

FILOGENIA Y POSICIÓN TAXONÓMICA DE LOS "HOMÓPTEROS" Y DE SUS PRINCIPALES GRUPOS

Juan M. Nieto Nafría

Departamento de Biología Animal,
Universidad de León; E-24071 León

Resumen

Se examina la filogenia y la posición taxonómica de los Homópteros (antiguo orden Homoptera) y de sus principales grupos (cigarras, cigarritas, pulgones saltadores, moscas blancas, pulgones, cochinillas, etc.) a la luz de los estudios de filogenia molecular. Los antiguos Homópteros se distribuyen en los tres o cuatro subórdenes del orden Hemiptera (con su renovada extensión taxonómica), en uno de los cuales se incluyen todos los Heterópteros (chinches, zapateros, barqueros, etc.).

Palabras clave: Hemiptera, Homoptera, Heteroptera, Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha, Coleorrhyncha, Heteropteroidea, Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Prosorrhyncha, Clypeorrhyncha.

Phylogeny and taxonomic position of the 'Homoptera' and their main groups

Abstract

The phylogeny and the taxonomic placement of the former Homoptera and their main groups are re-examined according to molecular phylogeny. The former Homoptera are splitted in three or four suborders within Hemiptera. Heteroptera is monophyletic and included within one of these suborders.

Key words: Hemiptera, Homoptera, Heteroptera, Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha, Coleorrhyncha, Heteropteroidea, Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Prosorrhyncha, Clypeorrhyncha.

INTRODUCCIÓN

Clasificación o clasificaciones

En algún momento los que somos profesores universitarios hemos podido apreciar el desconcierto, e incluso el desasosiego, que se produce en nuestros alumnos de cursos inferiores, al informarles que el número de taxones subordinados a aquél que estamos tratando es variable según los autores, según la clasificación que se siga. Este desconcierto se produce también, en semejante situación, en quienes se acercan al estudio de los seres que nos acompañan en la biosfera, e incluso alcanza a profesionales de las ciencias de la vida, que ya no recuerdan parte de la formación taxonómica que tuvieron.

Unos y otros esperan que la clasificación sea una y por lo tanto inmutable, por desconocimiento u olvido de que una clasificación es la conclusión final de una determinada actividad taxonómica y que por lo tanto es mutable en sí misma, pues pueden variar las bases filosóficas generales que la sustentan, lo que conocemos de los animales en cuestión y lo que sabemos de cómo interpretar esos datos (Gould, 1991).

El desconcierto es especialmente evidente cuando se trata de la clasificación de grandes y conocidos grupos zoológicos, por ejemplo cuando no hay acuerdo en el número o en la ordenación de los órdenes de una clase importante y conocida, como los Insectos, número que puede variar desde poco más de veinte hasta más de treinta.

El conjunto "Homoptera más Heteroptera"

De la oscilación de ese número son responsables en parte los Homópteros. Si los Homópteros son o no son un orden es una discrepancia de toda la vida. Durante años, al dar título a mis artículos sobre pulgones he escrito **Homoptera** (por ejemplo, Nieto Nafría et al., 1984 y Mier Durante y Nieto Nafría, 1997; aunque alguna que otra vez he visto, por ejemplo en Nieto, 1974, como aparecía **Hemiptera**, por obra y gracia del editor de turno, después de haber escrito **Homoptera**). En los artículos sobre esos mismos insectos debidos a otros autores, se puede leer tanto **Homoptera** como **Hemiptera** y han sido muchos quienes han usado los dos según las épocas (por ejemplo; Sorensen, 1990 y Sorensen et al., 1995). Algo semejante ocurre con los especialistas en otros homópteros.

Por su parte los hemipterólogos han tenido en apariencia menos problemas, pero el uso de **Hemiptera** o de **Heteroptera** ya transluce unos diferentes criterios en la extensión taxonómica de los Hemípteros.

Gracias a recientes estudios filogenéticos parece que a esa discrepancia le ha llegado el final, aunque se haya abierto una nueva polémica, centrada en los Auchenorrhynchos, ¿monofiléticos o parafiléticos?, ¿taxón a utilizar o grupo heterogéneo y heteróclito?.

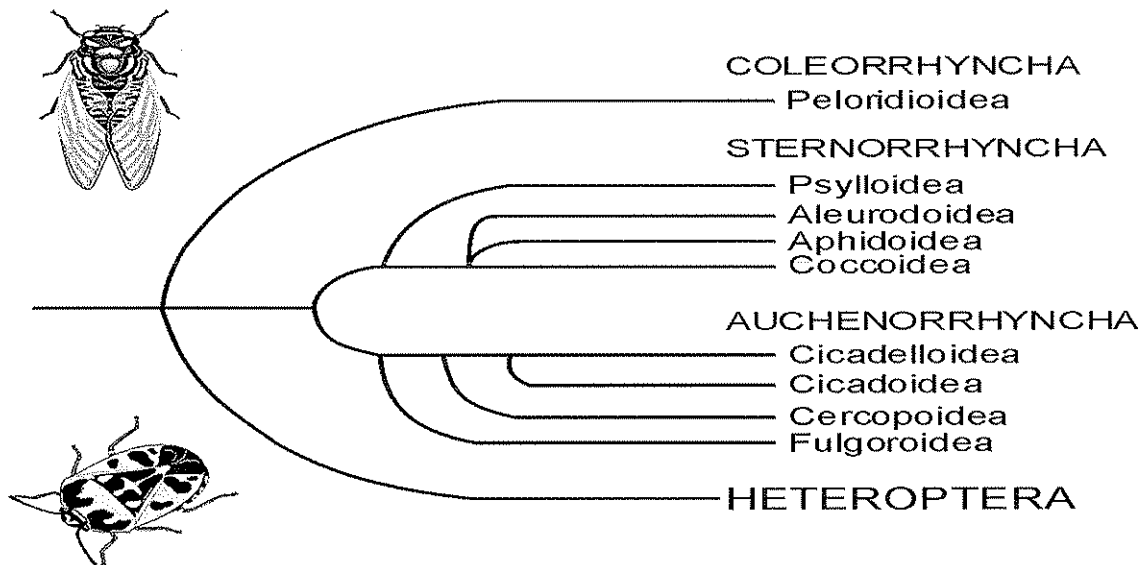


Fig. 1.- Dendrograma de los Homópteros, presentado por Gillot (1980: 194, fig. 8.3), quien se basa en otros autores.

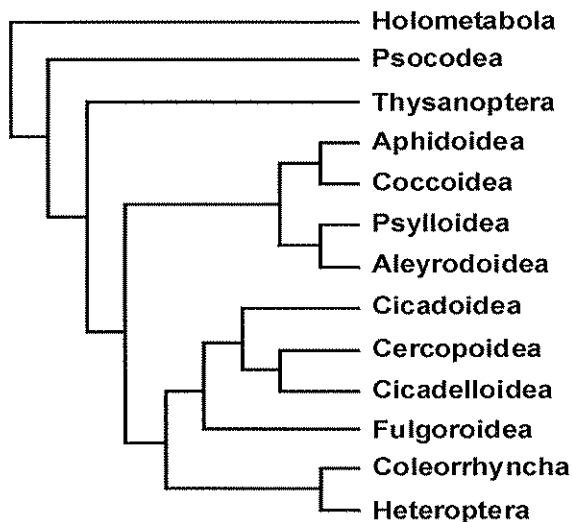


Fig. 2.- Dendrograma de consenso de los Hemipteros, presentado por von Dohlen & Moran (1995: 212, fig. 1) algo modificado; se basa en caracteres morfológicos.

Habitualmente se ha preferido el uso de **Hemiptera** Linnaeus, 1758 al de *Rhyngota* Fabricius, 1775 o de *Rhyncho-ta* Burmeister, 1835 aunque algunos autores, han utilizado recientemente alguno de ellos (por ejemplo, Hamilton, 1983 y Dworakowska, 1988). **Heteroptera** Latreille, 1810 y **Homoptera** Leach, 1805 han sido secciones o subórdenes de **Hemiptera** para muchos autores, mientras que para otros han sido órdenes distintos, usándose normalmente **Hemiptera** para los Heterópteros.

Desde hace tiempo, todos los autores están de acuerdo en que el conjunto "**Homoptera más Heteroptera**" está emparentado cercanamente con los **Thysanoptera** y que el conjunto "[**Homoptera más Heteroptera**] más **Thysanoptera**" lo está con los "**Psocodea**" ("**Psocoptera más Phthiraptera**" o "**Psocoptera más [Mallophaga] más Anoplura**"), configurándose un gran grupo monofilético de insectos que algunos llaman "conjunto hemipteroide", otros **Acercaria** y otros, en fin, **Paraneoptera**.

ALGO DE HISTORIA

El conjunto "**Homoptera más Heteroptera**" antes del cladismo

Las diferencias observables en los hábitos de los especialistas, a las que me he referido, se apoyan en las diferentes opiniones sostenidas por los tratadistas y los estudiosos de la filogenia o de la taxonomía de los grandes grupos de insectos, quienes a lo largo de buena parte del presente siglo han discrepado en el concepto y en la extensión taxonómica de Homópteros, Heterópteros y Hemípteros.

Así en el prestigioso "Tratado de Entomología" de Grassé (Pesson, 1951) se consideran dos órdenes; este criterio coincide con el de otros tratadistas (por ejemplo Borror & DeLong, 1979); mientras que otros (por ejemplo Imms, en sus sucesivas ediciones [Richards & Davies, 1977] y Gillot, 1980) consideran solamente un orden: **Hemiptera**, con dos subórdenes **Heteroptera** y **Homoptera**.

Aunque aparentemente la diferencia es notable, en realidad no es muy grande, porque tan sólo hay un escalón de diferencia en la jerarquía de la clasificación y porque todos esos autores coinciden prácticamente en la interpretación filogenética del conjunto de Heterópteros y Homópteros, que puede representarse en el dendrograma presentado por Gillot (1980) (Fig. 1), en el que se ofrece sinópticamente la clasificación de los Hemípteros que ha venido usándose mayoritariamente.

El conjunto "**Homoptera más Heteroptera**" con el cladismo

Con la irrupción de las ideas cladistas hay que reconocer que en la clasificación de los Insectos ha ido ganando posiciones la opción "un orden", considerándose además a los homópteros como un grado parafilético en la base de los monofiléticos **Heteroptera**; así lo hacen el mismo Hennig (1969 en Hennig, 1981) (Tabla 1) y Popov (1981), Schuh (1986), Kristensen (1991), Carpenter (1992), Campbell et al. (1994), von Dohlen & Moran (1995) y Sorensen et al. (1995), entre otros.

La consideración de los homópteros como grupo parafilético ha llevado: 1º) a colocar a los Coleorrhyncha en

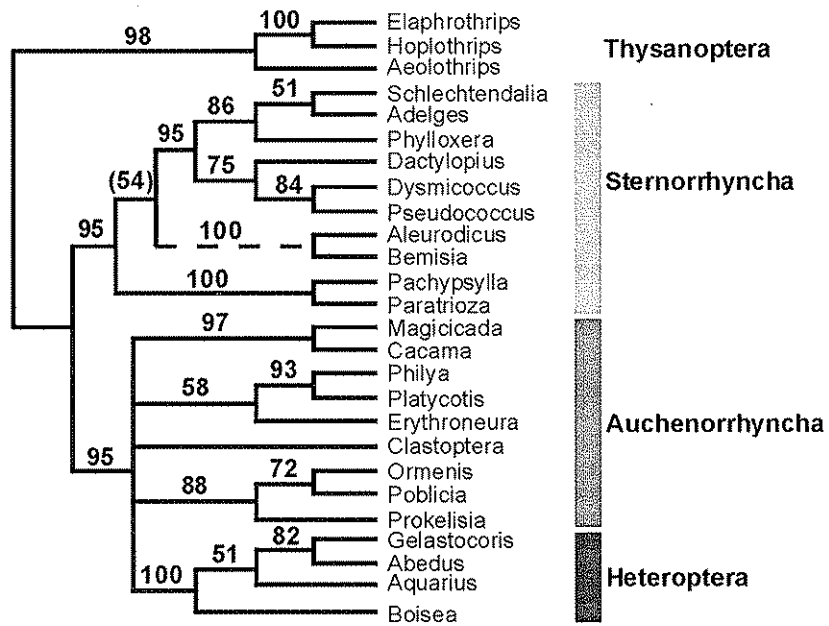


Fig. 3.- Uno de los cladogramas basados en su investigación sobre el 18S ADNr presentado por von Dohlen & Moran (1995: 221, fig. 7). Los números sobre cada una de las líneas indican las sustituciones porcentuales, una vez suprimidos del análisis los Aleirodoideos, que tienen muchas sustituciones 'adicionales'. Desde arriba los grupos de géneros son: Tisanópteros, Afidoideos, Coccoideos, Aleirodoideos, Psilloideos, Cicadoideos, Cicadeloideos, Cercopoideos (solamente *Clastoptera*), Fulgoroideos y Heterópteros.

una posición próxima a los Heterópteros o a clasificarlos dentro de ellos; 2º) a considerar dos clados 'homopteranios': Auchenorrhyncha y Sternorrhyncha, aunque el primero de ellos es en sí mismo parafilético o polifilético, según Goodchild (1966) y Hamilton (1981), respectivamente.

Considerando todas las opiniones más recientes, von Dohlen & Moran (1995) han propuesto el dendrograma de consenso que se muestra en la figura 2 y que es suficientemente expresivo y claro.

El conjunto "Homoptera más Heteroptera" y los estudios de filogenia molecular

Recientes estudios de filogenia molecular, basados en el 18S ADNr, han proporcionado nuevos datos y nuevas conclusiones sobre la posición de los **Homoptera** y sobre su presunta parafilia; así por ejemplo, Campbell et al. (1994) explicaron y concluyeron la monofilia de **Sternorrhyncha** y enunciaron la parafilia de los **Auchenorrhyncha**, mientras que Wheeler et al. (1993) se había inclinado por la monofilia de estos últimos.

Por separado, von Dohlen & Moran (1995) y Sorensen et al. (1995) concluyeron la monofilia del conjunto "**Hemiptera más Homoptera**" y la parafilia de los homópteros, pero discreparon en la parafilia de **Auchenorrhyncha**. Así von Dohlen y Moran mantienen ese taxón en la clasificación, aunque los cladogramas que presentan (Fig. 3) no nos muestra de forma evidente su monofilia; mientras que Sorensen et al. (1995) los hacen desaparecer de la clasificación que proponen.

COLEORRINCOS

Coleorrhyncha es uno de los taxones clásicos de los Homópteros (Fig. 1), y a los que siempre se les reconoció una cierta originalidad (Pesson, 1951). Hennig (1969, en Hennig, 1981) los consideró un clado hermano de Heteroptera, configurando en conjunto los Heteropteroidea (Tabla 1).

Todos los estudios posteriores no han hecho sino corroborar esa situación.

Los Coleorrhincos incluyen actualmente una sola superfamilia Pelorioidea con una sola familia, Peloriidae, y con pocas especies, que son propias de zonas muy húmedas del suelo de los bosques de la Patagonia y Tierra de Fuego, en América del

Tabla I

Parte del índice de la obra *Insect Phylogeny* de Hennig, 1981 (versión inglesa de la obra en alemán del mismo autor de 1969, puesta al día por Schuh). En él se puede apreciar perfectamente las ideas de Hennig sobre la filogenia de los Hemípteros.

22223	Paraneoptera
222232	Acercaria
2222322	Condylognatha
22223222	Hemiptera
222232221	Heteropteroidea
2222322211	Coleorrhyncha
2222322212	Heteroptera
222232222	Sternorrhyncha
2222322221	Aphidomorpha
22223222211	Aphidina
22223222212	Coccina
2222322222	Psyllomorpha
22223222221	Aleyrodina
22223222222	Psyllina
222232223	Auchenorrhyncha
2222322231	Fulgoriformes
2222322231	Cicadiformes

Sur, y de la Isla de Lord Howe, Nueva Zelanda, Tasmania y sur de Australia. Todas ellas se alimentan de los líquidos internos de musgos. Los fósiles más antiguos que se pueden asignar con seguridad a esta familia son de la mitad del Cenozoico, aunque los hay con dudas del Cretácico. Ahora bien, se conocen fósiles de otros coleorrhincos desde el Jurásico hasta la mitad del Cretácico, y algunos de ellos desde el comienzo del Pérmico Superior. Se considera que los Ingridae son el origen común de los Coleorrhyncha y los Heteroptera (s.s.) actuales, cuyos fósiles más antiguos conocidos son del Jurásico, (Shcherbakov, 1984, según Sorensen et al., 1995).

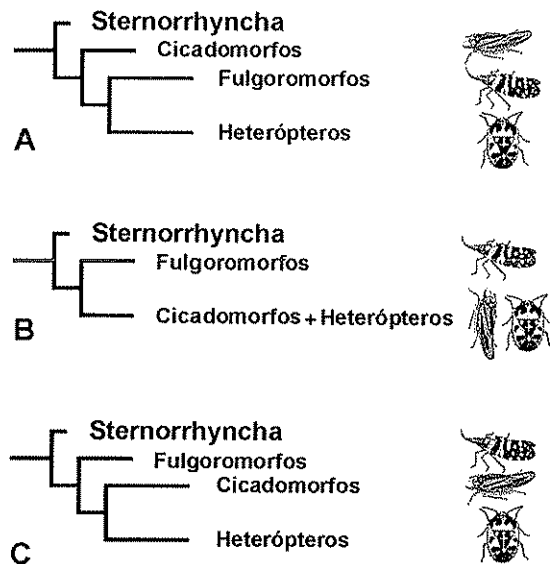


Fig. 4.- Cladogramas a partir de las conclusiones de Sorensen et al. (1995) sobre la filogenia molecular (18S ADNr) de los Hemipteros. Explicación en el texto.

La aparición de los coleorrincos puede que estuviera ligada al aprovechamiento del recurso trófico de los musgos, que no era explotado por ningún otro insecto suctor. La diferenciación de la gula y el consiguiente prognatismo, que se acentúa en el clado Heteroptera, abrió otras posibilidades de alimentación, especialmente la zoofagia.

ESTERNORRINCOS

Sternorrhyncha es otro de los taxones clásicos (Fig. 1) de los Homópteros (ver, por ejemplo, Pesson, 1951) y es uno de los clados establecidos inicialmente en los estudios cladistas (Hennig, 1969, en Hennig, 1981). Valgan estas referencias para mostrar que las características morfológicas definitorias del grupo han estado correctamente elegidas y enunciadas desde antiguo.

El estudio, ya mencionado, de von Dohlen & Moran (1995) muestra con nitidez (Fig. 3) la monofilia de los Esternorrincos y la existencias de unas agrupaciones, {{Aphidoidea, Coccoidea} Aleyrodoidea} Psylloidea}, que coinciden con las establecidas por Sorensen et al. (1995) y que son próximas a las ya fijadas por Hennig, las cuales no se alejan mucho de las señaladas por Pesson (1951).

Se agrupan las especies actuales de Esternorrincos en las cuatro superfamilias ya mencionadas (a veces consideradas subórdenes, con nombres semejantes terminados en "inea" o en "odea"). Las cuatro están ampliamente extendidas en la Tierra, si bien la mayor diversidad de Aleyrodoidea y Coccoidea se encuentra en zonas cálidas y la de Psylloidea y Aphidoidea en zonas templadas.

En todos los esternorrincos la penetración de los estiletes es intercelular, accediendo a los líquidos internos de las plantas vasculares, de las que se alimentan. Esta forma de penetración es un carácter apomórfico, ya que en todos los demás hemipteros la penetración es intracelular en principio.

Las especies actuales de Psylloidea se alimentan bien de líquidos tisulares, bien de savia circulante por los vasos, como posiblemente lo hicieron los primeros esternorrincos. Los restantes esternorrincos actuales están especializados en la

ingestión de la savia elaborada del floema, recurso trófico que han explotado con éxito.

En los Esternorrincos es normal la presencia de algún sistema filtrante, para pasar directamente agua (y también glúcidos excedentarios, en los que se alimentan de savia elaborada) desde la parte anterior del mesodeo a la posterior del mismo o al proctodeo.

Es muy posible (Evans, 1963; Sorensen et al., 1995) que en los primeros esternorrincos, que se alimentaba de jugos hipotónicos respecto a sí mismos (savia no elaborada del xilema), el sistema filtrante ejerciera funciones de osmorregulación; de hecho en los Esternorrincos se observa una tendencia a la disminución del número de tubos de Malpigio (solamente en los Psílidos se hallan los 4 tubos, que son característicos de los Hemipteros).

Aunque de algunos de los grupos actuales (pulgonos, cóccidos) no hay registro hasta el Triásico, el registro fósil del conjunto de los Esternorrincos se inicia en el Pérmico (Kukalová-Peck, 1991), y respalda las expuestas relaciones entre superfamilias.

AUQUENORRINCOS

Auchenorrhyncha es el tercero de los grupos clásicos de Homópteros (Fig. 1), y es ahora el centro de la discordia, de una cierta discordia al menos.

En los cladogramas, (basados en el 18S ADNr y de máxima parsimonia) de Sorensen et al. (1995) no aparece la monofilia de los Auquenorrincos. Los tres cladogramas de máxima parsimonia (Fig. 4A) muestran que Fulgoromorfos y Heterópteros forman un clado, que es hermano de los Cicadomorfos; y los tres cladogramas siguientes, de mayor a menor parsimonia (Fig. 4B), muestran a los Fulgoromorfos como clado hermano de un conjunto Heteropteros más Cicadomorfos (Fig. 4C) y aún mucho más (hasta niveles inapropiados) para encontrar un cladograma en el que apareciesen los Auquenorrincos (en conjunto) como clado monofilético y hermano de los Hemiptera.

Hasta 1995 los Auquenorrincos han sido habitualmente considerados como un grupo monofilético, así Carver et al. (1991) afirmaban: "La monofilia de los Auchenorrhyncha está asegurada firmemente por el órgano estridulante y el flagelo antenal setiforme, característicos del grupo". Otros caracteres comunes de los Auquenorrincos son, según ellos, simplesiomorfias, salvo la fusión de la vena ScP con la R, en la terminología de Kukalová-Peck (1983). Según esta misma autora (Kukalová-Peck, 1991) esa fusión es una apomorfia de los Auquenorrincos, y la separación existente en los Heteropteroides (Coleorrincos más Heterópteros) es una simplesiomorfia.

Sorensen et al. (1995) consideran que el órgano estridulante, la antena setiforme y la mencionada fusión de las venas ScP y la R son homoplasias, como veremos a continuación.

En algunos Pentatomorfos (Heterópteros), que están muy alejados filéticamente de Fulgoromorfos y Cicadomorfos existe también un órgano productor de sonidos. Además, los órganos estridulantes de Fulgoromorfos y Cicadomorfos distan mucho de ser homogéneos.

Las antenas setiformes se presentan en muchos y distantes grupos de insectos (por ejemplo, Odonatos, larvas de holometábolos, muchos dípteros adultos) y en los Hemipteros se presentan también en Coleorrincos y Nepomorfos (Heteroptera). En los Auquenorrincos puede que las antenas setiformes estén asociadas a la capacidad de saltar, a la audición o a ambas funciones. Su organización en ellos tampoco es

homogénea; en los Fulgoromorfos, el pedicelo está excepcionalmente desarrollado y lleva una especial dotación de sensilios y la segmentación del flagelo antenal es peculiar, con un primer artejo bulboso y provisto de un órgano sensorial; mientras que en los Cicadomorfos, el escapo y el pedicelo están menos desarrollados y el flagelo tiene artejos mejor marcados y de tamaño más equilibrado (en las ninfas de los Cicádidos no es estrictamente setiforme).

La fusión de las venas ScP y R, que también se da en las alas posteriores de los Coleópteros, sería un carácter homoplásico, ligado a las necesidades de dar rigidez a la base del ala y de presentar un punto o área de flexión del ala en la zona media del borde humeral.

Los Cicadomorfos, al menos en el sentido taxonómico usado aquí, incluyen las superfamilias Cicadoidea, Cicadelloidea y Cercopoidea. En conjunto su distribución es también mundial, con una mayor diversidad en las zonas tropicales y cálidas en general del globo.

Como todos los demás homópteros son suctores de líquidos vegetales internos; en este caso, de la savia del xilema (Cercopidae, Cicadidae y algunos Cicadellidae), del floema (Membracidae y otros Cicadellidae) o de líquidos del parénquima (también otros Cicadellidae). La presencia de algún tipo de sistema filtrante en los Cicadomorfos puede tener el mismo significado inicial que en los Esternorrincos, y quizás su complejidad se deba a haber retenido la alimentación a partir de la savia no elaborada durante más tiempo.

Se conocen distintos fósiles de cicadomorfos desde el comienzo del Jurásico e incluso (Cicadoidea) desde el Triásico, muy separados en el tiempo de los fósiles de otras familias de cicadomorfos, presentes en el Pérmico.

Los Fulgoromorfos incluyen varias familias, agrupadas en una sola superfamilia, Fulgoroidea, que se extiende por todo el mundo, aunque el máximo de diversidad parece corresponder a regiones holárticas.

La ausencia de todo tipo de sistema filtrante en los Fulgoromorfos y el menor desarrollo de la bomba cibarial y con ello del clipeo, puede que esté relacionado con el tipo de ingesta inicial del grupo (líquido intracelular o intercelular de raíces de plantas vasculares o de hifas de hongos), que no es hipotónico; esta alimentación se mantiene hoy en día en algunas especies del grupo, al menos en algún estado de desarrollo (Wilson et al., 1994); en las estirpes de otras especies actuales se pasó a ingerir savia del floema.

La traza fósil de los fulgoromorfos actuales se puede seguir hasta el final del Jurásico, cuando se extinguieron otras familias del grupo, entre ellas Surijokocixidae, de la que existe registro desde el comienzo del Pérmico Inferior.

CLADIFICACIÓN Y CLASIFICACIÓN DE HEMIPTERA

Demostrada la parafilia de los Auquenorrincos, Sorensen et al. (1995) presentan un cladograma final (Fig. 5) y construyen una clasificación del orden Hemiptera con cuatro subórdenes: Sternorrhyncha, Clypeorrhyncha, Archaeorrhyncha y Prosorrhyncha (Esternorrincos, Clipeorrincos, Arqueorrincos y Prosorrincos).

El taxon Sternorrhyncha mantiene la extensión que se le ha venido dando. Los Clypeorrhyncha y los Archaeorrhyncha son respectivamente los Cicadomorfos y los Fulgoromorfos de anteriores clasificaciones; estos nuevos nombres tienen su origen formal en el desarrollo notable del clipeo de los primeros y en la organización plesiomórfica (en el criterio de Sorensen et al., 1995) del aparato bucal y de los escleritos cefálicos relacionados con él, de los segundos. Los Prosorrhyncha son los Heteropterodea Hennig, 1969 o los

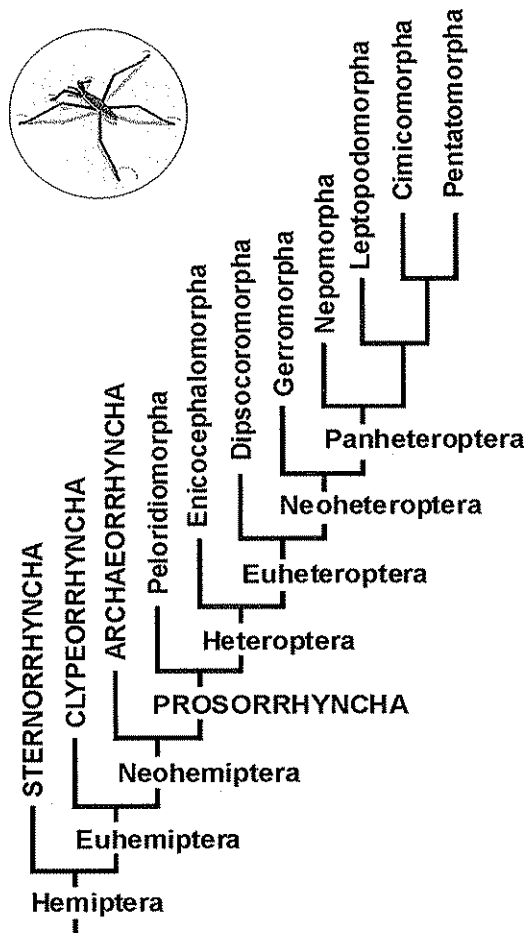


Fig. 5.- Cladograma final presentado por Sorensen et al. (1995: 54, fig. 5), en el que figuran los cuatro subórdenes propuestos en mayúsculas.

Heteropterodea Schuh, 1979. Ciertamente, los autores podrían haber dejado los nombres al uso (Esternorrincos, Cicadomorfos, Fulgoromorfos y Heteropterodeos), pero como ninguna norma lo impide, han preferido dar a los tres últimos nuevos nombres terminaciones en "rryncha", para evitar confusiones y facilitar la memorización, quedando la terminación "morpha" restringida a los cladros de Prosorrhyncha.

Alternativamente a esa clasificación de Sorensen et. al., ¿no podría usarse otra, en la que se mantuvieran los Auquenorrincos?. Quizás se pudiera hacer así por ahora, en tanto no se sustenten las divergencias (si apomorfias u homoplasias) en la interpretación de los caracteres morfológicos comentados y en tanto no se refrenden con otros estudios moleculares las conclusiones actuales, máxime si consideramos también la ausencia de documentación paleontológica segura. En esta posible clasificación, el orden Hemiptera quedaría dividido en tres subórdenes: Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha y Prosorrhyncha, prefiriéndose este último nombre al de Heteropterodea por la terminación "oidea", usada habitualmente para las superfamilias de la clasificación zoológica.

AGRADECIMIENTO

Este artículo se basa en una de las conferencias plenarias del VIII Congreso Ibérico de Entomología, celebrado en Évora (Portugal) en septiembre de 1998. Mi agradecimiento a los colegas y amigos afidólogos John Sorensen, Carol von Dohlen y Nancy Moran, porque sus investigaciones han sido el hilo conductor de una y otro.

BIBLIOGRAFÍA

- BORROR, D.J. & DELONG, D.M., 1979. *An introduction to the study of Insects* [third edition]. Holt, Reinhart & Winston, New York, 14+812 pp.
- CAMPBELL, B.C., STEFFEN-CAMPBELL, J.D. & GILL, J., 1994. Evolutionary origin of whiteflies (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodidae) inferred from 18S rDNA sequences. *Ins. Mol. Biol.*, **3**: 73-88.
- CARPENTER, F.M., 1992. *Treatise on invertebrate paleontology. Volume 3, Superclass Hexapoda*. Geological Society of America & University of Kansas, Boulder, Colorado, & Lawrence, Kansas.
- CARVER, M., GROSS, G.F. & WOODWARD, T.E., 1991. 30, Hemiptera (Bugs, leafhoppers, cicadas, aphids, scale insects, etc.). En: NAUMANN, I.D. (Chief Editor) *The Insects of Australia, Volume I* [Second Edition]. Melbourne University Press: 429-509.
- DWORAKOWSKA, I., 1988. Main veins of the wings of Auchenorrhyncha (Insecta: Homoptera). *Entom. Abh. (Dresden)*, **52**: 63-108.
- EVANS, J.W., 1963. The phylogeny of the Homoptera. *Ann. Rev. Entom.*, **8**: 77-94.
- GILLOT, C., 1980. *Entomology*. Plenum Press, New York & London, 18+729 pp.
- GOULD, S.J., 1991. *La vida maravillosa*. Editorial Crítica (Drakontos), Barcelona, 357 pp. Traducción de *Wonderful Life. The Burgess Shale and the nature of History* (1989).
- GOODCHILD, A.J.P., 1966. Evolution of the alimentary canal in the Hemiptera. *Biol. Rev.*, **41**: 97-140.
- HAMILTON, K.G.A., 1981. Morphology and evolution of the rynchotan head (Insecta: Hemiptera, Homoptera). *Can. Entomol.*, **113**: 953-974.
- HAMILTON, K.G.A., 1983. Classification, morphology and phylogeny of the family Cicadellidae (Rhynchota: Homoptera). En: KNIGHT, W.J., PANT, N.C., ROBERTSON, T.S. & WILSON, M.R. (eds.) *1st international workshop on leafhoppers and planthoppers of economic importance*. Commonwealth Institute of Entomology, London: 15-37.
- HENNIG, W., 1981. *Insect Phylogeny*. John Wiley & Sons, Chichester, 22+514 pp.
- KRISTENSEN, N.P., 1991. Phylogeny of extant hexapods. En: NAUMANN, I.D. (Chief Editor) *The Insects of Australia, Volume I* [Second Edition]. Melbourne University Press: 125-140.
- KUKALOVÁ-PECK, J., 1983. Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. *Can. J. Zool.*, **61**: 1618-1668.
- KUKALOVÁ-PECK, J., 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures. En: NAUMANN, I.D. (Chief Editor) *The Insects of Australia, Volume I* [Second Edition]. Melbourne University Press: 141-179.
- MIER DURANTE, M.P. & NIETO NAFRÍA, J.M., 1997. Relación de especies de la fauna iberobalear de doce subfamilias de pulgones (Hemiptera, Sternorrhyncha, Aphididae). *Boln. Asoc. esp. Entom.*, **21** (3-4): 251-268.
- NIETO NAFRÍA, J.M., 1974. Recopilación de las citas de pulgones (Aphidinea) de España (Hem. Homoptera). *Graellsia*, **28**: 45-102.
- NIETO NAFRÍA, J.M., DÍAZ GONZÁLEZ, T.E. & MIER DURANTE, M.P., 1984. *Catálogo de los pulgones (Homoptera Aphidoidea) de España y de sus plantas hospedadoras*. Universidad de León (Servicio de Publicaciones), León, 174 pp.
- PESSON, P., 1951. Ordre des Homoptères. En: GRASSÉ, P.P. (ed.) *Traité de Zoologie. Tome X. Fascicule II*. Masson et Cie, Paris: 1390-1656.
- POPOV, Y., 1981. Historical development and some questions on the general classification of the Hemiptera. *Rostria*, **33** (suppl.): 85-99.
- RICHARDS, O.W. & DAVIES, R.G., 1977. *Imms' general textbook of Entomology. Volume 2 Classification and Biology* [10th edition] Chapman & Hall, London: i-viii, 420-1354.
- SCHUH, R.T., 1986. The influence of cladistics on heteropteran classification. *Ann. Rev. Entom.*, **31**: 67-93.
- SORENSEN, J.T., 1990. Taxonomic position of discrete-state phylogenies: relationships of the aphid subtribes Eulachnina and Schizolachnina (Homoptera: Aphididae: Lachninae). *Ann. Entom. Soc. Am.*, **83**: 394-408.
- SORENSEN, J.T., CAMPBELL, B.C., GILL, R.J. & STEFFEN-CAMPBELL, J.D., 1995. Non-monophyly of Auchenorrhyncha ("Homoptera"), based upon 18S rDNA phylogeny: eco-evolutionary and cladistic implications within pre-Heteropteroidea Hemiptera (s.l.) and a proposal for new monophyletic suborders. *Pan-Pacific Entom.*, **71** (1): 31-60.
- VON DOHLEN, C. & MORAN, N., 1995. Molecular phylogeny of the Homoptera: a paraphyletic taxon. *J. Mol. Evol.*, **41**: 211-223.
- WHEELER, W.C., SCHUH, R.T. & BANG, R., 1993. Cladistic relationships among higher groups of Heteroptera: congruence between morphological and molecular data sets. *Entom. Scan.*, **24**: 121-137.
- WILSON, S.W., MITTER, C., DENNO, R.F. & WILSON, M.R., 1994. Evolutionary patterns of host plant use by delphacid planthoppers and their relatives. En: DENNO, R.F. & PERFECT, T.J. (eds.) *Planthoppers, their ecology and management*. Chapman & Hall, New York.