeninae. Hancock (1904) opisuje rod *Loxilobus* Hancock, 1904; godine 1907. opisuje rod *Bolotettix*

Hancock, 1907; godine 1909. opisuje rod *Thoradonta* Hancock, 1909; godine 1913. rod *Tegotettix* Hancock, 1913; te naposljetku godine 1915. opisuje rod *Hexocera* Hancock, 1915 (Hancock 1907, 1909, 1913 i 1915). To je jedini katalog svih pripadnika porodice Tetrigidae na svijetu.

Günther (1938) je podijelio sekciju Scelimenae u dvije podsekcije, slično kao i Hancock. Jedna sekcija nazvana je „Scelimenae verae“ ili „istinske Scelimenae“ i ova skupina ugrubo odgovara današnjoj definiciji potporodice. U ovoj je sekciji sam Günther opisao šest rodova, imenom *Eufalconius* Günther, 1938, *Euscelimena*, *Indoscelimena*, *Parambibotettix*, *Platygavialidium* i *Tagaloscelimena*. Uz ovih šest rodova, Günther je opisao i 9 vrsta „istinskih Scelimenae“: jedninu vrstu roda *Eufalconius*, jednu vrstu roda *Indoscelimena*, po jednu vrstu u rodovima *Paramphibotettix*, *Platygavialidium* i *Tagaloscelimena*, četiri vrste roda *Tegotettix*, te po pet vrsta u rodovima *Falconius* i *Scelimena* (Günther 1935, 1937, 1938, 1939, 1955). Ključan Güntherov rad o skakavcima veslačima je monografija iz 1938. godine pod naslovom „Günther, K. 1938. Revision der Acrydiinae, I. Sectiones Tripetalocerae, Discotettigiae, Lophotettigiae, Cleostratae, Bufonidae, Cladonotae, Scelimenae verae.“ Drugu podsekciju sekcije Scelimenae Günther je nazvao „Scelimenae spuriae“ i njihovu je reviziju objavio iste godine pod naslovom „Revision der Acrydiinae (Orth.), II. Scelimenae spuriae“ (Günther 1938). Muhammad et al. (2018) prepoznali su da pripadnici podsekcije „Scelimenae spuriae“ ne pripadaju potporodici Scelimeninae, pa je u samoj potporodici ostao tribus Scelimenini (koji odgovara Güntherovoj podsekciji „Scelimenae verae“) i nekoliko rodova čija pozicija do danas nije jasna.

6.2 POLOŽAJ SCELIMENINAE UNUTAR TETRIGIDAE

Molekularna filogenija na temelju mitohondrijskih genoma podupire Hancockovu (1907) i Güntherovu (1938) pretpostavku da se potporodica Scelimeninae sastoji od dviju nepovezanih skupina. Danas se jedna skupina naziva potporodicom Criotettiginae (primjerice rodovi *Criotettix*, *Eucriotettix*, *Loxilobus*, *Thoradonta*) i ona je srodna potporodici Tetriginae, a druga, potporodica Scelimeninae bazalno se grana među azijskim monaškim skakavcima nakon odvajanja potporodice Batrachideinae i male reliktno potporodice Tripetalocerinae. Molekularna filogenija odbacuje hipotezu da su tradicionalne Scelimeninae monofiletska skupina, kao i da je tribus Scelimenini koji uključuje rod *Falconius* monofiletska skupina. Hipoteza koja nije odbačena jest da u potporodicu Scelimeninae i tribus Scelimenini pripadaju rodovi *Scelimena* i njoj srodni rodovi, i rod *Paragavialidium* i njemu srodni rodovi.

6.3 ODNOSI UNUTAR POTPORODICE SCELIMENINAE

Uočljivo je da su količina „zuba“ na prednjim i količina „zuba“ na srednjim bedrima svojstva koja uvijek idu zajedno, za što se i zna da je u kukaca pod kontrolom istih HOX gena. Vidi se i da je duljina pronotuma svojstvo koje je neovisno o bilo kojem drugom, da je vjerojatno rezultat nekih ekoloških čimbenika. Vidi se da tekstura hrptova na pronotumu (jesu li nazubljene, glatke...) prati vanjsku površinu stražnjeg bedra i teksturu bedrenih hrptova. Pošto su to sve hrptovi, također su najvjerojatnije pod kontrolom istih gena. Vidimo i da su oblik antena, duljina krila i kakva je prozona također povezana svojstva. Postoji li početni FM i jesu li rameni kutovi produženi također su povezana svojstva, što će najvjerojatnije značiti da se, ukoliko posjeduje produžetke, pronotum produljuje u trnaste nastavke u svim smjerovima. MM i MML te njihovi odnosi su nužno povezani jer je jedno uvjetovano drugim. Širina tjemena povezana je sa širinom ticalnog žlijeba i račvanjem frontalnog hrpta (*frontal costa bifurcation*). Struktura bodlje vezana je za širinu tjemena. Struktura bočne ploče ne korelira s ostalim svojstvima. Natkrilna ploča povezana je s ML, što i jest logično jer joj ML svojim izdizanjem mora promijeniti oblik; njihovo ponašanje posljedično je potpuno povezano.

Rod *Amphibotettix* se nije povezao usko s rodom *Scelimena*, što je vjerojatno zbog dosta specijalizirane morfologije, tj. izduljenih nogu i pronotuma koji su rezultirali nedostatkom gotovo svih projekcija osim frontomedijalne. Rod *Tefrinda*, koji je jedini rod za sad unutar potporodice koji ima jako proširene usne palpe, u nekim stablima se nalazi uz rod *Amphibotettix*, a u drugima kao sestrinska svim ostalim vrstama. Vrste koje nisu grupirane ni sa kim, a taksonomija ove skupine već ih je do sada pokazala kao problematične, su *Tegotettix cristiferus*, *T. sagittarius* i *T. novaeguineae*. Oni su nekada pripadali rodu *Xistra*. Budući da se po morfologiji ne grupiraju s pripadnicima potporodice Scelimeninae, bilo bi ih mudro vratiti u taj rod. Za rod *Tefrinda*, koji slični pripadnicima tribusa Ophiotettigini, najbolje bi bilo molekularnim metodama utvrditi kome je srodnija, jer je njezina morfologija unikatna. Dijeli morfološke karakteristike i sa Scelimeninae i sa Metrodorinae, i s Ophiotettiginae te je zbog toga na temelju morfologije teško odrediti njezin položaj.

Ova kladistička analiza prva je detaljna analiza velikog broja svojstava na velikom broju skakavaca veslača. Osim što pokazuje koji su rodovi morfološki najbližiji rodovima *Scelimena* i

Paragavialidium, pokazuje i na kojim je svojstama još potrebno raditi. Primjerice, *Tefrinda* koja je blizu roda *Falconius* u PCA analizi, i u kladističkoj je ujedinjena s tim rodом u istu grupu. Radi li se o filogenetskom artefaktu zbog homoplazija ili se radi o značajnoj informaciji odredit će buduća istraživanja.

6.4 BUDUĆA ISTRAŽIVANJA

Znanstvenici koriste dihotomske ključeve, ali u nekim slučajevima oni ne mogu postojati (npr. Muhammad et al. 2018) jer je 1) skupina nedavno divergirala, jer 2) svi preživjeli predstavnici imaju veliku varijabilnost, jer su 3) samo određene kombinacije svojstava karakteristične za neku skupinu ili pak jer se 4) o određenoj skupini jednostavno premalo zna. Za potporodicu Scelimeninae moglo bi se reći da udovoljava svim ovim kriterijima, jedino što nije poznato jest koliko su recentno određene skupine divergirale. Za potporodicu Scelimeninae nije moguće dati jednostavni dihotomski ključ jer svojstva često nisu jednoznačna. Primjerice, unutar samog roda *Scelimena* koji je ime dobio po proširenju stražnjeg gnjata postoje vrste s jakim proširenjem pa je veslo uočljivo na prvi pogled (npr. *Scelimena bellula*), dok je kod drugih vrsta stražnji gnjat proširen tek toliko da se nazire da je malo proširen (npr. *Scelimena novaeguineae*). Upravo zbog ovakvih nejednoznačnih svojstava koja su se pokušavala svesti pod jednoznačna osnovano je mnogo malih rodova, od kojih su mnogi danas ukinuti, primjerice *Eugavialidium* i *Hexocera*, ali mnogi od kojih bi mogli biti ukinuti u budućnosti ili tek svedeni pod podrodove roda *Scelimena* (npr. *Euscelimena*, *Indoscelimena*, *Tagaloscelimena*, *Platygavialidium*, *Paramphibotettix*), odnosno roda *Gavialidium* (*Bidentatettix*, *Eufalconius*, *Paragavialidium* i *Tegotettix*). Ove dvije velike grupe rodova dijele mnoga svojstva i vjerojatno se radi o dvama velikim rodovima koji su recentno divergirali, tj. za vrijeme geološke reorganizacije kopna i otoka Šri Lanke, Indije, Sundalanda i Sahela, pa je tako iz kladističke analize jasno da su pripadnici roda *Platygavialidium* poput vrsta *Platygavialidium dentifer*, *P. kraussi*, *P. formosanum* itd. blisko srodni, tj. vrlo slični pripadnicima *Scelimena (novaeguineae)* grupe vrsta. Rodovi koji bi nakon taksonomske reorganizacije mogli ostati u potporodici Scelimeninae su samo *Amphibotettix*, *Austrohancockia*,

Discotettix, *Gavialidium*, *Scelimenina* i *Tefrinda*, a rod *Falconius* trebao bi biti premješten u poseban tribus ili potporodicu.

To što rod *Austrohancockia* koji obuhvaća beskrlne predstavnike pripada potporodici Scelimeninae jasno ukazuje na to da i rod *Gibbotettix* pripada ovoj potporodici, jer se radi o dva roda koji su po trenutnoj definiciji neznatno različiti i moglo bi se raditi o sinonimima. Nije *Gibbotettix* jedini rod koji uz beskrlni rod *Austrohancockia* pripada potporodici Scelimeninae. Ovo otkriće ukazuje na jedan veći problem, a to je gotovo potpuno evolucijski netočna klasifikacija čitave porodice monaških skakavaca koja nije bazirana na homolognim svojstvima. Ova kladistička i molekularna revizija potporoice Scelimeninae otvorila je jedno veliko pitanje za daljnje analize, a to je *Koliko još beskrlnih rodova koji su trenutačno svrstani u ostale potporodice pripada potporodici Scelimeninae?* Uz ovo pitanje, ako uzmemo u obzir da ni *Austrohancockia*, ni *Tegotettix*, a ni *Eufalconius* nemaju bočne bodlje na pronotum, nameće se još jedno pitanje, a to je *Koliko još rodova koji nemaju bodlje pripada potporodici Scelimeninae?*

7 ZAKLJUČCI

- 1) Monofiletska potporodica Scelimeninae uključuje rodove srodne rodu *Scelimena* i rodu *Gavialidium* odnosno *Paragavialidium*, ali ne i rodove *Falconius* i *Zhengitettix*.
- 2) Unatoč dosad uvriježenom mišljenju da potporodica Scelimeninae obuhvaća samo velike krilate vrste, dokazano je da i beskrilni rod *Austrohancockia* pripada ovoj potporodici.
- 3) Sinapomorfije potporodice Scelimeninae su niski položaj bočnih okašaca i ticalnih žljebova, kao i jedinstvena organizacija pronotalnih produžetaka koja se sastoji od FM (frontomedijalni produžetak), FL-ova (frontolateralni produžetci), PM (promedijalni produžetak), MM-ova (metamedijalni produžetci), MML-ova (metamediolateralni produžetci) i ML-ova (metalateralni produžetci).
- 4) Jednu skupinu unutar skakavaca veslača čine rodovi *Scelimena*, *Indoscelimena*, *Euscelimena*, *Paramphibotettix*, *Amphibotettix*, *Tagaloscelimena* i *Platygavialidium*, a drugu rodovi *Gavialidium*, *Bidentatettix*, *Discotettix*, *Eufalconius*, *Austrohancockia*, *Paragavialidium* i *Tegotettix*.
- 5) Rodovi *Tefrinda* i *Falconius* se ne grupiraju ni sa jednom od analiziranih skupina te najvjerojatnije nisu pripadnici potporodice Scelimeninae, već drugih potporodica iz Azije.

8 LITERATURA

Adžić, K. (2021). Pygmy Grasshoppers (Orthoptera: Tetrigidae) of Peninsular Malaysia (Diploma thesis, University of Zagreb. Faculty of Science. Department of Biology). 1–114.

Adžić, K., Deranja, M., Franjević, D., & Skejo, J. (2020). Are Scelimeninae (Orthoptera: Tetrigidae) Monophyletic and Why it Remains a Question? *Entomological News* 129(2), 128–146.

Ander, K. (1939). *Opuscula entomologica* (Doctoral dissertation, Lunds universitet).

Benediktov, A. A. (2014). The new data on distribution of the pygmy grasshopper *Tetrix tartara* sl (Orthoptera: Tetrigoidea: Tetrigidae) and its vibrational signals. *Russian Entomological Journal*, 23(1), 1–4.

Benediktov, A., Korsunovskaya, O., Polilov, A., & Zhantiev, R. (2020). Unusual mechanism of emission of vibratory signals in pygmy grasshoppers *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg, 1891)(Orthoptera: Tetrigidae). *The Science of Nature*, 107(2), 1–5.

Blackith, R. E. (1992). *The Tetrigidae (Insecta; Orthoptera) of South-East Asia; an Annotated Catalogue with Partial Translated Keys and Bibliography*. Japaga Press, 249.

Bolívar, I. (1887). Essai sur les Acridiens de la tribu des Tettigidae. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 31(175-313), 4–5.

Buzzetti, F. M. & Devriese, H. (2008). On some Oriental Orthoptera, mostly from Myanmar (Insecta: Orthoptera: Ensifera, Caelifera). *Bollettino del Museo Civico Storia naturale di Verona*, 32, 161–169.

Chen, Y. Z., Deng, W. A., Wang, J. M., Lin, L. L., & Zhou, S. Y. (2018). Phylogenetic relationships of Scelimeninae genera (Orthoptera: Tetrigoidea) based on COI, 16S rRNA and 18S rRNA gene sequences. *Zootaxa*, 4482(2), 392–400.

Cigliano, M. M., Braun H., Eades, D. C. & Otte, D. (2022). *Orthoptera Species File*. Version 5.0/5.0. Dostupno na: <http://Orthoptera.SpeciesFile.org> (pristupljeno 6. 2. 2022.)

Deng, W. A. (2016). *Taxonomic study of Tetrigoidea from China*. Huazhong Agricultural University, Wuhan, 341.

- Devriese, H. (1996). Bijdrage tot de systematiek, morfologie en biologie van de West-Palearktische Tetrigidae. *Nieuwsbrief Saltabel*, 15(1), 2–38.
- Devriese, H. (1999). Revision des Xerophyllini d’Afrique (Orthoptera, Tetrigidae). *Belgian Journal of Entomology*, 1(1), 21–99.
- Günther, K. (1955). Über die Dornschröcken (Orth. Acrid. Tetrigidae) von Sumba und Flores mit faunenhistorischen Anmerkungen zur Verbreitung einiger Gattungsgruppen der Tetrigidae im südostasiatischen Inselbereich. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*, 66.
- Gray, J. (1988). Evolution of the freshwater ecosystem: the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 62(1-4), 1–214.
- de Haan, W. (1843). Bijdragen tot de kennis der Orthoptera. U: Temminck [Ur.] *Verhandelingen over de Natuurlijke Geschiedenis der Nederlansche Overzeesche Bezittingen*. 19(20), 165–22.
- Hancock, J. L. (1904). The Tettigidae of Ceylon. HC Cottle, Acting government printer, Ceylon.
- Hancock, J.L. (1907). Orthoptera Fam. Acridiidae. Subfam. Tetriginae. *Genera Insectorum*, 48(4), 1–79.
- Hancock, J. L. (1909). XIX. Further Studies of the Tetriginæ (Orthoptera) in the Oxford University Museum. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 56(3-4), 387–426.
- Hancock, J. L. (1913). Studies of Tetriginae (Acrydinae) from Sarawak Museum, Borneo. *Sarawak Museum Journal*, 1(3), 39–54.
- Heads, S., Jared Thomas, M. & Wang, Y. (2014). A remarkable new pygmy grasshopper (Orthoptera, Tetrigidae) in Miocene amber from the Dominican Republic. *ZooKeys* 429, 87–100.
- Hennig, W. (1999). *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press.
- Jell, P. A., & Duncan, P. M. (1986). Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra fossil bed (Korumburra group), South Gippsland, Victoria. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, 3(1), 1.
- Kočárek, P., Holuša, J., Grucmanová, Š., & Musiolek, D. (2011). Biology of *Tetrix bolivari* (Orthoptera: Tetrigidae). *Open Life Sciences*, 6(4), 531–544.

- Kučavová, K., Sipos, J., Wahab, R. A., Kahar, R. S., & Kocarek, P. (2017). Feeding patterns in tropical groundhoppers (Tetrigidae): a case of phylogenetic dietary conservatism in a basal group of Caelifera. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179(2), 291–302.
- Li, R., Ying, X., Deng, W., Rong, W., & Li, X. (2021). Mitochondrial genomes of eight Scelimeninae species (Orthoptera) and their phylogenetic implications within Tetrigoidea. *PeerJ*, 9, 5–23.
- Li, X., Lin, C., Wang, L., Gao, Z., Zhu, T., & Lin, L. (2021). Mitogenomic characterization and phylogeny of *Scelimena melli* Günther (Orthoptera: Tetrigoidea: Scelimeninae). *Mitochondrial DNA Part B*, 6(10), 3021–3022.
- Lipscomb, D. (1998). *Basics of cladistic analysis*. George Washington University.
- Maddison, W., & Maddison, D. (2007). *Mesquite 2. A Modular System for Evolutionary Analysis*. Dostupno na: <http://www.mesquiteproject.org> (pristupljeno 4. 2. 2022.)
- Mayr, E. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification?. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 12(1), 94–128.
- Muhammad, A. A., Tan, M. K., Abdullah, N. A., Azirun, M. S., Bhaskar, D., & Skejo, J. (2018). An annotated catalogue of the pygmy grasshoppers of the tribe Scelimenini Bolívar, 1887 (Orthoptera: Tetrigidae) with two new *Scelimena* species from the Malay Peninsula and Sumatra. *Zootaxa*, 4485(1), 1–70.
- Rentz, D. C. (1978). Orthoptera. In *Biogeography and Ecology of Southern Africa* (pp. 733-746). Springer, Dordrecht.
- Rentz, D. C. F. & Su, Y. N. (2003). Orthoptera (Grasshoppers, Locusts, Katydid, Crickets). U: Resh, V. H., & Cardé, R. T. *Encyclopedia of Insects*. Academic Press, Elsevier, 827–839.
- Saussure, H. D. (1862). Etudes sur quelques orthoptères du Musée de Genève. In *Annales de la Société entomologique de France* 4(1), 469–494.
- Sergeev, M. G. (2011). Distribution patterns of grasshoppers and their kin in the boreal zone. *Psyche*,
- Sharov, A. G. (1971). Phylogeny of the Orthopteroidea 72, 595.

Skejo, J. (2017). Taxonomic revision of the pygmy devils (Tetrigidae: Discotettiginae) with online social media as a new tool for discovering hidden diversity. (Diploma thesis, University of Zagreb). 1–235.

Skejo, J., Gupta, S. K., Chandra, K., Panhwar, W. A. & Franjević, D. (2019). Oriental macropterous leaf-mimic pygmy grasshoppers—genera *Oxyphyllum* and *Paraphyllum* (Orthoptera: Tetrigidae) and their taxonomic assignment. *Zootaxa* 4590(5), 546–560.

Skejo, J., & Bertner, P. (2017). No More Dust and Exoskeletons—in Vivo Photo Graphic Records Provide New Data on *Eufalconius pendleburyi* Günther, 1938 (Orthoptera: Tetrigidae) from the Titiwangsa Mts. In *Annales zoologici* 67(4), 665–672.

Song, H., Amédégno, C., Cigliano, M. M., Desutter-Grandcolas, L., Heads, S. W., Huang, Y., Otte, D. & Whiting, M. F. (2015). 300 million years of diversification: elucidating the patterns of orthopteran evolution based on comprehensive taxon and gene sampling. *Cladistics*, 31(6), 621–651.

Storozhenko, S. Y., & Dawwrueng, P. (2015). New and little-known pygmy grasshoppers (Orthoptera: Tetrigidae) from Thailand. *Zootaxa*, 4052(5), 527–554.

Storozhenko, S.Y. & Paik, J.C. (2011) Review of the genus *Bidentatettix* (Zheng, 1992) (Orthoptera: Tetrigidae, Cladonotinae). *Korean Journal of Soil Zoology*, 15 (1–2), 48–52.

Storozhenko, S. Y., & Pushkar, T. I. (2017). A new genus of pygmy locusts (Orthoptera: Tetrigidae: Cladonotinae) from the Malay Peninsula. In *Annales Zoologici* 67(1), 47–53.

Storozhenko, S. Y. (2019). New taxa of pygmy grasshoppers from Australia with notes on classification of the subfamily Batrachideinae (Orthoptera: Tetrigidae). *Zoosystematica Rossica*, 28(1), 94–107.

Thomas, M. J., Skejo, J., & Heads, S. W. (2019). The last Batrachideine of Europe: A new genus and species of pygmy grasshopper (Orthoptera: Tetrigidae) from Eocene Baltic amber. *Zootaxa*, 4686(3), 435–445.

Tumbrinck, J. (2014). Taxonomic revision of the Cladonotinae (Orthoptera: Tetrigidae) from the islands of South-East Asia and from Australia, with general remarks to the classification and morphology of the Tetrigidae and descriptions of new genera and species from New Guinea and

New Caledonia. Biodiversity, biogeography and nature conservation in Wallacea and New Guinea, 2, 345–396.

Tumbrinck, J. (2014). *Wiemersiella* gen. nov.: eine neue Dornschröcken-gattung von Neuguinea (Orthoptera: Tetrigidae, Batrachideinae). *Entomologie heute*, 26, 73–85.

Tumbrinck, J., Skejo, J., Telnov, D., Barclay, M. V. L., & Pauwels, O. S. G. (2017). Taxonomic and biogeographic revision of the New Guinean genus *Ophiotettix* Walker, 1871 (Tetrigidae: Metrodorinae: Ophiotettigini trib. nov.), with the descriptions of 33 new species. *Biodiversity, biogeography and nature conservation in Wallacea and New Guinea*, 3, 525–580.

Tumbrinck, J. (2018). A new species of *Thoradonta* from New Guinea with some remarks on other Tetrigidae (Orthoptera) taxa from Indo-Australia. *Suara Serangga Papua (SUGAPA digital)*, 11 (1), 27–46.

Zetterstedt, J. W. (1828). *Fauna Insectorum Lapponica*, 1.

Zha, L., Yu, F., Boonmee, S., Eungwanichayapant, P.D. & Wen, T. (2017). A new species of the genus *Scelimena* (Orthoptera: Tetrigidae) in Thailand and notes on its biology and ecology. *Entomological News*, 126 (5), 372–382.

Zheng, Z. M. (2005). *Fauna of Tetrigoidea from Western China*. Science Press, Beijing, 501.

9 ŽIVOTOPIS

Rođen sam 11. 11. 1994. u Zagrebu. Osnovnu školu upisao sam 2001. godine – prva četiri razreda pohađao sam Osnovnu školu Ivana Filipovića, a posljednja četiri Osnovnu školu Miroslava Krleže. U međuvremenu upisujem Osnovnu glazbenu školu Pavla Markovca, gdje učim svirati fagot. 2009. godine upisujem I. gimnaziju, a godinu poslije i Srednju glazbenu školu Pavla Markovca. 2012. godine dobitnik sam prve nagrade na državnom natjecanju iz fagota. Godine 2013. upisujem preddiplomski studij Znanosti o okolišu na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu, a zvanje prvostupnika stekao sam 2018. godine. Iste godine upisujem diplomski studij Znanosti o okolišu. Od 2015. godine član sam sekcije za sisavce Udruge studenata biologije BIUS, a od 2018. suvoditelj sekcije za pauke. Bio sam sudionik istraživačko-edukacijskih projekata „Mura – Drava 2016.“, „Insula Tilagus 2017.“ i „Insula Auri 2019.“, a 2018. godine Fakultet mi je sufinancirao samostalni istraživački projekt na otoku Krku. 2019. godine u znanstvenom časopisu SAGE objavljen je rad na kojem sam jedan od autora. Od 2017. do 2020. radio sam u dm-drogerie markt kao prodajni asistent preko Student Servisa. Osim glazbom, u slobodno se vrijeme bavim akvaristikom i uzgojem ptica pjevica.

