

Relations privilégiées de certains Heteroptera Reduviidae prédateurs avec les végétaux. Premier cas connu d'un Harpactorinae phytophage

Special relationships of certain predatory Heteroptera Reduviidae with plants. First known case of a phytophagous Harpactorinae

JEAN-MICHEL BÉRENGER, DOMINIQUE PLUOT-SIGWALT*

Laboratoire de biologie et évolution des insectes, École pratique des hautes études et Muséum national d'histoire naturelle, 45, rue Buffon, 75005 Paris, France

RÉSUMÉ

Des observations faites en Guyane française apportent de nouvelles données sur les relations que certaines espèces d'Harpactorinae entretiennent avec des végétaux. Ces espèces manifestent une appétence prononcée pour les sucres et beaucoup fréquentent des plantes produisant des substances collantes. Un Harpactorini, *Zelus araneiformis* Haviland, effectue la totalité de son développement postembryonnaire sur un arbre myrmécophile, *Cecropia obtusa* Aubl. (Cecropiaceae), en se nourrissant aux dépens des corps nourriciers produits par cet arbre (corpuscules de Müller et corps perliformes).

Mots clés : Heteroptera, Reduviidae, Harpactorinae, *Zelus araneiformis*, *Cecropia obtusa*, régime alimentaire, phytophagie, corpuscule de Müller, adaptation

ABSTRACT

*Observations made in French Guyana provide new data on the relationships of certain Harpactorinae with plants. These species show a striking appetite for sugars and many of them live on plants producing viscid or sticky substances. A species of Harpactorini, *Zelus araneiformis* Haviland, completes its postembryonic development on a myrmecophilous tree, *Cecropia obtusa* Aubl. (Cecropiaceae), while feeding on special glandular formations produced by this tree (Müllerian bodies and pearl bodies).*

Key words: Heteroptera, Reduviidae, Harpactorinae, *Zelus araneiformis*, *Cecropia obtusa*, diet, phytophagy, Müllerian bodies, adaptation

Abridged version (see p. 1010)

Note présentée par Renaud Paulian

Note remise le 5 mai 1997, acceptée après révision le 14 octobre 1997

*Correspondance et tirés à part

Introduction

Les Reduviidae constituent l'une des nombreuses familles d'Heteropterae à régime exclusivement prédateur. La plupart s'alimentent de proies très diverses, en général d'autres insectes qu'ils recherchent activement sur le sol ou sur les plantes, ou chassent à l'affût.

Contrairement aux Heteropterae phytophages qui comptent, dans plusieurs familles, quelques lignées ayant secondairement acquis un régime prédateur (Miridae, Lygaeidae, Pentatomidae), on ne trouve, chez les Heteropterae prédateurs, pratiquement aucun représentant ayant pu s'adapter à un régime alimentaire entièrement phytophage [1, 2]. Il n'est pas rare, cependant, de voir diverses espèces prédatrices plus ou moins associées à certaines plantes. Lorsque ces espèces ne s'alimentent pas aux dépens d'une proie précise, inféodée à ces plantes, les causes d'une telle association restent inconnues. Nombre d'auteurs signalent que des Reduviidae et des Nabidae ponctionnent souvent la sève des végétaux, mais les essais d'élevage sur diverses plantes ont été négatifs [3]. S'il est probable que la plupart de ces espèces cherchent ainsi à s'hydrater plus qu'à s'alimenter, il n'est pas exclu que ces ponctions apportent un complément nourricier appréciable, voire indispensable.

Des observations faites en Guyane française par l'un de nous (J.-M. B.) montrent que les relations entre certains Reduviidae et certaines plantes sont parfois très étroites. Nous examinerons d'abord le cas de ces espèces, en particulier celui, singulier et mal connu, des punaises dites « à résine » [4]. Nous montrerons ensuite qu'une espèce (*Zelus araneiformis* Haviland) est capable d'effectuer la totalité de son développement postembryonnaire en se nourrissant exclusivement aux dépens d'un arbre (*Cecropia obtusa* Aubl.). Il s'agit là du premier cas connu d'un Reduviidae phytophage, au moins à l'état immature.

Les Reduviidae liés à certains végétaux

Nos observations en Guyane, ainsi que les données de la littérature faisant état de relations privilégiées entre des Reduviidae et certains végétaux [4–10], concernent une vingtaine d'espèces (tableau I). Toutes appartiennent à un même groupe formées de deux sous-familles étroitement apparentées [11], les Harpactorinae et les Bactrodinae. Contrairement à d'autres Reduviidae vivant sur les végétaux, ces prédateurs polyphages fréquentent régulièrement, voire exclusivement, une ou plusieurs plantes précises sur lesquelles on peut les observer en nombre, non seulement à l'état adulte, mais parfois aussi à l'état d'immatures et d'œufs. Les végétaux fréquentés sont très divers (tableau I). Malgré la diversité des cas observés,

quelques traits communs ou largement partagés retiennent l'attention.

Nous passerons rapidement sur quelques faits, en partie connus, que nos propres observations confirment. Ainsi, les végétaux fréquentés sécrètent tous ou presque des substances visqueuses ou collantes. Les prédateurs ont eux-mêmes un tégument poisseux, soit parce qu'ils enduisent leur corps de résine [4, 6, 9, 12], soit parce que leur tégument sécrète des substances visqueuses [7, 10]. Les propriétés collantes de ces substances sont mises à profit pour le piégeage des proies [4–6, 9, 12, 13]. Cette stratégie de capture est souvent associée à un comportement peu agressif, voire « timide », beaucoup de ces espèces se contentant, au moins en captivité, de proies inanimées ou déjà mortes ; le cannibalisme, si fréquent chez les Reduviidae, est ici relativement rare.

L'appétence de certains Harpactorinae pour les sucres est moins connue. Nos observations laissent penser que ces espèces absorbent certains sucres végétaux riches en sucres. Les Apiomerini observés en Guyane plongent leur rostre dans la résine d'*Eperua falcata*, comme s'ils s'alimentaient – un fait déjà relaté à propos des Ectinoderini asiatiques [14] mais guère pris au sérieux par la suite. Or, la résine de cet arbre a une saveur nettement sucrée, et elle attire nombre d'hyménoptères (Mélipones, Trigones). Nous avons aussi constaté que beaucoup d'autres Harpactorinae sont très attirés par diverses substances sucrées (miel, confiture, lait concentré) que nous leur avons offert en captivité ; ils y plongent aussitôt leur rostre (Harpactorini : *Aristathlus* sp., *Ischnoclopius* sp., *Montina* sp., *Notocyrtus dorsalis*, *Zelus annulosus* ; Apiomerini : *Apiomerus nigrilobus*, *Beharus cylindripes*, *Heniartes flavicans*, *Manicocoris rufipes*, *Micrauchenus lineola*, *Ponerobia bipustulata*). En revanche, dans d'autres sous-familles de Reduviidae (Ectrichodinae, Emesinae, Reduviinae, Peiratinae), aucune des espèces que nous avons gardées en captivité ne s'est montrée intéressée par ces substances. L'appétence des Harpactorinae pour les sucres est également attestée par les observations suivantes : *Notocyrtus gibbus* pompe les nectars extrafloraux ou encore le miellat fourni par les coccides ou membracides [15] ; *Zelus*, *Repipta* et *Ricolla* sont aussi soupçonnées d'absorber le nectar de diverses plantes [15] ; *Heniartes jaakoi* pompe le miel qui lui est fourni en captivité [16] ; *Rhinocoris bicolor*, *R. tropicus* et *Pisilus tipuliformis* absorbent la solution sucrée mise à leur disposition en élevage [17, 18].

Les relations qu'entretiennent certains Apiomerini avec les végétaux semblent étroites, durables et anciennes. L'association entre *Ponerobia bipustulata*, *Beharus cylindripes* et *Manicocoris rufipes* d'une part, et *Eperua falcata* d'autre part, est telle qu'il paraît y avoir coïncidence entre les répartitions géographiques (région amazonienne) des espèces animales et végétale. En Guyane, les trois espèces se trouvent, non seulement sur les arbres sur pied, mais aussi sur le tronc des arbres abattus, entreposés au bord des pistes, voire sur le bois déjà débité en planches. Ce

Tableau I. Principales espèces de Reduviidae plus ou moins inféodées à certaines plantes (d'après les données de la littérature et nos propres observations en Guyane).

HARPACTORINAE			
Harpactorini			
<i>Aristathlus</i> sp.	<i>Aparisthmium cordatum</i>	(Euphorbiaceae)	[présent travail]
<i>Cosmoclopius curavavensis</i> Cob. & Wyg.	<i>Cleome viscosa</i>	(Capparidaceae)	[10]
<i>Cosmolestes picticeps</i> (Stål)	<i>Passiflora foetida</i>	(Passifloraceae)	[6]
<i>Cosmolestes pictus</i> (Klug)	<i>Senecio</i> sp. (fleurs)	(Compositae)	[7]
<i>Peprius</i> sp.	<i>Coreopsis</i> sp. (fleurs)	(Compositae)	[7]
<i>Pselliopus barberi</i> Davis	<i>Acer pseudoplatanus</i>	(Aceraceae)	[5]
<i>Rhinocoris</i> spp.	<i>Vicia sativa</i> (fleurs)	(Papilionaceae)	[7]
<i>Rhinocoris fuscipes</i> (F.)	<i>Jatropha glandulifera</i>	(Euphorbiaceae)	[6]
	<i>Cleome viscosa</i>	(Capparidaceae)	[8]
<i>Sinea coronata</i> Stål	<i>Acacia, Prosopis</i>	(Mimosaceae)	[10]
<i>Velinus malayus</i> (Stål)	<i>Passiflora foetida</i>	(Passifloraceae)	[6]
<i>Zelus araneiformis</i> Haviland	<i>Cecropia obtusa</i>	(Cecropiaceae)	[présent travail]
<i>Zelus ruficeps</i> Stål	<i>Acacia tortuosa</i>	(Mimosaceae)	[10]
	<i>Laguncularia racemosa</i>	(Combretaceae)	[10]
Apiomerini			
<i>Beharus cylindripes</i> (F.)	<i>Eperua falcata</i>	(Caesalpiniaceae)	[présent travail]
	<i>Vouacapoua americana</i>	(Caesalpiniaceae)	[présent travail]
	<i>Protium</i> sp.	(Burseraceae)	[présent travail]
<i>Manicocoris rufipes</i> (F.)	<i>Eperua falcata</i>	(Caesalpiniaceae)	[présent travail]
	<i>Vouacapoua americana</i>	(Caesalpiniaceae)	[présent travail]
<i>Ponerobia bipustulata</i> (F.)	<i>Eperua falcata</i>	(Caesalpiniaceae)	[présent travail]
	<i>Vouacapoua americana</i>	(Caesalpiniaceae)	[présent travail]
Ectinoderini			
<i>Amulius armillatus</i> Breddin	<i>Agathis alba</i>	(Araucariaceae)	[8]
<i>Amulius malayus</i> Stål	<i>Agathis alba</i>	(Araucariaceae)	[8]
	<i>Dipterocarpus alatus</i>	(Dipterocarpaceae)	[9]
<i>Amulius sumatranus</i> Roepke	<i>Pinus merkussi</i>	(Pinaceae)	[4]
<i>Ectinoderus longimanus</i> Westwood	<i>Dipterocarpus alatus</i>	(Dipterocarpaceae)	[9]
BACTRODINAE			
<i>Bactrodes femoratus</i> (F.)	<i>Aciotis laxa</i>	(Melastomataceae)	[présent travail]

fait suggère une attraction directe, probablement chimique, exercée par le bois ou la résine dont certains composés sont connus (composés polyphénoliques, en particulier des tannins et composés terpéniques) [19]. Des relations comparables existaient, il y a 25 à 40 millions d'années, entre des Apiomerini, des Mélipones (hyménoptères) leurs proies et une Caesalpiniaceae du genre *Hymanaea*, leur « plante-hôte » dont la résine a donné l'ambre dominicain dans lequel ont été piégés les uns et les autres [20, 21]. Mais des relations encore plus étroites ont été constatées chez un Harpactorini.

***Cecropia obtusa* (Cecropiaceae), plante-hôte de *Zelus araneiformis* Haviland (Harpactorinae, Harpactorini)**

En Guyane, nous avons toujours récolté *Zelus araneiformis* (adultes, immatures et œufs) sur *Cecropia obtusa*, arbre sur lequel cette espèce effectue la totalité de son développement postembryonnaire. Les particularités anatomiques et physiologiques de *Cecropia*, genre ayant développé des relations mutualistes avec les fourmis

Azteca [22], expliquent en partie cette association. Les immatures de *Z. araneiformis* s'alimentent en effet exclusivement aux dépens des « corpuscules de Müller » et des « corps perliformes », des formations propres à cet arbre, mais dont on peut trouver l'équivalent chez d'autres plantes myrmécophiles [23].

Les *Cecropia* sont des arbres à croissance rapide de la repousse secondaire. Le tronc est creux. La base du pétiole foliaire comporte un coussinet velouté, le trichilium. Celui-ci produit des corps blanchâtres opaques, ovoïdes (1 × 0,3 mm), les corpuscules de Müller dont s'alimentent les fourmis (*Azteca*) qui colonisent le tronc creux et protègent l'arbre contre d'éventuels prédateurs [22, 23]. Ces corps nourriciers contiennent des lipides, des protides et surtout du glycogène semblable au glycogène animal [24, 25], les autres parties de la plante ne fournissant que de l'amidon. La face inférieure des feuilles produit des corps perliformes riches en glycogène [24] dont se nourrissent aussi les fourmis.

En Guyane, *Zelus araneiformis* se rencontre uniquement sur de jeunes *Cecropia obtusa* non encore colonisés par les fourmis. Les immatures et les adultes se tiennent habituellement sur la face inférieure des feuilles. Les œufs s'observent également sur cette face et, comme chez la plupart des Harpactorinae, ils sont groupés en amas, d'une trentaine d'œufs chacun.

Les adultes et les immatures à tous les stades se nourrissent des corpuscules de Müller produits par les trichilia. On peut les observer en train de piquer l'un de ces corps sur le trichilium lui-même ou transportant celui-ci à l'extrémité de leur rostre. Ils exploitent aussi les exsudats brunâtres produits par les corps perliformes des feuilles (J.-P. Vesco, comm. pers.).

Nous avons pu vérifier en métropole que les immatures trouvent, dans cette seule nourriture, de quoi assurer tout leur développement postembryonnaire. Une ponte a été déposée sur un *Cecropia obtusa* âgé de 3 ans cultivé sous serre. Dans des conditions peu favorables (température peu élevée), le développement postembryonnaire a duré 3 mois et demi, en l'absence de toute autre nourriture. Après l'éclosion, les immatures sont restés constamment sur l'arbre, immobiles dans la journée sur ou sous les feuilles, la prise de nourriture s'effectuant vers le crépuscule. Devenus adultes et capables de voler, les individus

ont tous quitté leur plante-hôte et nous avons alors perdu leur trace.

Nous ignorons si le régime phytophage observé pour les adultes peut répondre à l'ensemble de leur besoin. L'observation d'un adulte en captivité s'alimentant sur une drosophile suggère que le régime entomophage pourrait être nécessaire pour parvenir à la reproduction sexuelle.

Discussion. Conclusion

En exploitant les végétaux comme terrain de chasse, certains Harpactorinae se sont manifestement adaptés à des plantes particulières sur lesquelles ils ont pu trouver des avantages, au point de les fréquenter exclusivement. Outre l'abondance de proies faciles (attirées ou engluées par des substances végétales), l'un de ces avantages a peut-être été la présence de compléments nourriciers riches en sucres comme peuvent en offrir les nectaires extrafloraux. On sait que ces derniers sont activement recherchés par de nombreux insectes entomophages qui s'en nourrissent en partie [26].

L'acquisition d'un régime phytophage chez les Heteropterae prédateurs est un fait très rare, on l'a dit ; il n'est connu que chez les Anthocoridae où certains *Orius* s'alimentent presque exclusivement de pollen [27]. Cette acquisition suppose que soit réuni, dans le groupe, un certain nombre de préadaptations (morphologiques, comportementales, enzymatiques, entre autres). Or, c'est précisément chez les Anthocoridae et chez les Reduviidae Harpactorinae que Cobben [1], au terme d'une analyse rigoureuse, a décelé les préadaptations nécessaires (structure des pièces buccales et comportements, notamment), pouvant conduire à l'acquisition d'un régime phytophage. Le cas de *Z. araneiformis* confirme ainsi la justesse de vue de Cobben ; il pourrait illustrer l'une des voies possibles ayant pu mener les Heteropterae vers la phytophagie. Selon la thèse de Cobben et d'autres auteurs [2, 28], le régime prédateur serait ancestral dans l'ordre, et le régime phytophage dérivé. Une thèse discutée [29] mais récemment confortée par une analyse phylogénétique [30].

ABRIDGED VERSION

Recent observations made in French Guyana confirm and strengthen data in the literature indicating that certain Harpactorinae (Harpactorini, Apiomerini, Ectinoderini) are associated with particular plants. These polyphagous predators often or exclusively live on a single plant, not only as adults but also sometime as immatures and eggs. The plants are diverse and unrelated; many, if not all, produce viscid substances. The integument of the predators also produces

viscid material; some species (Apiomerini) cover themselves, using their fore and middle tibiae, with sticky substances (resin) from the plant. All these Harpactorinae use the sticky properties of the plant substrate and/or of their integument for prey-catching. Many of them show also a 'timid' behaviour and, at least in captivity, will feed on motionless or dead preys.

A strong appetite for sugars, including honey, jam or condensed milk offered in captivity, characterizes these species as well as other Harpactorinae which do not live on particular

plants; all these reduviids plunge their rostrum into the sweet substances. The Apiomerini also plunge their rostrum into the resin of *Eperua falcata* (Caesalpiniaceae), which is sweet and attracts Hymenoptera and Diptera. Some species of Harpactorini exploit the extrafloral nectaries or the honeydew of coccids and membracids. On the contrary, in other subfamilies of Reduviidae (Ectrichodiinae, Emesinae, Reduviinae, Peiratinae), no species we have kept in captivity has ever shown any interest in sweet substances.

In the Apiomerini, relationships with plants seem particularly close, long-lasting and ancient. The geographical distribution (Amazonian area) of animal species (*Ponerobia bipustulata*, *Beharus cylindripes*, *Manicocoris rufipes*) and plant species (*Eperua falcata*, their 'host-plant') coincides. One observes that these species occur not only on living trees, but also on cut trees lying on the side of the tracks and even on wood cut up into planks. This fact suggests a chemical attraction from the wood or the resin (polyphenolic and terpenoid components are known). Similar relationships existed 25–40 millions years ago between Apiomerini, Melipones (Hymenoptera) their prey, and a species of Caesalpiniaceae of the genus *Hymanaea* their 'host-plant', the resin of which produced the Dominican amber in which the insects were trapped.

Even closer relationships have been observed. A species of Harpactorini, *Zelus araneiformis* Haviland, can achieve complete postembryonic development on glandular formations of *Cecropia obtusa* (Cecropiaceae), a myrmecophilous tree on which we have always found it. Adults and immatures feed on 'Müllerian bodies' produced by the trichilium located at the base of the foliar petioles, and on 'pearl bodies' produced by the leaves. These formations, unique to *Cecropia*, supply food for the ant *Azteca*; they contain lipids, protein, and especially glycogen similar to animal glycogen; the other parts of the plant furnish only starch. *Z. araneiformis* lives apparently only on young *C. obtusa* before colonization by ants. In France, we have confirmed the phytophagous diet of this

reduviid. Eggs were deposited on a 3-year-old tree grown in a greenhouse, without any other food. In spite of unfavorable conditions (low temperature) the adult stage was reached within 3.5 months. The immatures remained on the tree until then; they sucked the Müllerian bodies on the trichilium itself or carried them at the extremity of their rostrum; they also absorbed the exudations of the pearl bodies. We do not know the diet of the adults after they left the host-tree; an individual in captivity was observed feeding on a drosophilid, which suggests that an entomophagous diet may be necessary for reproduction.

While seeking prey upon plants, some Harpactorinae apparently found certain plants to have other advantages, and became adapted to visiting these plants exclusively. In addition to the prey itself, these plants have other sources of food, rich in sugars, produced by extrafloral nectaries and other structures. These sources are used by other entomophagous insects, which, like these harpactorines, feed on them to some extent.

Among carnivorous Heteroptera, the switch to phytophagy diet is extremely rare; it is only known in the Anthocoridae where some species of *Orius* feed nearly exclusively on pollen. This acquisition requires in the group the existence of a number of preadaptations (morphological, behavioral, enzymatic, among others). And it is precisely in the Anthocoridae and also in the Harpactorinae that Cobben, at the end of a rigorous analysis, discovered the right set of preadaptations (in mouthpart structures and behavior, especially) which could have led to a full assumption of phytophagy. The case of *Z. araneiformis* confirms the justness of Cobben's view; it could illustrate one of the possible ways that could have led the Heteroptera towards phytophagy. According to Cobben and other authors, the carnivorous diet is ancestral in the infraorder Heteroptera, and the phytophagous one derived. This thesis is debatable but is also supported by a recent phylogenetic analysis.

Remerciements : La réalisation de ce travail n'aurait pu se faire sans le soutien de la Société entomologique de France (Bourse G. Cousin accordée à J.-M. B. de 1993 à 1996). Nous remercions aussi les collègues qui nous ont aidés : Mme M.-F. Prévost (Orstom, Cayenne) pour la détermination des plantes, J.-P. Vesco (Valréas, Vaucluse) qui a généreusement mis sa serre à notre disposition, le professeur C.W. Schaefer (université du Connecticut) qui s'est intéressé à nos données et a corrigé le résumé anglais.

RÉFÉRENCES

1. Cobben R.H. 1978. *Evolutionary Trends in Heteroptera. Part II. Mouthpart-structures and Feeding Strategies*. Mededelingen Landbouwhogeschool 78-5, H. Veenman et B.V.Zonen, Wageningen, Pays-Bas
2. Schuh R.T., Slater J.A. 1995. *True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). Classification and Natural History*. Cornell University Press, Ithaca, NJ
3. Stoner A., Metcalfe A.M., Weeks R.E. 1975. Plant feeding by Reduviidae, a predaceous family (Hemiptera). *J. Kansas Entomol. Soc.* 48, 185-188
4. Roepke E.W. 1932. Ueber Harzwanzen von Sumatra und Java. *Misc. Zool. Sumatrana* 68, 1-5
5. Readio P.A. 1927. Studies on the biology of the Reduviidae of America north of Mexico. *Univ. Kans. Sci. Bull.* 17, 5-291
6. Miller N.C.E. 1942. On the structure of the legs in Reduviidae (Rhynchota). *Proc. R. Entomol. Soc. Lond. A.* 17, 50-58
7. Miller N.C.E. 1953. Notes on the biology of Reduviidae of Southern Rhodesia. *Trans. Zool. Soc. Lond.* 27, 541-672
8. Miller N.C.E. 1956. *The Biology of Heteroptera*. Leonard Hill, Londres
9. Usinger R.L. 1958. Harzwanzen or resin bugs in Thailand. *Pan-Pacif. Entomol.* 34, 52
10. Cobben R.H., Wygodzinsky P. 1975. The Heteroptera of Netherlands Antilles. IX. Reduviidae (Assassin Bugs). *Stud. Fauna Curaçao* 48, 1-62
11. Davis N.T. 1969. Contribution to the morphology and phylogeny of the Reduivoidea. Part IV. The Harpactoroid complex. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 62, 74-94
12. Uyttenboogaart D.L. 1901. (Courte communication). *Tijdschr. Ent.* 43, 5-8

13. Edwards J.S. 1966. Observations on the life history and predatory behaviour of *Zelus exsanguis* (Stål) (Heteroptera: Reduviidae). *Proc. R. Entomol. Soc. Lond.* 41, 21-24
14. Distant W.L. 1904. *The Fauna of British India, Including Ceylon and Burma. Vol. 2. Heteroptera*. Taylor et Francis, Londres
15. Haviland M.D. 1931. The Reduviidae of Kartabo, Bartica district, British Guiana. *Zoologica* 7, 129-154
16. Wygodzinsky P. 1947. Contribução ao conhecimento do gênero *Henlartes* Spinola 1837, (Apiomerinae). *Arq. Mus. Nac., Rio de Janeiro* 41, 3-65
17. Parker A.H. 1965. The predatory behaviour of *Pisilus tipuliformis* Fabricius (Hemiptera: Reduviidae). *Entomol. Exp. Appl.* 8, 1-12
18. Parker A.H. 1969. The predatory and reproductive behaviour of *Rhinocoris bicolor* and *R. tropicus* (Hemiptera: Reduviidae). *Entomol. Exp. Appl.* 12, 107-117
19. Villeneuve F., Vergnet A.-M. 1988. Étude des flavanes d'une essence tropicale « *Eperua falcata* Aubl. ». *Bull. Soc. Bot. Fr., Act. Bot.* 3, 19-24
20. Poinar G.O. Jr. 1992. Fossil evidence of resin utilization by insects. *Biotropica* 24, 466-468
21. Maldonado Capriles J., Santiago-Blay J.A., Poinar G.O. 1993. *Apicrenus fossills* gen. & sp. n. (Heteroptera: Apiomerinae) from Dominican amber (lower Oligocene - upper Eocene). *Ent. Scand.* 24, 139-142
22. Janzen D.H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50, 147-153
23. Jolivet P. 1987. Remarques sur la biocénose des *Cecropia* (Cecropiaceae). Biologie des *Coelomera* Chevrolat avec la description d'une nouvelle espèce du Brésil (Coleoptera Chrysomelidae Galerucinae). *Bull. Soc. Linn. Lyon* 56, 255-276
24. Rickson F.R. 1976. Anatomical development of the leaf trichilium and Müllerian bodies of *Cecropia peltata* L. *Am. J. Bot.* 63, 1266-1271
25. Marshall J.J., Rickson F.R. 1973. Characterization of the (D-Glucan from the plastids of *Cecropia peltata* as a glycogen-type polysaccharide. *Carbohydr. Res.* 28, 31-37
26. Rogers C.E. 1985. Extrafloral nectar: entomological implications. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 31, 15-20
27. Carayon J., Steffan J.R. 1959. Observations sur le régime alimentaire des *Orius* et particulièrement d'*Orius pallidicornis*. *Cah. Nat.* 15, 53-64
28. Schaefer C.W. The origin of secondary carnivory from herbivory in Heteroptera (Hemiptera). In : *Ecology and Evolution of Plant Seeding Insects In Natural and Man-Made Environments (Festschrift for Proc. T.N. Ananthakrishnan)*. National Institute of Ecology, New Dehli (sous-presse)
29. Sweet M.H. 1979. The seed bugs: a contribution to the feeding habits of the Lygaeidae (Hemiptera: Heteroptera). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 72, 575-579
30. Wheeler W.C., Schuh R.T., Bang R. 1993. Cladistic relationships among higher groups of Heteroptera: congruence between morphological and molecular data sets. *Entomol. Scand.* 24, 121-137