

Evolución y Filogenia de Arthropoda

Sección III: Artropodiana

FILOGENIA DE HETEROPTERA

M^a Ángeles Vázquez y Tomás López

Departamento de Biología Animal I
Facultad de Biología. Universidad Complutense
28040 Madrid

Resumen

En el presente trabajo se trata de reflejar el estado actual de los conocimientos sobre la filogenia de los heterópteros. En primer lugar se hace una breve referencia a la posición de los Heteroptera dentro de Hexapoda y a sus relaciones filogenéticas con los órdenes próximos. Se indica el camino evolutivo más probable que ha seguido el grupo y, finalmente, se analizan las últimas ideas sobre la filogenia de los infraórdenes en los que se ha dividido el grupo.

Los heterópteros parecen ser claramente monofiléticos y casi todos los heteropterólogos aceptan la clasificación de Stys y Kerzhner (1975) en siete infraórdenes, aunque hay ciertas dudas sobre la monofilia de algunos de ellos.

Palabras clave: Heteroptera, Filogenia.

Phylogeny of Heteroptera

Abstract

A brief reference on the systematic position of Heteroptera (Hexapoda) is given, and their phylogenetic relationships with the closest orders of insects too. The most likely evolutive way of this group is analysed in this paper; and finally, the recent ideas about phylogeny on heteropteran groups are done.

Heteropterans seem to be a monophyletic group. The seven infraorders of Stys and Kerzhner (1975) are recognized by most heteropterist, although monophyly of some of them have been debated.

Key words: Heteroptera, Phylogeny.

LOS HETERÓPTEROS.

SU POSICIÓN ENTRE LOS HEXÁPODOS

Los Heteroptera comprenden los insectos denominados vulgarmente "chinchas" caracterizados por tener la base del rostro bien separada del prosterno, un número reducido de segmentos antenales, generalmente cuatro o cinco, el protórax grande y bien desarrollado y el primer par de alas, los hemiélitros, parcialmente esclerotizado.

El término Heteroptera aparece por primera vez en 1810 en que Latreille divide a los Hemiptera en dos subgrupos: Homoptera y Heteroptera. Estamos, por lo tanto, ante un grupo de hemípteros y, en consecuencia, incluido dentro de los Paraneoptera u órdenes hemipteroides, que comprende los Psocoptera, Phthiraptera, Thysanoptera y Hemiptera, caracterizados, todos ellos, por un aparato bucal básicamente adaptado para la succión.

Las relaciones filogenéticas entre estos grupos han sido estudiadas por varios autores.

Los Paraneoptera parecen ser un grupo monofilético puesto que comparten gran número de sinapomorfias: venación reducida y ausencia de un lóbulo anal ensanchado en las alas posteriores; reducción de los segmentos tarsales a tres o menos; lacinia en forma de varilla; ausencia de cercos;

fusión del gonángulo con el noveno tergo abdominal; cuatro o menos tubos de Malpigio; fusión de los ganglios abdominales y espermatozoides biflagelados (Davies, 1991).

A su vez, está dividido en dos grupos hermanos: Psocodea, con Psocoptera y Phthiraptera, que es monofilético y el formado por Hemiptera y Thysanoptera, con algunas dudas sobre su monofiletismo.

Dentro de los hemípteros se han venido considerando junto con los heterópteros a los homópteros que, clásicamente, agrupan los Stenorrhyncha, Auchenorrhyncha y a los Coleorrhyncha. Recordemos que Coleorrhyncha (Fig. 1) es la denominación establecida por Myers y China (1929) para la familia Peloridiidae, pequeños hemípteros del continente austral y de Tierra del Fuego con una serie de rasgos, como la ausencia de gula y posición del rostro, que les aproxima a los homópteros, y el aspecto externo, con el cuerpo aplanado y las alas en plano sobre el abdomen, más próximo a los heterópteros. Su posición sistemática ha variado según diferentes criterios; aunque en un primer momento (esta familia tiene apenas un siglo de existencia) los coleorincos se situaron entre los heterópteros, posteriormente, han sido considerados

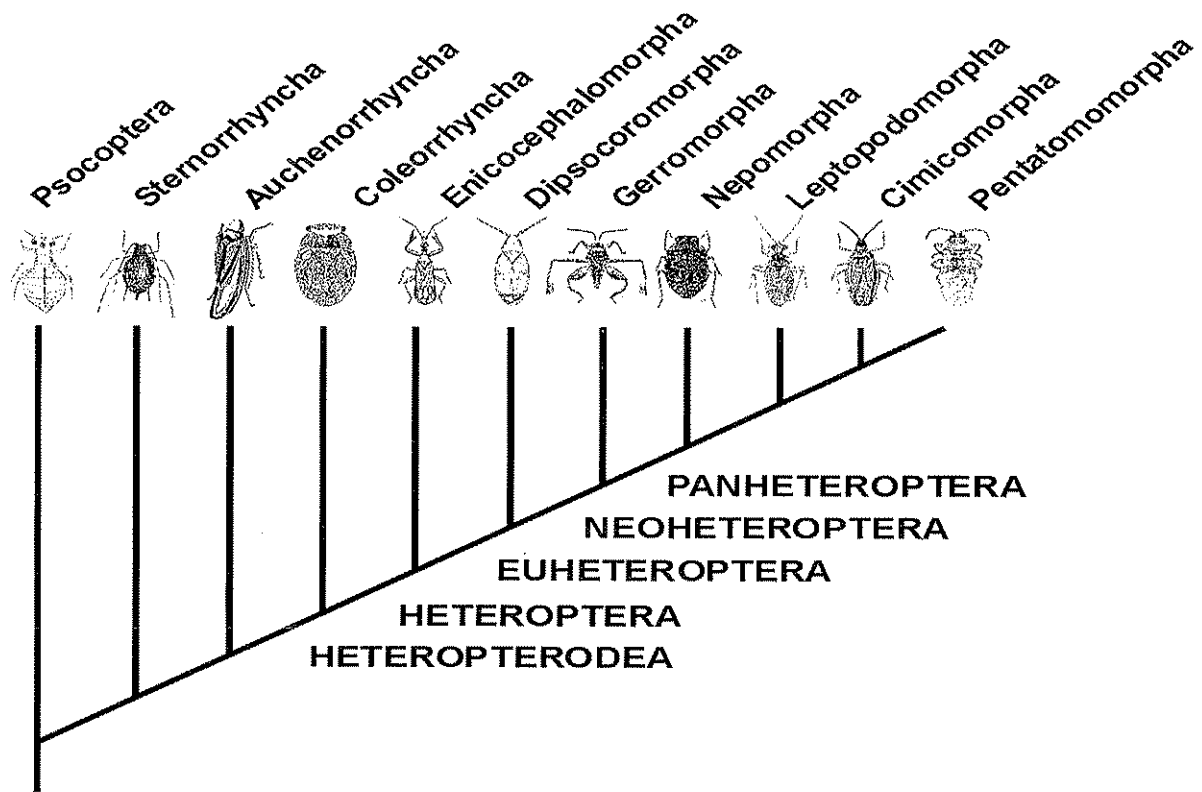


Fig. 2.- Relaciones filogenéticas de los infra-órdenes de heterópteros. Según Wheeler et al. (1993), in Schuh y Slater (1995).

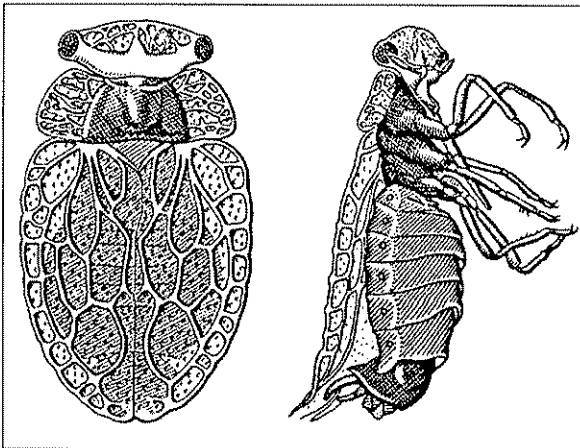


Fig. 1.- *Hemiodoecus fidelis* Ev. (Peloridiidae). Según Poisson y Pesson (1951).

homópteros por la mayor parte de los autores. La posición que ocupan en el esquema de Wheeler et al. (1993), que comentaremos más adelante, refleja las anteriores controversias sobre el grupo.

Schuh y Slater (1995) consideran que los términos Hemiptera "sensu lato", Coleorrhyncha y Heteroptera identifican grupos monofiléticos, y que Homoptera no es un grupo natural y es mejor referirse a ellos como Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha (Fig. 2).

En consecuencia, como es natural, la categoría taxonómica que se debe adjudicar a Heteroptera frente a Homoptera ha sido muy controvertida. La mayoría de los autores, sobre todo europeos, prefieren considerarlos como subórdenes y su justificación viene avalada por sinapomorfias importantes: aparato bucal picador-suctor muy característico; ausencia de

palpos y ovariolas telotróficas (Kristensen, 1991). Además, los representantes actuales se separan de los demás órdenes de insectos por marcadas diferencias.

Por otro lado, la opinión de que son órdenes distintos también se ve sustentada porque ambos grupos se han diversificado mucho, con clasificaciones intrínsecas muy elaboradas y, teóricamente, se puede concebir una evolución paralela de los antepasados Psocopteroides (Stys & Kerzhner, 1975). Esta última opinión es compartida, sobre todo, por autores norteamericanos que identifican Hemiptera con Heteroptera como orden, al mismo nivel que Homoptera.

TENDENCIAS EVOLUTIVAS

Además de otras, parece que la adopción de una boca suctora marca la línea evolutiva del grupo.

La modificación de las piezas bucales hacia la formación de una boca suctora aparece en los Paraneoptera y Zoraptera. Se acentúa en Thysanoptera, en donde las mandíbulas, maxilas y la lacinia se modifican como estiletes y alcanza su máxima expresión en Hemiptera en donde aparecen, a lo largo de los estiletes maxilares, dos canales capilares, uno para la expulsión de la saliva y el otro para la absorción de los alimentos y, además, el labio se transforma formando un estuche o vaina que rodea a las demás piezas bucales denominado rostro.

Los hemípteros aparecieron, probablemente, en el Carbonífero. Durante el Mesozoico tuvo lugar una gran diversificación asociada a la aparición de las fanerógamas. La boca de los hemípteros resultó ser muy adecuada para la extracción de jugos vegetales, hasta tal punto que su estructura básica ha permanecido inalterada.

El hecho de que en los Homoptera no hay grupos depredadores ni acuáticos y en los Heteroptera sí, sugiere que la adopción de hábitos depredadores o hematófagos pudo marcar la primera divergencia de los Heteroptera respecto a los

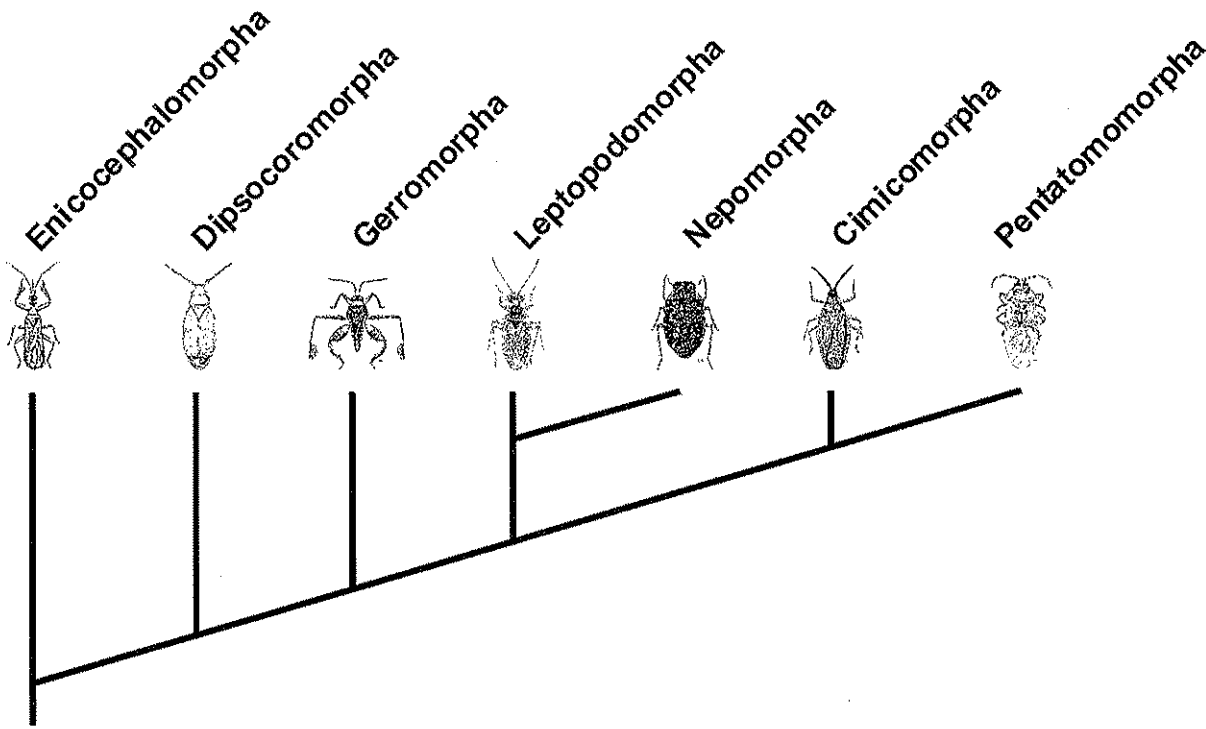


Fig. 5.- Relaciones entre los infraórdenes de heterópteros. Según Schuh (1979) in Schuh (1986).

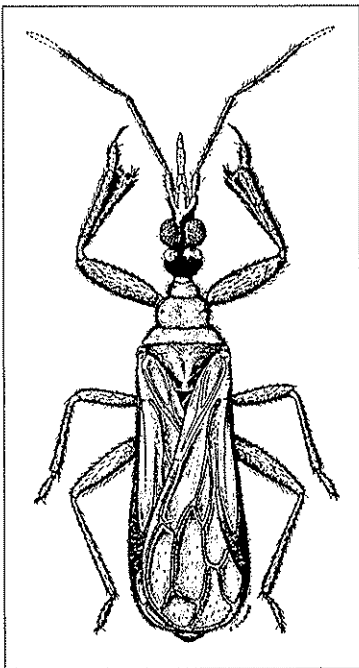


Fig. 3.- *Hymenocoris bruneocephalis* Wygodzinsky y Smith (Enicocephalidae). Según Wygodzinsky y Smith (1991), in Schuh y Slater (1995).

para los pterigotos y por Wheeler et al. (1993) y Schuh y Slater (1995) para los heterópteros. Además indica que, en el caso de los heterópteros, la utilización de estos caracteres para aclarar secuencias evolutivas en rangos taxonómicos altos plantea numerosos conflictos porque en este grupo la capacidad de vuelo puede haberse perdido en numerosas ocasiones y, por el momento, le parece de mayor aplicación para inferencias filogenéticas en taxones genéricos y a nivel de familia (en su caso examina varios géneros de Gerridae).

Homoptera y que la fitofagia en los Heteroptera es secundaria. Por otra parte, la adaptación a la vida acuática de algunos Heteroptera podría depender de su primitivo hábito carnívoro.

Andersen (1997) realiza un análisis de la evolución de la pérdida de la capacidad de vuelo y del polimorfismo alar en insectos, en un intento por conjugar estos datos morfológicos con la adaptación que implican en la dispersión y el parasitismo. Sus conclusiones generales están de acuerdo con los esquemas filogenéticos propuestos por Kristensen (1991)

INTRODUCCIÓN HISTÓRICA DE LAS DISTINTAS CLASIFICACIONES

Linnaeus, basándose en la estructura de las alas, denominó Hemiptera al conjunto formado por las verdaderas chinches, los pulgones, los trips, las cochinillas y las cigarras. Este grupo, a su vez, lo dividió en dos subgrupos basándose en el rostro: con "*rostrum inflexum*" que comprendía a las verdaderas chinches, las cigarras y algunos Auchenorrhyncha, y un segundo grupo con "*rostrum pectorale*" que comprendía a las cochinillas y otros Sternorrhyncha. En la 10ª edición de su *Systema naturae* divide a las verdaderas chinches en cuatro géneros: *Notonecta*, *Nepa*, *Macrocephalus* y *Cimex*.

Fabricius (1803) incluye a los hemípteros en Rhyngota, junto a las pulgas (Siphonaptera).

Latreille (1810) emplea el término Hemiptera para referirse a Rhyngota de Fabricius, pero excluyendo a las pulgas. Los divide en dos subgrupos: Homoptera y Heteroptera, y estos últimos, según la estructura y localización de las antenas, los divide en Geocorisae e Hydrocorisae.

Dufour (1833) subdivide los Geocorisae de Latreille, quedando los Heteroptera con tres subgrupos: Geocorisae, Amphibiocorisae (los actuales Gerromorpha) y los Hydrocorisae (los actuales Nepomorpha).

Una década después, Amyot y Serville (1843) publican su "*Histoire naturelle des insectes Hémiptères*" que es la primera clasificación que propone las principales familias del grupo.

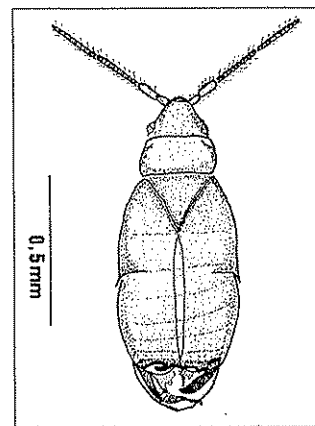


Fig. 4.- *Pachycoleus pusillimus* (Sahlberg) (Dipsocoridae). Según Costas et al. (1993).

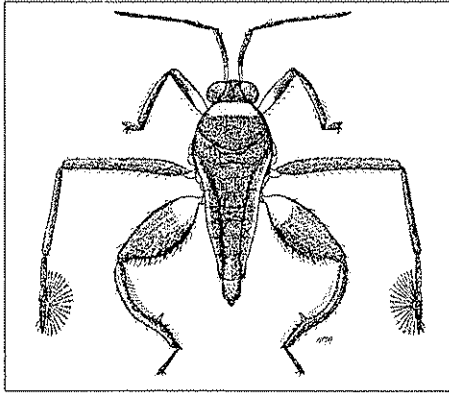


Fig. 6.- *Rhagovelia papuensis* Lundblad (Veliidae). Según Andersen (1982).

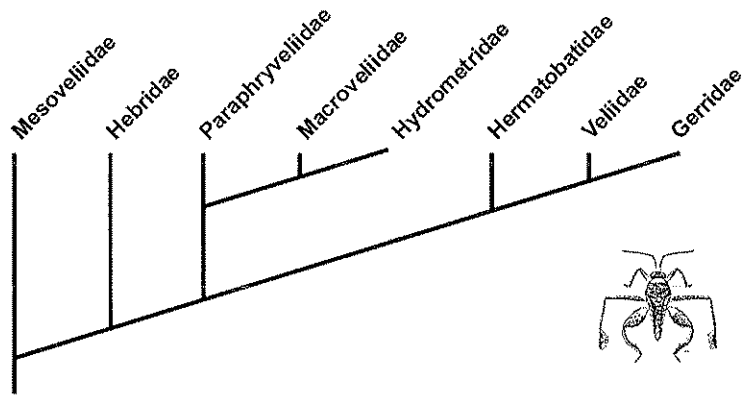


Fig. 7.- Relaciones entre las familias de Gerromorpha. Según Andersen (1982) in Schuh (1986).

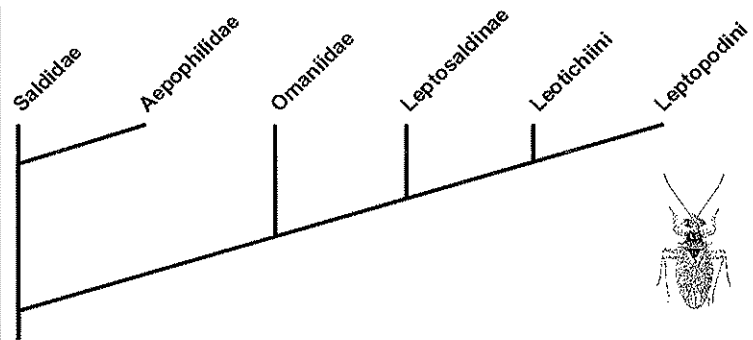
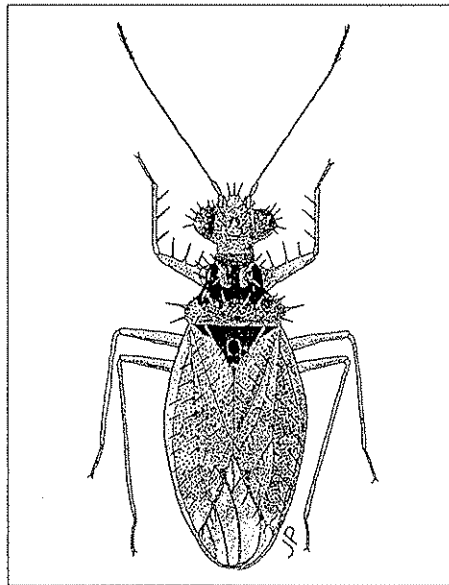


Fig. 9.- Relaciones filogenéticas de los Leptopodomorpha. Según Schuh y Polhemus (1980) in Schuh (1986).

← Fig. 8.- *Patapius spinosus* (Rossi) (Leptopodidae). Según Péricart (1983).

Reuter (1910) realiza el primer esquema filogenético para los Hemiptera.

Como se puede ver, las clasificaciones iniciales de los heterópteros se hicieron en base a detalles morfológicos aislados, las alas, el aparato bucal, antenas, etc. Se sucedieron otras que incluían informaciones parciales sobre diversos detalles morfológicos, parcialidad que, en ocasiones, condujo a graves errores de ordenación. A partir de los trabajos de Tullgren (1918) sobre las tricobotrias, de Singh-Pruthi (1925) sobre la genitalia masculina, de Poisson (1924) y Ekblom (1926, 1930) sobre gran número de estructuras y de Spooner (1938) sobre la cabeza, se realizaron diferentes estudios de morfología comparada que, juntamente con los iniciados a partir de los años 40 sobre anatomía interna, sirvieron como base de esquemas más modernos.

Leston, Pendergrast y Southwood (1954) consideraron los Geocorisae divididos en los Pentatomomorpha y Cimicomorpha.

En la actualidad, la clasificación aceptada por casi todos los heteropterólogos es la de Stys y Kerzhner (1975). Tras tener en cuenta, como ellos mismos indican, el conjunto de las controversias sobre las afinidades de los principales grupos, estos autores, establecieron los siete siguientes infraórdenes:

1. Enicocephalomorpha Stichel, 1955, para la familia Enicocephalidae (fig. 3). Estas chinches presentan caracteres únicos, como la estructura del primer par de alas, que las separan claramente del resto de los grupos.

2. Dipsocoromorpha Miyamoto, 1961, para Ceratocombidae, Dipsocoridae (fig.4), Hysipterygidae y Schizopteridae.
3. Nepomorpha Popov, 1968. Comprende las chinches Hydrocorisae, es decir las que se sumergen en el agua y las familias ripícolas Gelastocoridae y Ochteridae.
4. Gerromorpha Popov, 1971. Se corresponde con los Amphibiocorisae, conjunto de familias que viven sobre el agua y algunas ripícolas y terrestres.
5. Leptopodomorpha Popov, 1971, para Omaniidae, Saldidae, Leotichiidae y Leptopodidae.
6. Cimicomorpha Leston, Pendergrast y Southwood, 1954. Utilizan el mismo sentido que los autores del infraorden, con la exclusión de las familias de Dipsocoromorpha y la inclusión de Thaumastocoridae.
7. Pentatomomorpha Leston, Pendergrast y Southwood, 1954. Excluyen del grupo original a los Thaumastocoridae y los Leptopodomorpha.

Stys y Kerzhner reconocen que no tienen suficientes pruebas para asegurar la monofilia de algunos de estos infraórdenes. Posteriormente, varios autores han apoyado, con argumentos cladistas, la validez de esta clasificación (Andersen, 1982; Rieger, 1976; Schuh y Polhemus, 1980; Schuh y Stys, 1991; y Stys, 1983, entre otros).

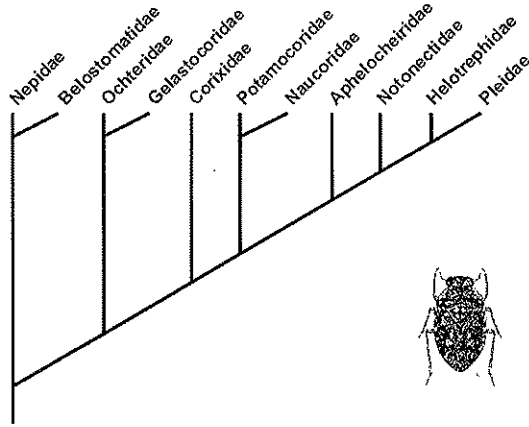


Fig. 11.- Relaciones filogenéticas de Nepomorpha. Modificado de Rieger (1976) in Schuh y Slater (1995).

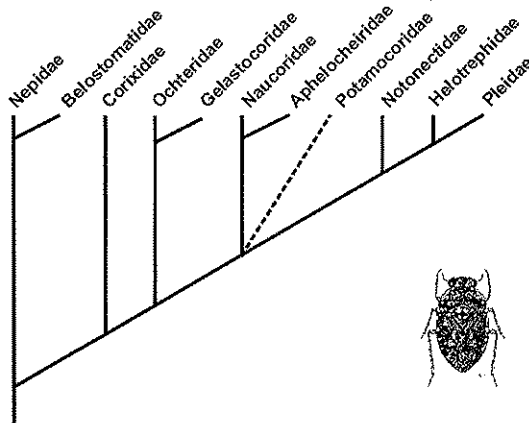


Fig. 12.- Relaciones filogenéticas de Nepomorpha. Modificado de Mahner (1993) in Schuh y Slater (1995).

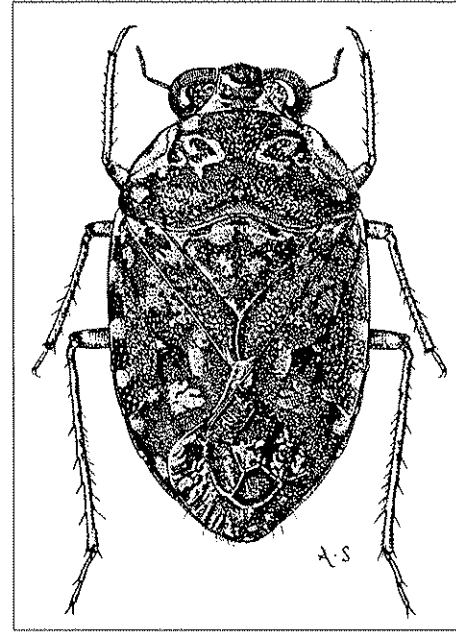


Fig. 10.- *Ochterus barberi* Schell (Ochteridae). Según Usinger (1956) in Schuh y Slater (1995).

En 1979, Schuh trasladó la gran cantidad de datos de los huevos, la embriología, las estructuras bucales y métodos de alimentación de los heterópteros, aportados por Cobben en 1968 y 1978, a una estructura cladista, concluyendo su trabajo con el esquema filogenético representado en la Fig.5.

Wheeler, Schuh y Bang (1993) revisaron la monofilia de los siete infraórdenes de Stys y Kerzhner (1975). Intentaron hacer un esquema filogenético que combinara 31 caracteres morfológicos con la secuencia de bases de determinados fragmentos de ADN nuclear procedentes de 29 taxones, no sólo de heterópteros sino también de otros grupos próximos para poder establecer relaciones.

Considerando los Hemiptera *sensu lato*, principalmente a causa de las estructuras bucales, como un taxón monofilético, los resultados del trabajo son los siguientes:

- Los Homoptera no parecen ser un taxón monofilético.
- Auchenorrhyncha es el grupo hermano de Coleorrhyncha más Heteroptera, considerando que hay pruebas suficientes para corroborar la monofilia de este último taxón.
- Enicocephalomorpha es el grupo hermano de los restantes heteróptera, los Euheteroptera.
- Dipsocoromorpha es grupo hermano de Neoheteroptera.
- Gerromorpha es el grupo hermano de Panheteroptera.
- Nepomorpha es el grupo hermano del resto de Panheteroptera.
- Leptopodomorpha es el grupo hermano del conjunto de Cimicomorpha y Pentatomomorpha.

Las conclusiones de este trabajo están representadas en la figura 2, donde se incluyen los términos Euheteroptera, Neoheteroptera y Panheteroptera, establecidos por Stys en 1985. Este cladograma está en concordancia con el esquema de Schuh (1979) (Fig. 5), excepto en que los Leptopodomorpha se consideraban un grupo hermano de los Nepomorpha.

COMPOSICIÓN Y RELACIONES DENTRO DE LOS INFRAÓRDENES DE HETERÓPTERA

En este apartado tratamos de recoger algunos de los criterios que, sobre las relaciones intrínsecas de los infraórdenes de heterópteros, se han ido adoptando a lo largo de estos últimos años. Las figuras muestran el aspecto de alguno de los representantes de los grupos no ilustrados anteriormente.

- Enicocephalomorpha. En opinión de Schuh (1986) es difícil determinar su posición filogenética porque presentan pocas sinapomorfías comunes con otros infraórdenes de heterópteros.

Este infraorden, además de la mencionada familia Enicocephalidae (Fig.4), recoge actualmente Aenictopecheidae (Stys 1989, 1990).

- Dipsocoromorpha. Incluye cinco familias, las mencionadas anteriormente en la clasificación de Stys y Kerzhner (1975) y Stemmocryptidae. Se trata de especies todas ellas de vida intersticial y, por lo tanto, de tamaño pequeño, incluso minúsculo, como es el caso de un Schizoptérido de Paraguay

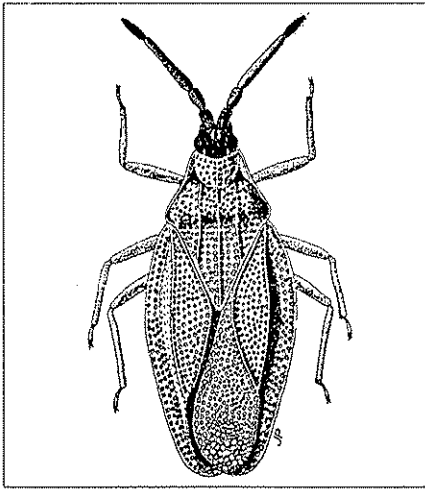


Fig. 13.- *Catoplatus bletoni* Vidal (Tingidae). Según Péricart (1983).

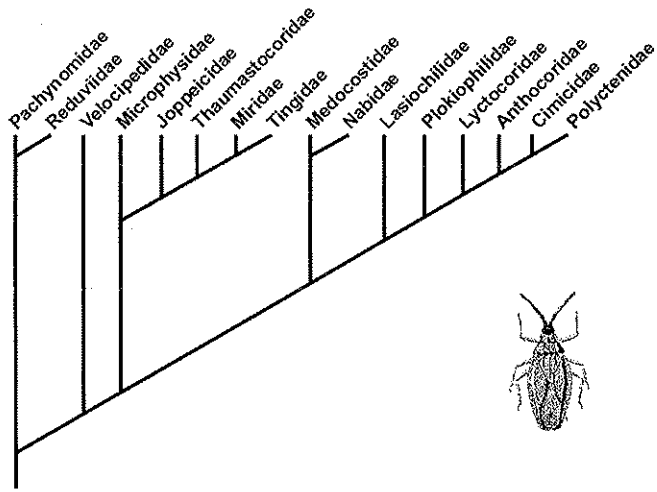


Fig. 14.- Relaciones filogenéticas de Cimicomorpha. Según Schuh y Stys (1991) in Schuh y Slater (1995).

que mide 0,5 mm de longitud (Stys, 1990). Su monofilia no parece estar apoyada por pruebas muy sólidas (Schuh, 1986).

- Gerromorpha. (Fig.6). Andersen (1982) opina que las familias de Gerromorpha constituyen un grupo monofilético. Las sinapomorfias que señala como más relevantes son: el tipo de inserción y la distribución de las tricobotrias cefálicas, algunas estructuras mandibulares, los arolios pretarsales y el complejo ginatrial del tracto genital de las hembras, ya que se trata de estructuras complejas y es improbable que se hayan adquirido en varias ocasiones. Las relaciones entre estas familias se recogen en la figura 7.

- Leptopodomorpha. (Fig.8). Schuh y Polhemus (1980) realizaron un estudio de las relaciones entre las familias de este infraorden. Como resultado presentaron el esquema de la figura 9. Su clasificación, a diferencia de otras anteriores, como la de China y Miller (1959) y las de Cobben (1968 y 1978), sitúa los Leptosaldinae como una familia de los Leptopodidae y no de los Saldidae.

- Nepomorpha. (Fig.10). Son muchos los autores interesados en las familias componentes de este infraorden.

Rieger (1976) expuso los resultados de sus estudios sobre el esqueleto y la musculatura de *Ochterus marginatus* para aclarar los controvertidos vínculos de los Ochteridae con el resto de los Heterópteros; concluyó que esta familia es el grupo hermano de Gelastocoridae y presentó un esquema relacionando las distintas familias del infraorden. Al igual que Popov (1971) sostuvo que los Nepoidea son el grupo hermano de los restantes nepomorfos.

Generalmente se suele aceptar la clasificación en 11 familias de Stys y Jansson (1988). La controversia mayor entre distintos especialistas, radica en la situación de los Corixidae, como se puede apreciar en la clasificación de Rieger (1976) (Fig. 11) y de Mahner (1993) (Fig. 12).

- Cimicomorpha. (Fig.13). Kerzhner (1981) ordenó las numerosas familias de cimicomorfos dentro de un contexto filogenético.

Diez años después, Schuh y Stys (1991) analizaron nuevos datos sobre su morfología y establecieron las relacio-

nes que se recogen en el cladograma de la figura 14; entre los caracteres empleados señalan, junto a otros, la importancia de los ocelos, segmentación del labio, fractura costal, venación de la membrana, segmentación del tarso y el primer espiráculo abdominal.

- Pentatomomorpha. (Fig. 15). Para la práctica totalidad de los especialistas, aunque con distintos criterios, este infraorden comprende cinco superfamilias, cuatro englobadas en el taxón Trichophora (Tullgren, 1918) que se caracteriza por la presencia de tricobotrias abdominales ventrolaterales y pulvilli y una quinta, Aradoidea, a veces con pulvilli pero carentes de tricobotrias.

Los caracteres empleados para establecer relaciones entre los pentatomomorfos son: la genitalia masculina y femenina, la venación de las alas posteriores y la presencia, número y situación de las tricobotrias abdominales.

Para Schaefer (1993) los Trichophora incluyen: Lygaeoidea, Pyrrhocoroidea, Coreoidea y Pentatomoidea. Otros autores, como Stys (1961), consideran Coreoidea al conjunto de Coreoidea, Lygaeoidea y Pyrrhocoroidea, según el criterio anterior, con exclusión de los Piesmatidae e Idiostolidae a los que consideran con categoría de superfamilia; para ellos, pues, los Trichophora están constituidos por Coreoidea, Piesmatoida, Idiostoloidea y Pentatomoidea.

De todas estas familias, la más numerosa en cuanto al número de especies, Lygaeidae, parece ser parafilética y, probablemente, polifilética (Schaefer, 1993).

Podríamos concluir diciendo que se han realizado numerosos trabajos para esclarecer las relaciones filogenéticas de los Heterópteros, se han utilizado caracteres, tanto morfológicos como moleculares, para establecer el carácter mono, para o polifilético de los distintos grupos, pero, sin duda alguna queda mucha tarea por hacer. Por una parte, hay muchos trabajos individuales dispersos sobre la morfología, comportamiento, ciclos bióticos, etc., cuya revisión puede ser de gran utilidad y, por otra, necesitaríamos completar las lagunas de esta información para llegar a comprender los motivos últimos de la evolución de este grupo, bastante numeroso dentro de los heterometábolos, que aprovecha una amplia variedad de recursos alimentarios.

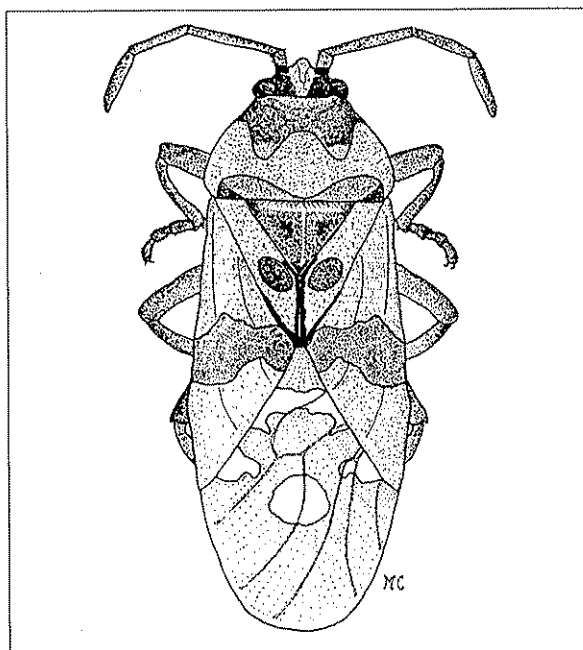


Fig. 15.-*Lygaeus equestris* (L.) (Lygaeidae). Según Costas y Vázquez (1991).

BIBLIOGRAFÍA

- AMYOT, C. J. B. & SERVILE, A., 1843. *Histoire Naturelle des Insectes Hémiptères*. Paris, Libr. Encycl. Roret. 675 pp.
- ANDERSEN, N. M., 1982. The semiaquatic bugs (Hemiptera, Gerromorpha). Phylogeny, adaptations, biogeography and classification. *Entomograph*, 3, 455 pp.
- ANDERSEN, N. M., 1997. Phylogenetic test of evolutionary scenarios: the evolution of flightlessness and wing polymorphism in Insects. In GRANDCOLAS, P. (ed.), *The Origin of Biodiversity in Insects: Phylogenetic Test of Evolutionary Scenarios*. *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat.*, 173: 91-108. Paris.
- COSTAS, M. & VÁZQUEZ, M. A., 1991. Nuevos datos sobre *Lygaeus simulans* Deckert, 1985 (Heteroptera, Lygaeidae) en la Península Ibérica. *Anales de Biología*, 17 (Biología Animal), 6: 23-28.
- COSTAS, M., VÁZQUEZ, M. A. & LÓPEZ, T., 1993. *Pachycoleus pusillimus* (Sahlberg, 1870) (Heteroptera: Dipsocoridae) primera cita para la Península Ibérica. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 17 (2): 77-81.
- COBBEN, R. H., 1968. *Evolutionary trends in Heteroptera, Part I. Eggs, architecture of the shell, gross embryology, and eclosion*. 475 pp. Wageningen.
- COBBEN, R. H., 1978. *Evolutionary trends in Heteroptera, Part II. Mouthpart-structures and feeding strategies*. *Meded. Landb Hoogeschool Wageningen*, 78 (5), 407 pp.
- CHINA, W. E. & MILLER, C. E., 1959. Check-list and keys to the families and subfamilies of the Hemiptera-Heteroptera. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Entomol.*, 8 (1): 1-45.
- DAVIES, R. G., 1991. *Introducción a la Entomología*. Ed. Mundi-Prensa, Madrid. 449 pp.
- DUFOUR, L., 1833. *Recherches Anatomiques et Physiologiques sur les Hémiptères Accompagnées de Considerations Relatives a l'Histoire Naturelle et a la Classifications des ces Insectes*. Paris: *Mem. Savants Etrang. Acad. Sci.*, 4: 1-333.
- EKBLOM, T., 1926. Morphological and biological studies of the Swedish families of Hemiptera-Heteroptera. Part I. The families Saldidae, Nabidae, Lygaeidae, Hydrometridae, Veliidae and Gerridae. *Zool. Bidr.*, 10: 31-180.
- EKBLOM, T., 1930. Morphological and biological studies of the Swedish families of Hemiptera-Heteroptera. Part II. The families Mesoveliidae, Corizidae and Corixidae. *Zool. Bidr.*, 12: 113-150.
- FABRICIUS, J. C., 1803. *Systema Rhyngotorum. Brunsvigiae. Apud Carolum Reichard*. 314 pp.
- KERZHNER, I. M., 1981. Fauna of the USSR. Bufs. Vol. 13, n° 2. Heteroptera of the Family Nabidae. *Acad. Sci. USSR, Zool. Inst. Nauka, Leningrad*. 326 pp.
- KRISTENSEN, N.P., 1991. *Phylogeny of extant Hexapoda*. In CSIRO (Ed.) *The Insects of Australia*. 2nd Edn. Melbourne University Press, Carlton, pp. 125-140.
- LATREILLE, P. A., 1810. *Considerations Generales sur l'Ordre Naturel des Animaux Compansant les classes des Crustaces, de Arachnides, et des Insectes*. Paris: F. Schoell.
- LESTON, D., PENDERGRAST, J. G. & SOUTHWOOD, T. R. E., 1954. Classification of the terrestrial Heteroptera (Geocorisae). *Nature*, 174: 91-92.
- MAHNER, M., 1993. *Systema cryptoceratorum phylogenicum* (Insecta, Heteroptera). *Zoologica*, 143: 302 pp.
- MYERS, J. G. & CHINA, E. W., 1929. The systematic position of the Peloridiidae as elucidated by a further study of the external anatomy of *Hemiodoeus leai* China (Hemiptera, Peloridiidae). *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 10, 3: 282-294.
- PÉRICART, J., 1983. *Hémiptères Tingidae euro-méditerranéens*. Faune de France, 69, Paris, 620 pp.
- POISSON, R., 1924. Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. *Bull. Biol.*, Paris 58: 49-305.
- POISSON, R. & PESSON, P., 1951. *Série des Coléorhynches* (Myers et China, 1929). In GRASSÉ, P., *Traité de Zoologie*, T. X. Fasc. II: 1648-1650.
- POPOV, Y., 1971. Historical development of Hemiptera infraorder Nepomorpha (Heteroptera). *Trudy Paleo. Inst. Acad. Sci. USSR*, 129: 230 pp.
- REUTER, O. M., 1910. Neve Beiträge zur Phylogenie und Systematik der Miriden nebst einleitenden Bemerkungen über die Phylogenie der Heteropteren-Familien. *Acta. Soc. Sci. Fenn.*, 37 (3): 171 pp.

- RIEGER, C., 1976. Skelett und Muskulatur des Kopfes und Prothorax von *Ochterus marginatus* Latreille. *Zoomorph.*, **83**: 109-191.
- SCHAEFER, C. W., 1993. The Pentatomomorpha (Hemiptera: Heteroptera): an annotated outline of its systematic history. *Eur. J. Entomol.*, **90**: 105-122.
- SCHUH, R. T., 1979. (Review of) Evolutionary Trends in Heteroptera. Part II. Mouthpart-structures and Feeding Strategies, by R. H. COBBEN. *Syst. Zool.*, **28**: 653-656.
- SCHUH, R. T., 1986. The influence of cladistics on heteropteran classification. *Ann. Rev. Entomol.*, **31**: 67-93.
- SCHUH, R. T. & POLHEMUS, J. T., 1980. Analysis of taxonomic congruence among morphological, ecological and biogeographic data sets for the Leptopodomorpha (Hemiptera). *Syst. Zool.*, **29**: 1-26.
- SCHUH, R.T. & SLATER, J. A., 1995. *True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera)*. Cornell Univ. Press. 336 pp.
- SCHUH, R.T. & STYS, P., 1991. Phylogenetic analysis of cimicomorphan family relationships (Heteroptera). *Jl. N. Y. ent.Soc.*, **99**: 98-350.
- SINGH-PRUTHI, H., 1925. The morphology of the male genitalia in Rhynchota. *Trans. Entomol. Soc. Lond.*, 1925: 127-267, pls. 1-32.
- SPOONER, C. S., 1938. The phylogeny of the Hemiptera based on a study of the head capsule. *Illinois Biol. Monog.* **16** (3): 1-102.
- STYS, P., 1961. Morphology of the abdomen and female ectodermal genitalia of the trichophorous Heteroptera and their bearing on classification. *Verh. XI. Int. Kongr. Entomol. (Wien, 1960)*, **1**: 37-43.
- STYS, P., 1983. A new family of Heteroptera with dipsocoromorphan affinities from Papua New Guinea. *Acta ent. bohemoslov.*, **80**: 256-292.
- STYS, P., 1985 (1984). Soucasny stav beta-taxonomie radu Heteroptera. *Prace Slov. Entomol. Spol. SAV*, Bratislava **4**: 205-235.
- STYS, P., 1989. Phylogenetic systematics of the most primitive true bugs (Heteroptera: Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha). *Prace Slov. Ent. Spol.*, Bratislava, **8**: 69-85.
- STYS, P., 1990. Enicocephalomorphan and dipsocoromorphan fauna of W. Palaearctic (Heteroptera): composition, distribution and biology. *SCOPOLIA* Suppl., **1**: 3-15.
- STYS, P. & JANSSON, A., 1988. Check-list of recent family-group names of Nepomorpha (Heteroptera) of the world. *Acta Entomol. Fenn.*, **50**: 1-44.
- STYS, P. & KERZHNER, I., 1975. The rank and nomenclature of higher taxa in recent Heteroptera. *Acta ent. bohemoslov.*, **72**: 65-79.
- TULLGREN, A. 1918. Zur Morphologie und Systematik der Hemipteren. *Entomol. Tidskr.*, **39**: 113-132.
- WHEELER, W. C, SCHUH, R. T. & BANG, R., 1993. Cladistic relationships among higher groups of Heteroptera: congruence between morphological and molecular data sets. *Ent. scand.*, **24**: 121-137.