

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

**Membracidae (hemiptera: auchenorrhyncha): reproductive anatomy,
spermatology, biological aspects and popularization**

Dayvson Ayala Costa
Doctor Scientiae

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2026**

DAYVSON AYALA COSTA

**Membracidae (hemiptera: auchenorrhyncha): reproductive anatomy,
spermatology, biological aspects and popularization**

Thesis submitted to the Entomology
Graduate Program of the Universidade
Federal de Viçosa in partial fulfillment of
the requirements for the degree of *Doctor
Scientiae*.

Adviser: Jose Lino Neto

Co-advisers: Glenda S. Dias Santos
Frederico Falcao Salles

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2026**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

C837m
2026
Costa, Dayvson Ayala, 1993-
Membracidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha): reproductive
anatomy, spermatology, biological aspects and popularization /
Dayvson Ayala Costa. – Viçosa, MG, 2026.
1 tese eletrônica (189 f.): il. (algumas color.).

Texto em português e inglês.

Orientador: José Lino Neto.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia Geral, 2026.

Inclui bibliografia.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2026.337>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Auchenorrhyncha - Espermatozóides. 2. Aparelho
genital. I. Lino Neto, José, 1959-. II. Universidade Federal de
Viçosa. Departamento de Biologia Geral. Programa de
Pós-Graduação em Entomologia. III. Título.

CDD 22. ed. 595.754

DAYVSON AYALA COSTA

**Membracidae (hemiptera: auchenorrhyncha): reproductive anatomy,
spermatology, biological aspects and popularization**

Thesis submitted to the Entomology Graduate Program of the Universidade Federal de Viçosa in partial fulfillment of the requirements for the degree of *Doctor Scientiae*.

APPROVED: May 20, 2026.

Assent:

Dayvson Ayala Costa
Author

Jose Lino Neto
Adviser

Essa tese foi assinada digitalmente pelo autor em 04/06/2026 às 11:43:20 e pelo orientador em 05/06/2026 às 10:02:07. As assinaturas têm validade legal, conforme o disposto na Medida Provisória 2.200-2/2001 e na Resolução nº 37/2012 do CONARQ. Para conferir a autenticidade, acesse <https://siadoc.ufv.br/validar-documento>. No campo 'Código de registro', informe o código **ZQD5.XBJS.N958** e clique no botão 'Validar documento'.

Dedico esse trabalho a minha mãe, que em vida me viu alcançar metade do sonho, mas me acompanhou do alto vendo eu o concluir.

ACKNOWLEDGMENTS

This work has been sponsored by the following Brazilian research agencies: Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES; Financing code 001), Minas Gerais State Foundation for Research Aid (FAPEMIG) and National Council of Scientific and Technological Development (CNPq).

Primeiramente, a Deus, por ser o alicerce. Pela força, pela paz e pela serenidade que sustentaram este sonho, projetado ainda nos bancos do ensino médio e concretizado hoje sob a Sua proteção. À minha mãe como o meu coração sempre chamará. No seu último suspiro, você me viu graduar; mas, da sua eternidade dentro de mim, você me viu tornar mestre e, hoje, me abraça doutor. Te amo para além do tempo, hoje e sempre. À Maria e Odilon, meus padrinhos, pais e portos seguros. Vocês foram a ponte para este sonho. Lino, não há palavras que mensurem sua importância. Aceitar me orientar foi um desafio, mas você o fez de braços abertos. O profissional que sou é reflexo da sua capacidade de ensinar e do seu olhar sensível. Você me ensinou, acima de tudo, a arte de ensinar. Meu eterno obrigado. À Leilane, Denise, Graciele e Fernanda, meu muito obrigado por segurarem minha mão quando o cansaço quase me fez soltar. À Lara, Laís e Theo, obrigado por serem o brilho e a leveza dos meus dias. Aos meus sobrinhos De, Maria e Alicia, vocês são os motivos mais lindos dos meus sorrisos. Vó e Tia Fátima, vocês foram e sempre serão o meu mundo. Obrigado por viverem este sonho comigo, sendo meu escudo e fortaleza. Estendo minha gratidão às tias Tina e Rosalina, que, de perto ou de longe, acompanharam meu crescimento e me deram seu apoio. Às minhas primas Poliane, Josiane e Aline: nesta etapa, vocês deixaram de ser primas para se tornarem irmãs de alma, ouvindo meus desabafos e aliviando o peso de cada dia. À Academia Corpo e Movimento e à equipe CEM, que me acolheram em Viçosa. Um agradecimento especial ao Leo, Laís, Raquel, Vinícius, Renderson e Jackson, por me ensinarem que cuidar do corpo é também cuidar da mente. Vocês foram fundamentais. Nas horas vagas, meu talento era ser mestre, mas Mestre Pokémon. À equipe de Pokémon de Viçosa, minha segunda família: Victor Scutari, Pedro, Emerson, Mateus, Cecilia, Samira e Gustavo, vocês sempre estarão no meu time titular. À Rep 1,70, obrigado por ser meu lar e meu refúgio. Ao grupo que a "baixaria" não me permite nomear, especialmente Pedro, Lucas, Artur, Mateus, Igor e Vitim: se a vida for uma festa, com vocês ela é um festival

eterno. Obrigado por transformarem dias pesados em risadas inesquecíveis. Aos meus gym bro, Luis Felipe, Renan e Enrique: treinar com vocês me dava o ânimo necessário para encarar as lutas diárias. À minha segunda casa, o LUC, e seus integrantes: Witallo, Maurício, Ana, Paulo, Maura, Glenda; aos meus ICs, Arthur e Isa; e àqueles que deixaram marcas profundas, Henrique, Camila e Shai. Vocês foram a base da minha formação. Ao Núcleo de Microscopia e Microanálise da UFV. Grande parte do doutor que sou hoje nasceu da paciência e do conhecimento que vocês compartilharam comigo entre as lentes. À Andressa e Diego. Andressa, sua amizade é raridade; passamos por sufocos e alegrias, e você foi meu porto seguro. Diego, o primeiro entomologista que conheci aqui e que se tornou um irmão de casa e de vida. Obrigado pelo companheirismo sem medidas. Aos membracólogos Aline e André, por dividirem comigo a paixão pelos soldadinhos. E aos meus colegas que fizeram o cotidiano ser leve: Ed, Iury, Andreza, Malu, Alan, Ana Dária, Larissa, Juliana, Marcos Douglas, Gabriel, Eliene, Isa, Melis, Bonfá, Ruth, Alice, Giovana. Sem as histórias que vivemos, eu não teria nada para contar. Agradeço também a equipe Noel TKD, em especial, o Mestre Noel, Luiza e Dâmaris, por serem grandes amigos, que acompanharam minha trajetória desde a graduação até o doutorado. O caminho foi longo, mas com vocês, ele valeu cada passo.

“Talvez não seja fácil
Tirar do coração e pôr na sola do sapato
E ver que todo mundo acha que você tá errado
Ter que acreditar numa certeza que é só sua
Fazer isso virar música
E seguir sempre focado
E sempre conviver com a incerteza do momento
De se lutar pra ser quem é
E eu luto faz tempo
Mas é que a minha escolha é só minha
E eu escolho que já é hora do voo
Que hoje o céu já fez silêncio”
Atitude 67 - Sonho

ABSTRACT

COSTA, Dayvson Ayala, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, May, 2026. **Membracidae (hemiptera: auchenorrhyncha): reproductive anatomy, spermatology, biological aspects and popularization.** Adviser: Jose Lino Neto. Co-advisers: Glenda Samara Dias Santos and Frederico Falcao Salles.

Studies on insect spermatozoa have revealed that these cells exhibit remarkable morphological diversity, providing crucial data for the systematics of these organisms. Spermatozoa, with their distinct structures, are considered species-specific due to traits that are less susceptible to environmental variations. Among the families found in Auchenorrhyncha, Membracidae stands out, a family of insects known for the peculiar and diverse morphology of their pronotum. Commonly known as treehoppers (soldadinhos), they are phytophagous insects that feed on the phloem of various plant species. They maintain a mutualistic relationship with hymenopterans of different genera, offering a sugary substance (honeydew) in exchange for protection. Regarding spermatology and morphological information concerning the male reproductive system, there is a significant gap in knowledge about Membracidae species. Furthermore, understanding the distribution and biodiversity of treehoppers is fundamental for conservation and the popularization of science. Obtaining this type of information on species within this family will contribute to the understanding of reproductive biology, provide support for new comparative analyses with an evolutionary focus, and expand the documentation of local diversity. Therefore, the present study aims to fill the gap in knowledge regarding internal male reproductive structures, investigating the: Morphology and histology of the male reproductive system and spermatozoa in Membracidae species, and the diversity of treehoppers in the Zona da Mata region of Minas Gerais, as well as their distribution throughout Brazil. These data obtained from 15 species are fundamental for understanding evolutionary patterns in spermatology and contribute to the dissemination of taxonomic information, conservation, and ecology of treehoppers in the Zona da Mata Mineira.

Keywords: treehoppers; citizen science; spermatology; diversity

RESUMO

COSTA, Dayvson Ayala, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, maio de 2026. **Membracidae (hemiptera: auchenorrhyncha): anatomia reprodutiva, espermatologia, aspectos biológicos e popularização.** Orientador: Jose Lino Neto. Coorientadores: Glenda Samara Dias Santos e Frederico Falcao Salles.

Estudos de espermatozoides de insetos revelaram que essas células exibem uma notável diversidade morfológica, fornecendo dados cruciais para a sistemática desses organismos. Os espermatozoides, com suas estruturas distintas, são considerados específicos da espécie devido a características que são menos susceptíveis a variações ambientais. Entre as famílias encontradas em Auchenorrhyncha, destaca-se Membracidae, uma família de insetos conhecida pela morfologia peculiar e diversa de seu pronoto. Comumente conhecidos como soldadinhos, são insetos fitófagos que se alimentam do floema de diversas espécies vegetais. Eles mantêm uma relação mutualística com himenópteros de diferentes gêneros, oferecendo uma substância açucarada (honeydew) em troca de proteção. Em relação às informações espermáticas e morfológicas concernentes ao sistema reprodutor masculino, há uma lacuna significativa no conhecimento sobre as espécies de Membracidae. Além disso, compreender a distribuição e a biodiversidade dos soldadinhos é fundamental para a conservação e popularização da ciência. A obtenção desse tipo de informação sobre espécies dentro desta família contribuirá para a compreensão da biologia reprodutiva, fornecerá suporte para novas análises comparativas com foco evolutivo e ampliará a documentação da diversidade local. Portanto, o presente estudo visa preencher a lacuna de conhecimento sobre as estruturas reprodutivas masculinas internas, investigando a: Morfologia e histologia do sistema reprodutor masculino e dos espermatozoides em espécies de Membracidae e a diversidade de soldadinhos na região da Zona da Mata Mineira, bem como sua distribuição pelo Brasil. Esses dados obtidos de 15 espécies são fundamentais para a compreensão dos padrões evolutivos na espermatologia e contribui para a disseminação de informações taxonômicas, conservação e ecologia de soldadinhos da Zona da Mata Mineira.

Palavras-chave: soldadinhos ; ciência cidadã; biologia espermática; diversidade

SUMMARY

1. INTRODUCTION	10
1.1. Biology, systematics and diversity of Membracidae	10
1.2. Male reproductive system	11
1.3. Spermatology	12
1.4. Zona da Mata	13
1.5. Objective	14
2. CHAPTER I	20
Morphology of the male reproductive system and spermatozoa of <i>Horiola picta</i> (Coquebert, 1801) (Membracidae: Smiliinae: Tragopini)	20
3. CHAPTER II	33
First Record of <i>Horiola picta</i> (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae) on <i>Filicium decipiens</i> (Wight & Arn.) Thwaites. (Sapindaceae) in Minas Gerais, Brazil	33
4. CHAPTER III	38
Comparative analysis of the male reproductive system and sperm morphometry in Membracidae Rafinesque, 1815	38
5. CHAPTER IV	77
Diversidade de Membracidae da Zona da Mata Mineira	77
General Conclusion	188

1. INTRODUCTION

1.1. Biology, systematics and diversity of Membracidae

Membracidae Rafinesque, 1815, is a family of Auchenorrhyncha Dumeril, 1806, considered the second largest within Membracoidea (Dietrich et al., 2001). It includes more than 3,500 species, in about 435 genera, recently classified into nine subfamilies: Centronodinae Deitz, 1975, Centrotinae Amyot & Serville, 1843, Darninae Amyot & Serville, 1843, Endoiastinae Deitz & Dietrich, 1993, Heteronotinae Goding, 1926, Membracinae Rafinesque, 1815, Nicomiinae Haupt, 1929, Smiliinae Stål, 1866, Stegaspidinae Haupt, 1929 (Wallace, 2003; Deitz & Wallace, 2010; Hu et al., 2023; Dmitriev et al., 2026). For Brazil, 704 species distributed across 130 genera have been reported (Evangelista et al., 2026).

Known as treehoppers, membracids are phytophagous insects that feed on the phloem of various plant species. They are found in plant structures exposed to full sun (sun-loving) and reproductive vegetative branches, such as young shoots, inflorescence peduncles, and infructescences, since these structures are rich in sugars (Funkhouser, 1950; Janzen, 1973). The relationship with plants can be generalist, where a species can be found on different plant species, or specialist, a specific relationship between a species of membracid and a plant species. This relationship extends to several botanical families in South America: Araliaceae, Asteraceae, Celastraceae, Fabaceae, Flacourtiaceae, Guttiferae, Leguminosae, Malpighiaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Monimiaceae, Myrtaceae, Nyctaginaceae, Rubiaceae, Sapindaceae and Solanaceae (Lopes, 1995; Strümpel, 1972; Creão-Duarte et al., 2012; Costa et al., 2025).

Membracids are generally recognized by their highly developed pronotum in different genera, exhibiting a wide variety of morphological aspects and coloration (Wood 1993; Wallace 2008). The morphology of the pronotum can vary between species and may resemble different plant or animal structures, such as: branches, small dry twigs, leaves, thorns, feces, seeds, among others (Buckton & Poulton, 1903; Deitz & Wallace, 2010; Prud'homme et al., 2011; Adachi et al., 2020). Some authors refer to this structure as a hood or helmet, and believe it may be related to the insect's behavioral biology, associating it with different types of mechanisms, such as defense

of offspring, mimicry, aposematism, camouflage (related to the host plant species), and sensory functions (Buckton & Poulton, 1903; Funkhouser, 1951; Wood, 1975; 1977; 1993).

These insects can communicate through substrate vibration (Cocroft & Rodríguez, 2005) and are considered bioindicators for the conservation of forest environments (Brown, 1997). Brown (1997) considered membracids as environmental bioindicators due to their stable taxonomic classification and association with a diversity of plants, bees, and ants. Because they are organisms that have a close relationship with different plant species, this characteristic can make a given population of membracids vulnerable, since the population tends to decrease in environments where the plant community has undergone anthropogenic alterations (Brown, 1997; Gadelha, 2016).

Treehopper species can exhibit solitary, gregarious, or subsocial behavior (Wood, 1993; Lin, 2006). They have maternal care, and females stay close to the egg masses to avoid attacks from predators and parasites. There is a mutualistic relationship between hymenopterans of different genera and membracids (Del-Claro & Oliveira, 2000). Because, when feeding on the phloem, some of the ingested carbohydrates are eliminated – honeydew, which functions as food for the different hymenopterans (Funkhouser, 1951; Lin 2006; Wallace 2008; Flórez et al., 2015). The insects that feed on this honeydew provide defense for both the adults and the offspring of the membracids, thus maintaining the mutualistic relationship.

The monophyly of Membracidae is supported by both molecular data (Cryan et al. 2000, 2004; Hu et al., 2023) and morphological data based on the sharing of several synapomorphies: adults with forewings showing the M and Cu veins fused at the base; a well-defined lateral plate of the male pygophore and a pair of tubercles on the first abdominal tergite of the nymphs (Deitz & Dietrich, 1993).

1.2. Male reproductive system

Morphological data from the male reproductive system and spermatozoa have been used as a source of characters for taxonomic and phylogenetic analyses in numerous animal groups, including insects, thus assisting in questions of reproductive biology and systematics of various groups (Tsai & Perrier 1996; Jamieson et al., 1999;

Lino-Neto & Dolder, 2001; Dallai, 2014; Dallai et al., 2016). In insects in general, the reproductive system consists of a pair of testes, a pair of deferens ducts, a pair of seminal vesicles, one or more pairs of accessory glands, and an ejaculatory duct (Omura, 1936; Resh & Cardé, 2009; Chapman, 2013; Wu et al., 2017). However, variations in the size, position, shape, and number of these structures, as well as spermatogenesis characteristics and the number of spermatozoa per cyst, can occur among taxa (Chapman, 2013; Vitale et al. 2015; Zhang et al., 2016).

Regarding Membracidae, studies on the morphology of the male reproductive system in the family are still quite scarce. The few that exist are concentrated in some families of Membracoidea, for example, Cicadellidae (Gil-Fernandez & Black, 1965; Bednarczyk, 1993; Tsai & Perrier, 1996; Hayashi & Kamimura, 2002; Vitale et al., 2015; Zhang et al., 2016), Aetalionidae (Araújo et al., 2020) and Membracidae (Silva et al., 2026; Costa et al., 2026).

1.3. Spermatology

Spermatozoa are highly differentiated and quite diverse cells (Jamieson et al., 1999) that, in insects, can vary in both ultrastructural organization and size and shape, generally being long and thread-like (Phillips, 1970). In insects, these cells consist of an anterior region, in which it is possible to differentiate the acrosome and nucleus, and a flagellar region, containing the axoneme, two mitochondrial derivatives, and two accessory bodies. Between these two regions, it is possible, for most species, to observe a dense material called the centriole adjunct (Bowen, 1920; Gatenby & Tahmisian, 1959; Baccetti, 1972; Dallai et al., 2016). These cells have provided important data for phylogeny (Jamieson, 1987) due to their unusual diversity among different insect groups, as well as the fact that their morphology is not very susceptible to environmental variations, so that sperm cells have been considered species-specific (Phillips, 1974).

An example of morphological diversification of spermatozoa is sperm polymorphism, in which two or more different types of spermatozoa are found in the sperm content of the same male. This polymorphism may include differences in morphology, total length, length of some structures, and function (Swallow & Wilkinson, 2002). In Hemiptera, the production of polymorphic spermatozoa that differ in head

and/or flagellum length has already been reported in Pentatomidae (Araújo et al., 2011), Largidae (Araújo et al., 2012) and Cicadidae (Chawanji et al., 2005; 2006).

Membracoidea currently includes five extant families: Aetalionidae, Cicadellidae, Melizoderidae, Membracidae and Myerslopiidae (Deitz & Dietrich, 1993; Hamilton, 1999; Dietrich, 2005) and one fossil family, Archijassidae (Chen et al., 2020). In some species of Membracoidea (Cicadellidae + Membracidae), it has been observed that the spermatozoa exhibit a unique characteristic: the branching of the posterior end of the flagellum, known as flagellar filaments (Phillips, 1969; Vitale et al., 2016; Barcellos et al., 2018).

In the suborder Auchenorrhyncha, studies on sperm morphology were carried out in the families Cicadellidae (Cruz-Landim & Kitajima, 1972; Zhang et al., 2012, 2016; Su et al., 2014; Vitale et al., 2016; Barcellos et al., 2018), Aetalionidae (Araújo et al., 2010), Membracidae (Phillips, 1969; Silva et al., 2026; Costa et al., 2026), Cicadidae (Kubo-Irie et al., 2003; Chawanji et al., 2005, 2006 and 2007; Cui & Wei, 2018), Cercopidae (Hodgson et al., 2016) and Ricaniidae (Jiang & Quin, 2018; Jiang et al., 2019). However, obtaining information on a larger number of species is fundamental to understanding reproductive biology, as well as providing support for new comparative analyses with an evolutionary focus.

1.4. Zona da Mata

Abrangendo 142 municípios em uma área de aproximadamente 35.800 km², a Zona da Mata mineira é composta majoritariamente por cidades de pequeno porte distribuídas em sete microrregiões. Originalmente coberta pela Mata Atlântica, que servia como barreira ao contrabando de ouro, a região viu sua paisagem transformada pelo ciclo do café, que substituiu as florestas por grandes fazendas. Atualmente, a estrutura fundiária evoluiu para o predomínio de minifúndios e agricultura familiar, mantendo a herança histórica de suas divisões administrativas, como as de Juiz de Fora, Viçosa e Manhuaçu (Giovanini & Matos, 2004; Portugal et al., 2010; Lamas et al., 2003).

A inexistência de inventários sistemáticos sobre a fauna de soldadinhos nesta região representa uma lacuna crítica de conhecimento, impedindo a compreensão da real biodiversidade e dos padrões biogeográficos desses membracídeos em um ecossistema de alta relevância ecológica.

1.5. Objective

To investigate the morphology of the reproductive system and the ultrastructure of spermatozoa across different families of Membracoidea. The aim is to provide morphological data that assist in understanding phylogenetic relationships both at the family level and for the superfamily as a whole. To investigate the taxonomic composition and ecological importance of the Membracidae fauna in the Zona da Mata region of Minas Gerais, aiming to document its biological diversity and understand the biotic interactions established within the local ecosystem.

1.6. Bibliograph references

- Adachi, H., Matsuda, K., Nishida, K., Hanson, P., Kondo, S. & Gotoh, H. (2020). Structure and development of the complex helmet of treehoppers (Insecta: Hemiptera: Membracidae). *Zoological letters*, 6, 1-9. <https://doi.org/10.1186/s40851-020-00155-7>
- Araújo, V.A., Bacca, T. & Gomes-Dias, L. (2020). Estructura histológica del sistema reproductor masculino de la cigarrita *Aethalium reticulatum* (Hemiptera: Aethalionidae). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 24(2), 127-137. <https://doi.org/10.17151/bccm.2020.24.2.9>
- Araújo, V.A., Bão, S.N. & Lino-Neto, J. (2012). Polymorphism of spermatozoa in *Largus rufipennis* Laporte 1832 (Heteroptera: Pyrrhocoroidea: Largidae). *Acta Zoologica*, 93(2), 239-244.
- Araújo, V.A., Lino-Neto, J., Ramalho, F.S., Zanuncio, J.C. & Serrão, J.E. (2011). Ultrastructure and heteromorphism of spermatozoa in five species of bugs (Pentatomidae: Heteroptera). *Micron*, 42(6), 560-567. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2011.02.001>
- Araújo, V.A., Bão, S.N., Moreira, J., Neves, C.A. & Lino-Neto, J. (2010). Ultrastructural characterization of the spermatozoa of *Aethalium reticulatum* Linnaeus 1767 (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Aethalionidae). *Micron*, 41(4), 306-311. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2009.12.001>
- Baccetti, B. (1972). Insect sperm cells. In *Advances in Insect Physiology*, 9, 315-397. Academic Press.
- Barcellos, M.S., Dias, G. & Lino-Neto, J. (2018). Re-description of the sperm morphology of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae: Deltocephalinae). *Tissue and Cell*, 51, 56-61. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2018.03.001>
- Bednarczyk, J. (1993). The structure of male reproductive system in species of the family Cicadellidae [Homoptera, Auchenorrhyncha]. *Acta Biologica Silesiana*, 22, 126-143.
- Bowen, R.H. (1920). Studies on insect spermatogenesis: I. The history of the cytoplasmic components of the sperm in hemiptera. *The Biological Bulletin*, 39(6), 316-362.

- Brown, K.S. (1997). Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *Journal of Insect conservation*, 1(1), 25-42. <https://doi.org/10.1023/A:1018422807610>
- Buckton, G.B. & Poulton, S.E.B. (1903). A Monograph of the Membracidae: To which is Added a Paper Entitled: Suggestions as to the Meaning of the Shapes and Colours of the Membracidae in the Struggle for Existence.
- Chapman, R.F. (2013). *The Insects: Structure and Function*. 5th edition. Cambridge Univ. Press, Cambridge, p. 929.
- Chawanji, A.S., Hodgson, A.N. & Villet, M.H. (2005). Sperm morphology in four species of African platypleurine cicadas (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). *Tissue and Cell*, 37(4), 257-267. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2005.03.006>
- Chawanji, A.S., Hodgson, A.N. & Villet, M.H. (2006). Sperm morphology in five species of cicadettine cicadas (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). *Tissue and Cell*, 38(6), 373-388. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2006.08.006>
- Chawanji, A.S., Hodgson, A.N., Villet, M.H., Sanborn, A.F. & Phillips, P.K. (2007). Spermiogenesis in three species of cicadas (Hemiptera: Cicadidae). *Acta Zoologica*, 88(4), 337-348. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2007.00285.x>
- Chen, J., Wang, B., Zheng, Y., Jiang, H., Jiang, T. & Wang, X. (2020). The youngest record of the leafhopper family Archijassidae in Kachin amber from the lowermost upper cretaceous of northern Myanmar (Cicadomorpha, Cicadelloidea). *Cretaceous Research*, 106, 104252. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104252>
- Cocroft, R.B. & Rodríguez, R.L. (2005). The behavioral ecology of insect vibrational communication. *Bioscience*, 55(4), 323-334. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0323:TBEOIV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0323:TBEOIV]2.0.CO;2)
- Costa, D.A., Paulo, M.S., Nascimento, F.W.S., Teixeira, A.C.P., Rezende, P.H., Dias, G., Lino-Neto, J., (2026). Morphology of the male reproductive system and spermatozoa of *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae). *Tissue and Cell*, 103528. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2026.103528>
- Costa, D. A., Rezende, P. H., da Silva Paulo, M., Nascimento, F. W. S., Lourenço, A., Dias, G., Lino-Neto, J. (2025). First Record of *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae) on *Filicium decipiens* (Wight & Arn.) Thwaites. (Sapindaceae) in Minas Gerais, Brazil. *Entomology Beginners*, 6, e097-e097.
- Creão-Duarte, A.J., Anjos, U.U. & Santos, W.E. (2012). Diversidade de membracídeos (Hemiptera, Membracidae) e sobreposição de recursos tróficos em área do semi-árido. *Iheringia. Série Zoologia*, 102, 453-458. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212012000400012>
- Cruz-Landim, C.D. & Kitajima, E.W. (1972). Ultrastructure of mature spermatozoa of corn leafhopper, *Dalbulus maidis* Del. and W. (Homoptera: Cicadellidae). *Journal of submicroscopic cytology*.
- Cryan, J.R., Wiegmann, B.M., Deitz, L.L. & Dietrich, C.H. (2000). Phylogeny of the treehoppers (Insecta: Hemiptera: Membracidae): evidence from two nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17(2), 317-334. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0832>
- Cryan, J.R., Wiegmann, B.M., Deitz, L.L., Dietrich, C.H. & Whiting, M.F. (2004). Treehopper trees: phylogeny of Membracidae (Hemiptera: Cicadomorpha: Membracoidea) based on molecules and morphology. *Systematic Entomology*, 29(4), 441-454. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6970.2004.00260.x>
- Cui, B., & Wei, C. (2018). Ultrastructure of spermatozoa in three cicada species from China (Hemiptera, Cicadomorpha, Cicadidae). *ZooKeys*, (776), 61. <https://doi.org/10.3897/zookeys.776.26966>

- Dallai, R., (2014). Overview on spermatogenesis and sperm structure of Hexapoda. *Arthropod Structure & Development*, 43, 257–290. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2014.04.002>
- Dallai, R., Gottardo, M., Beutel, R.G., (2016). Structure and evolution of insect sperm: new interpretations in the age of phylogenomics. *Annual Review of Entomology*, 61, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023555>
- Deitz, L.L. & Wallace, M.S. (2010). Treehoppers: Aetalionidae, Melizoderidae, and Membracidae (Hemiptera). The National Science Foundation, NCSU Insect Museum, and East Stroudsburg University of Pennsylvania, USA.
- Deitz, L.L. & Dietrich, C.H. (1993). Superfamily Membracoidea (Homoptera: Auchenorrhyncha). I. Introduction and revised classification with new family-group taxa. *Systematic Entomology*, 18, 287–296. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1993.tb00667.x>
- Del-Claro, K., & Oliveira, P.S. (2000). Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia*, 124, 156–165. <https://doi.org/10.1007/s004420050002>
- Dietrich, C.H., Rakitov, R.A., Holmes, J.L. & Black, W.C., (2001). Phylogeny of the major lineages of Membracoidea (Insecta: Hemiptera: Cicadomorpha) based on 28S rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18, 293–305. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0873>
- Dietrich, C.H. (2005). Keys to the families of Cicadomorpha and subfamilies and tribes of Cicadellidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha). *Florida Entomologist*, 88, 502–517. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2005\)88\[502:KTTFOC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2005)88[502:KTTFOC]2.0.CO;2)
- Dmitriev, D.A., Angelova, R., Anufriev, G.A., Bartlett, C.R., Blanco-Rodríguez, E., Borodin, O.I., Cao, Y.-H., Cara, C., Deitz, L.L., Dietrich, C.H., Dmitrieva, M.O., El-Sonbati, S.A., Evangelista de Souza, O., Gjonov, I.V., Gonçalves, A.C., Gonçalves, C.C., Hendrix, S.V., McKamey, S., Kohler, M., Kunz, G., Malenovský, I., Morris, B.O., Novoselova, M., Pinedo-Escatel, J.A., Rakitov, R.A., Rothschild, M.J., Sanborn, A.F., Takiya, D.M., Trivellone, V., Wallace, M.S., Zahniser, J.N. (2022 onward). Membracidae Rafinesque, 1815. World Auchenorrhyncha Database. TaxonPages. Retrieved on 2026-05-25 at <https://hoppers.speciesfile.org/otus/48812/overview>
- Evangelista O, Sakakibara A, Takiya DM, Antunes AF, Barreto LB, Silva ALV 2026. Membracidae in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. Disponível em: <<http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1304>>. Acesso em: 28 mai. 2026
- Flórez-V, Camilo., Wolff, M.I. & Cardona-Duque, J. (2015). Contribution to the taxonomy of the family Membracidae Rafinesque (Hemiptera: Auchenorrhyncha) in Colombia. *Zootaxa*, 3910(1), 1–261. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3910.1.1>
- Funkhouser, W.D. (1950). *Homoptera: Fam. Membracidae*. L. Desmet-Verteneuil.
- Funkhouser, W.D. (1951). *Homoptera Fam. Membracidae*. *Genera Insect.* 208: 1–383; Pls. I–XIV; Text-figs. 1–9.
- Gadelha, Y.E.A. (2016). Interações planta-membracídeo-formiga em remanescentes de Mata Atlântica em Santa Catarina, Brasil.
- Gatenby, J.B. & Tahmisian, T.N. (1959). Centriole adjunct, centrioles, mitochondria, and ergastoplasm in Orthopteran spermatogenesis. An electron microscope study. *Cellule rec. trav. originaux cytol., histol. biol. gen.* 60.
- Gil-Fernandez, C. & Black, L.M. (1965). Some aspects of the internal anatomy of the leafhopper *Agallia constricta* (Homoptera: Cicadellidae). *Annals of the*

- Entomological Society of America, 58(3), 275-284. <https://doi.org/10.1093/aesa/58.3.275>
- Giovanini, R. R., & MATOS, R.E.S. (2004). Geohistória econômica da Zona da Mata mineira. UFMG: Cedeplar.
- Hamilton, K.G.A. (1999). The ground-dwelling leafhoppers Myserslopiidae, new family, and Sagmatiini, new tribe (Homoptera: Membracoidea). *Invertebrate Taxonomy*, 13, 207–235. <https://doi.org/10.1071/IT96028>
- Hayashi, F. & Kamimura, Y. (2002). The potential for incorporation of male derived proteins into developing eggs in the leafhopper *Bothrogonia ferruginea*. *Journal of Insect Physiology*, 48(2), 153-159. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00159-7](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00159-7)
- Hodgson, A.N., Ridgeway, J.A. & Villet, M.H. (2016). Sperm ultrastructure and spermatodesm morphology of the spittle bug *Locris transversa* (Thunberg 1822) (Hemiptera: Cercopidae). *Invertebrate Reproduction & Development*, 60(2), 87-94. <https://doi.org/10.1080/07924259.2016.1157104>
- Hu, Y., Dietrich, C.H., Skinner, R.K. & Zhang, Y. (2023). Phylogeny of Membracoidea (Hemiptera: Auchenorrhyncha) based on transcriptome data. *Systematic Entomology*, 48(1), 97-110. <https://doi.org/10.1111/syen.12563>
- Jamieson, B.G.M. (1987). The ultrastructure and phylogeny of insect spermatozoa. CUP Archive.
- Jamieson, B.G.M., Dallai, R. & Afzelius, B.A. (1999). Order Hemiptera. In: *Insects: Their Spermatozoa and Phylogeny*. Science Publishers, UK, pp. 232–249.
- Janzen, D.H. (1973). Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology*, 54(3), 687-708. <https://doi.org/10.2307/1935359>
- Jiang, Z. & Qin, D. (2018). Sperm ultrastructure of *Euricania clara* Kato (Hemiptera: Fulgoroidea: Ricaniidae). *Acta Entomologica Sinica*, 61(2), 246-254.
- Jiang, Z., Liu, J. & Qin, D. (2019). Sperm ultrastructure of *Pochazia shantungensis* (Chou & Lu) and *Ricania speculum* (Walker) (Hemiptera, Ricaniidae) with phylogenetic implications. *ZooKeys*, 880, 43. <https://doi.org/10.3897/zookeys.880.32810>
- Kubo-Irie, M., Irie, M., Nakazawa, T. & Mohri, H. (2003). Ultrastructure and function of long and short sperm in Cicadidae (Hemiptera). *Journal of Insect Physiology*, 49(11), 983-991. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(03\)00161-6](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(03)00161-6)
- Lamas, F.G., Saraiva, L.F., & Almico, R.D.C.D.S. (2003). A Zona da Mata Mineira: Subsídios para uma historiografia. In *Anais do V Congresso Brasileiro de História Econômica e 6ª Conferência Internacional de História de Empresas*. ABPHE- Associação Brasileira de Pesquisadores em História Econômica (Brazilian Economic History Society).
- Lin, C.P. (2006). Social behaviour and life history of membracine treehoppers. *Journal of Natural History*, 40(32-34), 1887-1907. <https://doi.org/10.1080/00222930601046618>
- Lino-Neto, J., & Dolder, H. (2001). Ultrastructural characteristics of the spermatozoa of Scelionidae (Hymenoptera, Platygastroidea) with phylogenetic considerations. *Zoologica Scripta*, 30(2), 89-96. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.2001.00058.x>
- Lopes, B.C. (1995). Treehoppers (Homoptera, Membracidae) in southeastern Brazil: use of host plants. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12, 595-608. <https://doi.org/10.1590/S0101-81751995000300015>
- Ômura, S. (1936). Studies on the reproductive system of the male of bombyx mori: I. Structure of the testis and the intratesticular behaviour of the

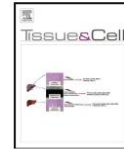
- spermatozoa. *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University*, 38(2), 151-181.
- Phillips, D.M. (1970). Insect sperm: their structure and morphogenesis. *The Journal of Cell Biology*, 44(2), 243.
- Phillips, D.M. (1974). Nuclear shaping in the absence of microtubules in scorpion spermatids. *The Journal of Cell Biology*, 62(3), 911. <https://doi.org/10.1083%2Fjcb.62.3.911>
- Phillips, D.M. (1969). Exceptions to the prevailing pattern of tubules (9 + 9 + 2) in the sperm flagella of certain insect species. *The Journal of Cell Biology*, 40, 28–43. <https://doi.org/10.1083%2Fjcb.40.1.28>
- Portugal, A. F., Costa, O.D.A.V., & Costa, L.M.D. (2010). Propriedades físicas e químicas do solo em áreas com sistemas produtivos e mata na região da Zona da Mata mineira. *Revista Brasileira de ciência do solo*, 34, 575-585.
- Prud'homme, B., Minervino, C., Hocine, M., Cande, J.D., Aouane, A., Dufour, H.D., Kassner, V.A. & Gompel, N. (2011). Body plan innovation in treehoppers through the evolution of an extra wing-like appendage. *Nature*, 473(7345), 83-86. <https://doi.org/10.1038/nature09977>
- Resh, V. H. & Cardé, R. T. (2009). *Encyclopedia of insects*. Academic press.
- Silva, S.M., Folly, C., Costa, D.A., Paulo, M.S., Teixeira, A.C.P., Rezende, P.H., Dias, G., Lino-Neto, J., 2026. Morphology of the male reproductive system and sperm in *Enchenopa squamigera* (Linné, 1758) (Membracini) and *Calloconophora argentipennis* Dietrich, 1991 (Aconophorini) (Hemiptera: Membracidae). *Micron*, 104033. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2026.104033>
- Strümpel, H. 1972. Contribution to the Phylogeny of Membracidae Rafinesque (Homoptera: Auchenorrhyncha). *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere*, 99 (3): 313-407.
- Su, M., Dietrich, C.H., Zhang, Y. & Dai, W. (2014). Ultrastructure of the spermatozoa of *Psammotettix striatus* (Linnaeus) and *Exitianus nanus* (distant) (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae: Deltocephalinae). *Arthropod Structure & Development*, 43(6), 559-570. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2014.06.003>
- Swallow, J.G. & Wilkinson, G.S. (2002). The long and short of sperm polymorphisms in insects. *Biological Reviews*, 77(2), 153-182.
- Tsai, J.H., & Perrier, J.L. (1996). Morphology of the digestive and reproductive systems of *Dalbulus maidis* and *Graminella nigrifrons* (Homoptera: Cicadellidae). *Florida Entomologist*, 563-578. <https://doi.org/10.2307/3496069>
- Vitale, D.G.M., Viscuso, R., D'Urso, V., Gibilras, S., Sardella, A., Marletta, A. & Pappalardo, A.M. (2015). Morphostructural analysis of the male reproductive system and DNA barcoding in *Balclutha brevis* Lindberg 1954 (Homoptera, Cicadellidae). *Micron*, 79, 36-45. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2015.08.002>
- Vitale, D.G., D'Urso, V. & Viscuso, R. (2016). Morphostructural investigation on spermatozoa and sperm bundles of the leafhopper *Balclutha brevis* Lindberg 1954 (Hemiptera: Deltocephalinae). *Zoomorphology*, 135, 441-451. <https://doi.org/10.1007/s00435-016-0323-x>
- Wallace, M.S. (2003). Phylogeny and systematics of the treehopper subfamily Centrotinae (Insecta: Hemiptera: Membracidae). North Carolina State University.
- Wallace, M.S. (2008). Occurrence of treehoppers (Hemiptera: Membracidae: Smiliinae) on oaks in Delaware Water Gap National Recreation Area, 2004–2006. *Journal of Insect Science*, 8(1), 59. <https://doi.org/10.1673/031.008.5901>

- Wood, T.K. (1975). Defense in two pre-social membracids (Homoptera: Membracidae). *The Canadian Entomologist*, 107(11), 1227-1231. <https://doi.org/10.4039/Ent1071227-11>
- Wood, T.K. (1977). Defense in *Umbonia crassicornis*: role of the pronotum and adult aggregations (Homoptera: Membracidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 70(4), 524-528. <https://doi.org/10.1093/aesa/70.4.524>
- Wood, T.K. (1993). Diversity in the new world Membracidae. *Annual review of entomology*, 38(1), 409-433. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.38.010193.002205>
- Wu, Y.F., Wei, L.S., Torres, M.A., Zhang, X., Wu, S.P., & Chen, H. (2017). Morphology of the male reproductive system and spermiogenesis of *Dendroctonus armandi* Tsai and Li (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Journal of Insect Science*, 17(1), 20. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iew116>
- Zhang, B., Zhang, C., Dietrich, C. & Dai, W. (2016). Anatomy and ultrastructure of male reproductive system in two leafhoppers *Cicadella viridis* and *Kolla paulula* (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 109(3), 447-462. <https://doi.org/10.1093/aesa/saw016>
- Zhang, F., Zhang, C., Dai, W. & Zhang, Y. (2012). Morphology and histology of the digestive system of the vector leafhopper *Psammotettix striatus* (L.) (Hemiptera: Cicadellidae). *Micron*, 43(6), 725-738. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2012.01.004>

2. CHAPTER I

Morphology of the male reproductive system and spermatozoa of *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Membracidae: Smiliinae: Tragopini)

Dayvson Ayala Costa^a, Mauricio da Silva Paulo^b, Francisco Witallo Sousa Nascimento^a, Ana Clara Pereira
Teixeira^a, Paulo Henrique Rezende^b, Glenda Dias^b, José Lino-Neto^b



Morphology of the male reproductive system and spermatozoa of *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae)

Dayvson Ayala Costa^a, Mauricio da Silva Paulo^b, Francisco Witallo Souza Nascimento^a, Ana Clara Pereira Teixeira^a, Paulo Henrique Rezende^b, Glenda Dias^b, José Lino-Neto^{b,*}

^a Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais 36570-900, Brazil

^b Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais 36570-900, Brazil

ARTICLE INFO

Keywords:
Cocoa pest
Spermatodesmata
Hemiptera
Auchoerorhyncha
Flagellar filaments

ABSTRACT

Membracidae is a family of insects known for its diverse pronotal shapes and coloration, which are used for mimicry. It is common to find species of this family that maintain mutualistic relationships with ants and bees, to which the membracids provide a sweet substance in exchange for protection. One such species with a mutualistic relationship is *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Smiliinae: Tragopini), considered a cocoa pest in several regions of Brazil. To complement morphological studies, we describe the morphology of the male reproductive system and sperm of *H. picta*. The male reproductive system is similar to that of other Membracoidea species. However, the number of testicular follicles varies from 12 to 14, which is higher than that observed in other Membracoidea families, which vary from 4 to 13. Based on histology, we observed that follicles contain cysts at different stages of spermatogenesis, suggesting that sperm production is continuous in adulthood and that males copulate multiple times throughout their lives. Furthermore, spermatozoa are long compared to other Membracoidea species, measuring $189.74 \pm 1.76 \mu\text{m}$ in length, and nuclei are $27.30 \pm 3.58 \mu\text{m}$ in length. Two to five terminal flagellar filaments are present, a characteristic unique to Membracoidea and not observed in other groups such as Cercopoidea and Cicadoidea. In the seminal vesicles, the spermatozoa remain organized in spermatodesmata-type bundles, as previously reported in Cicadellidae. This work aims to contribute to knowledge of the species' reproductive biology and to provide relevant morphological data on the reproductive organs, with a view to future taxonomic and phylogenetic analyses of the family and Membracoidea.

1. Introduction

The reproductive system of insects, especially that of males, has been widely used in systematics because it exhibits species-specific characteristics and morphologically distinct structures across taxa. These differences, along with shared features, contribute significantly to our understanding of phylogenetic relationships and taxonomic boundaries among species (Pendergrast, 1957; Leston, 1961; Adiyodi & Adiyodi, 1976; Cruz-Landim et al., 1980; Grassé, 1982; Baccetti, 1987; Quicke et al., 1992; Carcupino et al., 1995; Özyurt et al., 2014; Dallai, 2014; Candan et al., 2018; Jiang et al., 2019; Munhoz et al., 2020).

The male reproductive system of insects is in the posterior region of the abdomen and comprises a pair of testes, from which the deferent ducts arise and subsequently connect to the ejaculatory duct. The deferent ducts may have dilated regions known as seminal vesicles. Furthermore, both the deferent ducts and the ejaculatory duct may be

associated with accessory glands, which are usually arranged in pairs (Pendergrast, 1957). These glands vary in number and spatial arrangement among insect groups and secrete substances that may enhance female fecundity, thereby increasing reproductive success (Chapman, 1998; Klowden, 2007).

In insects, the testes exhibit considerable morphological variation among different taxonomic groups (Davey, 1967; Chapman, 2013; Vitale et al., 2015; Zhang et al., 2016). The number of testicular follicles composing each testis varies among species, ranging from a single follicle to dozens, although in most species this number does not exceed 15 (Leston, 1961; Uvarov, 1966). In addition to numerical variation, testicular follicles may differ in shape, with each follicle connecting to the deferens ducts through a narrow canaliculus known as an efferent duct. This morphological diversity contributes significantly to taxonomic and systematic characterization and provides valuable insights into the reproductive biology of these organisms (Dallai, 2014; Dallai et al.,

* Corresponding author.
E-mail address: linoneto@ufv.br (J. Lino-Neto).

<https://doi.org/10.1016/j.tice.2026.103528>

Received 5 February 2026; Received in revised form 4 April 2026; Accepted 8 April 2026
Available online 9 April 2026

0040-8166/© 2026 Elsevier Ltd. All rights are reserved, including those for text and data mining, AI training, and similar technologies.

2016).

Insect sperm are specialized and remarkably morphologically diverse cells, which have contributed to the distinction of species (Barcellos et al., 2015), including closely related ones (Jamieson, 1987; Baccetti, 1987; Jamieson et al., 1999; Lino-Neto et al., 2008; Dallai, 2014; Barcellos et al., 2015; Dallai et al., 2016). Within Membracoidea (Cicadellidae and Membracidae), the presence of terminal flagellar filaments and sperm conjugation of the spermatodesmata type (originating from the same spermatogonia) have been reported (Araújo et al., 2010; Su et al., 2014; Vitale et al., 2016; Barcellos et al., 2018).

The family Membracidae is known for its diverse colors and pronotum shapes, which are used for camouflage and mimicry (Evangelista et al., 2017). With approximately 3500 described species, this family plays an important role as an environmental indicator, establishing mutualistic relationships by colonizing several plant species (more than 100 plant families) (Dmitriev et al., 2025). Furthermore, some Membracidae species can injure their host plants by laying egg masses and sucking sap from shoots, flower stalks, and young fruits (Brown, 1997; Deitz and Wallace, 2010; Funkhouser, 1950; Gadelha et al., 2016; Gadelha et al., 2017; Lin et al., 2004; Pinho et al., 1977; Wood, 1993).

Treeshoppers maintain close associations with ants and bees, establishing mutualistic systems in which the insects provide a sugar-rich secretion, derived from their carbohydrate-rich diet, in exchange for protection against predators and parasitoids (Del-Claro and Oliveira, 2000; Funkhouser, 1950; Wood, 1993). This association occurs both with solitary species of treeshoppers, although rarely, and with gregarious species, where the ants play a key role in defending the offspring (Del-Claro & Oliveira, 1993; Lopes, 1995; Del-Claro & Oliveira, 1999; Del-Claro & Oliveira, 2000; Lin et al., 2004; Fernandes et al., 2005; Moreira & Del-Claro, 2005; Del-Claro et al., 2006; Lin, 2006; Costa et al., 2025).

Currently, 704 species of Membracidae are reported from Brazil, distributed across 130 genera and seven subfamilies: Centronodinae Deitz, 1975; Darninae Amyot & Serville, 1843; Heteronotinae Goding, 1926; Membracinae Rafinesque, 1815; Nicomiinae Haupt, 1929; Smilliinae Stål, 1866, and Stegaspinae Haupt, 1929 (Deitz & Wallace, 2010; Creão-Duarte et al., 2012; Bartlett et al., 2018; Lin et al., 2019;

Evangelista et al., 2025). Among these, *Horiola picta* Coquebert, 1801, a gregarious species belonging to the subfamily Smilliinae, is considered a pest of cocoa plantations (*Theobroma cacao*, Malvaceae) in producing regions of Northeast Brazil (Sanchez, 2011; Silva et al., 2020).

In this context, to provide new characters that can aid taxonomy studies, identify synapomorphies, understand spermatogenesis, and strengthen morphological datasets, we describe the male reproductive system and spermatozoa of *Horiola picta*, seeking to contribute, with data that are still little explored, to a better understanding of the internal relationships of the Membracidae family, as well as among the members of the Membracoidea superfamily in general.

2. Material and methods

Thirty adult males and females of *Horiola picta* (Fig. 1A-C) were collected on *Filicium decipiens* (Wight & Arn.) Thwaites (Sapindaceae) plants using the active collection method, with an entomological sucker and 15 ml Falcon tubes, city of Viçosa (20°45'12" S, 42°52'15" W, 688 m), Minas Gerais, Brazil, between 2022 and 2024.

2.1. Photograph of adult insects

After sexing, three adult males were placed on a 6 cm × 8 cm Kline glass plate (Perfecta®) containing 70% alcohol gel and photographed in dorsal and ventral views using a Leica M205C® stereomicroscope equipped with a Leica MC170HD® digital camera.

2.2. Anatomy of the male reproductive system

For anatomical analysis, five males were cryoanesthetized in an Electrolux® freezer for 2 min and dissected in 0.1 M sodium phosphate buffer, pH 7.2. The male reproductive systems (MRS) were carefully removed and fixed for 2–8 h in a 2.5% glutaraldehyde solution (Electron Microscopy Science®) prepared in the same buffer. After fixation, the MRS were photographed using a Zeiss Stemi 2000-C® stereomicroscope with a Canon EOS Rebel T71® digital camera attached using the NDPL 2 (2X)® adapter. Schematic drawings were prepared using digital



Fig. 1. Morphological features of adult *H. picta*. (A, B) Female specimens are in lateral and dorsal views. (C) Male specimen in dorsal view. Scale bars: 1 mm.

illustration software (trial version). Measurements of the different regions of the reproductive system were obtained from the photographs using Image-J® software (<https://imagej.nih.gov/ij/>).

2.3. Light microscopy

Ten adult males of *H. picta* were dissected in 0.1 M sodium phosphate buffer (PBS; pH 7.2) containing 3% sucrose. The SRMs were fixed in a 2.5% glutaraldehyde prepared in the same buffer. The samples were then washed in PBS and post-fixed in 1% osmium tetroxide (Sigma Aldrich®) for approximately 2 h. Dehydration was carried out in a graded ethanol series (30%, 50%, 70%, 90%, and 3 × 100%) for 10 min at each concentration. Then, the samples were infiltrated and embedded in historesin (Leica®). After complete historesin polymerization, semi-thin sections (0.5 µm thick) were obtained using an automatic microtome (Leica RM 2255) with glass knives. The sections were mounted on histological slides and stained with Giemsa solution (Merck®) diluted in distilled water (3:15). After rinsing to remove excess stain, the sections were mounted with Entellan and coverslipped. Images were captured using an Olympus BX-60® light microscope equipped with an Olympus QColor 3® digital camera. For spermatogenesis analysis, three males were cryoanesthetized and dissected in the same buffer. The testes were transferred to a hollow plate (Kline Perfecta® Plate, 6 × 8 cm, 5 mm thick) containing 2% acetic orcein and immersed for 30 min. The material was then placed on a microscope slide with a drop of acetic orcein, covered with a coverslip, and gently squashed to spread the internal contents. Images were captured using the same microscope described above.

2.4. Sperm morphometry

The seminal vesicles of five adult males of *H. picta* were dissected, placed on histological slides, and ruptured with a scalpel to spread the sperm across the slides. These slides were then stained for 40 min with 0.2 µg/ml 4,6-diamino-2-phenylindole (DAPI) (Sigma-Aldrich®), rinsed in running water, and coverslipped using a 50% aqueous sucrose solution. Fifty sperm nuclei per individual were photographed using an Olympus BX-60® photomicroscope equipped with a BP 360 excitation filter (370 nm). Following image acquisition, the coverslips were carefully removed, and the slides were subsequently stained with Giemsa solution (Merck®) diluted in distilled water (3:15). After rinsing, the slides were re-covered with coverslips using 50% aqueous sucrose solution. Fifty sperm were then photographed and measured. All measurements were performed using ImageJ® software (<https://imagej.nih.gov/ij/>) (Schneider et al., 2012).

3. Results

3.1. Male reproductive system

Analysis of all dissected *H. picta* males revealed a reproductive system (Fig. 3) composed of a pair of testes, each measuring 1.0 ± 0.3 mm in diameter. Each testis comprises 12–14 ovoid follicles (0.3 ± 0.02 mm in diameter), which are individually enveloped by a peritoneal capsule. Basally, the follicles connect to efferent ducts that converge into two short, slender deferent ducts (Figs. 2, 3). At the beginning of each efferent duct, continuous with the base of the respective follicle, there is a cup-shaped expansion known as the calyx. This structure consists of a simple epithelium with flattened cells and nuclei that predominantly exhibit uncondensed chromatin. Internally, the calyx contains cellular debris and sperm bundles, with their nuclei oriented towards the exit of the efferent duct and into the deferens duct. The seminal vesicles, located at the base of the vas deferens, are lined by a simple cuboidal epithelium featuring spherical nuclei with regions of heterochromatin. This epithelial layer is surrounded externally by muscle fiber layers. These paired seminal vesicles measure 0.21 ± 0.02 mm in length

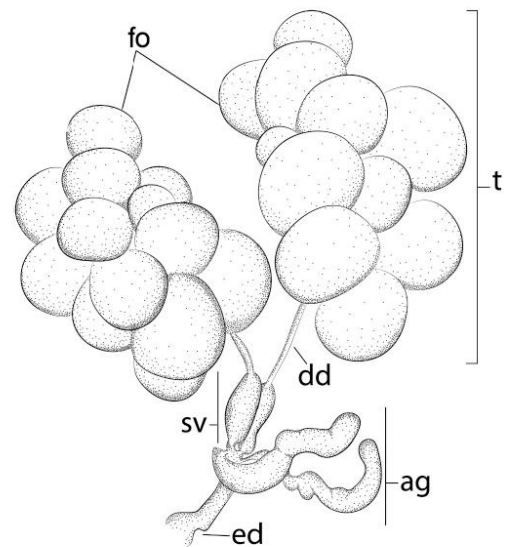


Fig. 2. Schematic diagram of the male reproductive system of *H. picta*. General organization showing testes (t) composed of several follicles (fo), deferent ducts (dd), seminal vesicles (sv), accessory glands (ag), and ejaculatory duct (ed). Scale bars: 1 mm.

(Figs. 2A–B, 3). A pair of typically elongated accessory glands opens at the base of the seminal vesicles, just above the point where the vas deferens merge to form a single ejaculatory duct (Figs. 2A, 3).

The testicular follicles are filled with cysts at various stages of spermatogenesis (Fig. 4A). Spermatogonia are in the apical region of the follicles, while spermatocytes are found just below them (Figs. 4A, B, 5A). The subsequent region contains elongating spermatids and their respective nuclei (Figs. 4B, F, 5B–H). During this stage, the nuclei gradually become more fusiform (Fig. 5C–F). Near the deferent ducts, sperm nuclei are fully elongated, and the sperm are in their differentiated form, organized into bundles (Figs. 4D, 5H). Each cyst contains approximately 1540 sperm cells, corresponding to 11 rounds of cell divisions (2^{11}). The organization of sperm into bundles is maintained within the seminal vesicles, where these structures, called spermatodesmata, are characterized by the attachment of the sperm heads to an extracellular material (Figs. 4D, 6B).

The accessory glands are lined by a simple columnar epithelium, with elongated nuclei containing decondensed chromatin (Fig. 7). Small secretory vesicles are observed in the cytoplasm (Fig. 7B). Externally, these glands are surrounded by a muscular layer (Fig. 7A–C).

3.2. Sperm morphometry

In *H. picta*, sperm are stored in the seminal vesicles as spermatodesmata-type bundles (Fig. 8A). When individualized, the sperm exhibit a distinct head region, composed of the acrosome and nucleus, and a flagellar region, which has 2–5 terminal branches at the posterior end (Fig. 8C–F). The sperm are long, measuring 189.74 ± 1.76 µm in total length; the nuclei are 27.30 ± 3.58 µm long; and the terminal flagellar filaments are approximately 7 µm long (Fig. 8C–F).

4. Discussion

The male reproductive system of *H. picta* is similar to that of other

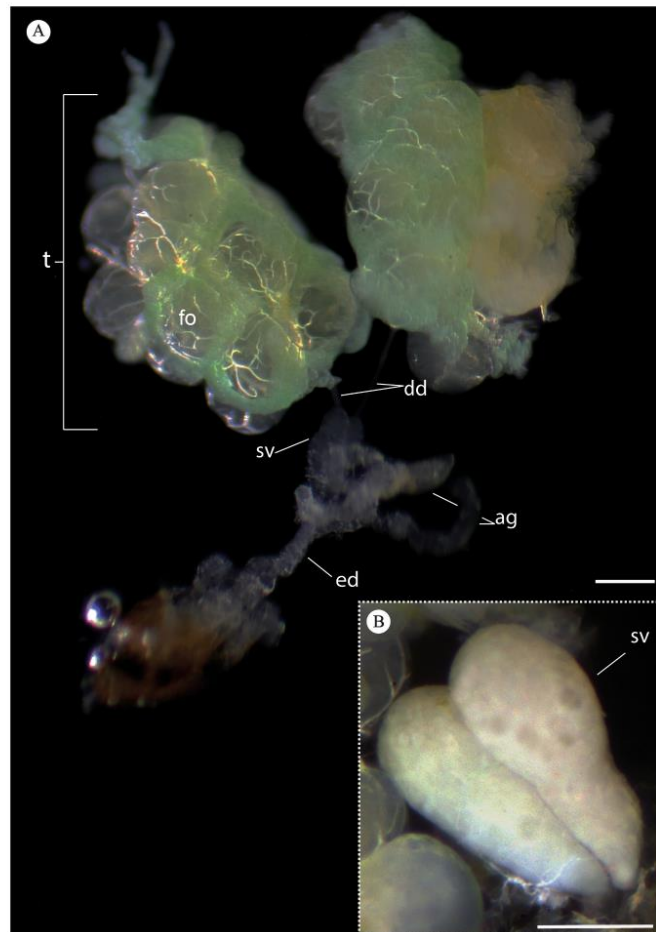


Fig. 3. Male reproductive system of *H. picta*. (A) General anatomical view showing testes (t) and follicles (fo), deferent ducts (dd), accessory glands (ag), seminal vesicles (sv), and ejaculatory duct (ed). The translucent appearance of the seminal vesicles suggests the absence of sperm. (B) Seminal vesicle pair from a sexually mature individual; the observed opacity indicates sperm storage. Scale bars: 0.2 mm.

Auchenorrhyncha species, consisting of a pair of testes, a pair of deferent ducts, a pair of seminal vesicles, a pair of accessory glands, and a single ejaculatory duct (Ammar, 1985; Gil-Fernandez and Black, 1965; Hayashi and Kamimura, 2002; Tsai and Perrier, 1996; Vitale et al., 2015; Zhang et al., 2016). Each testis contains 12–14 follicles; however, the number of testicular follicles can vary both between species within the same family and among different families of Membracoidea. For example, in Membracidae from 4 to 14 (Ammar, 1985; Golub et al., 2014; Ivanov, 1926; Kuznetsova and Kirillova, 1993; Rungang et al., 2006; Silva, 2022); in Cicadellidae the number of follicles ranges from 5 to 13 (Gil-Fernandez and Black, 1965; Cheung, 1994; Cheung, 1995; Tsai and Perrier, 1996; Hayashi and Kamimura, 2002; Hummel et al., 2009; Golub et al., 2014; Vitale et al., 2015; Vitale et al., 2016; in Aetalionidae, from 9 (Kuznetsova and Kirillova, 1993); and in Myersolopiidae, from 4 to 6 (Golub et al., 2014). Due to this variation, the number of testicular follicles in Membracoidea has limited utility for resolving higher-level phylogenetic relationships, although it remains

relevant to the taxonomy of closely related taxa.

Testicular follicles of *H. picta* are filled with cysts at various stages of germ cell differentiation, indicating that spermatogenesis occurs continuously throughout adulthood. This pattern aligns with observations in other Membracoidea species (Jamieson et al., 1999; Su et al., 2014; Vitale et al., 2016; Barcellos et al., 2018; Araújo et al., 2020; Silva, 2022). Such uninterrupted sperm production suggests that males of this superfamily have a prolonged reproductive lifespan, enabling multiple copulations (Buschini, 2007; Moreira et al., 2008). At the basal portion of each follicle, the beginning of the efferent duct expands into a calyx where spermatozoa are already organized into bundles. This calyx, characterized by mature sperm and abundant cellular debris, appears to be a conserved feature among several insects, as observed in other Membracidae (Silva, 2022; personal observation) and even in dipteran of the Culicidae family, where it has been described as “the goblet of the deferent ducts” (Silva et al., 2024). According to Silva et al. (2024). According to these authors, the cell bodies may contain substances that

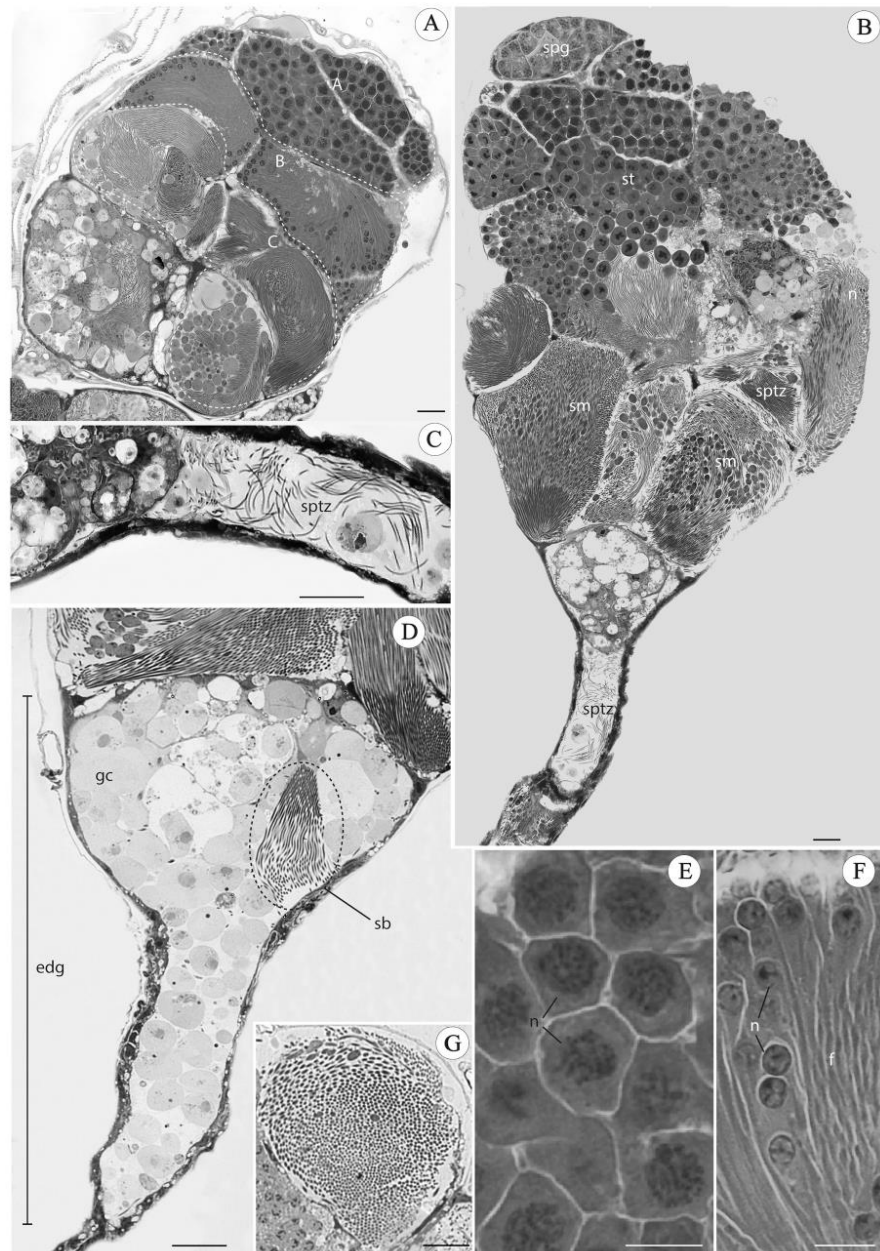


Fig. 4. Histology of *H. picta* testicular follicles. (A) Oblique section showing the sperm development zone. (B) Longitudinal section exhibiting germ cell differentiation: apical spermatogonia (spg) dividing into spermatocytes (st), which mature into spermatids (sm). Note the nuclear elongation (n) and cytoplasmic shedding during spermiogenesis, leading to mature spermatozoa (sptz). (C) Mature sperm (sptz) within the efferent duct. (D) Initial goblet-shaped segment of the vas deferens filled with spherical cellular debris (gc) and a sperm bundle (sb). (E, F) Higher magnification of spermatogonia and their nuclei (n), and spermatids undergoing flagellar elongation (f). (G) Cyst containing approximately 1540 sperm cells. Scale bars: 20 μ m.

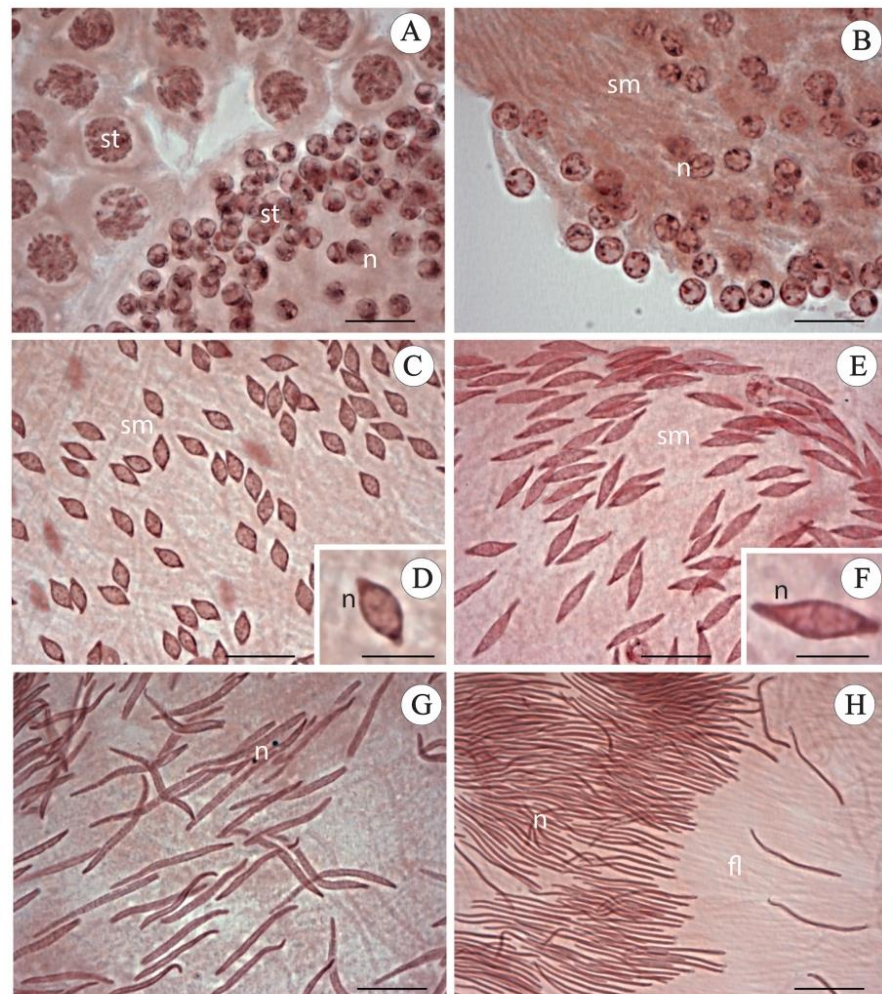


Fig. 5. Spermatogenesis and spermiogenesis in *H. picta*. (A) Spermatocytes (st) undergoing meiosis; note the nuclear size variation reflecting the reductional division phase. (B) Early-stage spermatids (sm) displaying spherical nuclei (n). (C, D) Nuclear elongation phase, highlighting the transition to a fusiform nucleus (n). (E–G) Progressive nuclear elongation, concomitant with chromatin condensation. (H) Mature spermatozoa characterized by slender nuclei (n) with highly condensed chromatin, organized into distinct bundles. Flagella (fl). Scale bars: 15 μm.

are potentially involved in the degradation of the cystic envelope, thereby facilitating sperm release.

The seminal vesicles, which are dilated regions of the deferent ducts, serve to store spermatozoa, maintain their viability, and provide nutritive secretions (Chapman, 2013; Gullan and Cranston, 2014; Snodgrass, 1935). In *H. picta*, these structures are elongated and arranged side-by-side. As observed in other Membracidae (Silva, 2022; personal observation), the sperm within these vesicles are organized into bundles, with the anterior regions of the heads embedded in extracellular matrix. This bundled organization appears to be a common trait across most Membracoidea, having been observed in Aetalionidae (Araújo et al., 2020) and Cicadellidae (Su et al., 2014; Vitale et al., 2016; Barcellos et al., 2018). In contrast, Heteroptera typically store sperm individually

rather than in bundles (Lee and Lee, 1992; Özyurt et al., 2014; Paulo et al., 2024; Rezende et al., 2021). The morphology of the seminal vesicles varies significantly among Auchenorrhyncha; for instance, they are oval in *Aetalion reticulatum* Linnaeus, 1767 (Aetalionidae) (Araújo et al., 2020) and may be either distinct or fused across species. Histologically, the vesicles in *H. picta* feature a simple epithelium composed of cuboidal to flattened cells with globular nuclei, surrounding the lumen where the sperm bundles remain intact, consistent with other membracids (Silva, 2022).

Accessory glands vary in size, number, shape, and embryonic origin among different insect groups (Leopold, 1976; Tsai & Perrier, 1996; Feliubadaló et al., 2013; Marchini et al., 2003, 2009; Chapman, 2013; Zhang et al., 2016). These glands may have a mesodermal origin when

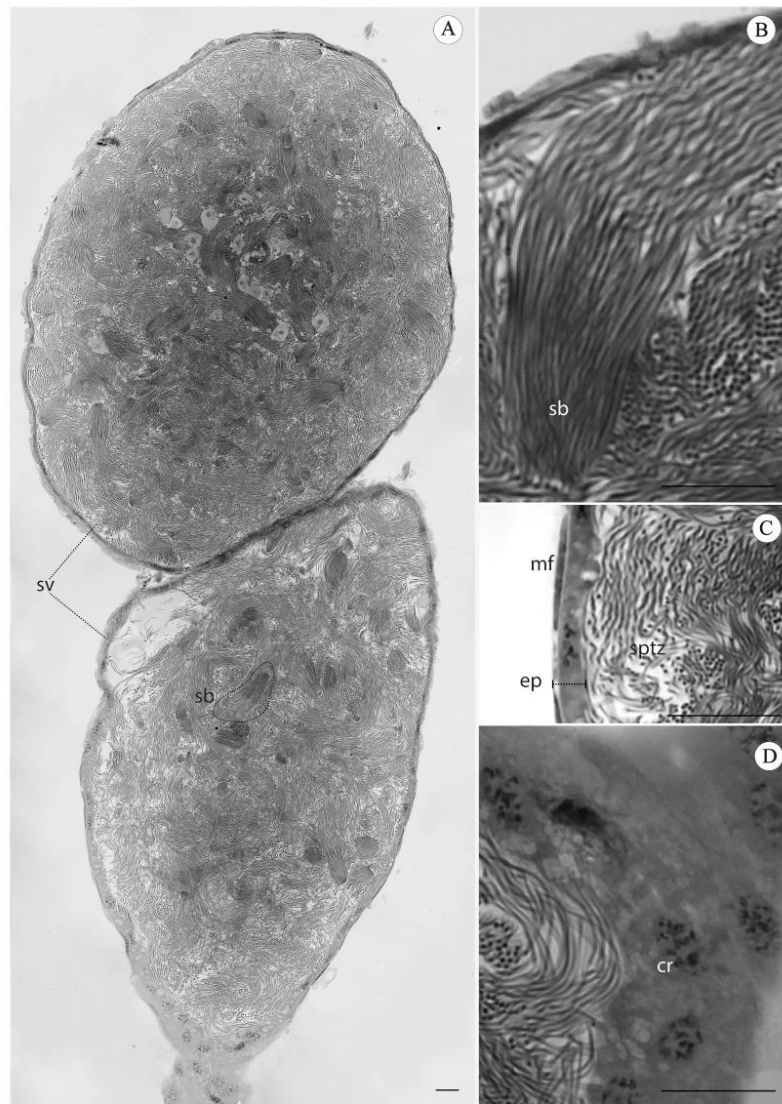


Fig. 6. Histology of the seminal vesicles in *H. picta*. (A) Cross-section of the seminal vesicle pair (sv) filled with sperm bundles (sb). (B) Higher magnification highlighting a sperm bundle (sb). (C) Detail of the simple squamous epithelium (ep). Note the underlying muscle fibers (mf) and spermatozoa (sptz) within the vesicular lumen. (D) Higher magnification of the epithelium showing cell nuclei (n) with chromatin clumps. Scale bars: 20 μ m.

connected to the deferent ducts or an ectodermal origin when they open into the ejaculatory duct. In some groups, the glands may have mixed embryonic origins, reflecting specific reproductive adaptations (Chapman, 2013; Klowden, 2013). In the species studied here, the accessory glands are of mesodermal origin and lack a cuticular lining, as observed in the treehopper species *Campylenchia latipes* (Say, 1824) and *Calloconophora argentipennis* (Dietrich, 1991) (Silva, 2022), suggesting that this origin may be common among Membracidae. These glands are tubular, externally lined by muscle tissue, and the secretory epithelium

consists of columnar cells, similar to those found in *Cam. latipes*, *Cal. argentipennis* (Silva, 2022) and *Kolla paulula* Walker, 1858 (Cicadellidae) (Zhang et al., 2016).

The presence of numerous vesicles in the cytoplasm of epithelial cells indicates intense activity in the secretory accessory glands, which perform multiple functions related to the species' reproductive biology. These functions include modulating female behavior and physiology, protecting and activating sperm, and producing seminal fluid (Gillot, 2005; Chapman, 2013; Klowden, 2013; Zhang et al., 2016). In *H. picta*,

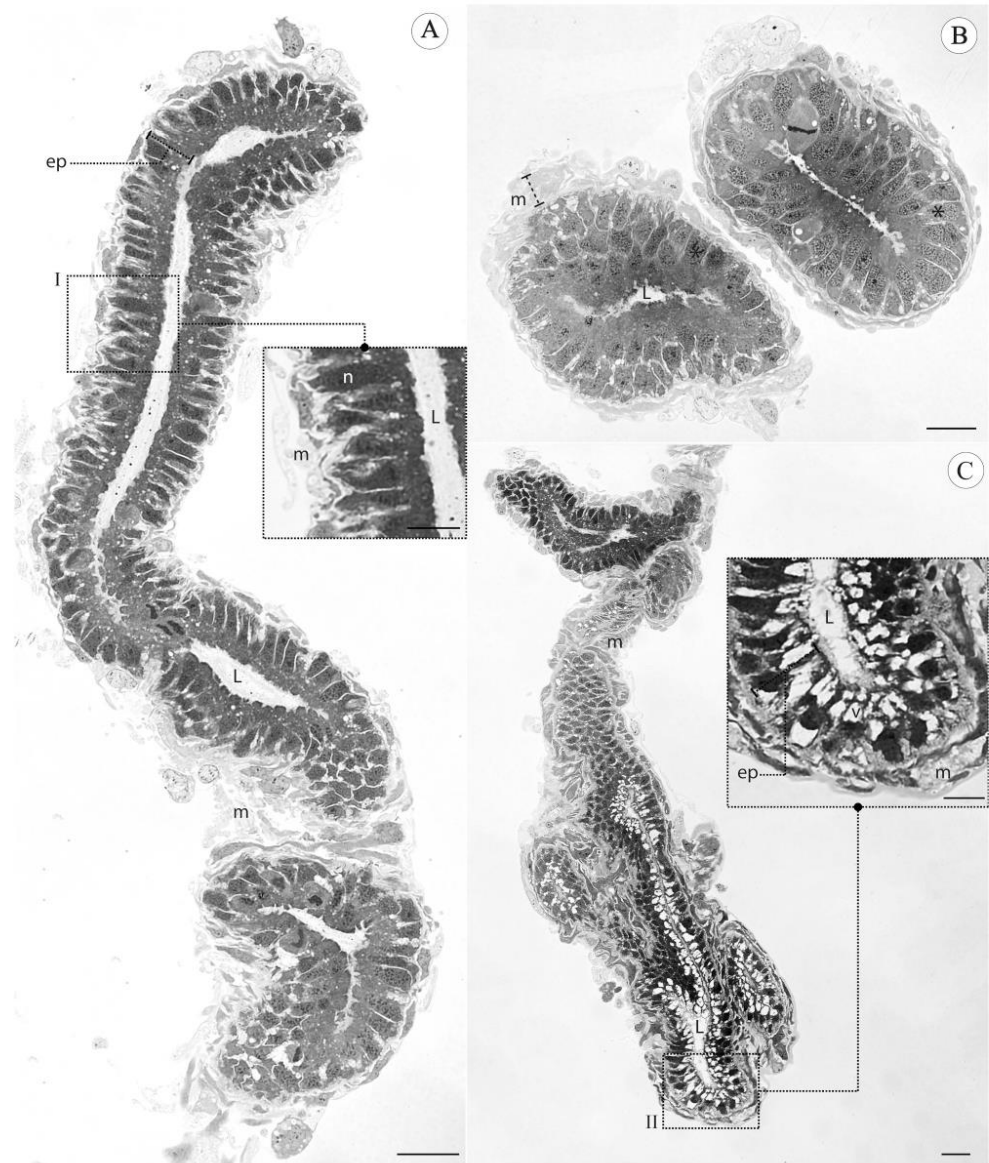


Fig. 7. Histology of the accessory gland of *H. picta*. (A) Longitudinal section of an accessory gland. Note the outer layer of muscle cells (m) and the presence of vesicles (v) of varying sizes within the lumen (L). Inset I shows the epithelial cells with enlarged, degenerating nuclei (n). (B) Cross-section of the median portion of the accessory glands. Beneath the muscular layer (m), a columnar epithelium exhibits degenerating nuclei (asterisks), bordering the lumen (L). (C) Longitudinal section of the basal portion, showing juxtaposed columnar epithelial cells (ep) with elongated, degenerating nuclei. Inset II displays secretory vesicles (v) of varying sizes being released into the lumen (L). Bars: 20 μ m.

the luminal contents of these glands vary in texture among different regions, likely reflecting differences in the chemical composition and functional roles of their secretions. Similar regional variation in luminal content was also observed in *Can. latipes* and *Cal. argentipennis* (Silva,

2022).

The nuclei of *H. picta* spermatozoa are relatively small compared to other Membracoidea species (Araújo et al., 2010; Vitale et al., 2016; Zhang & Dai, 2012; Barcellos et al., 2018; Su et al., 2014) and for

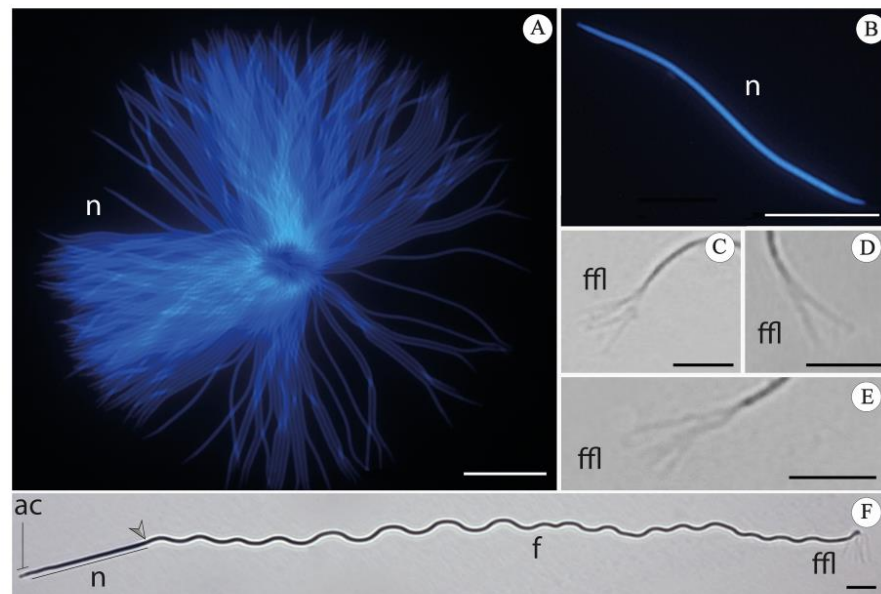


Fig. 8. Spermatozoa of *H. picta*. (A, B) DAPI fluorescence highlights only the nuclei (n) of a sperm bundle and of an individual spermatozoon, respectively. (C–E) Flagellar terminations stained with Giemsa, showing that branching in this region can vary from two to five filaments (ffi). (F) Individual spermatozoon stained with Giemsa exhibiting a small acrosome (ac) relative to the nucleus (n), the nucleus-flagellum transition (arrowhead), the main flagellum (f), and terminal flagellar filaments (ffi). Scale bars: A, B = 10 μm ; C–F = 7 μm .

members of Cicadidae (Kubo-Irie et al., 2003; Chawanji et al., 2005, 2006). Among Membracoidea, *H. picta* has the second-longest sperm reported to date, approximately 190 μm in total length, surpassed only by *Exitianus nanus* Distant, 1908 (Cicadellidae), whose sperm reach approximately 270 μm (Su et al., 2014). In comparison, *Aetalion reticulatum* has sperm of approximately 140 μm (Araújo et al., 2010), whereas in the Cicadellidae, *Balclutha brevis* (Vitale et al., 2016), *Cicadella viridis* (Linnaeus, 1758) (Zhang and Dai, 2012), *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott, 1923) (Barcellos et al., 2018), and *Psammodictya striatus* (Linnaeus, 1758) (Su et al., 2014) sperm measure around 125 μm , 135 μm , 121 μm , and 156 μm , respectively. Therefore, as proposed by Phillips (1970), sperm length can be a useful tool for resolving taxonomic questions, as it appears to be species-specific.

The terminal branches in the posterior end of the flagella (terminal flagellar filaments) in *H. picta* spermatozoa have also been reported in other treehoppers (Phillips, 1969; personal observation) and in the leafhopper *Dalbulus maidis* (Cicadellidae) (Barcellos et al., 2018). Ultrastructural analyses of these filaments in *Ceresa* sp., *Ceresa diceros*, *Stictocephala* sp., and *Telamona* sp., Phillips (1969) demonstrated that these thin structures are not merely simple cytoplasmic extensions; rather, they are composed of axonemal microtubules enveloped by the plasma membrane. Phillips observed that spermatozoa frequently possess four terminal filaments. Specifically, three of these filaments contained two microtubule doublets and two accessory tubules, while the fourth contained three doublets and three accessory tubules. Furthermore, the central microtubule pair terminates at the base of these branches and is absent from the filaments themselves. Such findings suggest that this specialized microtubular arrangement may be a widely distributed structural trait within the Membracidae family, including *H. picta*. The length of these structures varies among species: in *H. picta*, they measure approximately 7 μm , whereas in *D. maidis* they reach about 10 μm (Barcellos et al., 2018). Conversely, *A. reticulatum* sperm

lack terminal branches in the final region of the flagellum (Araújo et al., 2010). The presence of terminal flagellar filaments appears to be restricted to Cicadellidae and Membracidae. Since this characteristic has been reported in these two families but not in other Membracoidea, it suggests that it is a possible derived and distinctive trait. For the other families within Membracoidea, such as Melizoderidae and Myerslopiidae, information regarding this character is currently unavailable.

Another noteworthy feature in *H. picta* is the formation of sperm bundles originating from a single spermatogonium, classified as spermatodesmata. These bundles arise from the synchronous differentiation of spermatids within germinal cysts. During late spermiogenesis, bundle cohesion is established through the deposition of an extracellular glycoprotein matrix that aggregates the apical regions of the spermatozoa, ensuring their coordinated release into the efferent ducts (Cholodkovsky, 1913; Baccetti, 1970; Baccetti, 1972; Araújo et al., 2010). Given the stage of this deposition, it is plausible to suggest that this matrix is secreted by cystic cells, as previously proposed in the literature (see Lupetti et al., 2011).

According to Dallai et al. (2002), such aggregations may optimize sperm transfer during copulation. The occurrence of sperm bundles within the seminal vesicles has been documented in various Hemiptera (Folliot, 1970; Jamieson et al., 1999; Araújo et al., 2010; Hodgson et al., 2016; Kubo-Irie et al., 2003; Chawanji et al., 2005, 2006; Zhang & Dai, 2012; Cui & Wei, 2018), as well as in several other insect orders, including Orthoptera (Guerra and Esponda, 1999; Viscuso et al., 2001, 2015), Ephemeroptera (Lupetti et al., 2011), Hymenoptera (Quicke et al., 1992; Lino-Neto et al., 2008; Oliveira et al., 2014), Coleoptera (Sasakawa, 2007; Sasakawa and Toki, 2008), Odonata (Abro, 1998, 1999, 2003; Siva-Jothy, 1997), Grylloblattodea (Dallai et al., 2005), and Mantophasmatodea (Dallai et al., 2003). However, in some taxa, the sperm bundles dissociate upon reaching the seminal vesicle, as reported for Nepomorpha (Lee and Lee, 1992) and Aculeata (Hymenoptera)

(Moreira et al., 2004, 2008). In other cases, sperm bundles are transferred to the female reproductive tract, representing a reproductive strategy in which sperm are stored in specialized sites and maintained by glandular secretions until fertilization occurs (Davey, 1985; Chapman, 1998; Dallai et al., 2002).

In summary, *Horiola picta* sperm exhibit morphological characteristics typical of Membracoidea, including (1) sperm aggregated in a homogeneous matrix forming spermatodesmata and (2) the presence of terminal flagellar filaments in the posterior region of the sperm. These findings reinforce the value of sperm morphological traits as informative characters in integrative taxonomy, contributing to a better understanding of the species' reproductive biology and sperm morphology, and providing morphological data with potential utility for future phylogenetic analyses within Membracidae and Membracoidea.

CRedit authorship contribution statement

Glenda Dias: Writing – review & editing, Visualization, Supervision, Methodology, Investigation, Formal analysis. **José Lino-Neto:** Writing – review & editing, Visualization, Validation, Supervision, Project administration, Methodology, Investigation, Funding acquisition, Formal analysis, Conceptualization. **Ana Clara Pereira Teixeira:** Methodology, Investigation, Formal analysis. **Paulo Henrique Rezende:** Methodology, Investigation, Formal analysis. **Maurício da Silva Paulo:** Methodology, Investigation, Formal analysis. **Francisco Witalo Souza Nascimento:** Methodology, Investigation, Formal analysis. **Dayvson Ayala Costa:** Writing – review & editing, Writing – original draft, Visualization, Methodology, Investigation, Formal analysis, Conceptualization.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have influenced the work reported in this paper.

Acknowledgments

We thank Dr. Aline Lourenço (Universidade Federal da Paraíba - UPPA) for identifying the specimens. This research was supported by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) and by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), grant no. 310446/2025–2 (JLN).

Data availability

No data was used for the research described in the article.

References

- Abro, A., 1998. Structure and development of sperm bundles in the dragonfly *Aeshna juncea* L. (Odonata). *J. Morphol.* 235 (3), 239–247. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199803\)235:3<239::AID-JMOR3>3.0.CO;2-1](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199803)235:3<239::AID-JMOR3>3.0.CO;2-1).
- Abro, A., 1999. The size range of sperm bundles in aeshnid dragonflies (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 28 (3), 273–277.
- Abro, A., 2003. The composition of sperm bundles in *Aeshna juncea* (L.) (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 32 (2), 153–157.
- Adiyodi, K.G., Adiyodi, R.G., 1976. Morphology and cytology of the accessory sex glands in invertebrates. In: *International Review of Cytology*, 43. Academic Press, pp. 353–398. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)60072-8](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)60072-8).
- Ammar, E.D., 1985. Internal morphology and ultrastructure of leafhoppers and planthoppers. In: Nault, L.R., Rodriguez, J.G. (Eds.), *The leafhoppers and planthoppers*. Wiley-Interscience Publications, pp. 127–162.
- Araújo, V.A., Bacca, T., Dias, L.G., 2020. Estrutura histológica del sistema reproductor masculino de la cigarrita *Aetalon reticulatum* (Hemiptera: Aetalionidae). *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat.* 24 (2), 127–137. <https://doi.org/10.17151/bccm.2020.24.2.9>.
- Araújo, V.A., Bão, S.N., Moreira, J., Neves, C.A., Lino-Neto, J., 2010. Ultrastructural characterization of the spermatozoa of *Aetalon reticulatum* Linnaeus 1767 (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Aetalionidae). *Micron* 41, 306–311. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2009.12.001>.
- Baccetti, B., 1970. The spermatozoon of Arthropoda. IX. The sperm cell as an index of arthropod phylogeny. *J. Ultrastruct. Res.* 31 (3–4), 211–220.
- Baccetti, B., 1972. Insect Spermatozoa. *Adv. Insect Physiol.* v. 9, 315–397.
- Baccetti, B., 1987. *Evolutionary Biology of Orthopteroid Insects*. Ellis Horwood, London, pp. 12–112.
- Barcellos, M.S., Dias, G., Lino-Neto, J., 2018. Re-description of the sperm morphology of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae: Deltocephalinae). *Tissue Cell* 51, 56–61. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2018.03.001>.
- Barcellos, M.S., Martins, L.C., Cossolin, J.F., Serrão, J.E., Delabie, J.H., Lino-Neto, J., 2015. Testes and spermatozoa as characters for distinguishing two ant species of the genus *Neoponera* (Hymenoptera: Formicidae). *Fla. Entomol.* 1254–1256. <https://doi.org/10.1653/024.098.0441>.
- Bartlett, C.R., Deitz, L.L., Dimitriex, D.A., Saborn, A.F., Perkins, A.S., Wallace, M.S., 2018. The Diversity of the True Hoppers (Hemiptera: Auchenorrhyncha). Footitt, R. G., Adler, P.H. *Insect Biodiversity: Science and Society*, 2. Wiley-Blackwell, pp. 501–590.
- Brown, K.S., 1997. Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *J. Insect Conserv.* 1 (1), 25–42. <https://doi.org/10.1023/A:1018422807610>.
- Buschini, M.L.T., 2007. Life-history and sex allocation in *Trypoxylon* (syn. *Trypargilum*) *lactitarse* (Hymenoptera: Crabronidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 45 (3), 206–213. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2006.00405.x>.
- Candan, S., Ozyurt, N., Suludere, Z., 2018. Morphological and histological structure of the male reproductive system of the water strider *Gerris lacustris* (Linnaeus 1758) (Gerridae, Heteroptera). *Microsc. Res. Tech.* 81 (7), 770–780.
- Carcupino, M., Profili, G., Kathirithamby, J., Mazzini, M., 1995. Sperm ultrastructure of *Xenos vesparum* (Rossi) and its significance in the taxonomy and phylogeny of Strepsiptera (Insecta). *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.* 166, 291–296.
- Chapman, R.F., 1998. *The insects. Structure and function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chapman, R.F., 2013. *The Insects: Structure and Function*, 5th edition. Cambridge University Press, Cambridge, p. 929.
- Chawanji, A.S., Hodgson, A.N., Villet, M.H., 2005. Sperm morphology in four species of African platyleurine cicadas (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). *Tissue Cell* 37 (4), 257–267. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2005.03.006>.
- Chawanji, A.S., Hodgson, A.N., Villet, M.H., 2006. Sperm morphology in five species of cicadettine cicadas (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). *Tissue Cell* 38 (6), 373–388. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2006.08.006>.
- Cheung, W.W.K., 1994. Ultrastructural studies on the female reproductive system of the leafhopper *Euscelidium variegatus* Kirshbaum (Homoptera: Cicadellidae) I. The germarium. *Cytologia* 59 (1), 93–101.
- Cheung, W.W.K., 1995. Ultrastructural studies on the female reproductive system of the leafhopper *Euscelidium variegatus* Kirshbaum (Homoptera: Cicadellidae) II. The vitellarium oocytes and follicular epithelium. *Cytologia* 60, 395–405.
- Cholodkovsky, N., 1913. Über die spermatozosen der Locustiden. *Zool. Anz.* 41, 615–619.
- Costa, D.A., Rezende, P.H., Paulo, M.S., Nascimento, F.W.S., Lourenço, A., Dias, G., Lino-Neto, J., 2025. First Record of *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae) on *Filicium decipiens* (Wight & Arn.) Thwaites. (Sapindaceae) in Minas Gerais, Brazil. –e097. *Entomol. Begin.* 6, e097. <https://doi.org/10.12741/2675-9276.v6.e097>.
- Craão-Duarte, A.J., Anjos, U.U., Santos, W.E., 2012. Diversidade de membracídeos (Hemiptera, Membracidae) e sobreposição de recursos tróficos em área do semiárido. *Iheringia Sér. Zool.* 102 (4), 453–458. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212012000400012>.
- Cruz-Landim, C., Beig, D., De Moraes, R.L.S., 1980. The process of differentiation during spermatogenesis in bees (Hymenoptera, Apidae). *Caryologia* 33 (1), 1–15. <https://doi.org/10.1080/00087114.1980.10796814>.
- Cui, B., Wei, C., 2018. Ultrastructure of spermatozoa in three cicada species from China (Hemiptera, Cicadomorpha, Cicadidae). *ZooKeys* 776, 61. <https://doi.org/10.3897/zookeys.776.26966>.
- Dallai, R., 2014. Overview on spermatogenesis and sperm structure of Hexapoda. *Arthropod Struct. Dev.* 43, 257–290. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2014.04.002>.
- Dallai, R., Frati, F., Lupetti, P., Adis, J., 2003. Sperm ultrastructure of *Mantophasma zephyra* (Insecta, Mantophasmatodea). *Zoomorphology* 122, 67–76. <https://doi.org/10.1007/s00435-002-0070-z>.
- Dallai, R., Gottardo, M., Beutel, R.G., 2016. Structure and evolution of insect sperm: new interpretations in the age of phylogenomics. *Annu. Rev. Entomol.* 61, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023555>.
- Dallai, R., Lupetti, P., Carapelli, A., Frati, F., Afzelius, B.A., 2002. Sperm structure and spermiogenesis in *Atelura formicaria* Heyden (Zygentoma, Insecta). *Acta Zool.* 83, 245–262. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6395.2002.00118.x>.
- Dallai, R., Machida, R., Uchifune, T., Lupetti, P., Frati, F., 2005. The sperm structure of *Galloisiana yuasai* (Insecta, Grylloblattodea) and implications for the phylogenetic position of Grylloblattodea. *Zoomorphology* 124 (4), 205–212. <https://doi.org/10.1007/s00435-005-0007-4>.
- Davey, K.G., 1967. The physiology of reproduction: some lessons from insects. *J. Insect Physiol.* 351, 364.
- Davey, K.G., 1985. The male reproductive tract. In: Kerkut, G.A., Gilbert, L.I. (Eds.), *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon, New York, pp. 1–14.
- Deitz, L.L., Wallace, M.S., 2010. *Treehoppers: Aetalionidae, Melizoderidae, and Membracidae* (Hemiptera). The National Science Foundation, NCSU Insect Museum, and East Stroudsburg University of Pennsylvania, USA.

- Del-Claro, K., Byk, J., Yague, G.M., Morato, M.G., 2006. Conservative benefits in an ant-hemipteran association in the Brazilian tropical savanna. *Sociobiology* 47 (2), 415–422.
- Del-Claro, K., Oliveira, P.S., 1993. Ant-Homoptera interaction: do alternative sugar sources distract tending ants? *Oikos* 202–206. <https://doi.org/10.2307/3544831>.
- Del-Claro, K., Oliveira, P.S., 1999. Ant-Homoptera interactions in a neotropical Savanna: the honeydew-producing treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica* 31 (1), 135–144. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00124.x>.
- Del-Claro, K., Oliveira, P.S., 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124, 156–165. <https://doi.org/10.1007/s004420050002>.
- Dmitriev, D.A., Angelova, R., Anufriev, G.A., Bartlett, C.R., Blanco-Rodríguez, E., Borodin, O.I., Cao, Y.-H., Cara, C., Deitz, L.L., Dietrich, C.H., Dmitrieva, M.O., El-Sonbaty, S.A., Evangelista de Souza, O., Gjonov, I.V., Gonçalves, A.C., Gonçalves, C.C., Hendrix, S.V., McKamey, S., Kohler, M., Kunz, G., Malenovsky, I., Morris, B.O., Novoselova, M., Pinedo-Escatel, J.A., Rakitov, R.A., Rothschild, M.J., Sanborn, A.F., Takiya, D.M., Wallace, M.S., Zahniser, J.N., 2025. Membracidae Rafinesque, 1815. World Auchenorrhyncha Database. TaxonPages. (<https://hoppers.speciesfile.org/otus/48812/overview>).
- Evangelista, O., Sakakibara, A.M., Cryan, J.R., Urban, J.M., 2017. A phylogeny of the treehopper subfamily Heteronotinae reveals convergent pronotal traits (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Membracidae). *Syst. Entomol.* 42 (2), 410–428. <https://doi.org/10.1111/syen.12221>.
- Evangelista, O., Sakakibara, A., Takiya, D.M., Antunes, A.F., Barreto, L.B., Silva, A.L.V., 2025. Membracidae no Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. Disponível em. (<http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1304>).
- Felhubadaló, E., Vilaplana, L., Bellés, X., 2013. Morphology and protein pattern of the accessory reproductive glands of male *Blattella germanica* (Dictyoptera: Blattellidae). *Eur. J. Entomol.* 93 (2), 211–221.
- Fernandes, G.W., Fagundes, M., Greco, M.K.B., Barbeitos, M.S., Santos, J.C., 2005. Ants and their effects on an insect herbivore community associated with the inflorescences of *Byrsonima crassifolia* (Linnaeus) HBK (Malpighiaceae). *Rev. Bras. Entomol.* 49, 264–269. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262005000200011>.
- Folliot, R., 1970. Ultrastructure de la spermiogénèse et du spermatozoïde de divers insectes Homoptères. *Comp. Spermatol.* 289–300.
- Funkhouser, W.D., 1950. Homoptera: Fam. Membracidae. L. Desmet-Verteneuil.
- Gadella, Y.E.A., Dattilo, W., Evangelista, O., Lopes, B.C., 2016. Structure of mutualistic ant-treehopper interactions in the Brazilian Atlantic Forest. *J. Trop. Ecol.* 32 (3), 250–259. <https://doi.org/10.1017/S0266467416000183>.
- Gadella, Y.E.A., Lange, D., Dattilo, W., Lopes, B.C., 2017. Phenological phases of the host plant shape plant-treehopper interaction networks. *Ecol. Entomol.* 42 (6), 827–837. <https://doi.org/10.1111/een.12457>.
- Gil-Fernandez, C., Black, L.M., 1965. Some aspects of the internal anatomy of the leafhopper *Agallia constricta* (Homoptera: Cicadellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 58 (3), 275–284. <https://doi.org/10.1093/aesa/58.3.275>.
- Gillot, C., 2005. *Entomology*, 3. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 835p.
- Golub, N.V., Kuznetsova, V.G., Rakitov, R.A., 2014. First karyotype data on the family Myrtillopiidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cicadomorpha). *Comp. Cytogenet* 8 (4), 293–300. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v8i4.8813>.
- Grasse, P.P., 1982. *biologie-systématique des termites. Tome III: Comportement, socialité, écologie, évolution, systématique. Termit. Anat. Physiol.*
- Guerra, R., Esponda, P., 1999. Structure, cytoskeleton, and development of the acrosome of *Platypleura albopunctata* (Orthoptera: Tettigoniidae). *J. Morphol.* 242 (1), 47–56. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199910\)242:1%3C47::AID-JMOR3%3E3.0.CO;2-B](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199910)242:1%3C47::AID-JMOR3%3E3.0.CO;2-B).
- Gullan, P.J., Cranston, P.S., 2014. *The insects: an outline of entomology*. John Wiley & Sons. Pp. p. 595.
- Hayashi, F., Kamimura, Y., 2002. The potential for incorporation of male derived proteins into developing eggs in the leafhopper *Bothrogyna ferruginea*. *J. Insect Physiol.* 48 (2), 153–159. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00159-7](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00159-7).
- Hodgson, A.N., Ridgeway, J.A., Villet, M.H., 2016. Sperm ultrastructure and spermatodesm morphology of the spittle bug *Locusta transversa* (Thunberg 1822) (Hemiptera: Cercopidae). *Invertebr. Reprod. Dev.* 60 (2), 87–94. <https://doi.org/10.1080/07924259.2016.1157104>.
- Hummel, N., Zalom, F., Peng, C., 2009. Anatomy and histology of reproductive organs of female *Homalodisca coagulata* (Hemiptera: Cicadellidae: Proconiini), with special emphasis on categorization of vitellogenic oocytes. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 99, 920–932. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2006\)99\[920:AAHORO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2006)99[920:AAHORO]2.0.CO;2).
- Ivanov, S.P., 1926. Contribution to the knowledge of the sexual apparatus of Homoptera Cicadoidea. *J. Entomol. Obozr.* 20, 210–227.
- Jamieson, B.G.M., 1987. The ultrastructure and phylogeny of insect spermatozoa. *CUP Arch.* 320.
- Jamieson, B.G.M., Dallai, R., Afzelius, B.A., 1999. Order Hemiptera. In: *Insects: Their Spermatozoa and Phylogeny*. Science Publishers, pp. 232–249.
- Jiang, Z., Liu, J., Qin, D., 2019. Sperm ultrastructure of *Pochazia shantungensis* (Chou y Lu) and *Ricania speculans* (Walker) (Hemiptera, Ricaniidae) with phylogenetic implications. *Zoo. Keys* 880, 43–59. <https://doi.org/10.3897/zookeys.880.32810>.
- Klowden, M.J., 2007. Endogenous factors regulating mosquito host-seeking behaviour. In *Ciba Foundation Symposium 200-Olfaction in Mosquito-Host Interactions: Olfaction in Mosquito-Host Interactions: Ciba Found. Symp.* pp. 212–232. <https://doi.org/10.1002/9780470514948.ch16>.
- Klowden, M.J., 2013. *Physiological systems in insects*. Academic press.
- Kubo-Irie, M., Nakazawa, M., Mohri, H., 2003. Ultrastructure and function of long and short sperm in Cicadidae (Hemiptera). *J. Insect Physiol.* 49, 983–991. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(03\)00161-6](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(03)00161-6).
- Kuznetsova, V.G., Kirillova, V.I., 1993. Karyotype and male internal reproductive system of *Aetalion reticulatum* L. (Aetalionidae, Cicadelloidea, Cicadina): Phylogenetic Aspects. *Beiträge Entomol. Contrib. Entomol.* 43 (1), 119–122. <https://doi.org/10.21248/contrib.entomol.43.1.119-122>.
- Lee, Y.H., Lee, C.E., 1992. Ultrastructure of spermatozoa and spermatogenesis in Nepomorpha (Insecta: Heteroptera) with special reference to phylogeny. *Zool. Sci.* 9 (5), 971–981.
- Leopold, R.A., 1976. The role of male accessory glands in insect reproduction. *Annu. Rev. Entomol.* 21 (1), 199–221. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.21.010176.001215>.
- Leston, D., 1961. The number of testis follicles in Miridae. *Nature* 191, 93–93.
- Lin, C.P., 2006. Social behaviour and life history of membracine treehoppers. *J. Nat. Hist.* 40 (32–34), 1887–1907. <https://doi.org/10.1080/00222930601046618>.
- Lin, C.P., Danforth, B.N., Wood, T.K., 2004. Molecular phylogenetics and evolution of maternal care in membracine treehoppers. *Syst. Biol.* 53 (3), 400–421. <https://doi.org/10.1080/10635150490445869>.
- Lin, C.P., Maruyama, M., Wang, J.F., Miller, P.E., Chaboo, C.S., 2019. Treehoppers (Hemiptera: Aetalionidae and Membracidae) of the Madre de Dios region, Peru. *Rev. Peru. Biol.* 26 (4), 429–442. <https://doi.org/10.15381/rpb.v26i4.17214>.
- Lino-Neto, J., Dolder, H., Mancini, K., Mercati, D., Dallai, R., 2008. The short spermatodesm of *Arge pagana* (Hymenoptera: Symphyta). *Tissue Cell* 40 (3), 185–193. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2007.11.004>.
- Lopes, B.C., 1995. Treehoppers (Homoptera, Membracidae) in southeastern Brazil: use of host plants. *Rev. Bras. Zool.* 12, 595–608. <https://doi.org/10.1590/S0101-87151995000300015>.
- Lupetti, P., Mencarelli, C., Mercati, D., Gaino, E., Dallai, R., 2011. The spermatodesm of *Cloeon apterum* (L.): Fine structure and sperm movement. *Tissue Cell* 43 (3), 157–164. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2011.01.005>.
- Marchini, D., Brundo, M.V., Sottile, L., Viscuso, R., 2009. Structure of male accessory glands of *Bolivarius sialus* (Fischer) (Orthoptera, Tettigoniidae) and protein analysis of their secretions. *J. Morphol.* 270, 880–891. <https://doi.org/10.1002/jmor.10727>.
- Marchini, D., Del Bene, G., Cappelli, L., Dallai, R., 2003. Ultrastructure of the male reproductive accessory glands in the medfly *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) and preliminary characterization of their secretions. *Arthropod Struct. Dev.* 31 (4), 313–327. [https://doi.org/10.1016/S1467-8039\(03\)00003-3](https://doi.org/10.1016/S1467-8039(03)00003-3).
- Moreira, P.A., Araújo, V.A., Zama, U., Lino-Neto, J., 2008. Morphology of male reproductive system in three species of *Trypoxylon* (Trypaxilum) Richards (Hymenoptera: Crabronidae). *Neotrop. Entomol.* 37 (4), 429–435. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2008000400012>.
- Moreira, V.S., Del-Claro, K., 2005. A associação formigas-cigarrinhas sobre *Solanum lycocarpum* St. Hill: aumento na fecundidade do Membracidae e redução no dano por herbívoros mastigadores. *Neotrop. Entomol.* 34, 881–887. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2005000600002>.
- Moreira, J., Zama, U., Lino-Neto, J., 2004. Release, behavior, and phylogenetic significance of spermatozoa in bundles in the seminal vesicle during sexual maturation in Aculeata (Hymenoptera). *Braz. J. Morphol. Sci.* 21 (4), 145–152.
- Munhoz, L.L.A., Serrão, J.E., Dias, G., Lino-Neto, J., Melo, A.L., Araújo, V.A., 2020. Anatomy and histology of the male reproductive tract in giant water bugs of the genus *Belostoma* Latreille, 1807 (Heteroptera, Belostomatidae). *Int. J. Trop. Insect Sci.* 40 (2), 1608–1614. <https://doi.org/10.1007/s42690-020-00207-7>.
- Oliveira, C.M., Moreira, J., Gomes, L.F., Camargo-Mathias, M.I., Lino-Neto, J., 2014. Sperm bundles in the seminal vesicle of the *Crematogaster victima* (Smith) adult males (Hymenoptera: Formicidae). *Neotrop. Entomol.* 43, 201–208. <https://doi.org/10.1007/s13744-014-0199-8>.
- Ozyurt, N., Candan, S., Suludere, Z., 2014. The morphology and histology of the male reproductive system in *Apodiphus anygaldi* Germar 1817 Heteroptera Pentatomidae. *LEB 2* (1). [https://doi.org/10.9784/LEB2\(1\)Ozyurt01](https://doi.org/10.9784/LEB2(1)Ozyurt01).
- Paulo, M.D.S., Rezende, P.H., Dias, G., Lino-Neto, J., 2024. Morphology of the male reproductive system and sperm of *Leptoglossus zonatus* (Dallas, 1852) (Heteroptera: Coreidae). *Microsc. Res. Tech.* 87 (6), 1359–1372. <https://doi.org/10.1002/jemt.24520>.
- Pendergrast, J.G., 1957. Studies on the reproductive organs of the Heteroptera with a consideration of their bearing on classification. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 109 (1), 1–63. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1957.tb00133.x>.
- Phillips, D.M., 1969. Exceptions to the prevailing pattern of tubules (9 + 9 + 2) in the sperm flagella of certain insect species. *J. Cell Biol.* 40, 28–43. <https://doi.org/10.1083/jcb.40.1.28>.
- Pinho, A.F.S., Tefani, R.R., Brandão, A.L.A., Lima, L.P., 1977. CACAU aturalidades. *Ilhéus BA* 4, 1–24.
- Quicke, D.L.J., Ingram, S.N., Baillie, H.S., Gaitens, P.V., 1992. Sperm structure and ultrastructure in the Hymenoptera (Insecta). *Zool. Scr.* 21 (4), 381–402. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1992.tb00339.x>.
- Rezende, P.H., Dias, G., Folly, C., Lino-Neto, J., 2021. Male reproductive system and sperm morphology of *Ecritotarsini* plant bugs (Heteroptera: Miridae). *Zoomorphology* 140 (2), 257–267. <https://doi.org/10.1007/s00435-021-00525-5>.
- Rungang, T., Feng, Y., Yalin, Z., 2006. Male reproductive system and spermatogenesis in Homoptera (Insecta: Hemiptera). *Kun Chong fen lei xue bao* = *Entomotaxonomia* 28 (4), 241–253.
- Sanchez, S.E.M., 2011. Cacaú e Graviola descrição e danos Das. *Princ. pragas-De -insetos*. Ed. Ed. da Uesc. Ilhéus Ba. 147p.
- Sasakawa, K., 2007. Sperm bundle and reproductive organs of carabid beetles tribe Pterostichini (Coleoptera: Carabidae). *Naturwissenschaften* 94 (5), 384–391. <https://doi.org/10.1007/s00114-006-0200-4>.

- Sasakawa, K., Toki, W., 2008. A new record, sperm bundle morphology and preliminary data on the breeding type of the ground beetle *Jujiroa estriata* Sasakawa (Coleoptera: Carabidae: Platynini). *Entomol. Sci.* 11 (4), 415–417. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2008.00289.x>.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods* 9 (7), 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>.
- Silva, S.M.D., 2022. Morfologia do sistema reprodutor masculino e dos espermatozoides de duas espécies de Membracidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha). MSc Thesis Univ. Fed. De. Viçosa Viçosa vi + 35 pp.
- Silva, H.B., Barbosa, R.C., Costa, D.A., Alves, M.P., Lino-Neto, J., 2024. Insights into the male reproductive system and spermatozoa of *Lutsia bigoti* (Diptera: Culicidae). *Zoomorphology* 143, 107–116. <https://doi.org/10.1007/s00435-024-00643-w>.
- Silva, A.F.C., de Oliveira-Moreira, S.M.D.C., Silva-Cunha, R.D.S., Moreira, D.A., Teodoro, A., Nascimento, A.H.C., Evangelista Júnior, W.S., 2020. Effect of isolates of *Beauveria bassiana* pathogenic to leafhopper cacao *Horiola picta* (Hemiptera: Membracidae). *Amazon. J. Plant Res.* 4 (1), 456–461. <https://doi.org/10.26545/ajpr.2020.b00054x>.
- Siva-Jothy, M.T., 1997. Odonate ejaculate structure and mating systems. *Odonatologica* 26 (4), 415–437.
- Snodgrass, R.E., 1935. *Principles of insect morphology*. Cornell University Press.
- Su, M., Dietrich, C., Zhang, Y., Dai, W., 2014. Ultrastructure of the spermatozoa of *Psammotettix striatus* (Linnaeus) and *Exitianus nanus* (Distant) (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae: Deltocephalinae). *Arthropod Struct. Dev.* 43 (6), 559–570. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2014.06.003>.
- Tsai, J.H., Perrier, J.L., 1996. Morphology of the digestive and reproductive systems of *Dalbulus maidis* and *Graminella nigrifrons* (Homoptera: Cicadellidae). *Fla. Entomol.* 79 (4), 563–578. <https://doi.org/10.2307/3496069>.
- Uvarov, S.B., 1966. *Grasshoppers and locusts*. Cambridge University Press, London, 481 p.
- Viscuso, R., Brundo, M.V., Marletta, A., Vitale, D.G.M., 2015. Fine structure of male genital tracts of some Acrididae and Tettigoniidae (Insecta: Orthoptera). *Acta Zool.* 96, 418–427. <https://doi.org/10.1111/azo.12084>.
- Viscuso, R., Narcisi, L., Sottile, L., Brundo, M.V., 2001. Role of male accessory glands in spermatodesm reorganization in Orthoptera Tettigoniidae. *Tissue Cell* 33 (1), 33–39. <https://doi.org/10.1054/tice.2000.0147>.
- Vitale, D., D'Urso, V., Viscuso, R., 2016. Morphostructural investigation on spermatozoa and sperm bundles of the leafhopper *Balclutha brevis* Lindberg 1954 (Hemiptera: Deltocephalinae). *Zoomorphology* 135, 441–451. <https://doi.org/10.1007/s00435-016-0323-x>.
- Vitale, D., Viscuso, R., D'urso, S., Gibilras, A., Sardella, A., Marletta, A., Pappalardo, A., 2015. Morphostructural analysis of the male reproductive system and DNA barcoding in *Balclutha brevis* Lindberg 1954 (Homoptera, Cicadellidae). *Micron* 79, 36–45. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2015.08.002>.
- Wood, T.K., 1993. Diversity in the new world Membracidae. *Annu. Rev. Entomol.* 38 (1), 409–433. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.38.010193.002205>.
- Zhang, B., Dai, W., 2012. Ultrastructure of the spermatozoa of *Cicadella viridis* (Linnaeus) and its bearing on the phylogeny of Auchenorrhyncha. *Micron* 43 (9), 978–984. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2012.03.022>.
- Zhang, B., Zhang, C., Dietrich, C., Dai, W., 2016. Anatomy and ultrastructure of male reproductive system in two leafhoppers *Cicadella viridis* and *Kolla paulula* (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 109 (3), 447–462. <https://doi.org/10.1093/aesa/saw016>.

3. CHAPTER II

**First Record of *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae) on
Filicium decipiens (Wight & Arn.) Thwaites. (Sapindaceae) in Minas Gerais,
Brazil**

Dayvson Ayala Costa^a, Paulo Henrique Rezende^b, Mauricio da Silva Paulo^b, Francisco Witallo Sousa
Nascimento^a, Aline Lourenço^c, Glenda Dias^b, José Lino-Neto^b



First Record of *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae) on *Filicium decipiens* (Wight & Arn.) Thwaites. (Sapindaceae) in Minas Gerais, Brazil

Primeiro registro de *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae) em *Filicium decipiens* (Wight & Arn.) Thwaites. (Sapindaceae) em Minas Gerais, Brasil

Dayvson Ayala Costa¹, Paulo Henrique Rezende¹, Maurício da Silva Paulo¹,
Francisco Witallo Sousa Nascimento¹, Aline Lourenço², Glenda Dias¹ & José Lino-Neto¹

1. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brazil. 2. Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, PB, Brazil.

Entomology Beginners, vol. 6: e097 (2025)

Abstract. *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae) is a secondary pest of *Theobroma cacao* L. (Malvaceae), a species of cocoa, in several regions of Brazil. It is found in young branches and cocoa fruits, where it lays its eggs in plant tissue, causing damage to plantations. Here, we report the first occurrence of *H. picta* for the state of Minas Gerais and its first record on *Filicium decipiens* (Wight & Arn.) Thwaites. Egg masses, nymphs, and adults of *H. picta* were observed from 2021 to 2024, with increasing colonization over the years. This finding highlights the potential risk of ornamental plants becoming hosts for agricultural pests.

Keywords: Pest of cocoa; Insect-plant interaction; Treehoppers.

Resumo. *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae) é uma praga secundária de *Theobroma cacao* L. (Malvaceae), uma espécie de cacaueteiro, em diversas regiões do Brasil. É encontrada em ramos jovens e frutos de cacau, onde deposita seus ovos no tecido vegetal, causando danos às plantações. Relatamos aqui a primeira ocorrência de *H. picta* para o estado de Minas Gerais e seu primeiro registro em *Filicium decipiens* (Wight & Arn.) Thwaites. Massas de ovos, ninfas e adultos de *H. picta* foram observados de 2021 a 2024, com aumento da colonização ao longo dos anos. Essa descoberta destaca o risco potencial de plantas ornamentais se tornarem hospedeiras de pragas agrícolas.

Palavras-chave: Praga do cacau; Interação inseto-planta; Soldadinhos.

Editado por:

Mateus A. Clemente²

Histórico Editorial:

Recebido em: 13.09.2025

Aceito em: 24.11.2025

Publicado em: 06.12.2025

Autor Correspondente:

Dayvson Ayala Costa
dayvsonadpc@gmail.com

10.12741/2675-9276.v6.e097



© Os Autor(es) 2025. Publicado por Entomologistas do Brasil

Este artigo foi publicado por Entomologistas do Brasil e licenciado sob a Creative Commons Licence 4.0 (CC-BY)



Artigo Full Open Access

Filicium decipiens (Wight & Arn.) Thwaites is an ornamental plant of the Sapindaceae family, which comprises 144 genera and approximately 1,900 species worldwide (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2017). In Brazil, there are 32 genera and 436 species of this family registered (Flora e Funga do Brasil 2025). Sapindaceae species have a cosmopolitan distribution, found in tropical and subtropical zones, with rare representatives in temperate countries (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2011; Acevedo-Rodríguez *et al.* 2017). In Brazil, this family encompasses trees, shrubs, and vines, and is represented in the phytophysiognomies of the Amazon Rainforest, the Atlantic Rainforest and the Cerrado (Souza & Lorenzi 2019). *Filicium decipiens* is a medium to large tree and is used in the Asian region for ornamentation and gardening (Eka & Adji 2012). It has a phytotoxic potential and is considered a natural herbicide (Bari & Kato-Noguchi 2017).

The species *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae) is considered a secondary pest of cocoa, *Theobroma cacao* L. (Malvaceae), in some regions of Brazil (Sánchez 2011; Silva *et al.* 2020). They are found in young cocoa shoots and fruits, where they lay their eggs in plant tissues, causing damage to plantations. They are approximately 3 to 4 mm long, and adults are distinguished by brown to dark brown markings on the pronotum, accompanied by white "x"-shaped designs. Their nymphs are milky white or dark in color (Sánchez 2011). *Horiola picta* lays its eggs endophytically, that is, within the internal tissue of the plant, thus avoiding predation and desiccation (Benassi *et al.* 2016). This species is gregarious and attacks floral buds and fruits, where females lay their eggs. This oviposition behavior disrupts sap circulation and may potentially cause tissue death (Benassi *et al.* 2016). It is common to find ants associated with sap-sucking insects (Wood 1993), in which the latter benefit from feeding on a sugary compound eliminated by the membracids, and in exchange, receive protection against predators.

This study aimed to expand the known geographic distribution of *H. picta* and to report *F. decipiens* as a new host plant for this insect. Between 2021 and 2024 (Table 1), both adult and immature stages of *H. picta* were observed colonizing *F. decipiens* on the campus of the Universidade Federal de Viçosa (UFV) (20°45'12" S, 42°52'15" W, 688 m), located in Viçosa, Minas Gerais, Brazil.

Following monthly observations, *H. picta* was confirmed to be associated with *F. decipiens* (Figure 1). Several individuals were collected (the sampling collection was done according to the National System of Biodiversity Information (SISBIO), authorization number 89341-3), pinned, labeled, and deposited in the Entomological Collection of the Department of Systematics and Ecology at Universidade Federal

Table 1. Data collection period for observed plants at the Federal University of Viçosa.

Season	Year	Colonized plants	Number of Females*	Number of Males*	Nymphs	Postures
Autumn	2021	3	4	1	Absent	0
Winter		1	2	0	Absent	0
Spring		7	6	3	Present	2
Summer		7	9	3	Present	2
Autumn	2022	2	3	1	Absent	0
Winter		0	0	0	Absent	0
Spring		6	5	1	Present	1
Summer		6	6	1	Present	2
Autumn	2023	3	4	0	Absent	0
Winter		0	1	0	Absent	0
Spring		5	4	2	Present	1
Summer		5	5	2	Present	3
Autumn	2024	3	3	1	Absent	0
Winter		0	0	0	Absent	0
Spring		5	7	3	Present	3
Summer		4	8	4	Present	3

*Average quantity per colony

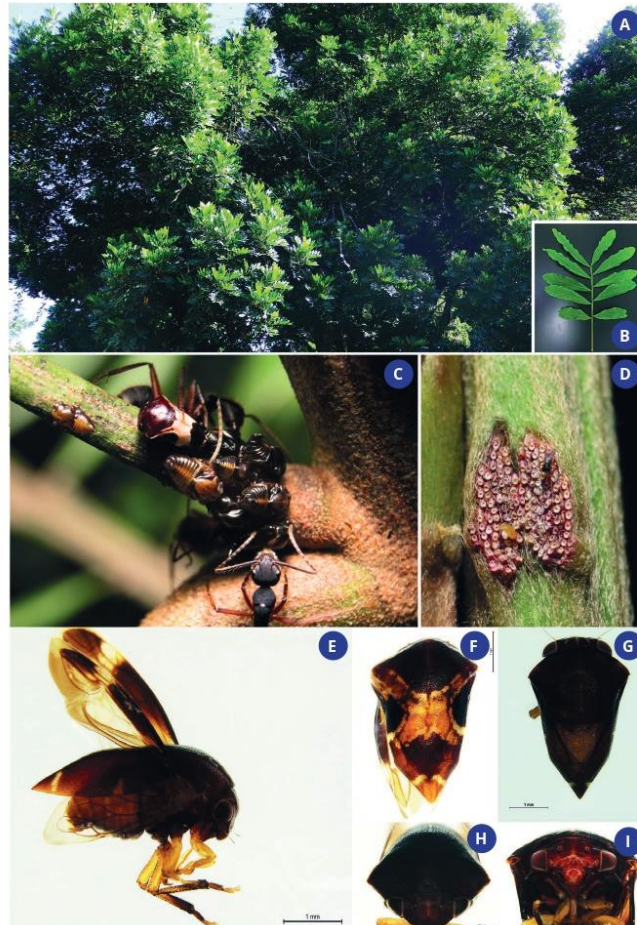


Figure 1. A – *Filicium decipiens* (Wight & Arn.) Thwaites. tree. B – Detail of *F. decipiens* branch. C – *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae) on *F. decipiens*. D – Posture. E – Male *H. picta*, lateral view. F – Female, dorsal view. G – Male, dorsal view. H – Male, frontal view of the head. I – Male, ventral view of the head. (Photographs – Costa, DA).

da Paraíba, Paraíba, Brazil. The ants associated with *H. picta* aggregations were identified as *Camponotus (Myrmotherix) ruficeps* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera: Formicidae) by Dr. Júlio Cezar Mário Chaul and registered under code ANTWEB1062765 (Figure 2). *H. picta* adults and the ants were sexed and preserved in 70% ethanol. The insects were placed on a 6 cm x 8 cm glass Kline plate with 70% alcohol gel and photographed in both dorsal and ventral views using a Leica M205C stereomicroscope equipped with a Leica MC170HD digital camera.

The population fluctuated throughout the observation period. In the fall and spring seasons, denser populations were found, and the number of eggs and nymphs increased; however, in the summer and winter seasons, the population rate decreased. According to Brown-Jr (1997), this type of relationship is associated with the degree of specificity of the insect with the host plant, so that females oviposited in seasons that favored an abundance of resources needed by the nymphs or changed branches where there was more accessible food (Wood 1993), consequently increasing the population rate during these seasons.

Filicium decipiens is a tropical plant, with development favored by climatic conditions typical of equatorial and tropical regions (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2017). Like other species of the Sapindaceae family, it has nectariferous discs that act as attractants for sap-sucking insects. The frequent presence of *H. picta* in *F. decipiens* may be related to the preference of treehoppers for well-lit plants, with inflorescences and infructescences rich in sap, as observed by Lopes (1995).

A mutualistic relationship is commonly observed between some species of Hymenoptera and treehoppers (Del-Claro & Oliveira 2000; Delabie 2001). When the latter feed on the phloem, part of the carbohydrates ingested is eliminated as honeydew, which serves as food for several hymenopteran species (Lin 2006). Insects that feed on this honeydew provide defense for both adults and offspring of the membracids, thus maintaining the mutualistic relationship. We also observed the association of *H. picta* with *C. (M.) ruficeps*, being the first record of this association. This cooperation helps to clarify the intimate relationships between these species, particularly the ants' dependence on nutritional resources in exchange for defense

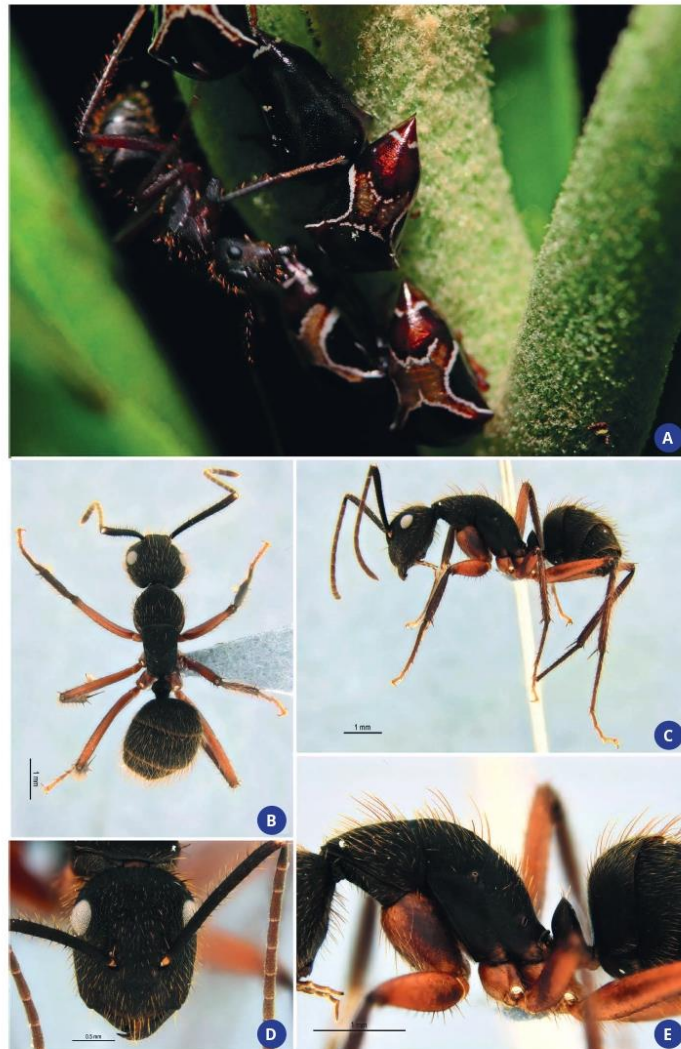


Figure 2. A – *Camponotus (Myrmotherix) ruficeps* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera: Formicidae) in mutualistic association with *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae). B – Dorsal view. C – Lateral view. D – Head. E – Thorax.

for the membracids, generating a complex and well-structured mutualistic network (Fagundes et al. 2016; Fornoff et al. 2019).

H. picta has been reported utilizing several host plants, including cocoa *Theobroma cacao* (Malvaceae) (Benassi et al. 2016), sugar apple *Annona* sp. (Annonaceae) (Santos et al. 2021), and cashew *Anacardium occidentale* L. (Bleicher & Melo 1996), which are agricultural plants, and this is the first record in ornamental plants. The most significant damage is related to laying eggs, which, when carried out on thin plant structures, such as flower and fruit peduncles, can cause cankers and tissue death. Consequently, affected fruits become deformed, smaller, cracked, and commercially unviable (Benassi et al. 2016).

Until now, *H. picta* had a known geographic distribution in some Brazilian states, such as Ceará, Bahia, Espírito Santo (Bleicher & Melo 1996), Acre (Santos et al. 2021) and Paraíba (Cabral et al. 2020), and here we report for the first time its occurrence in the state of Minas Gerais.

Our observations confirm *F. decipiens* as a new host for *H. picta* and suggest potential risks to ornamental plants. Further studies are needed to assess the pest's adaptability to other hosts and its impact on urban vegetation.

Author Contributions

DAC: Writing - original draft preparation, conceptualization, Writing, review, and editing, Methodology, Analysis and investigation. PHR: Analysis and investigation, Writing, review, and editing. MSP: Analysis and investigation, Writing, review, and editing. FWSN: Analysis and investigation, Writing, review, and editing. AL: Analysis and investigation, Writing, review, and editing. GD: Analysis and investigation, Supervision. JLN: Analysis and investigation, Supervision.

Funding Information

This work was funded by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) — Financial Code 88887.712440/2022-00.

Conflict of Interest Statement

The authors declare no competing interests.

References

- Acevedo-Rodríguez, P; Van Welzen, PC; Adema, F & Van Der Ham, RWJM (2011). Sapindaceae, pp. 357-407. In: Kubitzki, K. (Ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Acevedo-Rodríguez, P; Wurdack, KJ; Ferrucci, MS; Johnsson, G; Dias, P; Coelho, RLG; Somner, GV; Steinmann, VW; Zimmer, EA & Strong, M (2017). Generic relationships and classification of tribe Paullinieae (Sapindaceae) with a new concept of supertribe Paullinioidae. *Systematic Botany*, 42(1): 96-114. <https://doi.org/10.1600/036364417X694926>
- Bari, IN & Kato-Noguchi, H (2017). Phytotoxic Effect of *Filicium decipiens* Leaf Extract. *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences*, 17(4): 288-292.
- Benassi, VLRM; Valente, FI; Souza, CAS; Benassi, AC & Sakakibara, AM (2016). Biodiversidade e Sazonalidade de Cigarrinhas (Hemiptera: Membracidae) em Cacaueiros. *EntomoBrasilis*, 9(1): 41-46. <https://doi.org/10.12741/ebrasilis.v9i1.567>
- Bleicher, E & Melo, QMS (1996). *Artrópodes associados ao cajueiro no Brasil*. EMBRAPA-CNPAT.
- Brown, KS (1997). Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation

- monitoring. *Journal of Insect Conservation*, 1(1): 25-42. <https://doi.org/10.1023/A:1018422807610>
- Cabral, VA; Creão-Duarte, AJ; Lourenço, A; Liberal, CN & Pereira-Colavite, A (2020). Protocol for Membracidae inventory (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Membracoidea): what are the ideal collection methods for the Atlantic Forest? *Biota Neotropica*, 20(2). <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2019-0878>
- Delabie, JH (2001). Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotropical Entomology*, 30(4): 501-516. <https://doi.org/10.1590/s1519-566x2001000400001>
- Del-Claro, K & Oliveira, PS (2000). Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia*, 124(2): 156-165. <https://doi.org/10.1007/s004420050002>
- Eka, A & Adji, R (2012). INFORMASI SINGKAT BENIH: *Filicium decipiens* (Wight & Arn.) Thwaites, Makassar.
- Fagundes, R; Dáttilo, W; Ribeiro, SP; Rico-Gray, V & Del-Claro, K (2016). Food source availability and interspecific dominance as structural mechanisms of ant-plant-hemipteran multitrophic networks. *Arthropod-Plant Interact*, 10: 207-220. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9428-x>
- Flora e Funga do Brasil (2025). Sapindaceae in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. URL: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB216>>. Acesso: 18.iv.2025
- Fornoff, F; Klein, AM; Blüthgen, N & Staab, M (2019). Tree diversity increases robustness of multi-trophic interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1898): 20182399. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2399>
- Lin, CP (2006). Social behaviour and life history of membracine treehoppers. *Journal of Natural History*, 40(32-34): 1887-1907. <https://doi.org/10.1080/00222930601046618>
- Lopes, BC (1995) Treehoppers (Homoptera, Membracidae) in southeastern Brazil: use of host plants. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12(3): 595-608. <https://doi.org/10.1590/S0101-81751995000300015>
- Sánchez, SEM (2011). *Cacau e graviola: descrição e danos das principais pragas-de-insetos*. Editus. 147.
- Santos, RS; Nogueira, SR & Gonçalves, RC (2021). Record of thrips (Insecta: Thysanoptera) and fungi affecting soursoop trees in the state of Acre, Brazil. *Revista de Agricultura Neotropical*, 8(3): e6301. <https://doi.org/10.32404/rean.v8i3.6301>
- Silva, AFC; Oliveira-Moreira, SMDC; Cunha, RDSS; Moreira, DA; Teodoro, A; Nascimento AHC & Evangelista-Júnior WS (2020) Effect of isolates of *Beauveria bassiana* pathogenic to leafhopper cacao *Horiola picta* (Hemiptera: Mambacidae). 456-461. <https://doi.org/10.26545/ajpr.2020.b00054x>
- Souza, VC & Lorenzi, H (2019). *Botânica Sistemática*. Jardim Botânico. Plantarum.
- Wood, TK, (1993). Diversity in the new world Membracidae. *Annual Review of Entomology*. 38: 409-435. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.38.1.409>

4. CHAPTER III

Comparative analysis of the male reproductive system and sperm morphometry in Membracidae Rafinesque, 1815

Dayvson Ayala-Costa^a, Paulo Henrique Rezende^b, Mauricio da Silva Paulo^b, Francisco Witallo Sousa do Nascimento^a, Ana Clara Pereira Teixeira^a, Aline Lourenço^c, Glenda Dias^b, José Lino-Neto^b

**Comparative analysis of the male reproductive system and sperm morphometry in
Membracidae Rafinesque, 1815**

DAYVSON AYALA COSTA¹, FRANCISCO WITALLO SOUSA DO NASCIMENTO¹, MAURICIO DA SILVA PAULO², ANA CLARA PEREIRA TEIXEIRA¹, ALINE LOURENÇO³, PAULO HENRIQUE REZENDE², ANDRÉ RODRIGUES SOUZA², GLENDA DIAS², JOSÉ LINO-NETO²

¹*Programa de Pós Graduação em Entomologia Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Viçosa dayvson.costa@ufv.br; francisco.s.nascimento@ufv.br; ana.teixeira5@ufv.br*

²*Programa de Pós Graduação em Biologia Celular e Estrutural, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa mauricio.d.paulo@ufv.br; paulo.h.rezende@ufv.br; linoneto@ufv.br; glenda.santos@ufv.br*

³*Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba alinelourencovs@gmail.com*

Abstract

Over the past decades, knowledge regarding the morphology of the male reproductive system in insects has expanded substantially. Despite this progress, certain taxa remain markedly underexplored, including the family Membracidae, which is highly diverse and of evolutionary significance. Sperm morphology and the structural organization of the male reproductive organs in insects constitute a set of taxonomically informative characters that support phylogenetic analyses, species delimitation, and evolutionary interpretations. Given that the Membracidae exhibit high species richness in the Viçosa, MG, Brazil region, we conducted a detailed comparative characterization of 14 species to address the current knowledge gap. Our analyses confirm that the male reproductive system in treehoppers has a variable number of follicles, consistent with that of other Membracoidea. Furthermore, we observed that Membracidae spermatozoa (1) are organized into spermatodesma in the seminal vesicles and (2) possess terminal flagellar filaments, traits also observed in Cicadellidae, suggesting these may be shared characteristics within the superfamily Membracoidea.

Key-words: Treehoppers. Spermatodesma. Comparative anatomy. Auchenorrhyncha.

1. Introduction

Membracidae Rafinesque, 1815, is the second-largest family within Membracoidea (Dietrich et al., 2001), comprising approximately 435 genera and over 3,500 species (Hu et al., 2023; Wallace, 2003; Deitz & Wallace, 2010; Dmitriev et al., 2026). In Brazil, the family comprises 704 species across 130 genera (Evangelista et al., 2026). Popularly known as treehoppers, these phytophagous insects feed on the phloem of various plant species. They are typically found on structures exposed to direct sunlight or on nutrient-rich vegetative organs, such as young shoots, inflorescence peduncles, and infructescences (Funkhouser, 1950; Janzen, 1973). The family is generally recognized by a highly developed pronotum and remarkable diversity in morphology and coloration (Wood, 1993; Wallace, 2008). These variations often involve mimicry of plant and animal structures, including twigs, leaves, thorns, seeds, or even bird droppings (Buckton & Poulton, 1903; Deitz & Wallace, 2010; Prud'homme et al., 2011; Adachi et al., 2020). Despite their diversity, data on the male reproductive system in Membracidae remain scarce; however, recent studies on sperm ultrastructure (Phillips, 1969; Silva et al., 2026; Costa et al., 2026) have begun to address this knowledge gap.

The morphology of the male reproductive system (MRS) and spermatozoa has provided a robust source of characters for taxonomic and phylogenetic analyses, addressing key questions in reproductive biology and systematics of several insect groups (Tsai & Perrier, 1996; Jamieson et al., 1999; Lino-Neto & Dolder, 2001; Dallai, 2014; Dallai et al., 2016). Typically, the insect MRS consists of a pair of testes, a pair of vas deferentia, seminal vesicles, one or more pairs of accessory glands, and an ejaculatory duct (Chapman, 2013; Ômura, 1936; Resh & Cardé, 2009; Wu et al., 2017). However, significant variations in the size, position, shape, and number of these organs occur across taxa, as do variations in the process of spermatogenesis, and the number of sperm produced per testicular cyst (Chapman, 2013; Vitale et al., 2015; Zhang et al., 2016).

Spermatozoa are highly specialized and diverse cells (Jamieson et al., 1999) that exhibit considerable variation in ultrastructural organization, size, and shape among insects (Phillips, 1970; Cohen et al., 1977; Pitnick et al., 2009). Generally, these cells consist of an anterior region, containing the acrosome and nucleus, and a flagellar region that includes the axoneme (Dallai et al., 2016). Although these fundamental components are shared, morphology can be highly conserved in some groups and remarkably divergent in others (Phillips, 1970). Furthermore, because sperm morphology is typically species-specific and less susceptible to

environmental influence than external traits, it serves as a reliable tool for systematic studies (Phillips, 1974).

We provide herein a detailed comparative morphological description of the male reproductive systems and spermatozoa of 14 Membracidae species: *Bolbonota melaena* (Germar, 1835); *Calloconophora furcata* Dietrich, 1991; *Ceresa paulistana* Remes-Lenicov, 1976; *Cyphonia clavata* (Fabricius, 1787); *C. clavigera* (Fabricius, 1803); *Enchenopa albidorsa* (Fairmaire, 1846); *E. brasiliensis* Strümpel & Strümpel, 2007; *E. monoceros* (Germar, 1821); *Entylia carinata* (Forster, 1771); *Guayaquila xiphias* (Fabricius, 1803); *Hebetica koppi* Sakakibara, 1976; *Heteronotus reticulatus* (Burmeister, 1833); *Lycoderes gaffa* Fairmaire, 1846; and *Membracis dorsata* Fabricius, 1803. This study contributes to the understanding of membracid spermatology and provides a basis for broader comparative morphological analysis within Membracoidea.

2. Materials and Methods

2.1. Insect collection

Adult males of Membracidae were collected from two sites at the Federal University of Viçosa (UFV), Minas Gerais, Brazil: Point A—Botanical Garden, (20°45'25" S, 42°52'22" W; 655 m a.s.l.) and point B—near the Division of Parks and Gardens of UFV (20°45'34" S, 42°51'44" W; 677 m a.s.l.). The collection methods included light traps, hand nets, and active collection using Falcon-type tubes. The sampling period took place from January 2025 to December 2025. All collected material was sent to the Laboratory of Cellular Ultrastructure at UFV, under the ICMBio/SISBIO license 89341-3.

2.2. Specimen imaging

Specimens were preserved in 70% alcohol for sex determination. To document external morphology, one male of each species was placed on a Kline dish with 70% alcohol gel and photographed in dorsal and ventral views using a Leica M205C stereomicroscope equipped with a Leica MC170HD digital camera.

2.3. Dissection and MRS illustrations

Five male specimens were anesthetized with carbon dioxide (CO₂; Messer, 99.9% concentration) and dissected in 0.1 M sodium phosphate buffer (Phosphate Buffered Saline—

PBS, pH 7.2) using fine entomological forceps. The SRMs were fixed for 2–4 h in 2.5% glutaraldehyde solution prepared in the same buffer. Following fixation, the samples were rinsed in pure buffer and photographed using an Olympus CX31 microscope coupled with a Canon T7I digital camera. Schematic Illustrations of the SRMs were produced using Adobe Illustrator 2022.

2.4. Sperm bundles and morphometry

Seminal vesicles were isolated from adult males dissected in 0.1 M PBS (pH 7.2). The vesicles were punctured, and the contents were smeared onto histological slides in a drop of the same buffer. For nuclear measurements, slides were incubated in 0.2 g/mL 4',6-diamino-2-phenylindole (DAPI) for 30 min, rinsed in distilled water, and covered with coverslips using a 50% aqueous sucrose solution. The samples were then examined using an Olympus BX60 epifluorescence microscope, where 50 nuclei and 20 sperm bundles per species were photographed. To determine total spermatozoa length, the same slides were subsequently rinsed and stained with Giemsa (1:15 in Sørensen buffer; Shute, 1955) for 15 min. Thirty spermatozoa were photographed. All morphometric analyses of the nuclei and total spermatozoa length were conducted using ImageJ software (<https://imagej.nih.gov/ij/>) (Schneider et al., 2012). For phase-contrast microscopy, slides containing sperm in a buffer drop were analyzed and photographed using an Olympus BX50 microscope with a Q-Color3 Olympus capture system and a phase 2 filter.

2.5. Scanning electron microscopy

The most abundant males in the region were those of the species *Bolbonota melaena*. Four males of *Bolbonota melaena* were dissected in phosphate buffer, and the testes and seminal vesicles were isolated and fixed in 2.5% glutaraldehyde for 2 h. Following fixation, the samples were dehydrated in an ascending ethanol series (30%, 50%, 70%, 90%, and three changes of 100%, for 10 min each). To preserve ultrastructural integrity during drying, the material was subjected to chemical dehydration with hexamethyldisilazane (HMDS) mixed with ethanol at increasing ratios (1:2, 1:1, 2:1, and 2:0) for 30 min per step, followed by an overnight incubation in pure HMDS (Nation, 1983). The samples were then allowed to air-dry in a fume hood. Previously, the coverslips were placed in 100% alcohol. To ensure specimen adherence, round glass coverslips (13 mm) were cleaned in 96% ethanol and treated with a Poly-L-lysine solution (0.01% Sigma Life Science, diluted 1:10 in distilled water) for 30 min. The dried biological

material was carefully mounted onto these treated coverslips. Finally, the samples were sputter-coated with approximately 20 nm of gold using a Balzer's MED 010 device. The specimens were analyzed using a Zeiss LEO 1430 VP scanning electron microscope operating at 12 kV at the Núcleo de Microscopia e Microanálise (NMM) of the Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brazil.

2.6. Statistical analysis

Morphometric data on spermatozoa from the seminal vesicles were analysed using nonparametric methods because the data did not follow a normal distribution, as indicated by the Shapiro–Wilk test. Comparisons between groups were performed using the Kruskal–Wallis test, followed by the Mann–Whitney U test for pairwise comparisons. Data are presented as mean \pm standard deviation (SD) and coefficient of variation (CV).

3. Results

The male reproductive systems (MRS) of the fourteen examined treehopper species (Figs. 1A–H, 2A–F, 8) consist of a pair of testes, each connected to a posterior vas deferens, which in turn gives rise to a seminal vesicle. Further posteriorly, accessory glands open into the system, merging at their base to form the ejaculatory duct (Figs. 3A–H, 4A–H, 5A–F). In all species, sperm bundles (spermatodesmata) were present within the seminal vesicles (Fig. 7A–J). Detailed morphological characteristics of the MRS for each species are provided below.

Bolbonota melaena (Germar, 1835) (Fig. 1A)

The MRS consists of a pair of testes, each containing five oval follicles (Fig. 3H), followed by short, slender vasa deferentia and a pair of pyriform seminal vesicles (Fig. 3G). The accessory glands are wider distally than proximally and connect to a short ejaculatory duct (Fig. 4A; Table 1). Spermatozoa are filiform, measuring 152.16 μm (\pm 14.29) in total length with an 18.20 μm (\pm 1.14) nucleus, and possess a single terminal flagellar filament of roughly 50 μm (Fig. 6A; Table 3; Graph 1-3).

Calloconophora furcata Dietrich, 1991 (Fig. 1B)

The MRS consists of a pair of testes, each containing 13 rounded follicles, followed by very short, slender vasa deferentia and rod-shaped seminal vesicles. The accessory glands are long and slender, leading to a short ejaculatory duct (Fig. 4B; Table 1). Spermatozoa are threadlike,

measuring 103.69 μm (± 4.43) in total length with a 14.33 μm (± 0.70) nucleus, and possess a single terminal flagellar filament of roughly 5 μm (Fig. 6B; Table 3; Figure 1-3).

Ceresa paulistana Remes-Lenicov, 1976 (Fig. 1C)

The MRS consists of a pair of testes, each with nine rod-shaped follicles (Fig. 3A), long, slender vasa deferentia, and pyriform seminal vesicles. The accessory glands are long, connecting to a short ejaculatory duct (Fig. 4C; Table 1). Spermatozoa are filiform measuring 190.65 μm (± 5.66) in total length with a 30.34 μm (± 3.86) nucleus, and bear four terminal flagellar filaments of roughly 15 μm (Fig. 6C; Table 3; Figure 1-3).

Cyphonia clavata (Fabricius, 1787) (Fig. 1D)

The MRS comprises a pair of testes, each containing six rounded follicles, followed by a long, slender vasa deferentia and pyriform seminal vesicles (Fig. 3B). The accessory glands increase in diameter toward their apical region, and the ejaculatory duct is short (Fig. 4D; Table 1). Spermatozoa are threadlike, measuring 157.70 μm (± 9.46) in total length with a 33.98 μm (± 0.89) nucleus, and possess 3–4 terminal flagellar filaments of roughly 6 μm (Fig. 6D; Table 3; Figure 1-3).

Cyphonia clavigera (Fabricius, 1803) (Fig. 1E)

The MRS consists of a pair of testes, each containing seven rounded follicles, followed by long, thin vasa deferentia and pyriform seminal vesicles. The accessory glands are tapered proximally and widen distally, leading to a long ejaculatory duct (Fig. 4E; Table 1). Spermatozoa are filiform, measuring 154.77 μm (± 9.15) in total length with a 31.13 μm (± 2.41) nucleus, and possess 3–4 terminal flagellar filaments of roughly 5 μm (Fig. 6E; Table 3; Graph 1-3).

Enchenopa albidorsa (Fairmaire, 1846) (Fig. 1F)

The MRS consists of a pair of testes, each containing 13 oval-shaped follicles (Fig. 3C), short vasa deferentia, and pyriform seminal vesicles. The accessory glands are small and of uniform width throughout, connecting to a short ejaculatory duct (Fig. 4F; Table 1). Spermatozoa are filiform, measuring 178.27 μm (± 12.17) in total length with a 15.71 μm (± 0.84) nucleus, and bear 4–5 terminal flagellar filaments of roughly 1.5 μm (Fig. 6F; Table 3; Figure 1-3).

Enchenopa brasiliensis Strümpel & Strümpel, 2007 (Fig. 1G)

The MRS consists of a pair of testes, each with seven oval-shaped follicles, followed by long, thin, vasa deferentia and oval-shaped seminal vesicles. The accessory glands are long, resulting

in a short ejaculatory duct (Fig. 3F; 4G; Table 1). Spermatozoa are threadlike, measuring 187.28 μm (± 18.28) in total length with a 25.91 μm (± 1.92) nucleus, and possess 4–5 terminal flagellar filaments of roughly 40 μm (Fig. 6G; Table 3; Figure 1-3).

Enchenopa monoceros (Germar, 1821) (Fig. 1H)

The MRS consists of a pair of testes, each containing 10 oval-shaped follicles, long, slender vasa deferentia, and oval-shaped seminal vesicles. The accessory glands are long and slender and connect to a short ejaculatory duct (Fig. 4H; Table 1). Spermatozoa are threadlike, measuring 209.79 μm (± 6.98) in total length with a 27.85 μm (± 0.96) nucleus, and possess a single terminal flagellar filament of roughly 60 μm (Fig. 6H; Table 3; Figure 1-3).

Entylia carinata (Forster, 1771) (Fig. 2A)

The MRS consists of a pair of testes, each with six rod-shaped follicles, long, slender vasa deferentia, and rod-shaped seminal vesicles. The accessory glands are long, leading to a short ejaculatory duct (Fig. 5A; Table 1). Spermatozoa are threadlike, 245 μm (± 22.39) in total length with a 35 μm (± 2.04) nucleus, and possess 3–4 terminal flagellar filaments of roughly 9.5 μm (Fig. 6I; Table 3; Figure 1-3).

Guayaquila xiphias (Fabricius, 1803) (Fig. 2B)

The MRS consists of a pair of testes, each with eight rounded follicles, long, slender vasa deferentia, and rod-shaped seminal vesicles. The thin accessory glands are long and thin and connect to a short ejaculatory duct (Fig. 3D; 5B; Table 1). Spermatozoa are threadlike, measuring 118.82 μm (± 4.77) in total length with a 25.91 μm (± 1.37) nucleus, and possess 1–2 terminal flagellar filaments of roughly 4 μm (Fig. 6J; Table 3; Figure 1-3).

Hebetica koppi Sakakibara, 1976 (Fig. 2C)

The MRS consists of a pair of testes, each with seven oval-shaped follicles spaced apart by the length of the vasa efferentia, followed by long, slender vasa deferentia and rod-shaped seminal vesicles. The accessory glands are long, leading to a short ejaculatory duct (Fig. 5E; Table 1). Spermatozoa are threadlike, 350.49 μm (± 16.31) in total length with a 66.34 μm (± 4.17) nucleus, and possess four terminal flagellar filaments of roughly 30 μm (Fig. 6K; Table 3; Figure 1-3).

Heteronotus reticulatus (Burmeister, 1833) (Fig. 2D)

The MRS consists of a pair of testes, each with eight rounded follicles, short, slender vasa deferentia, and oval-shaped seminal vesicles. The accessory glands are long, connecting a short ejaculatory duct (Fig. 5C; Table 1). The spermatozoa are filiform, measuring 207.90 μm (± 6.76) in total length with a 40.71 μm (± 0.67) nucleus, and possess two flagellar terminal filaments of roughly 10 μm (Fig. 6L; Table 3; Graph 1-3).

Lycoderes gaffa Fairmaire, 1846 (Fig. 2E)

The MRS consists of a pair of testes, each with six rounded follicles, long, slender vas deferentia, and rod-shaped seminal vesicles. The accessory glands are long and thin, leading to a short ejaculatory duct (Fig. 5D; Table 1). Spermatozoa are threadlike, measuring 165.58 μm (± 13.33) in total length with a 20.30 μm (± 1.61) nucleus, and possess 5–6 terminal flagellar filaments of roughly 8 μm (Fig. 6M; Table 3; Figure 1-3).

Membracis dorsata Fabricius, 1803 (Fig. 2F)

The MRS consists of a pair of testes, each with 13 rounded follicles, short, slender vasa deferentia, and rod-shaped seminal vesicles. The accessory glands are long and turgid, connecting to a short ejaculatory duct (Fig. 3E; 5F; Table 1). Spermatozoa are threadlike, measuring 206.11 μm (± 12.83) in total length with a 20.63 μm (± 1.64) nucleus, and possess four terminal flagellar filaments of roughly 40 μm (Fig. 6N; Table 3; Figure 1-3).

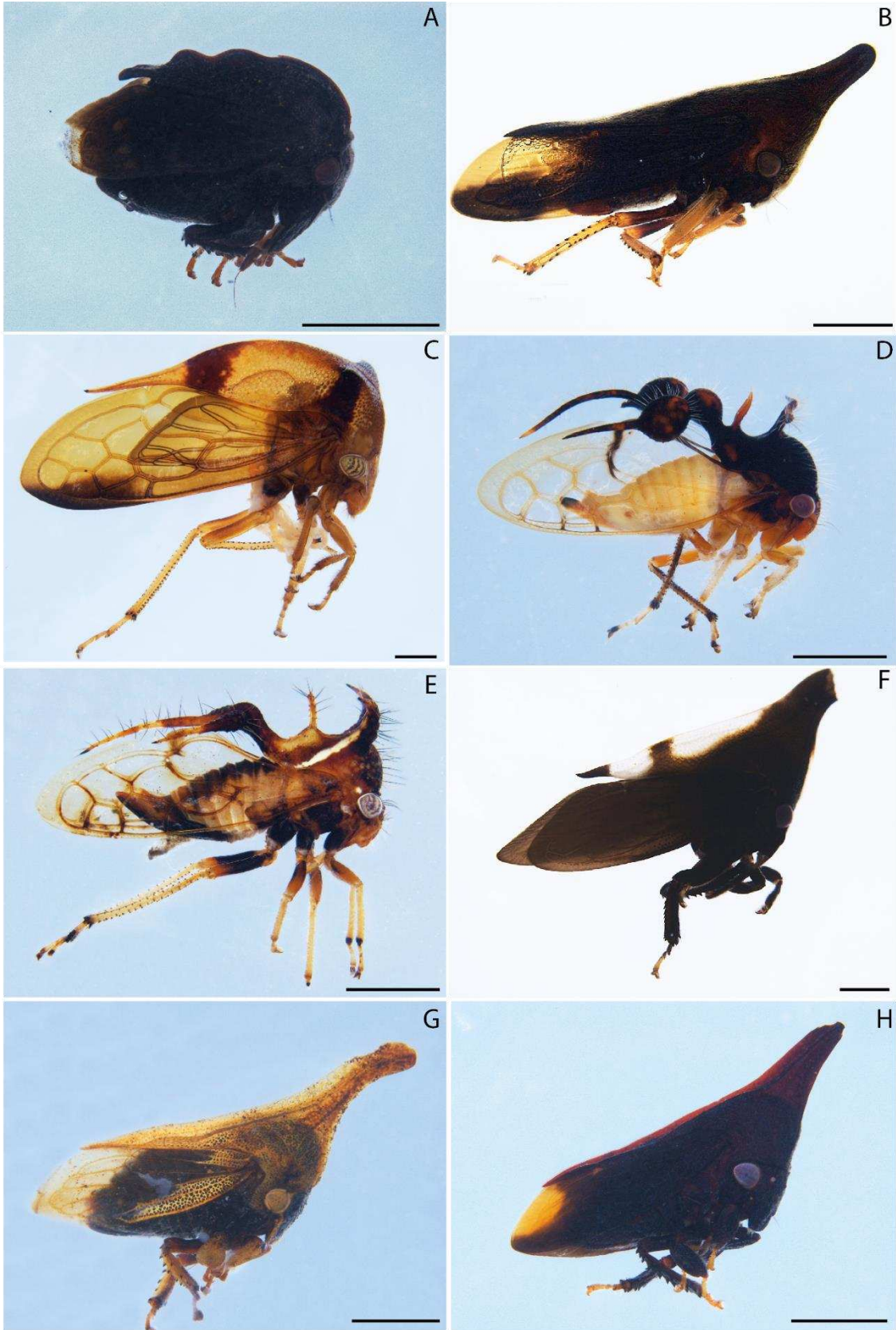


Figure 1. Species of Membracidae. **A.** *Bolbonota melaena*. **B.** *Calloconophora furcata*. **C.** *Ceresa paulistana*. **D.** *Cyphonia clavata*. **E.** *Cyphonia clavigera*. **F.** *Enchenopa albidorsa*. **G.** *Enchenopa brasiliensis*. **H.** *Enchenopa monoceros*. Scale bars: 1 mm.



Figure 2. Species of Membracidae. **A.** *Entylia carinata*. **B.** *Guayaquila xiphias*. **C.** *Hebetica koppi*. **D.** *Heteronotus reticulatus*. **E.** *Lycoderes gaffa*. **F.** *Membracis dorsata*. Scale bars: 1 mm.

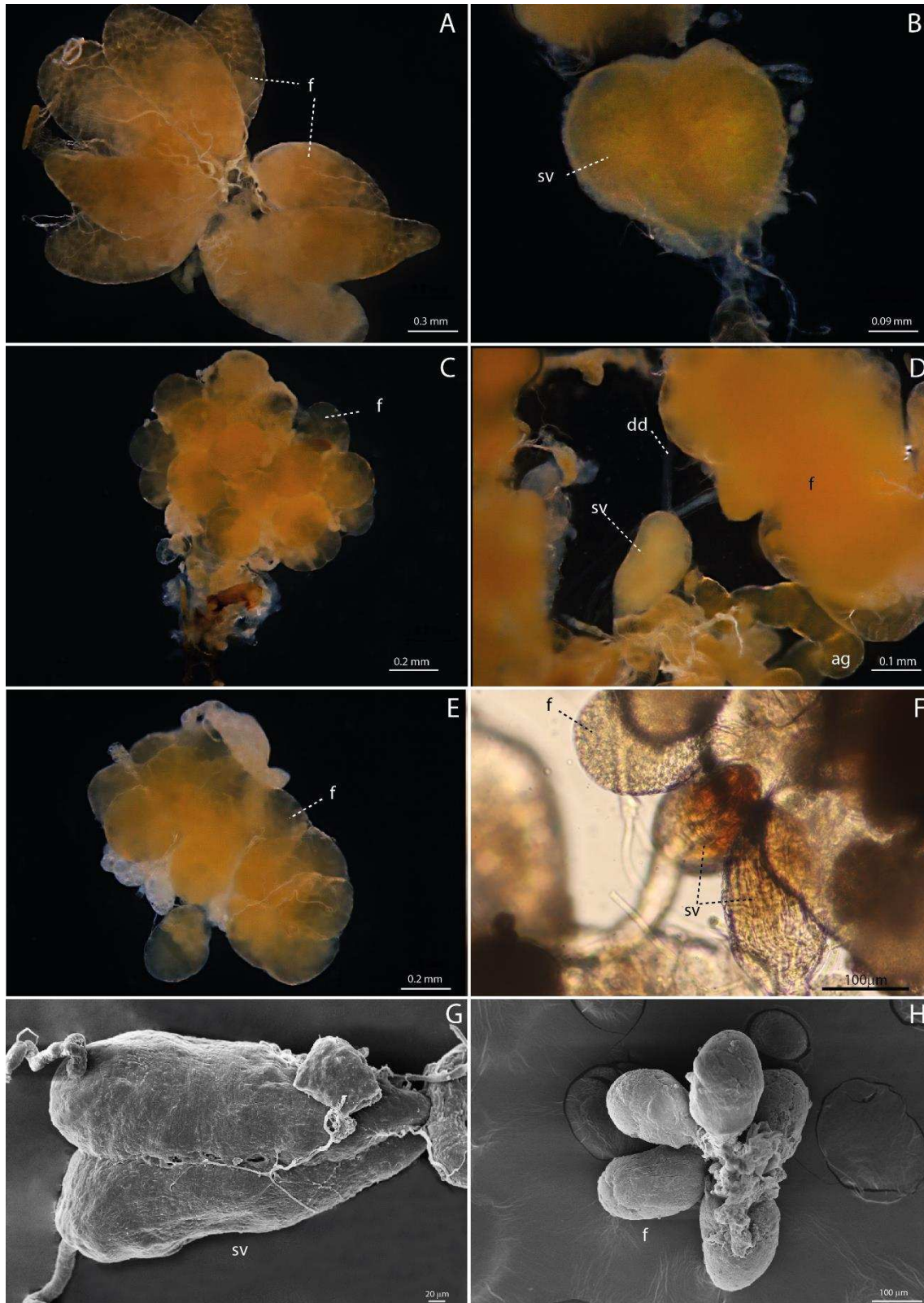


Figure 3. Anatomy of the male reproductive system of Membracidae. Light microscopy: **A.** *Ceresa paulistana*. **B.** *Cyphonia clavata*. **C.** *Enchenopa albidorsa*. **D.** *Guayaquila xiphias*. **E.** *Membracis tectigera*. **F.** *Enchenopa brasiliensis*. Scanning electron microscopy: **G.** **H.**

Bolbonota melaena. **Abbreviations:** Testicular follicles (f); seminal vesicles (sv); vas deferens (dd), and accessory glands (ag).

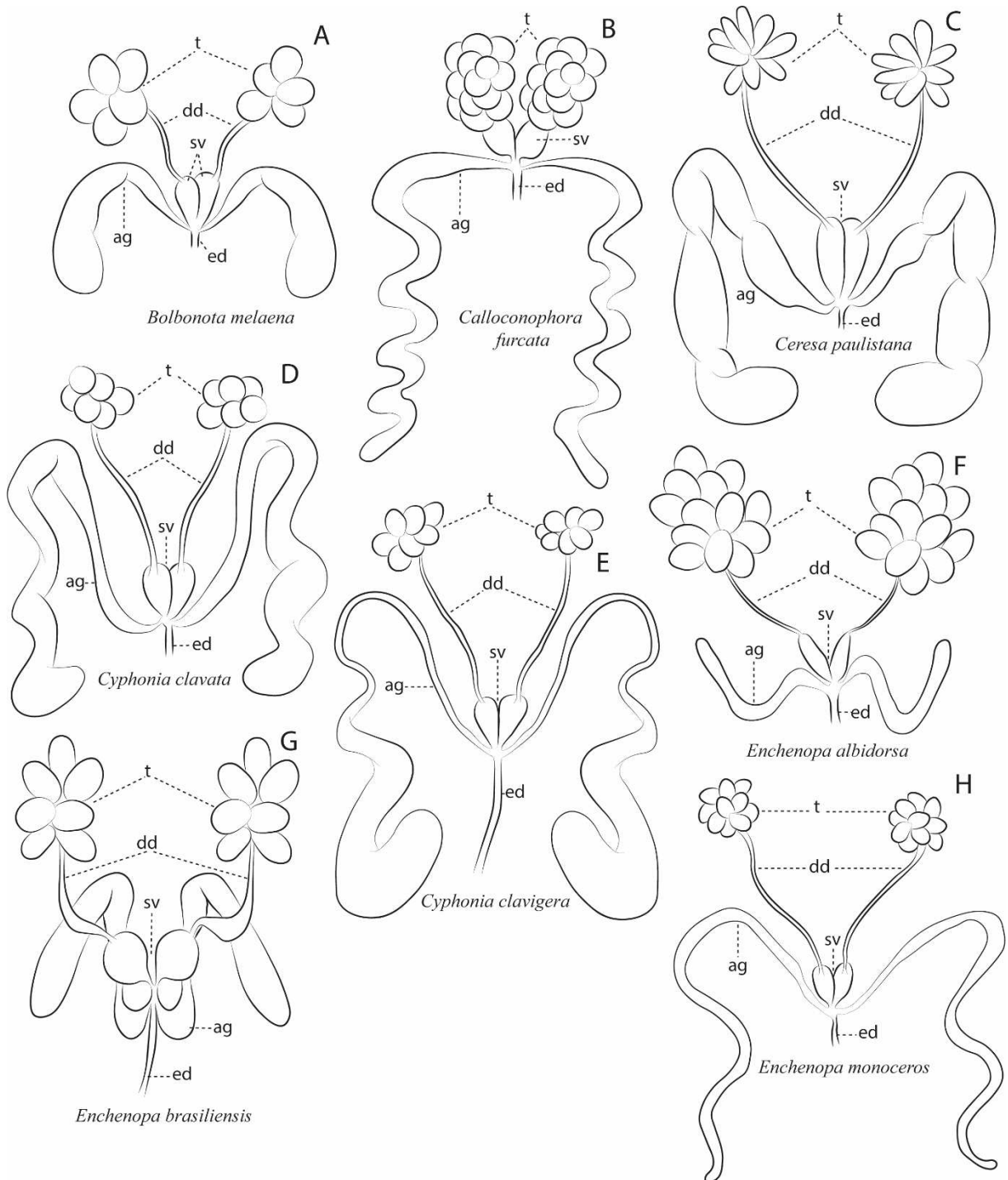


Figure 4. Schematic illustrations of the male reproductive systems in Membracidae. **A.** *Bolbonota melaena*. **B.** *Calloconophora furcata*. **C.** *Ceresa paulistana*. **D.** *Cyphonia clavata*. **E.** *Cyphonia clavigera*. **F.** *Enchenopa albidorsa*. **G.** *Enchenopa brasiliensis*. **H.** *Enchenopa*

monoceros. **Abbreviations:** Testicles (t); seminal vesicles (sv); deferens ducts (dd), accessory glands (ag) and ejaculatory duct (ed).

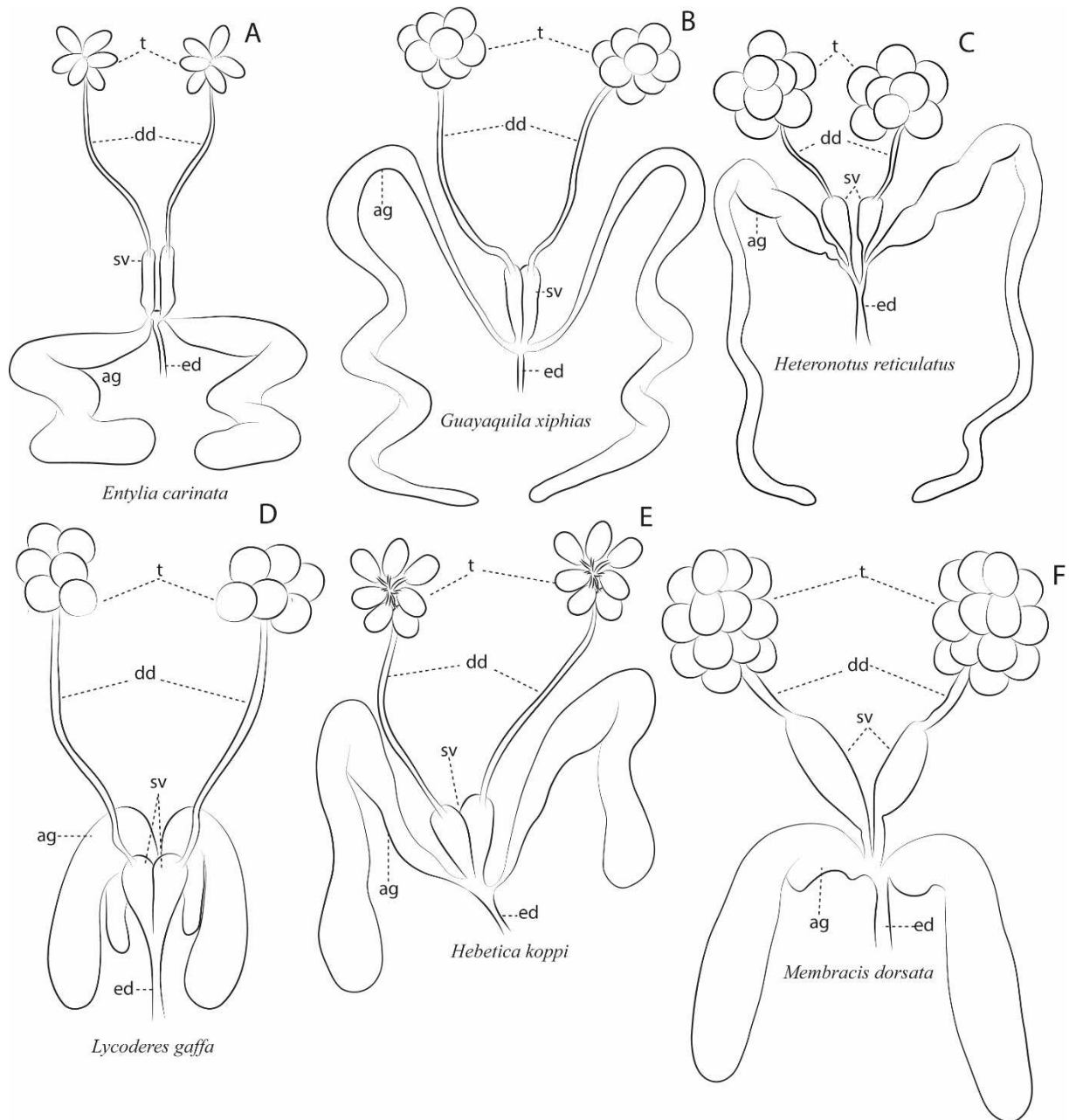


Figure 5. Schematic illustrations of male reproductive systems in Membracidae. **A.** *Entylia carinata*. **B.** *Guayaquila xiphias*. **C.** *Heteronotus reticulatus*. **D.** *Lycoderes gaffa*. **E.** *Hebetica koppi*. **F.** *Membracis dorsata*. **Abbreviations:** Testicles (t); seminal vesicles (sv); deferens ducts (dd), accessory glands (ag) and ejaculatory duct (ed).

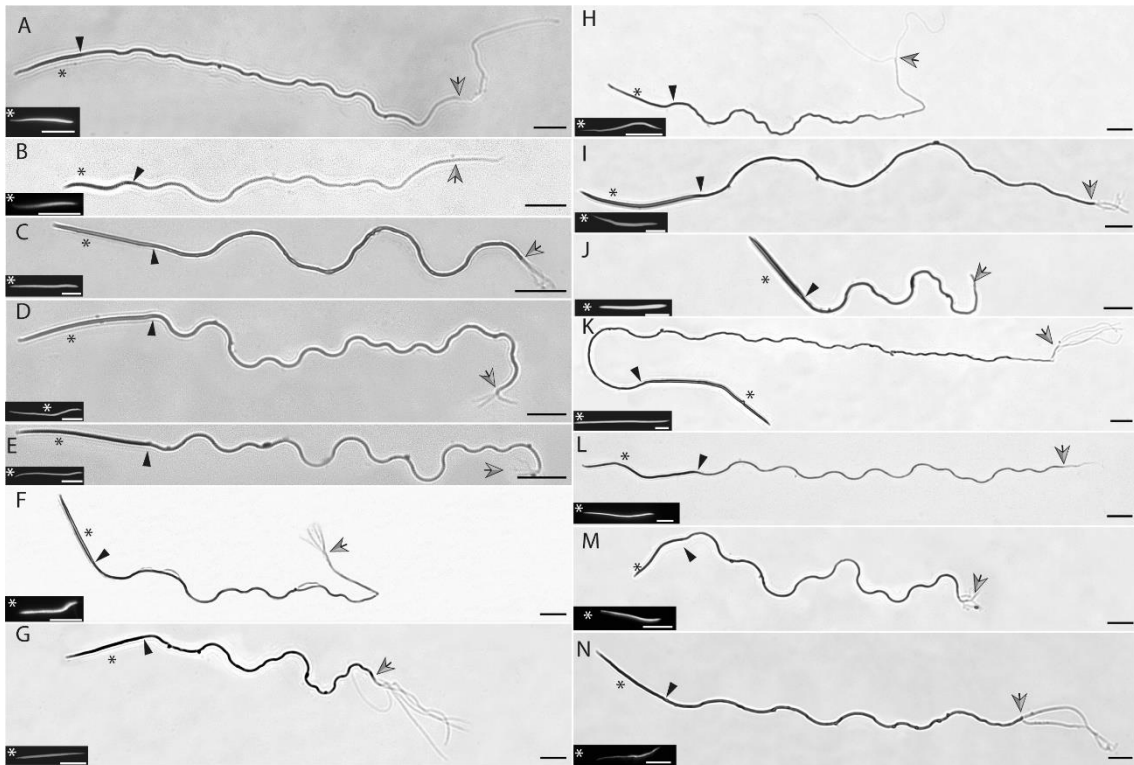


Figure 6. Spermatozoa of Membracidae species; asterisks (*) indicate the nuclei stained with DAPI. **A.** *Bolbonota melaena*. **B.** *Calloconophora furcata*. **C.** *Ceresa paulistana*. **D.** *Cyphonia clavata*. **E.** *Cyphonia clavigera*. **F.** *Enchenopa albidorsa*. **G.** *Enchenopa brasiliensis*. **H.** *Enchenopa monoceros*. **I.** *Entylia carinata*. **J.** *Guayaquila xiphias*. **K.** *Hebetica koppi*. **L.** *Heteronotus reticulatus*. **M.** *Lycoderes gaffa*. **N.** *Membracis dorsata*. **Scale bars:** 20 μ m.

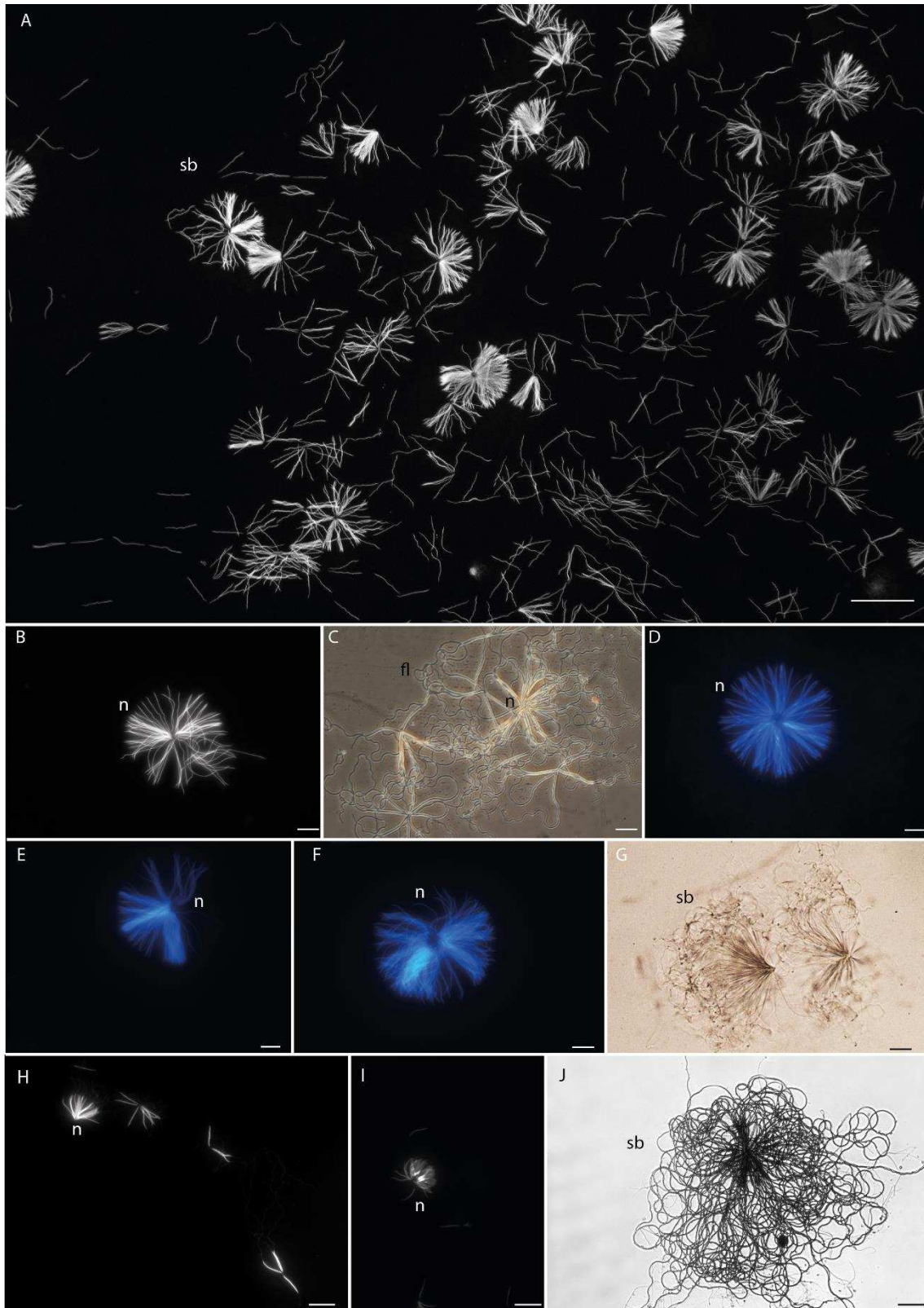


Figure 7. Spermatodesmata of various Membracidae species. **A.** *Heteronotus reticulatus* bundle stained with DAPI. **B.** Detail of a single *H. reticulatus* bundle stained with DAPI. **C.** *Guayaquila xiphias* bundle under phase contrast. **D.** *Ceresa paulistana* bundle stained with DAPI. **E.** *Cyphonia clavata* bundle stained with DAPI. **F.** *Cyphonia clavigera* bundle stained

with DAPI. **G.** *Enchenopa gracilis* bundle under conventional light microscopy. **H.** *E. albidorsa* bundle stained with DAPI. **I.** *Calloconophora furcata* bundle stained with DAPI. **J.** *Membracis tectigera* bundle under conventional light microscopy. **Abbreviations:** Nuclei (n), sperm bundle (sb), flagellum (fl). Scale bars: A, G–J = 20 μm . B–F = 40 μm .

Species	Follicles per testis	Paired seminal vesicles	Paired accessory glands	Sperm bundle	Flagellar filaments
<i>Bolbonota melaena</i>	5	1	1	Present	1
<i>Calloconophora furcata</i>	13	1	1	Present	1
<i>Ceresa paulistana</i>	9	1	1	Present	4
<i>Cyphonia clavata</i>	6	1	1	Present	3–4
<i>Cyphonia clavigera</i>	7	1	1	Present	3–4
<i>Enchenopa albidorsa</i>	13	1	1	Present	4–5
<i>Enchenopa brasiliensis</i>	7	1	1	Present	4–5
<i>Enchenopa monocerus</i>	10	1	1	Present	1
<i>Entylia carinata</i>	6	1	1	Present	3–4
<i>Guayaquila xiphias</i>	8	1	1	Present	1–2
<i>Hebetica koppi</i>	7	1	1	Present	4
<i>Heteronotus reticulatus</i>	8	1	1	Present	2
<i>Lycoderes gaffa</i>	6	1	1	Present	5–6
<i>Membracis tectigera</i>	13	1	1	Present	4

Table 1. Comparative morphology of the male reproductive organs, occurrence of spermatodesmata, and number of terminal flagellar filaments among Membracidae species.

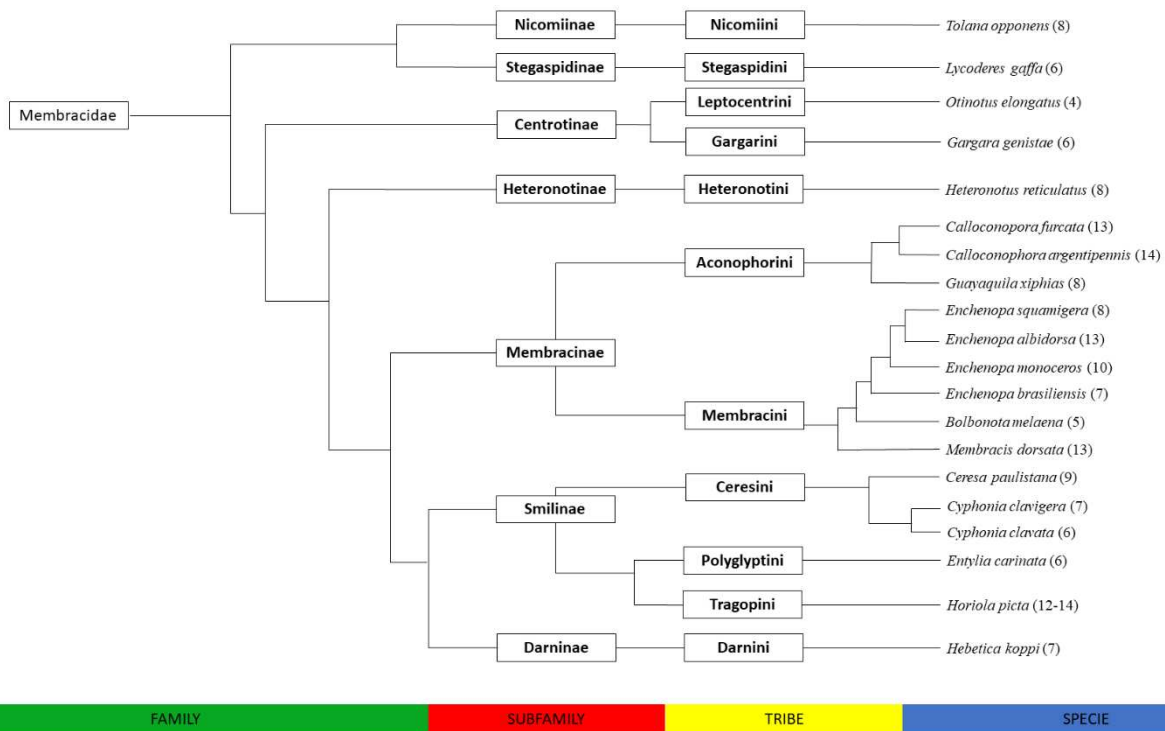


Figure 8: Numbers of testicular follicles mapped onto a phylogenetic reconstruction of Membracoidea (modified from Dietrich et al., 2021; Hu et al., 2023). Values in parentheses indicate the number of follicles for species with previously published data and the species examined in the present study.

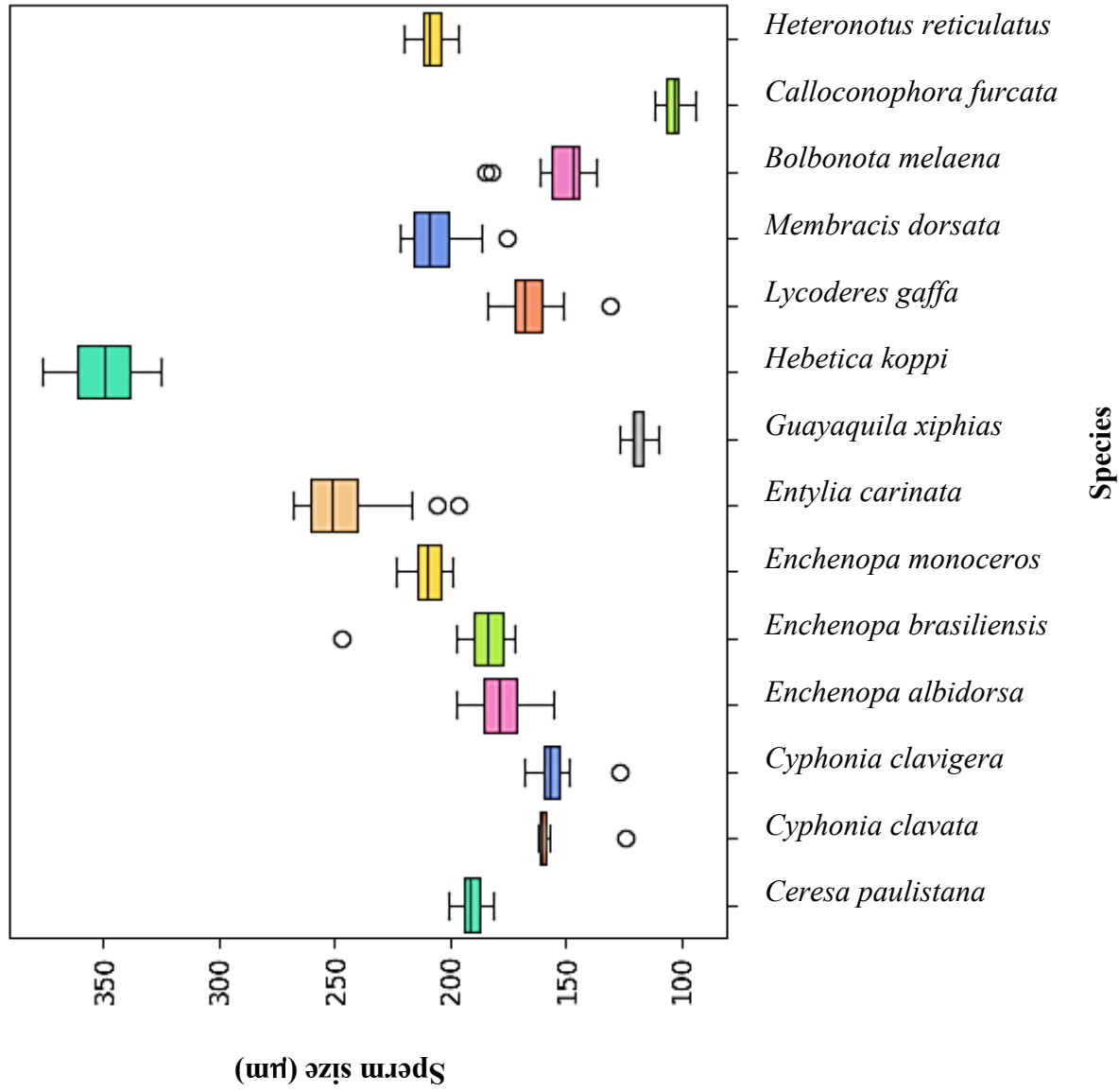
Family	Species	Fol. number	References
Membracidae	<i>Enchenopa squamigera</i>	8	Silva et al., 2026.
	<i>Calloconophora argentipennis</i>	14	Silva et al., 2026.
	<i>Horiola picta</i>	12-14	Costa et al., 2026.
	<i>Gargara genistae</i>	6-8	Ivanov, 1926.
	<i>Gargara genistae</i>	6	Tian et al., 2006.
	<i>Otinotus elongatus</i>	4	Ammar, 1985.
	<i>Tolania opponens</i>	8	Kuznetsova & Kirillova, 1993.
Aetalionidae	<i>Aethalion reticulatum</i>	9	Kuznetsova & Kirillova 1993.
Cicadellidae	<i>Agalia constricta</i>	6	Gil-Fernandez & Black 1965; Bednarczyk, 1993.
	<i>Anoscopus flavostriatus</i>	6	Bednarczyk, 1993.
	<i>Aphrodes bicincta</i>	7	Ivanov, 1926.
	<i>Aphrodes bicincta</i>	7	Bednarczyk, 1993.
	<i>Stroggylocephalus agrestis</i>	14	Bednarczyk, 1993.
	<i>Bothrogonia ferruginea</i>	11-13	Hayashi & Kamimura, 2002.
	<i>Cofana spectra</i>	3	Mishra, 1979; Bednarczyk, 1993.
	<i>Cofana unimaculata</i>	5	Mishra, 1979; Bednarczyk 1993.
	<i>Artianus interstitialis</i>	12	Ivanov, 1926.
	<i>Artianus interstitialis</i>	12	Bednarczk, 1993.
	<i>Laburrus impictifrons</i>	12	Ivanov, 1926.
	<i>Laburrus impictifrons</i>	8-9	Bednarczyk, 1993.
	<i>Cicadula quadripunctata</i>	8	Ivanov, 1926.
	<i>Cicadula quadripunctata</i>	8	Bednarczyk, 1993.
	<i>Mocydia crocea</i>	6	Bednarczyk, 1993.
	<i>Doratura homophyla</i>	6	Bednarczyk, 1993.
	<i>Doratura stylata</i>	6	Bednarczyk, 1993.
	<i>Exitianus indicus</i>	6	Chen et al., 2023.
	<i>Nephotettix cincticeps</i>	6	Chen et al., 2023.
	<i>Deltocephalus pulicaris</i>	6	Bednarczyk, 1993.
	<i>Deltocephalus vulgaris</i>	5	Chen et al., 2023.
	<i>Macrosteles cristatus</i>	5	Bednarczyk, 1993.
	<i>Macrosteles sexnotatus</i>	6	Becker, 1979.
	<i>Sagatus punctifrons</i>	6	Bednarczyk, 1993.
	<i>Psammotettix alienus</i>	6	Chen et al., 2023.
	<i>Amritodus atkinsoni</i>	6	Mishra, 1979; Bednarczyk, 1993.
	<i>Idiocerus lituratus</i>	6	Ivanov, 1926.
	<i>Metidiocerus rutilans</i>	6	Bednarczyk, 1993.
	<i>Populicerus populi</i>	6	Bednarczyk, 1993.
	<i>Macropsis impura</i>	6	Bednarczyk, 1993.
	<i>Oncopsis flavicollis</i>	6	Ivanov, 1926.
	<i>Oncopsis flavicollis</i>	3	Bednarczyk, 1993.
	<i>Evacanthus interruptus</i>	6	Bednarczyk, 1993.
	<i>Agalia brachyptera</i>	6	Bednarczyk, 1993.
	<i>Anaceratagallia ribauti</i>	6	Bednarczyk, 1993.
	<i>Alebra albostriella</i>	5	Bednarczyk, 1993.
	<i>Forcipata citrinella</i>	3	Bednarczyk, 1993.
	<i>Notus flavipennis</i>	3	Bednarczyk, 1993.
	<i>Empoasca fabae</i>	4	Helms, 1968; Bednarczyk, 1993.

<i>Hebata vitis</i>	4	Bednarczyk, 1993.
<i>Kyboos smaragdula</i>	4	Bednarczyk, 1993.
<i>Alnetoidia alneti</i>	3	Bednarczyk, 1993.
<i>Zygina flammigera</i>	4	Ivanov, 1926; Bednarczyk, 1993.
<i>Zyginidia viaduensis</i>	2	Bednarczyk, 1993.
<i>Edwardsiana flavescens</i>	4	Ivanov, 1926.
<i>Edwardsiana lethierryi</i>	3	Bednarczyk, 1993.
<i>Eupteryx urticae</i>	3	Ivanov, 1926.
<i>Fagocyba cruenta</i>	3	Bednarczyk, 1993.
<i>Utecha trivialis</i>	4	Ivanov, 1926; Bednarczyk, 1993.
<i>Cicadella specta</i>	3	Ammar, 1985.
<i>Balclutha brevis</i>	6	Vitale et al., 2015.
<i>Dalbulus maidis</i>	6	Tsai & Perrier 1996.
<i>Graminella nigrifrons</i>	6	Tsai & Perrier 1996.
<i>Kolla paulula</i>	5	Zhang et al. 2016.
<i>Cicadella viridis</i>	6	Zhang et al. 2016; Ivanov, 1926; Tian et al., 2006.
Myerslopiidae <i>Mapucheia chilensis</i>	4-5-6	Golub et al., 2014.

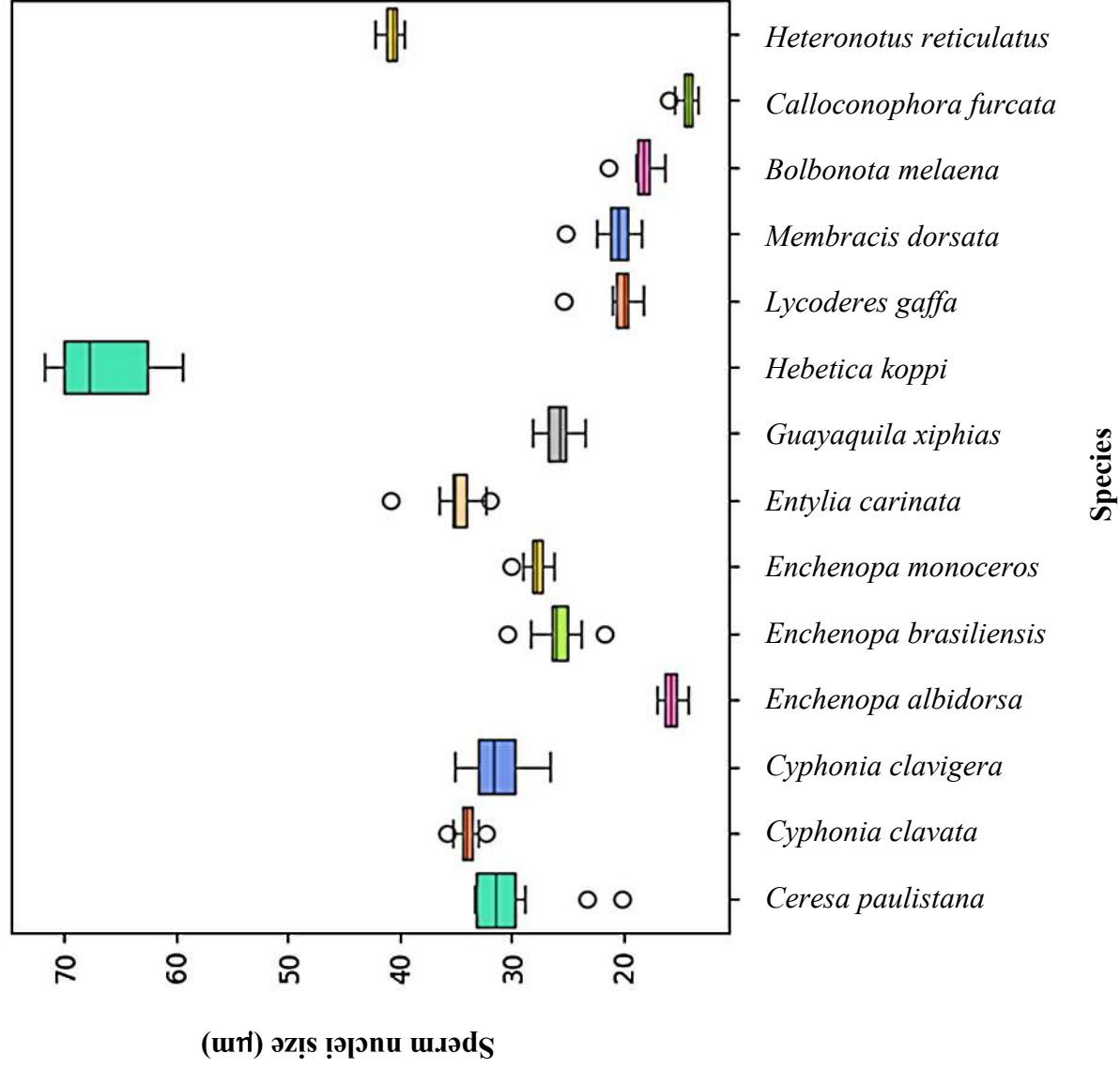
Table 2. Number of testicular follicles in representatives of different families of Membracoidea.

Species	Sperm total length (μm)			Nuclei (μm)			Terminal filaments (μm)	
	Mean	Standard Deviation (SD)	Coefficient of Variation (CV %)	Mean	Standard Deviation (SD)	Coefficient of Variation (CV %)	Mean	Coefficient of Variation (CV %)
<i>Hebetica koppi</i>	350.49	16.31	21.48	66.34	4.17	15.89	30.82	10.93
<i>Entylia carinata</i>	245.00	22.39	10.94	35.00	2.04	17.17	9.74	7.48
<i>Enchenopa monoceros</i>	209.79	6.98	30.06	27.85	0.96	29.05	61.34	18.59
<i>Heteronotus reticulatus</i>	207.90	6.76	30.76	40.71	0.67	60.46	10.79	4.13
<i>Membracis dorsata</i>	206.11	12.83	16.06	20.63	1.64	12.61	42.63	3.72
<i>Ceresa paulistana</i>	190.65	5.66	33.67	30.34	3.86	7.85	15.81	7.42
<i>Enchenopa brasiliensis</i>	187.28	18.28	10.24	25.91	1.92	13.49	40.80	10.01
<i>Enchenopa albidorsa</i>	178.27	12.17	14.65	15.71	0.84	18.68	1.68	3.09
<i>Lycoderes gaffa</i>	165.58	13.33	12.43	20.30	1.61	12.61	8.83	4.87
<i>Cyphonia clavata</i>	157.70	9.46	16.67	33.98	0.89	38.29	5.58	5.98
<i>Cyphonia clavigera</i>	154.77	9.15	16.92	31.13	2.41	12.92	5.34	5.71
<i>Bolbonota melaena</i>	152.16	14.29	10.65	18.20	1.14	16.03	49.39	16.11
<i>Guayaquila xiphias</i>	118.82	4.77	24.90	25.91	1.37	18.89	4.23	3.51
<i>Calloconophora furcata</i>	103.69	4.43	23.39	14.33	0.70	20.57	4.57	3.32

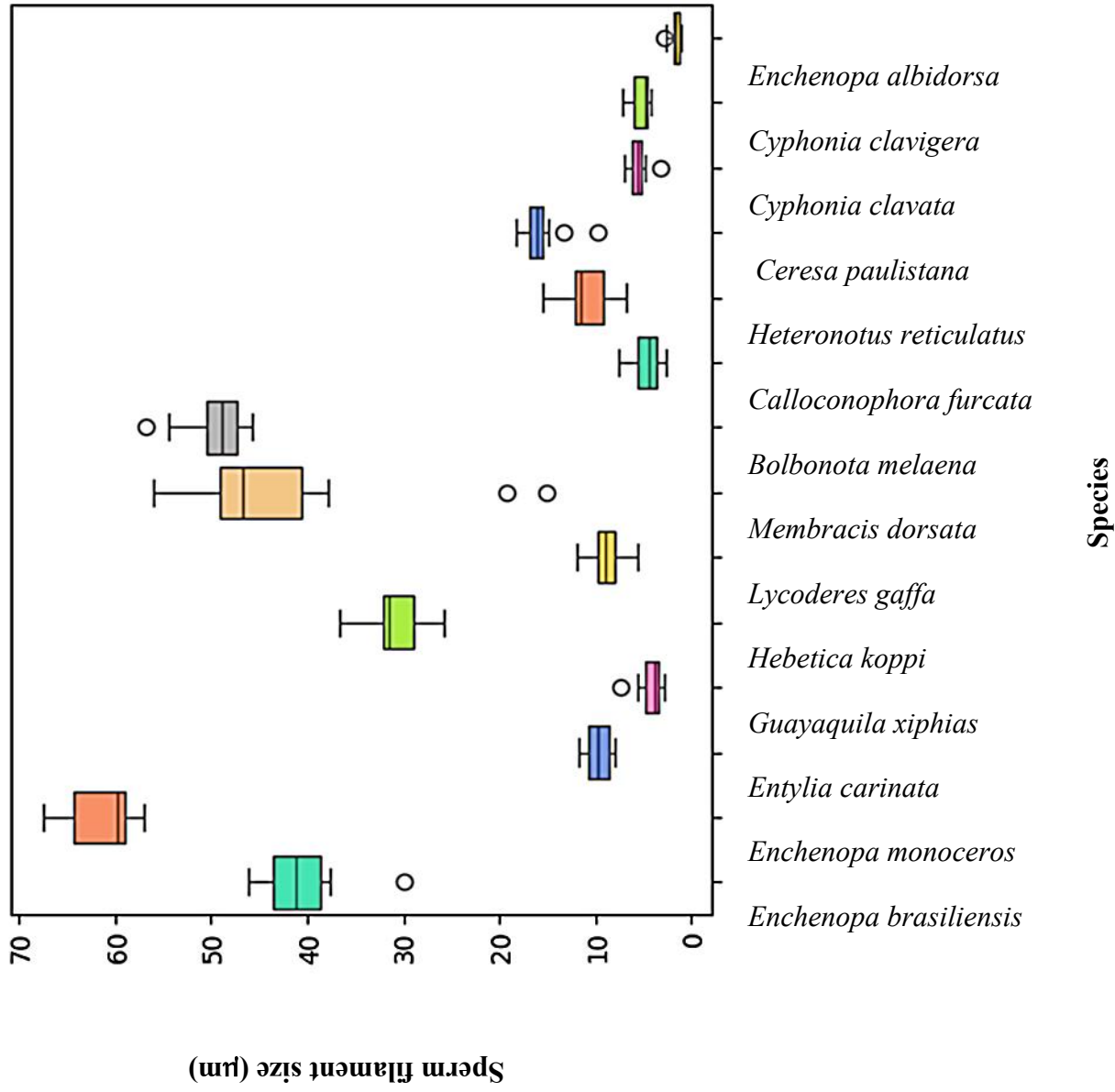
Table 3. Morphometric data of spermatozoa, nuclei and terminal filaments from Membracidae species.



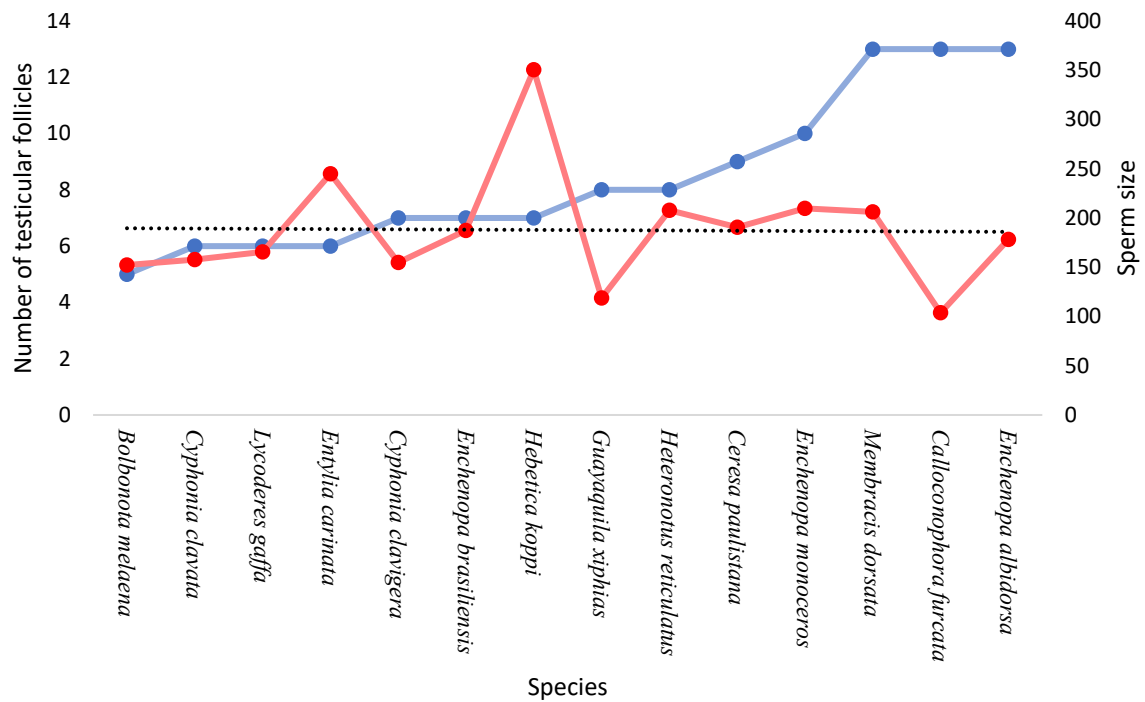
Graph 01: Boxplot graph showing the distribution of sperm size measurement data for Membracidae.



Graph 02. Boxplot graph showing the distribution of data measuring the size of sperm nuclei in Membracidae.



Graph 03: Boxplot graph showing the distribution of data measuring the size of flagellar filaments of Membracidae sperm.



Graph 04: Relationship between the number of testicular follicles and sperm size. Legend: Red point – Sperm size and blue point – Number of testicular follicles.

4. Discussions

4.1. Morphological Conservation and Follicular Variation

A comparative analysis of the 14 species investigated in the study, alongside other Membracoidea, reveals a conserved pattern in male reproductive morphology. Common features across the superfamily include a pair of testes, a pair of seminal vesicles, a pair of accessory glands, and a common ejaculatory duct (Gil-Fernandez & Black, 1965; Ammar, 1985; Kuznetsova & Kirillova, 1993; Tsai & Perrier, 1996; Hayashi & Kamimura, 2002; Vitale et al., 2015; Zhang et al., 2016; Kuznetsova & Olub, 2024; Silva et al., 2026; Costa et al., 2026). However, the number of follicles per testis varies from 5 to 13, with 7 being the most frequent count.

In Hemiptera, the number of follicles typically varies from 4 to 10 per testis; however, this count is generally constant and symmetrical within an individual male (Kuznetsova et al., 2019, 2024). Follicle number is species-specific and trait-stable (Kuznetsova et al., 2024). Kuznetsova et al. (2024) estimated the ancestral number for the order at six, which may vary

within individual families through polymerization (increase) or oligomerization (reduction) (Vélez et al., 2020; Kuznetsova et al., 2024).

4.2. Evolutionary States: Oligomerization and Polymerization

Oligomerization (fewer than 7 follicles) and follicle fusion occur independently across various families. While some authors suggest these reductions can represent plesiomorphic states in certain contexts (Akingbohunge, 1983; Wheeler, 2001), such traits are often diagnostic for assessing the relative evolutionary divergence of genera or species. A state of oligomerization is traditionally defined as fewer than seven follicles, as seven is widely considered the ground plan for insect testes, corresponding to the number of pre-genital segments (Sharov, 1966). This fusion of follicles appears to be an evolutionary specialization, possibly facilitating the accommodation of fewer but larger spermatozoa.

Our findings support the hypothesis that the number of follicles per testis varies within genera in Membracidae. Although follicle number tends to remain constant at specific taxonomic levels, we observed intra-individual variation, where some males exhibited different follicle counts between the left and right testes (Kuznetsova et al., 2010; Nadachowska et al., 2016). Consequently, despite these variations, we utilized the predominant number for each species in our analysis, as this trait often carries phylogenetic significance (Emelyanov & Kuznetsova, 1983; D'Urso et al., 2005; Kuznetsova et al., 2009, 2010). Among the species studied, *Membracis dorsata*, *Enchenopa albidorsa* and *Calloconophora furcata* exhibited the highest count (13 follicles per testis), while *Bolbonota melaena* presented only five. At the subfamily level, a clear modal number could not be established due to significant interspecific variation.

The subfamily Membracinae showed the widest range, from five follicles in *Bolbonota melaena* to 14 in *Calloconophora argentipennis* (Silva et al., 2026). Previous reports for Membracidae also document a range of 4 to 14 follicles (Ivanov, 1926; Emelyanov & Kuznetsova, 1983; Ammar, 1985; Kuznetsova & Kirillova, 1993; Tian et al., 2006; Silva et al., 2026; Kuznetsova & Olub, 2024; Costa et al., 2026). While the state of seven follicles appears to be preserved in Membracidae, selective pressures may have driven polymerization (increase in number) in certain lineages. Future studies investigating social behavior (gregarious vs. solitary) may clarify whether population density influences follicle count in treehopper species.

Variation in the number of testicular follicles is also observed among other families of Membracoidea. In Cicadellidae, counts range from 3 to 14 follicles per testis (Gil-Fernandes &

Black, 1965; Ammar, 1985; Bednarczyk, 1993; Tsai & Perrier, 1996; Vitale et al., 2015; Zhang et al., 2016; Kuznetsova & Olub, 2024), while Aethalionidae exhibits 9 follicles (Kuznetsova & Kirillova, 1993; Araújo et al., 2020; Kuznetsova & Olub, 2024). Regarding the latter family, Araújo et al. (2020) derived their data from histological sections, whereas Kuznetsova & Kirillova (1993) utilized gross anatomical dissections; based on these combined methodologies, a count of 9 follicles is currently accepted for Aethalionidae. For Myerslopiidae, 4 to 6 follicles per testis have been recorded (Golub et al., 2014). A significant knowledge gap remains regarding the male reproductive morphology of Melizoderidae, for which no data are available. According to the recent review by Kuznetsova and Olub (2024), the presence of six follicles represents the ancestral state for Membracoidea, while seven follicles per testis is considered the ancestral condition for Membracidae.

Accessory glands are secondary structures that enhance reproductive success via their secretions. These secretions perform diverse functions, including stimulating gonad development, promoting sperm maturation, providing nutrients to gametes, contributing to oocyte development, and modulating female behavior or physiology post-copulation (Leopold, 1976). In certain taxa, viscous secretions solidify to form copulatory plugs (Bishop, 1920; Bairati & Perotti, 1970) or complex spermatophores (Tuzet, 1977), serving as vital competitive strategies. In all species examined in this study, only a single pair of accessory glands was observed, a pattern consistent with other Membracidae, such as *Enchenopa squamigera*, *Calloconophora argentipennis* Dietrich, 1991 (Silva et al., 2026), and *Horiola picta* (Costa et al., 2026). This arrangement is also found in Cicadellidae (e.g., *Cicadella viridis*, *Balclutha brevis*, *Dalbulus maidis*, and *Graminella nigrifrons*) and Aethalionidae (e.g., *Aethalion reticulatum*; Araújo et al., 2020). Currently, no data are available for the families Melizoderidae and Myerslopiidae.

The seminal vesicles in the studied species follow the general pattern observed in Membracidae. We identified a single pair of seminal vesicles in all specimens, corroborating previous findings for the family (Silva et al., 2026; Costa et al., 2026). Although this structure is conserved in number, morphological variation exists among species, particularly in vesicle shape. Within these organs, sperm were organized into bundles known as spermatodesmata, as seen in other membracids (Silva et al., 2026; Costa et al., 2026). Spermatodesmata (singular: spermatodesm) are formed from a single spermatogonium within the cysts of each testicular follicle through successive mitotic and meiotic divisions (Quicke, 1997; Pitnick et al., 2009; Higginson & Pitnick, 2011). While the final sperm count per bundle typically reflects the

number of successful cell divisions, variations can occur due to germ cell apoptosis. This programmed cell death is a well-established physiological process in mammals and is considered integral to normal spermatogenesis in insects as well (Roosen-Runge, 1977).

When aggregated within the seminal vesicles, sperm bundles typically follow one of two pathways: (1) the spermatodesmata disintegrate shortly before copulation, transferring individual sperm to the female, or (2) they are transferred as organized bundles and subsequently separate within the female reproductive tract, as observed in some Hymenoptera (Quicke et al., 1992; Newman & Quicke, 1999; Schiff et al., 2001; Lino-Neto et al., 2008). This form of sperm conjugation may confer functional advantages, such as increasing sperm transfer efficiency (Lupetti et al., 2011). Furthermore, the synchronized movement of sperm flagella can enhance motility, potentially providing a competitive advantage in sperm competition (Burnett & Heinze, 2014). The presence of sperm bundles in Membracoidea has been widely reported (Araújo et al., 2010; Zhang & Dai, 2012; Su et al., 2014; Zhang et al., 2016; Barcellos et al., 2018; Vitale et al., 2016; Silva et al., 2026; Costa et al., 2026), and our results expand the known distribution of this trait across different subfamilies of Membracidae. In other superfamilies, such as Cercopoidea, similar bundles have been documented (Hodgson et al., 2016; Sodr e et al., 2024), whereas they have not yet been observed in Cicadoidea (Chawanji et al., 2005, 2006, 2007). Once individualized, Membracidae sperm exhibit the filiform and slender morphology typical of most insects (Jamieson et al., 1999; Dallai, 2014).

Using conventional staining methods, the acrosome could not be measured due to its reduced length, a condition previously noted in other Membracidae (Silva et al., 2022; Costa et al., 2025). Prior to this study, the longest sperm recorded for Membracidae belonged to *Exitianus nanus* Distant, 1908, measuring 270 μm (Su et al., 2014). However, our data reveal that *Hebetica koppi* possesses the longest sperm described for the family to date, at 350 μm , while *Calloconophora furcata* exhibits the smallest, at approximately 100 μm . The nuclei of the studied species ranged from 18 to 40 μm , representing a significant component of total sperm length. Notably, *H. koppi* (Darnini) stands out with a nucleus measuring approximately 65 μm . Sperm morphological traits are increasingly recognized as valuable characters for species delimitation, particularly in distinguishing cryptic species, identifying highly dimorphic taxa, and associating males with females. Consequently, these morphometric data serve as relevant tools within modern integrative taxonomy (Phillips, 1970; Pereira et al., 2008; Barcellos et al., 2015; Cursino & Duarte, 2016; Baffa et al., 2017; Rezende et al., 2021).

Beyond the general morphological pattern of the sperm, membracids exhibit a striking specialized feature: flagellar filaments, branches at the posterior region of the flagellum. The number and length of these filaments vary subtly among the species analyzed, suggesting potential taxonomic value and utility in species delimitation (Afzelius, 1959; Omoto & Brokaw, 1982). Although these structures show interspecific variation, their biological function remains largely unknown (Afzelius, 1955, 1959; Omoto & Brokaw, 1982). Several hypotheses have been proposed regarding their role, including significant effects on the curvature of the flagellar tip (Brokaw, 1965), influence on the moment equilibrium near the tip (Rikmenspoel, 1978), and a potential role in modulating the bending moments executed by the flagellum during motility (Hiramoto & Baba, 1978).

Among the species analyzed, *Enchenopa brasiliensis*, *E. monocerus*, and *Bolbonota melaena* presented the longest flagellar filaments. These structures have been previously described in other treehoppers (Silva et al., 2022; Costa et al., 2025) and leafhoppers (Vitale et al., 2016; Barcellos et al., 2018). However, they have not been observed in representatives of Aethalionidae (Araújo et al., 2010), nor in Melizoderidae or Myerslopiidae, the latter two of which still lack sperm morphology data. Similar filaments have also been reported across diverse animal taxa (Lowman, 1953; Gray, 1955; Afzelius, 1959; Daniels et al., 1971; Omoto & Brokaw, 1982).

In conclusion, our results on sperm morphology and male reproductive anatomy in Membracidae demonstrate that comparative and morphometric analyses are valuable taxonomic tools for species identification. Together, these characteristics provide reliable data that reinforce the utility of spermatology as a robust component of integrative taxonomy within this group.

Acknowledgments

We want to thank to CAPES - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior and CNPq - Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico that funded this work.

Conflict of interest statement

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data Availability Statement

This published article includes all the data generated or analyzed during this study.

5. References

- Adachi, H., Matsuda, K., Nishida, K., Hanson, P., Kondo, S., Gotoh, H., 2020. Structure and development of the complex helmet of treehoppers (Insecta: Hemiptera: Membracidae). *Zoological letters*, 6, 1–9. <https://doi.org/10.1186/s40851-020-00155-7>
- Afzelius, B., 1955. The fine structure of the sea urchin spermatozoa as revealed by the electron microscope. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 42, 134–148. <https://doi.org/10.1007/BF00335087>
- Afzelius, B., 1959. Electron microscopy of the sperm tail results obtained with a new fixative. *The Journal of Cell Biology*, 5(2), 269–278. <https://doi.org/10.1083/jcb.5.2.269>
- Akingbohunge, A.E., 1983. Variation in testis follicle number in the Miridae (Hemiptera, Heteroptera) and its relationship to the higher classification of the family. *Annals of the Entomological Society of America*, 76, 37–43.
- Ammar, E.D., 1985. Internal morphology and ultrastructure of leafhoppers and planthoppers. In: Nault L.R., Rodriguez J.G. (Eds), *The leafhoppers and planthoppers*, Wiley-Interscience Publications, USA, 127–162.
- Araújo, V.A., Bacca, T., Gomes-Dias, L., 2020. Estructura histológica del sistema reproductor masculino de la cigarrita *Aethalium reticulatum* (Hemiptera: Aethalionidae). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 24(2), 127–137. <https://doi.org/10.17151/bccm.2020.24.2.9>
- Araújo, V.A., Bão, S.N. & Lino-Neto, J., 2012. Polymorphism of spermatozoa in *Largus rufipennis* Laporte 1832 (Heteroptera: Pyrrhocoroidea: Largidae). *Acta Zoologica*, 93(2), 239–244. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2011.00559.x>
- Araújo, V.A., Lino-Neto, J., de Sousa Ramalho, F., Zanuncio, J.C., Serrão, J.E., 2011. Ultrastructure and heteromorphism of spermatozoa in five species of bugs

- (Pentatomidae: Heteroptera). *Micron*, 42, 560–567.
<https://doi.org/10.1016/j.micron.2011.02.001>
- Baffa, A.F., Camara, D.C.P., Santos-Mallet, J.R., Da Silva, E.R., Costa, J., Freitas, S. P.C., 2017. Sperm dimorphism in the *Triatoma brasiliensis* species complex and its applications. *Medical and Veterinary Entomology*, 31, 192–199.
<https://doi.org/10.1111/mve.12226>
- Bairati, A.U.R.E.L.I.O., Perotti, M.E., 1970. Some comparative considerations on the ultrastructure of *Drosophila melanogaster* spermatozoon. In Comparative spermatology. *Accademia Nazionale Dei Lincei Rome* (Italy), 333–346.
- Barcellos, M.S., Dias, G. & Lino-Neto, J. (2018) Re-description of the sperm morphology of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae: Deltocephalinae). *Tissue and Cell*, 51, 56–61. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2018.03.001>
- Barcellos, M.S., Martins, L.C., Cossolin, J.F., Serrão, J.E., Delabie, J.H. & Lino-Neto, J. (2015). Testes and Spermatozoa as Characters for Distinguishing Two Ant Species of the Genus *Neoponera* (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist*, 98, 1254–1256.
<https://doi.org/10.1653/024.098.0441>
- Becker, M., 1979. The nymphal stages and internal reproductive organs of *Macrostoteles sexnotatus* (Fall.) (Hem. Cicadellidae). *The Entomologist's Monthly Magazine*, 115: 11–16.
- Bednarczyk, J., 1993. The structure of male reproductive system in species of the family Cicadellidae (Homoptera, Auchenorrhyncha). *Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales*, 22, 126–143.
- Bishop, G.H., 1920. Fertilization in the honey-bee: The male sexual organs: Their historical structure and physiological functioning. *Journal of Experimental Zoology*, 31, 2, 225–257.
- Brokaw, C.J., 1965. Non-sinusoidal bending waves of sperm flagella. *Journal of Experimental Biology*, 43(1), 155–169.
- Buckton, G.B., Poulton, S.E.B., 1903. A Monograph of the Membracidae: To which is Added a Paper Entitled: Suggestions as to the Meaning of the Shapes and Colours of the Membracidae in the Struggle for Existence.

- Burnett, W.E., Heinze, J., 2014. Sperm bundles in the seminal vesicles of sexually mature *Lasius* ant males. *PLoS One*, 9(3), e93383. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093383>
- Chapman, R.F., 2013. The Insects: Structure and Function. 5th edition. *Cambridge University Press*, Cambridge, p. 929.
- Chawanji, A.S., Hodgson, A.N., Villet, M.H., 2007. Spermiogenesis in three species of cicadas (Hemiptera: Cicadidae). *Acta Zoologica (Stockholm)*, 88, 337–348. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2007.00285.x>
- Chawanji, A.S., Hodgson, A.N., Villet, M.H., 2005. Sperm morphology in four species of African platypleurine cicadas (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). *Tissue and Cell*, 37 (4), 257–267. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2005.03.006>
- Chen, J., Zhang, J., Liu, W., Shah, B., Dietrich, C.H., Duan, Y., 2023. Morphological and ultrastructural studies of the internal reproductive systems of two deltocephaline leafhoppers, *Nephotettix cincticeps* and *Deltocephalus vulgaris* (Hemiptera, Cicadellidae, Deltocephalinae). *ZooKeys*, 1182: 339–359.
- Chawanji, A.S., Hodgson, A.N., Villet, M.H., 2006. Sperm morphology in five species of cicadettine cicadas (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). *Tissue and Cell*, 38 (6), 373–388. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2006.08.006>
- Cohen, M.S., Colin, M.J., Golimbu, M., Hotchkiss, R.S., 1977. The effects of prostaglandins on sperm motility. *Fertility and Sterility*, 28(1), 78–85. [https://doi.org/10.1016/S0015-0282\(16\)42321-6](https://doi.org/10.1016/S0015-0282(16)42321-6)
- Costa, D.A., Paulo, M.S., Nascimento, F.W.S., Teixeira, A.C.P., Rezende, P.H., Dias, G., Lino-Neto, J., 2026. Morphology of the male reproductive system and spermatozoa of *Horiola picta* (Coquebert, 1801) (Hemiptera: Membracidae). *Tissue and Cell*, 103528. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2026.103528>
- Cursino, M.S., Duarte, J.M.B., 2016. Using sperm morphometry and multivariate analysis to differentiate species of gray Mazama. *Royal Society Open Science*, 3, 160345. <https://doi.org/10.1098/rsos.160345>

- D'Urso, V., Guglielmino, A., Mauceri, A., 2005. The internal male and female reproductive apparatus in *Cixidia sikaniae* D'Urso & Guglielmino, 1995 (Fulgoromorpha, Achilidae). *Zootaxa*, 1077, 25–36. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1077.1.2>
- Dallai, R., 2014. Overview on spermatogenesis and sperm structure of Hexapoda. *Arthropod Structure & Development*, 43, 257–290. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2014.04.002>
- Dallai, R., Gottardo, M., Beutel, R.G., 2016. Structure and evolution of insect sperm: new interpretations in the age of phylogenomics. *Annual Review of Entomology*, 61, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023555>
- Daniels, E.W., Longwell, A.C., McNiff, J.M., Wolfgang, R.W., 1971. Ultrastructure of spermatozoa from the American oyster *Crassostrea virginica*. *Transactions of the American Microscopical Society*, 275–282. <https://doi.org/10.2307/3225187>
- Deitz, L.L., Wallace, M.S., 2010. Treehoppers: Aetalionidae, Melizoderidae, and Membracidae (Hemiptera). *The National Science Foundation*, NCSU Insect Museum and East Stroudsburg University of Pennsylvania, USA.
- Dietrich, C.H., Rakitov, R.A., Holmes, J.L. & Black, W.C. (2001) Phylogeny of the major lineages of Membracoidea (Insecta: Hemiptera: Cicadomorpha) based on 28S rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18, 293–305. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0873>
- Dmitriev, D.A., Angelova, R., Anufriev, G.A., Bartlett, C.R., Blanco-Rodríguez, E., Borodin, O.I., Cao, Y.-H., Cara, C., Deitz, L.L., Dietrich, C.H., Dmitrieva, M.O., El-Sonbati, S.A., Evangelista de Souza, O., Gjonov, I.V., Gonçalves, A.C., Gonçalves, C.C., Hendrix, S.V., McKamey, S., Kohler, M., Kunz, G., Malenovský, I., Morris, B.O., Novoselova, M., Pinedo-Escatel, J.A., Rakitov, R.A., Rothschild, M.J., Sanborn, A.F., Takiya, D.M., Trivellone, V., Wallace, M.S., Zahniser, J.N. (2026). Membracidae Rafinesque, 1815. World Auchenorrhyncha Database. TaxonPages. Retrieved on 2026-05-25 at <https://hoppers.speciesfile.org/otus/48812/overview>
- Emelyanov, A.F., Kuznetsova, V.G., 1983. The number of seminal follicles as a phylogenetic and taxonomic feature in the Dictyopharidae (Homoptera) and other leafhoppers. *Zoologicheskii Zhurnal*. 62, 1583–1586.

- Evangelista, O., Sakakibara, A., Takiya, D.M., Antunes, A.F., 2026. Membracidae in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. PNUD. Disponível em: <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1304>
- Funkhouser, W.D., 1950. Homoptera: Fam. Membracidae. L. Desmet-Verteneuil.
- Gil-Fernandez, C., Black, L.M., 1965. Some Aspects of the Internal Anatomy of the Leafhopper *Agallia constricta* (Homoptera: Cicadellidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 58 (3), 275–284. <https://doi.org/10.1093/aesa/58.3.275>
- Golub, N.V., Kuznetsova, V.G., Rakitov, R.A., 2014. First karyotype data on the family Myerslopiidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cicadomorpha). *Comparative Cytogenetics*, 8(4), 293. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v8i4.8813>
- Gray, J., 1955. The movement of sea-urchin spermatozoa. *Journal of Experimental Biology*, 32(4), 775-801. <https://doi.org/10.1242/jeb.32.4.775>
- Hayashi, F., Kamimura, Y., 2002. The potential for incorporation of male derived proteins into developing eggs in the leafhopper *Bothrogonia ferruginea*. *Journal of Insect Physiology*, 48, 153–159. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00159-7](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00159-7)
- Helms, T.J., 1968. Postembryonic reproductive systems development in *Empoasca fabae*. *Annals of the Entomological Society of America*, 61, 316–332.
- Higginson, D.M., Pitnick, S., 2011. Evolution of intra-ejaculate sperm interactions: do sperm cooperate? *Biological Reviews*, 86(1), 249-270. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00147.x>
- Hiramoto, Y., Baba, S.A., 1978. A quantitative analysis of flagellar movement in echinoderm spermatozoa. *Journal of Experimental Biology*, 76(1), 85–104. <https://doi.org/10.1242/jeb.76.1.85>
- Hodgson, A.N., Ridgeway, J.A., Villet, M.H., 2016. Sperm ultrastructure and spermatodesm morphology of the spittle bug *Locris transversa* (Tunberg, 1822) (Hemiptera, Cercopidae). *Invertebrate Reproduction & Development*, 60, 87–94. <https://doi.org/10.1080/07924259.2016.1157104>
- Hu, Y., Dietrich, C.H., Skinner, R.K. & Zhang, Y. (2023) Phylogeny of Membracoidea (Hemiptera: Auchenorrhyncha) based on transcriptome data. *Systematic Entomology*, 48(1), 97-110. <https://doi.org/10.1111/syen.12563>

- Ivanov, S.P., 1926. To the knowledge of the sexual apparatus of Homoptera Cicadoidea. — *Russkoe Entomologicheskoe Obozrenie*, 20, 210227 [in Russian].
- Jamieson, B.G.M., Dallai, R., Afzelius, B.A., 1999. Order Hemiptera. *In: Insects: Their Spermatozoa and Phylogeny*. Science Publishers, UK, 232–249.
- Janzen, D.H., 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology*, 54(3), 687–708. <https://doi.org/10.2307/1935359>
- Kuzetsova, T.G., Olub, N.V., 2024. The number of testicular follicles and ovarioles in Cicadomorpha (Hemiptera: Auchenorrhyncha): Variability and evolutionary trends. *European Journal of Entomology*, 121. <https://doi.org/10.14411/eje.2024.045>
- Kuznetsova, V.G., Kirillova, V.I., 1993. Karyotype and male internal Reproductive System of *Aetalion reticulatum* L. (Aetalionidae, Cicadelloidea, Cicadina): *Phylogenetic Aspects. Beiträge zur Entomologie= Contributions to Entomology*, 43(1), 119–122. <https://doi.org/10.21248/contrib.entomol.43.1.119-122>
- Kuznetsova, V.G., Emeljanov, A.F., Maryńska-Nadachowska, A., 2009. A contribution to the karyosystematics of the planthopper families Dictyopharidae and Fulgoridae (Hemiptera: Auchenorrhyncha). *European Journal of Entomology*, 106(2), 159–170.
- Kuznetsova, V.G., Golub, N.V., Maryńska-Nadachowska, A., 2024. Number of seminal follicles and ovarioles in Fulgoromorpha (Hemiptera: Auchenorrhyncha): Variability and evolutionary trends. *European Journal of Entomology*, 121. <https://doi.org/10.14411/eje.2024.014>
- Kuznetsova, V.G., Maryanska-Nadachowska, A., Gnezdilov, V.M., 2010. Meiotic karyotypes and testis structure of 14 species of the planthopper tribe Issini (Hemiptera: Fulgoroidea, Issidae). *European Journal of Entomology*, 107(4). <https://doi.org/10.14411/eje.2010.055>
- Leopold, R.A., 1976. The role of male accessory glands in insect reproduction. *Annual Review of Entomology*, 21(1), 199–221. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.21.010176.001215>
- Lino-Neto, J., Dolder, H., 2001. Redescription of sperm structure and ultrastructure of *Trichogramma dendrolimi* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Trichogrammatidae). *Acta Zoologica*, 82(2), 159–164. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6395.2001.00082.x>

- Lino-Neto, J., Dolder, H., Mancini, K., Mercati, D., Dallai, R., 2008. The short spermatodesm of *Arge pagana* (Hymenoptera: Symphyta). *Tissue and Cell*, 40(3), 185–193. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2007.11.004>
- Lowman, F.G., 1953. Electron microscope studies of silver salmon spermatozoa (*Oncorhynchus kisutch* [Walbaum]). *Experimental Cell Research*, 5(2), 335–360. [https://doi.org/10.1016/0014-4827\(53\)90219-5](https://doi.org/10.1016/0014-4827(53)90219-5)
- Lupetti, P., Mencarelli, C., Mercati, D., Gaino, E., Dallai, R., 2011. The spermatodesm of *Cloeon dipterum* (L.): Fine structure and sperm movement. *Tissue and Cell*, 43(3), 157–164. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2011.01.005>
- Mishra, R.K., 1979. Male reproductive organs of five species of Auchenorrhyncha Homoptera. *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 76, 162–168.
- Mróz, E., Wojciechowski, W., 2011. The systematic position the tribe Stenodemini (Heteroptera: Cimicomorpha: Miridae: Mirinae) in the light of the male internal reproductive system. *Journal of Natural History*, 45, 1563–1588.
- Nation, J.L., 1983. A new method using hexamethyldisilazane for preparation of soft insect tissues for scanning electron microscopy. *Stain Technology*, 58(6), 347–351. <https://doi.org/10.3109/10520298309066811>
- Newman, T.M., Quicke, D.L.J., 1999. Ultrastructure of imaginal spermatozoa of sawflies (Hymenoptera: Symphyta). *Journal of Hymenoptera Research*. Vol. 8, No. 1, 35–47.
- Omoto, C. K., Brokaw, C. J., 1982. Structure and behaviour of the sperm terminal filament. *Journal of Cell Science*, 58(1), 385–409. <https://doi.org/10.1242/jcs.58.1.385>
- Ômura, S., 1936. Studies on the reproductive system of the male of bombyx mori: I. Structure of the testis and the intratesticular behaviour of the spermatozoa. *Journal of the Faculty of Agriculture*, Hokkaido Imperial University, 38(2), 151–181.
- Pereira, R.A.S., Lino-Neto, J., Prado, A.P.D., 2008. Sperm morphology: a novel way to associate female-males of highly sexual dimorphic fig wasp species. *Symbiosis* (Rehovot), 45(1), 143.
- Phillips, D.M., 1970. Insect sperm: their structure and morphogenesis. *The Journal of cell biology*, 44(2), 243.

- Phillips, D.M., 1974. Nuclear shaping in the absence of microtubules in scorpion spermatids. *The Journal of Cell Biology*, 62(3), 911. <https://doi.org/10.1083%2Fjcb.62.3.911>
- Pitnick, S., Hosken, D.J., Birkhead, T.R., 2009. Sperm morphological diversity. *Sperm biology*, 69-149. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372568-4.00003-3>
- Prud'homme, B., Minervino, C., Hocine, M., Cande, J.D., Aouane, A., Dufour, H.D., Kassner, V.A., Gompel, N., 2011. Body plan innovation in treehoppers through the evolution of an extra wing-like appendage. *Nature*, 473(7345), 83–86. <https://doi.org/10.1038/nature09977>
- Quicke, D.L.J., Ingram, S.N., Baillie, H. S., Gaitens, P.V., 1992. Sperm structure and ultrastructure in the Hymenoptera (Insecta). *Zoologica Scripta*, 21(4), 381–402. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1992.tb00339.x>
- Quicke, D.L.J., 1997. Preimaginal development: from gametogenesis to syngamy. *Parasitic wasps*, 79–101.
- Resh, V.H. & Cardé, R.T. (2009) Encyclopedia of insects. *Academic press*.
- Rezende, P.H., Dias, G., Folly, C., Lino-Neto, J., 2021. Male reproductive system and sperm morphology of Eccritotarsini plant bugs (Heteroptera: Miridae). *Zoomorphology*, 140(2), 257–267. <https://doi.org/10.1007/s00435-021-00525-5>
- Rikmenspoel, R., 1978. Movement of sea urchin sperm flagella. *The Journal of cell biology*, 76(2), 310.
- Roosen-Runge, E.C., 1977. The process of spermatogenesis in animals (Vol. 5). CUP Archive.
- Schiff, N., Flemming, A.J., Quicke, D.L.J., 2001. Spermatodesmata of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta): evidence for multiple increases in sperm bundle size. *Journal of Hymenoptera Research*, 10 (2), 2001, 119–125.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*, 9(7), 671–675.
- Sharov, A.G., 1966. Basic Arthropodan stock: with special reference to insects.
- Shute, P.G., 1955. An improved technique for staining blood films with Giemsa stain. *Nature*, 175(4460), 727–727.

- Silva, S.M., Folly, C., Costa, D.A., Paulo, M.S., Teixeira, A.C.P., Rezende, P.H., Dias, G., Lino-Neto, J., 2026. Morphology of the male reproductive system and sperm in *Enchenopa squamigera* (Linné, 1758) (Membracini) and *Calloconophora argentipennis* Dietrich, 1991 (Aconophorini) (Hemiptera: Membracidae). *Micron*, 104033. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2026.104033>
- Su, M., Dietrich, C., Zhang, Y., Dai, W., 2014. Ultrastructure of the spermatozoa of *Psammotettix striatus* (Linnaeus) and *Exitianus nanus* (Distant) (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae: Deltocephalinae). *Arthropod Structure & Development*, 43, 559–570.
- Tian, R.G., Yuan, F., Zhang, Y.L., 2006. Male reproductive system and spermatogenesis in Homoptera (Insecta, Hemiptera). *Entomotaxonomia* 28: 241–253.
- Tian, R.G., Zhang, Y.L., Yuan, F., 2004. Karyotypes of nineteen species of Fulgoroidea from China (Insecta, Hemiptera). *Acta Entomologica Sinica*, 47(6), 803–808.
- Tsai, J.H. & Perrier, J.L., 1996. Morphology of the digestive and reproductive systems of *Dalbulus maidis* and *Graminella nigrifrons* (Homoptera: Cicadellidae). *The Florida Entomologist*, 79 (4), 563–578. <https://doi.org/10.2307/3496069>
- Tuzet, O., 1977. Les spermatophores des insectes. *Traité Zoologie*, 8(5A), 277–330.
- Vélez, M., Dias, G., Morales, I., Guedes, R.N., Lino-Neto, J., 2020. Morphology and histology of the male reproductive system of *Collaria oleosa* (Distant, 1883) (Heteroptera: Miridae). *Revista Bionatura*, 5(2), 1122–1125.
- Vitale, D., Viscuso, R., D'urso, S., Gibilras, A., Sardella, A., Marletta, A., Pappalardo, A., 2015. Morphostructural analysis of the male reproductive system and DNA barcoding in *Balclutha brevis* Lindberg 1954 (Homoptera, Cicadellidae). *Micron*. 79. 36–45. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2015.08.002>
- Vitale, D.G., D'Urso, V., Viscuso, R., 2016. Morphostructural investigation on spermatozoa and sperm bundles of the leafhopper *Balclutha brevis* Lindberg 1954 (Hemiptera: Deltocephalinae). *Zoomorphology*, 135, 441–451.
- Wallace, M.S., 2003. Phylogeny and systematics of the treehopper subfamily Centrotinae (Insecta: Hemiptera: Membracidae). *North Carolina State University*.

- Wallace, M.S., 2008. Occurrence of treehoppers (Hemiptera: Membracidae: Smiliinae) on oaks in Delaware Water Gap National Recreation Area, 2004–2006. *Journal of Insect Science*, 8(1), 59. <https://doi.org/10.1673/031.008.5901>
- Wheeler, A.G.Jr., 2001. Biology of the Plant Bugs (Hemiptera: Miridae). Pests, Predators, Opportunists. Comstock Publishing Associates. *Cornell University Press*, Ithaca, New York.
- Wood, T.K., 1993. Diversity in the new world Membracidae. *Annual Review of Entomology*, 38(1), 409–433. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.38.010193.002205>
- Wu, Y.F., Wei, L.S., Torres, M.A., Zhang, X., Wu, S.P., Chen, H., 2017. Morphology of the male reproductive system and spermiogenesis of *Dendroctonus armandi* Tsai and Li (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Journal of Insect Science*, 17(1), 20. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iew116>
- Zhang, B., Dai, W., 2012. Ultrastructure of the spermatozoa of *Cicadella viridis* (Linnaeus) and its bearing on the phylogeny of Auchenorrhyncha. *Micron*, 43, 978–984.
- Zhang, B., Zhang, C., Dietrich, C., Dai, W., 2016. Anatomy and ultrastructure of male reproductive system in two leafhoppers *Cicadella viridis* and *Kolla paulula* (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 109 (3), 447–462. <https://doi.org/10.1093/aesa/saw016>

5. CHAPTER IV

Diversidade de Membracidae da Zona da Mata Mineira

Dayvson Ayala Costa, Isabelle Bruna Gouveia Vieira, Arthur Moreira Castro, Aline Lourenço, Glenda Samara
Dias Santos, José Lino-Neto



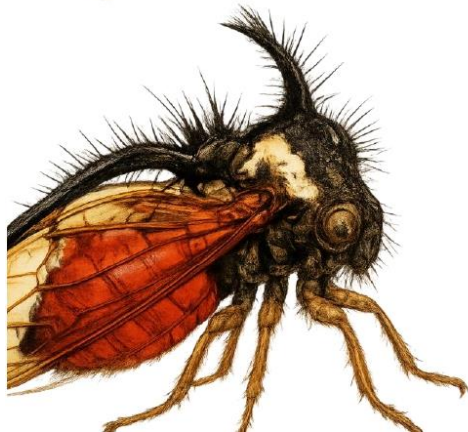
Dayvson Ayala Costa
 Isabelle Bruna Gouveia Vieira
 Arthur Moreira Castro
 Aline Lourenço
 Glenda Dias
 José Lino-Neto



DIVERSIDADE DE

Membracidae

DA ZONA DA MATA MINEIRA





DIVERSIDADE DE

Membracidae

DA ZONA DA MATA MINEIRA





Coordenação

Glenda Dias
José Lino-Neto

Organização

Dayvson Ayala Costa

Taxonomista

Aline Lourenço

Estudantes de Pós-Graduação (apoio)

Francisco Witallo Sousa do Nascimento

Maurício da Silva Paulo

Ana Clara Pereira Teixeira

Estudantes de Graduação

Arthur Moreira Castro

Isabelle Bruna Gouveia Vieira





DIVERSIDADE DE

Membracidae

DA ZONA DA MATA MINEIRA

Dayvson Ayala Costa
Isabelle Bruna Gouveia Vieira
Arthur Moreira Castro
Aline Lourenço
Glenda Dias
José Lino-Neto

Viçosa - Minas Gerais
2026



AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, a Deus pela força, pela sabedoria e por me sustentar ao longo de toda essa jornada, concedendo-me perseverança, equilíbrio e resiliência nos momentos mais desafiadores. Ao meu orientador, Dr. Lino, expresso minha profunda gratidão pela orientação, pelos ensinamentos, pela confiança depositada em mim e pelo constante incentivo ao longo de todo o desenvolvimento deste trabalho.

À minha coorientadora, Dra. Glenda, agradeço pelas valiosas contribuições, pelo apoio, pela disponibilidade e pelas orientações fundamentais que enriqueceram significativamente esta pesquisa. À Samira, expresso minha sincera gratidão pelo auxílio em diversas coletas, pela amizade construída ao longo desse percurso e por ser uma excelente cientista cidadã, sempre contribuindo de forma dedicada e significativa para o desenvolvimento das atividades. À Dra. Aline, agradeço especialmente pela identificação dos insetos, contribuição essencial para a precisão e confiabilidade dos resultados obtidos neste estudo.

Ao Odilon, meu padrinho, agradeço profundamente pelo apoio constante nas coletas e nos trabalhos de campo, pela disponibilidade em ajudar e pelo incentivo ao longo dessa caminhada, sendo peça fundamental em diferentes etapas deste estudo. Ao Diego, agradeço pela dedicação, cuidado e competência na confecção dos mapas, cuja contribuição foi essencial para a organização e qualidade dos resultados apresentados.

Ao Mateus Braga, registro minha gratidão pelo apoio em diversos trabalhos de campo, sempre demonstrando disposição, parceria e comprometimento com as atividades realizadas. À Lara e à Laís, agradeço pelo auxílio nas coletas, pela participação nos campos e pelo apoio contínuo, além da convivência e colaboração que tornaram essa trajetória mais leve e produtiva. À Marcela e à Iolanda, bolsistas, agradeço pelo apoio constante e pela importante colaboração nas coletas de material biológico, fundamentais para a realização deste trabalho.

Ao André, expresso minha gratidão pelo apoio constante, pela disponibilidade em sanar dúvidas e pelas contribuições que auxiliaram diretamente no aprimoramento deste trabalho. À minha madrinha Maria, deixo um agradecimento especial pelo apoio incondicional, por acreditar em mim mesmo nos momentos mais difíceis e por fortalecer minha confiança e determinação ao longo de toda essa jornada.

Por fim, agradeço à CAPES pelo suporte financeiro, que foi essencial para a realização deste trabalho, possibilitando o desenvolvimento das atividades de pesquisa e contribuindo para a concretização deste estudo.

PREFÁCIO

Os membracídeos, também chamados de soldadinhos, viuvinhas e até vovozinhas, compõem um dos grupos mais interessantes de insetos. Se compararmos com a ordem em que eles estão inseridos, Hemiptera, que também inclui percevejos e pulgões, por exemplo, eles são os que mais se destacam. Eles estão dentro de um grande grupo chamado Auchenorrhyncha, que inclui dois subgrupos: Cicadomorpha e Fulgoromorpha. No Brasil, este primeiro engloba as cigarras (Cicadidae), cigarrinhas (Cicadellidae), soldadinhos (Membracidae), cigarrinhas-das-pastagens (Ischnorhinidae, que foi separada recentemente de Cercopidae), cigarrinhas-dos-pomares (Aetalionidae), Aphrophoridae e Clastopteridae (estes dois últimos são chamados de *frohoppers*, em inglês). O que diferencia os soldadinhos de todos esses outros insetos é a estrutura que chamamos de “pronoto” (uma estrutura que protege a parte superior do primeiro segmento torácico do exoesqueleto), que é bem largo e, quase sempre, projetado para cobrir o corpo deles, até formando estruturas que nunca conseguiríamos imaginar que existissem.

Os membracídeos são insetos fitófagos que se alimentam do floema das plantas, utilizando um aparelho picador-sugador para perfurar a planta. Possuem por volta de 3800 espécies distribuídas no mundo inteiro, mas, de nove subfamílias, apenas uma é naturalmente cosmopolita, enquanto as outras oito ocorrem naturalmente apenas nas Américas. Apesar de se alimentarem da seiva das plantas, a maioria não representa um perigo para plantas de interesse econômico; uma exceção bem conhecida no Brasil é a má formação da graviola quando infestada por soldadinhos do gênero *Membracis*. Eles podem possuir comportamentos subsociais variados, desde solitários até um comportamento gregário. Neste último, os membracídeos ficam juntos formando grupos de vários indivíduos, com proteção parental dos juvenis, com alguns casos ocorrendo proteção parental até a fase adulta.

Este comportamento gregário está, normalmente, ligado à defesa contra predadores e é tipicamente observado em associação com hymenópteros (formigas, abelhas e vespas) que protegem estes indivíduos em troca de uma substância chamada de *honeydew*, que os soldadinhos e outros insetos como pulgões e afídeos, por exemplo, produzem. Esta substância é, basicamente açúcar concentrado, que serve como grande fonte de energia para seus guarda-costas.

Apesar disso, há um grupo específico de soldadinhos (tribo Hoplophorionini) que desenvolveu um método de proteção próprio: eles possuem as pernas medianas (segundo par de pernas) bem alongadas, permitindo que chutem seus agressores pelas laterais, evitando predações e parasitismos. Apesar de serem naturalmente singulares, ainda há muitas pesquisas a serem feitas para acompanhar a biodiversidade brasileira. Para conseguirmos entender melhor nossa biodiversidade, a idealização e construção de livros que abordam este tema servem como um pilar para aprimorar nosso conhecimento, tanto para cientistas quanto para o público geral. Com uma escrita acessível para pessoas fora do meio acadêmico e munido de ilustrações e fotos, esta obra, que aborda os membracídeos da zona da mata mineira, será de enorme importância para compreender estes insetos tão icônicos em uma região tão biodiversa.

André Kratz Cipriano
UPM - Universidade Presbiteriana Mackenzie/MZUSP
Museu de Zoologia da USP

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	2
MORFOLOGIA	7
CICLO DE VIDA	11
ECOLOGIA	15
DIVERSIDADE	24
TAXONOMIA E SISTEMÁTICA	26
COLETA	89
AGRICULTURA	93
CONSERVAÇÃO	96
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	98
PLATAFORMAS E LINKS	100
DECLARAÇÃO DE USO DE INTELIGÊNCIA ARTIFICIAL	101
AGRADECIMENTOS	102

INTRODUÇÃO



INTRODUÇÃO

INTRODUÇÃO

A Zona da Mata, em Minas Gerais, tem 142 municípios e abarca uma área de 35.847,2 km², com uma divisão administrativa de sete microrregiões: Cataguases, Juiz de Fora, Manhuaçu, Muriaé, Ponte Nova, Ubá e Viçosa, e a maioria das cidades que compõem essas microrregiões é pequena, com menos de 20 mil habitantes.

O nome vem da antiga Mata Atlântica que cobria a região nos séculos XVIII e XIX durante o período do ciclo do ouro. Na época do ouro, ela servia como uma barreira natural, dificultando o contrabando. Depois que as minas se esgotaram, o café virou o novo motor da economia, substituindo as florestas. Com o tempo, as grandes fazendas foram se dividindo em pequenas propriedades. Hoje, predominam minifúndios com agricultura familiar.



Figura 1: Área de cultivo de café próximo ao Parque Estadual da Serra do Brigadeiro.

Apesar dos problemas ambientais, a região tem potencial para projetos sustentáveis e coletivos. Possui um relevo dividido por mares de morros, distribuídos por toda a região, apresentando fragmentos acidentados, ondulados e montanhosos. Predominam solos do tipo latossolo vermelho-amarelo álico e o podzólico vermelho-amarelo câmbico. Segundo a



INTRODUÇÃO

classificação de W. Köppen, o clima da região é do tipo subtropical úmido (Cwa) — com inverno mais seco e verão bem chuvoso. São cerca de quatro a cinco meses sem muita chuva, ou seja, é um clima com verões quentes e úmidos, típico das regiões mesotérmicas.



Figura 2: (Esquerda) Região de Mata da Serra do Brigadeiro. (Direita) Indivíduo de *Bocydium globulare* solitário.

Muitos estudos mostram que os animais têm um papel essencial para manter o equilíbrio dos ecossistemas, ajudando na diversidade e no bom funcionamento da natureza. Mesmo assim, eles costumam ser deixados de lado, já que a maioria dos projetos de restauração foca apenas nas plantas e no solo.

A fauna, porém, é um ótimo indicador de como o ambiente está se recuperando, porque a saúde do ecossistema depende muito da presença e variedade das espécies. Observar o comportamento dos animais ajuda a entender melhor como eles interagem com as plantas e se as técnicas de restauração estão realmente funcionando.



Figura 3: Indivíduo de *Horiola picta*.



INTRODUÇÃO

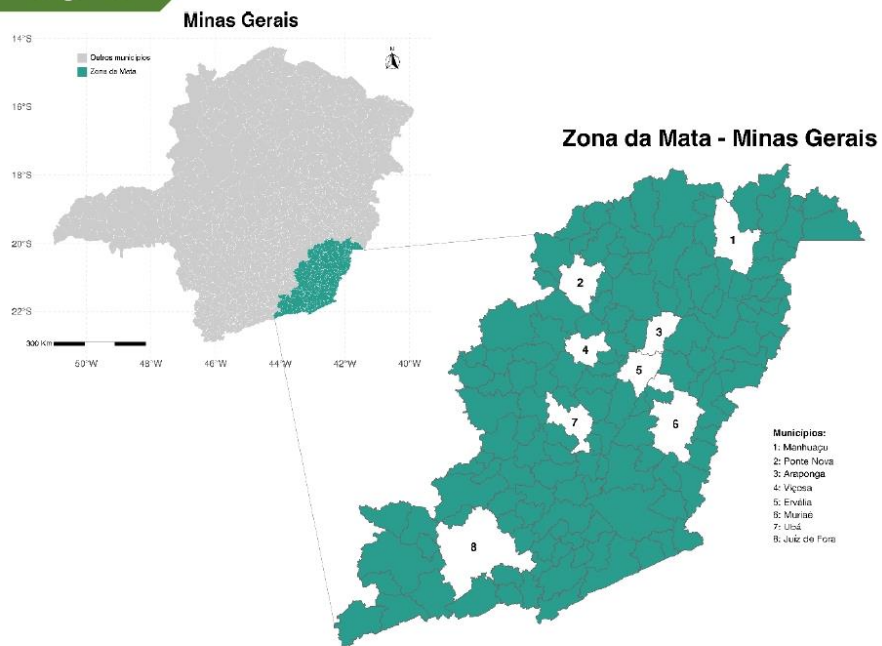


Figura 4: Mapa da região da Zona da Mata Mineira e os pontos de coleta dos insetos.



Figura 5: Área florestal do Parque Estadual da Serra do Brigadeiro.





MORFOLOGIA EXTERNA



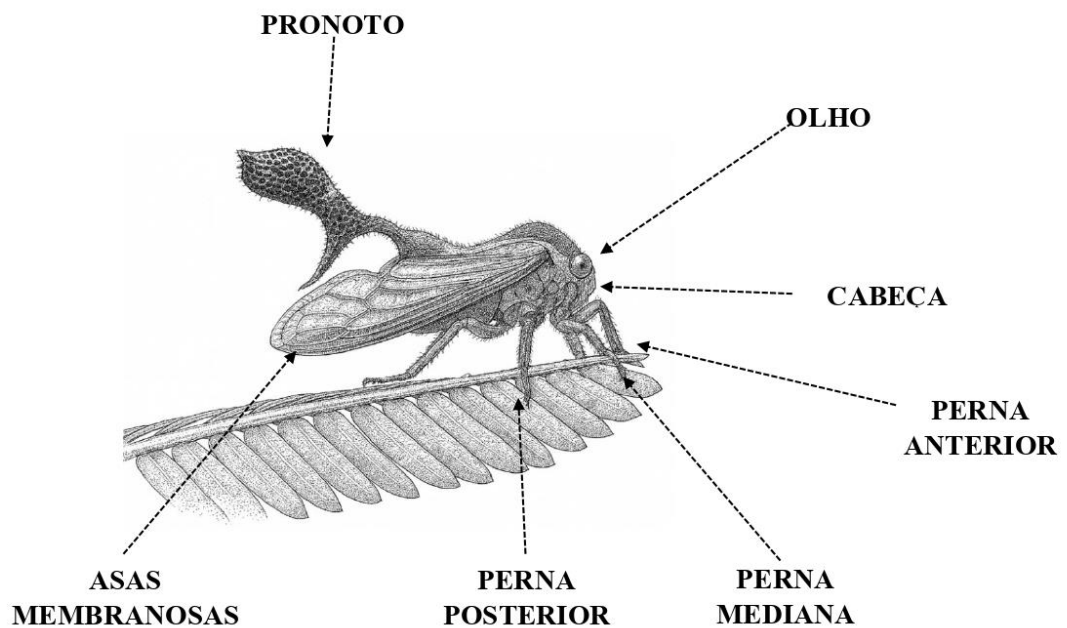
MORFOLOGIA

MORFOLOGIA ADULTOS

O corpo dos soldadinhos divide-se em cabeça, tórax e abdômen. Na cabeça encontram-se os olhos, ocelos, aparelho bucal e antenas. Os olhos são compostos e coloridos; próximo a eles, existem duas estruturas redondas que funcionam como sensores de luz para esses insetos, denominadas ocelos. A antena é curta, setácea e quase imperceptível.

O pronoto é a parte que mais se destaca nos membrácídeos. Possuem diversas formas, tamanhos e muitas vezes são confundidos com outros insetos ou estruturas vegetais.

O tórax é formado pela união de três segmentos: protórax, mesotórax e metatórax. No tórax estão inseridas as asas e as pernas. O abdômen é formado por onze segmentos, com os dois últimos modificados formando o tubo anal; o nono segmento também é modificado, formando a cápsula genital.

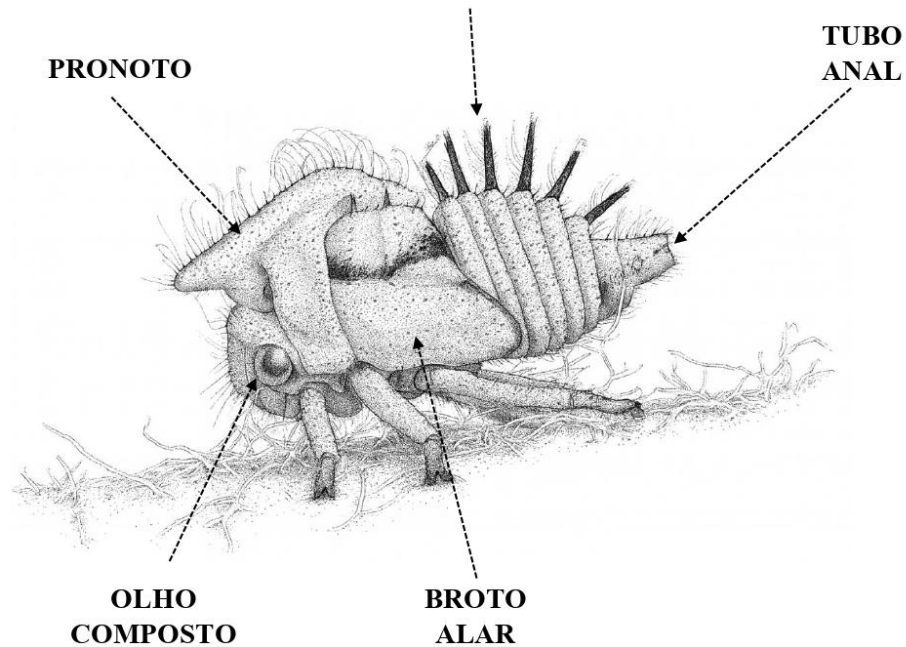


MORFOLOGIA

NINFAS

A fase jovem desses insetos é chamada de ninfa e, no caso dos membracídeos, é bem diferente da fase adulta. As ninfas passam por sucessivas mudas, deixando a carcaça (exúvia) para poderem crescer. Alguns grupos apresentam comportamento gregário, permanecendo sobre a postura e acompanhadas por adultos próximos. Devido às suas características peculiares, também são utilizadas para a identificação taxonômica da espécie, porém não existem muitos estudos acerca desse método de identificação.

ESCOLOS ABDOMINAIS



Os **escolos abdominais** são projeções cuticulares, semelhantes a espinhos ou cerdas ramificadas, que se encontram no corpo de diversos insetos em fases imaturas, especialmente nas ninfas de **Membracidae**.



MORFOLOGIA

OVOS

Os ovos costumam ser muito pequenos, de formato alongado ou ovalado, lembrando minúsculas sementes ou grãos de arroz. Geralmente apresentam cores claras, variando entre o branco leitoso e o amarelo pálido.



Figura 6: Oviposição recoberta por uma substância cerosa.



CICLO DE VIDA



CICLO DE VIDA

CICLO DE VIDA

No ciclo de vida dos membracídeos, os comportamentos de cortejo e cópula podem variar dependendo da espécie e do padrão comportamental. Em espécies solitárias, o período de reprodução, postura e eclosão dos ovos, tende a ser menor, como forma de evitar a predação das ninfas. Diferentemente, nas espécies gregárias, esse período pode ser mais prolongado.

Os mecanismos de cortejo e comunicação do macho, em várias espécies, resumem-se a vibrações no substrato e nas asas, combinando com batidas na planta, além de alguns perseguirem as fêmeas.

CÓPULA

Em todas as espécies, a cópula é realizada pelo contato entre os abdomens do macho e da fêmea. Logo depois, ocorre a inserção do órgão genital masculino no receptáculo da fêmea e a transferência dos espermatóforos (estrutura proteica com espermatozoides produzida pelo macho) para as espermatecas (estrutura feminina para o armazenamento de espermatozoides). Esse processo possui um tempo de duração indeterminado, variando entre as espécies.



Figura 7: Encontro nupcial de *Horiola picta*.

Em algumas espécies, a cópula pode durar desde alguns minutos até vinte e quatro horas.

PÓS-CÓPULA

Depois do período de cópula, determinadas espécies de soldadinhos apresentam um comportamento chamado *mate guarding*, o qual o macho permanece ao lado da sua parceira para evitar a fecundação desta por outros machos.



CICLO DE VIDA



Figura 8: Fêmeas de *Entylia carinata* protegendo seus ovos.



Figura 9: Adultos e ninfas de *Bolbonota* sp.

OVIPOSIÇÃO

Diversas espécies de membracídeos inserem sua postura de ovos no interior do tecido das plantas, mas também, existem aquelas que depositam na superfície

vegetal, e as cobrem com secreções, como forma de deixar os ovos unidos.



Figura 10: Oviposição de *Enchenopa squamigera*.

NINFAS

As ninfas são a fase intermediária do ciclo de vida dos soldadinhos. Elas podem apresentar formas e cores muito variadas, dependendo da espécie. Além disso, o período necessário para a maturação também pode ser variado.



CICLO DE VIDA



Figura 11: Diferentes espécies de ninfas de membracídeos.





ECOLOGIA

ECOLOGIA ALIMENTAÇÃO

Os membracídeos são insetos fitófagos com aparelho bucal do tipo picador-sugador, o qual utilizam para perfurar a planta hospedeira e se alimentar do conteúdo presente no floema, que contém principalmente compostos orgânicos e nitrogenados.



Figura 12: Indivíduo de *Enchenopa monocerus*.

O excesso é metabolizado e eliminado na forma de um melado, composto majoritariamente por açúcares - como sacarose e glicose - e outras substâncias orgânicas, que atraem outros insetos, como formigas.



Figura 13: (Esquerda) Indivíduos de *Cyphonia clavata* se alimentando. (Direita) Indivíduos de *Cyphonia capra* se alimentando.



ECOLOGIA

PLANTAS HOSPEDEIRAS

Várias famílias de plantas herbáceas e lenhosas, como Asteraceae, Fabaceae, Poaceae e Solanaceae, são utilizadas como hospedeiras por membracídeos.

As espécies de soldadinhos podem ser classificadas em dois grupos quanto a quantidade de gêneros de plantas em que são encontrados:

- 1- Especialistas ou monófagos: se alimentam em plantas de apenas um gênero.
- 2- Generalistas ou polífagos: se alimentam de plantas de vários gêneros.



Figura 14: Indivíduo de *Heteronotus reticulatus* associado a formigas.

PREDADORES

Os soldadinhos são fonte de alimento majoritariamente para outros artrópodes, como aranhas, e insetos, como vespas e percevejos. Os membracídeos também podem ser predados por aves, embora estes insetos representem uma pequena parte da dieta desses vertebrados.



Figura 15: Representantes de aranhas da família Salticidae.

Os Membracidae também são alvo de vespas parasitoides. Elas podem parasitar somente os ovos (famílias Mymaridae e



ECOLOGIA

Trichogrammatidae) ou os ovos e as ninfas (famílias Encyrtidae e Dryinidae) matando o hospedeiro quando concluem seu desenvolvimento.



Figura 16: Ovos de membracídeo parasitados pela vespa.

RELAÇÃO MUTUALÍSTICA

A relação ecológica entre soldadinhos e outros insetos, como formigas, abelhas e vespas, é denominada mutualismo, uma vez que entre os soldadinhos e os insetos citados há a troca de benefícios mútuos para os envolvidos.



Figura 17: (Esquerda) Indivíduos de *Membracis foliatifasciata* e formigas em associação mutualística. (Direita) Formigas alimentando-se do honeydew de *Entylia carinata*.

As principais formigas que atendem os membracídeos pertencem às subfamílias Dolichoderinae, Formicinae e Myrmicinae. O mutualismo entre essas formigas e os hemípteros consiste na seguinte troca: os

17



ECOLOGIA

soldadinhos oferecem alimento, por meio do *honeydew*, e as formigas os protegem contra predadores.

A presença das formigas na planta hospedeira reduz a herbivoria causada por insetos mastigadores, como besouros e lagartas. Entretanto, em função da proteção contra a predação oferecida aos soldadinhos, contra seus



Figura 18: Adultos de *Entylia carinata* protegendo seus ovos e sendo atendidos por uma formiga.

predadores, os danos causados por esses hemípteros à planta hospedeira são agravados, visto que a população de membracídeos tende a aumentar significativamente.

COMPORTAMENTO SOCIAL

Os membracídeos apresentam ampla variação no comportamento social, podendo ser encontrados isolados (solitários) ou em agrupamentos de ninfas, de adultos ou de ambos (gregários). Além disso, outras espécies têm comportamento subsocial. As espécies solitárias, excetuando-se os pares para reprodução, não formam grupos de dois ou mais indivíduos. Já as espécies gregárias são encontradas em grupos compostos por mais de um par reprodutivo em um mesmo lugar. O comportamento subsocial, por sua vez, manifesta-se por meio de cuidado maternal com os ovos e as ninfas, promovendo proteção e desenvolvimento da prole.



Figura 19: Agrupamento de indivíduos de *Membracis tectigera* (esquerda) e *Entylia carinata* (direita).



ECOLOGIA



Figura 20: *Paraceresa* sp. solitário em uma planta.

OVIPOSIÇÃO

Os membracídeos apresentam duas maneiras de oviposição, eles depositam seus ovos na superfície da planta, como em folhas e em caules, ou realizam a oviposição endofítica, que consiste em colocar os ovos no interior do tecido do vegetal.

Entretanto, a postura endofítica apresenta uma desvantagem em relação à superficial: a resposta defensiva da planta. Esta pode acarretar na morte dos ovos, uma vez que, para depositar os ovos, o membracídeo realiza uma ferida no vegetal.

Em certas espécies que não possuem cuidado maternal, as fêmeas, ao colocarem seus ovos, liberam um feromônio que atrai outras fêmeas com o objetivo de que elas também depositem seus ovos no mesmo local, aumentar as chances de sobrevivência da prole.

COMUNICAÇÃO



Figura 21: Superior: Danos causados pela oviposição endofítica. Inferior: Oviposição superficial de *Enchenopa concolor*.

ECOLOGIA

A comunicação entre os membracídeos apresenta diversos fins, como proteção e reprodução, e ocorre de duas formas:

- 1) **Vibração pelo substrato:** é realizada por sinais vibracionais transmitidos, principalmente, pela planta. Ocorre em diversas situações, como quando as ninfas estão sendo atacadas e emitem um sinal de ajuda, ou quando as ninfas procuram locais de alimentação onde outras ninfas já se encontram. Também pode ser usado para encontro de parceiros e cortejo.
- 2) **Sinalização química:** ocorre por meio da liberação de feromônios e é utilizada para atração de parceiros, para a reunião de fêmeas para postura de ovos, para estimular o agrupamento e para alertar sobre possíveis ataques.



Figura 22: Indivíduos de *Ennya andina*.

CUIDADO MATERNAL

O cuidado maternal em membracídeos manifesta-se como um tipo de comportamento subsocial, promovendo a defesa e o cuidado dos ovos e das ninfas. Pode haver três tipos de cuidado maternal:

Tipo 1: A fêmea permanece sobre os ovos até a eclosão ou pode deixá-los antes;



ECOLOGIA

Tipo 2: O cuidado é mais prolongado, a fêmea também fica sobre os ovos, mas os protege agressivamente de predadores e facilita a alimentação das ninfas por meio de incisões na planta;



Figura 23: Fêmea de *Horiola picta* protegendo sua postura. Fêmea de *Enchenopa squamigera* próxima aos seus ovos.

Tipo 3: Apresenta os mesmos comportamentos do segundo, porém, em vez de facilitar a alimentação das ninfas, a fêmea mantém ativamente o grupo das ninfas, movimentando-se com as ninfas pela planta.

Além da proteção dos ovos e do cuidado com ninfas, as fêmeas também apresentam comportamentos antipredadores, como o abanar das asas e movimentos agressivos. Essas ações podem ser desencadeadas por estímulos visuais, feromônios de alarme ou sinais vibracionais emitidos pelas ninfas.

PRONOTO

Os membracídeos são geralmente identificados pelo formato do pronoto, que apresenta diversas cores e diferentes aspectos morfológicos.



Figura 24: Adulto de *Guayaquila xiphias* protegendo uma ninfa.

A morfologia do pronoto varia entre as espécies e pode se assemelhar a várias estruturas, como ramos, folhas, espinhos, fezes e sementes, entre outros. Alguns autores afirmam que o pronoto pode ter relação com a biologia comportamental do inseto, estando



ECOLOGIA

associado a diferentes tipos de mecanismos, como, por exemplo: defesa da prole, mimetismo, aposematismo, camuflagem (relacionada à planta hospedeira) e funções sensoriais.

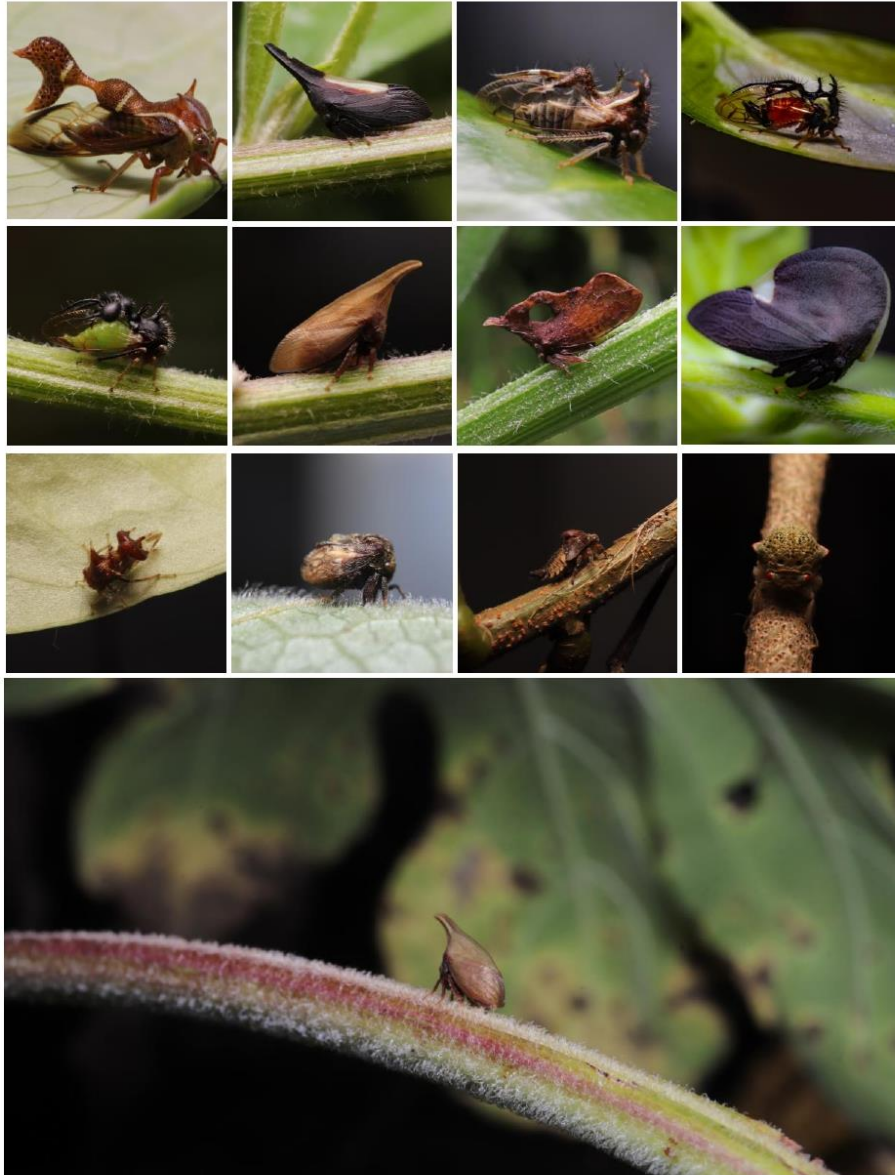


Figura 25: Variedade da morfologia do pronoto em diferentes espécies de Membracidae.

22





DIVERSIDADE

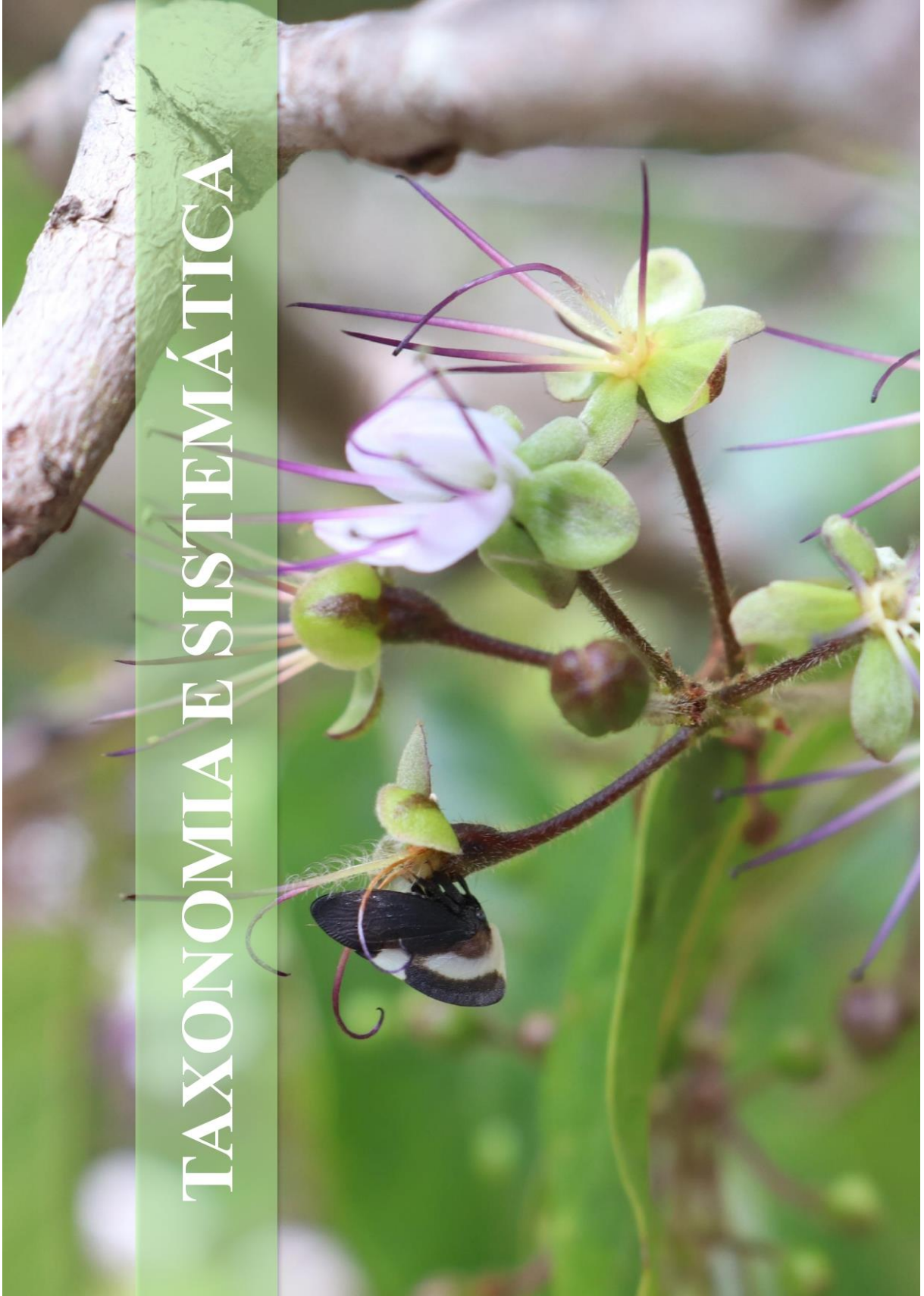
DIVERSIDADE

Os membracídeos são insetos bastante diversos morfologicamente, principalmente devido às formas que o pronoto desses animais pode assumir, apresentando cores e aspectos variados.

Esses insetos são encontrados em praticamente todo o planeta, exceto nas regiões polares. Entretanto, a maior concentração desses indivíduos ocorre na região Neotropical, que abrange a América do Sul, a América Central e o Caribe.

Os soldadinhos pertencem à família Membracidae, a qual é dividida em nove subfamílias: Centronodinae Deitz, 1975, Centrotinae Amyot & Serville, 1843, Daminae Amyot & Serville, 1843, Endoiastinae Deitz & Dietrich, 1993, Heteronotinae Goding, 1926, Membracinae Rafinesque, 1815, Nicomiinae Haupt, 1929, Smiliinae Stål, 1866 e Stegaspidae Haupt, 1929. Além disso, são agrupados em mais de 400 gêneros e em mais de 3.500 espécies, no Brasil já foram registradas mais de 700 espécies em cerca de 124 gêneros.





TAXONOMIA E SISTEMÁTICA

TAXONOMIA

TAXONOMIA E SISTEMÁTICA PANORAMA TAXONÔMICO E DIVERSIDADE DE MEMBRACIDAE

A família Membracidae apresenta uma diversidade impressionante. Essa vasta biodiversidade está organizada em nove subfamílias, com características morfológicas e comportamentais distintas.

SUBFAMÍLIAS E SUAS CARACTERÍSTICAS

A maior dessas divisões é a Centrotinae, que se destaca pelo corpo robusto, pronoto altamente desenvolvido (frequentemente com espinhos supra-umerais) e uma constante associação com formigas. Outro grupo de grande relevância é a Smiliinae, a segunda maior subfamília, que exhibe uma morfologia de pronoto bastante diversa, variando de chifres supra-umerais a mimetismos que se assemelham a formigas.

Subfamílias

Centrotinae: Ao contrário da maioria, o pronoto não cobre totalmente o escutelo (uma placa triangular no dorso). É a marca registrada do grupo.

Darninae: possui pronoto expandido lateralmente, recobrando quase todo o corpo. Geralmente, seus indivíduos são solitários, com formas achatadas e, por vezes, chifres supra-umerais.

Endoiastinae: Composta por indivíduos de pequeno porte e corpo simples, possuem o pronoto pouco desenvolvido e não apresentam mutualismo com formigas.

Heteronotinae: Exibe um pronoto altamente modificado, que pode ser globular (como em *Anchistrotus beskii*) ou longo verticalmente com espinhos (como em *Heteronotus reticulatus*).

Membracinae: Notável pelo comportamento majoritariamente gregário e cuidado maternal. Estão quase sempre associados a formigas mutualísticas.



TAXONOMIA

Nicomiinae: Caracteriza-se por um pronoto menos ornamentado, que cobre apenas a porção anterior do corpo.

Stegaspidinae: Com pronoto geralmente elevado e formas ornamentadas, seus indivíduos são predominantemente solitários e sem associação com formigas.

Centronodinae: Caracterizam-se por um pronoto com textura rugosa, muitas vezes apresentando "nós" ou protuberâncias ásperas.

Tribos

Subfamília	Tribos Associadas
Centrotinae	Beaufortianini, Boccharini, Boocerini, Centrocharesini, Centrodontini, Centrotini, Centrotypini, Choucentrini, Ebhuloidesini, Gargarini, Hysauchenini, Leptobelini, Leptocentrini, Maarbarini, Microremini, Monobelini, Nessorhinini, Oxyrhachini, Pieltainellini, Platycentrini, Terentiini, Xiphopoeini
Nicomiinae	Nicomiini
Darninae	Darnini, Cymbomorphini, Hyphinoini, Procyrtini
Smiliinae	Smiliini, Amastrini, Acutalini, Ceresini, Polyglyptini, Telamonini, Micrutalini, Quadrinareini, Thuridini, Tragopini
Membracinae	Hypsoprurini, Aconophorini, Membracini, Talipedini e Hoplophorionini
Heteronotinae	Heteronotini
Stegaspidinae	Stegaspidini
Centronodinae	Centronodini
Endoiastinae	Endoiastini



Anchistrotus beskii

Buckton, 1902

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS ANCHISTROTUS BESKII

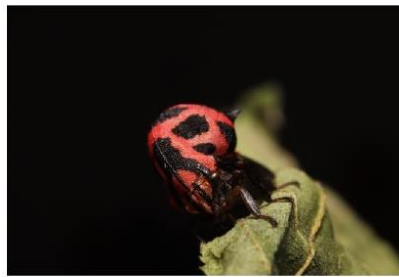
O pronoto de *Anchistrotus beskii* (1) apresenta aspecto globular em forma de capuz, sendo bastante volumoso, oco e cobrindo todo o corpo do inseto. Na porção posterior, apresenta três espinhos: um maior na região mediana e dois menores (2), um de cada lado. O pronoto pode ser monocromático ou apresentar manchas pretas, variando entre as colorações vermelha, laranja, amarela ou preta.

**2. CLASSIFICAÇÃO**

Animalia
 Arthropoda
 Insecta
 Hemiptera
 Membracidae
 Heteronotinae
Anchistrotus

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

A espécie *Anchistrotus beskii* apresenta interação com algumas espécies das duas famílias de himenópteros: Apidae e Formicidae.



28



4. ECOLOGIA

Essa espécie apresenta comportamento subsocial, manifestado na forma de cuidado dos ovos pelas fêmeas. Além disso, eles também são insetos gregários, tanto adultos quanto ninfas. Como estratégia de defesa, os membracídeos desse gênero podem desprender o seu pronoto em momentos de estresse. Quanto às características reprodutivas, *A. beskii* apresenta dimorfismo sexual: os machos menores e possuem coloração distinta das fêmeas.

5. PLANTA ASSOCIADA

Anchistrotus beskii foi encontrado em plantas de apenas duas famílias: Fabaceae e Urticaceae.



Urticaceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

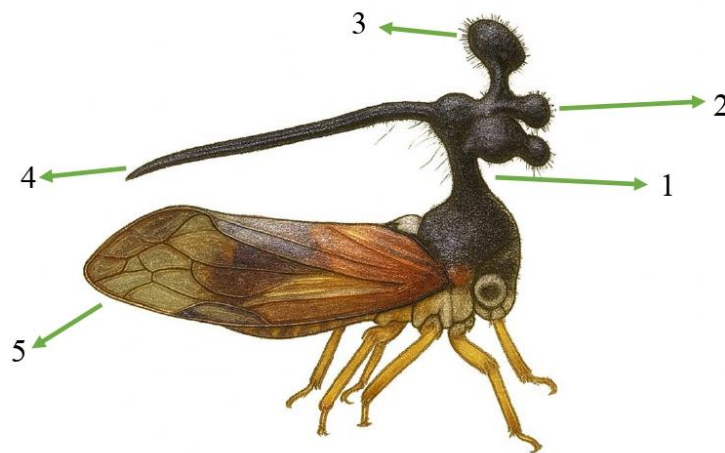
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Acre, Amazonas, Pará, Mato Grosso, Espírito Santo, Rio de Janeiro e Minas Gerais.



Bocydium globulare
(Fabricius, 1803)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *BOCYDIUM GLOBULARE*

O pronoto de *Bocydium globulare* apresenta uma pequena extensão vertical (1) na porção anterior, com quatro esferas no topo: duas frontais (2) e duas laterais com um fino espinho em cada (3). Além disso, possui uma longa e fina extensão horizontal que tem o comprimento de todo o corpo (4). A coloração do pronoto varia entre marrom e preto e suas asas (5) são grandes, transparentes e com detalhes em preto.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Stegaspidinae
Bocydium

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Bocydium globulare não foi observado em associação mutualística com formigas.



30



4. ECOLOGIA

Os indivíduos de *B. globulare* são solitários quando adultos, mas pode ser encontrado mais de um inseto disperso na mesma planta. Eles apresentam ótimas estratégias de camuflagem por conta do pronoto, que se assemelha a sementes e a outros insetos, como formigas. Pouco se sabe sobre o ciclo de vida dessa espécie, visto que suas ninfas também apresentam excelentes estratégias de camuflagem.

5. PLANTA ASSOCIADA

As famílias Asteraceae, Clusiaceae, Melastomataceae, Salicaceae e Solanaceae estão entre as plantas que hospedam esses membracídeos.



Asteraceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Acre, Amazonas, Bahia, Espírito Santo, Pará, Rio de Janeiro, São Paulo, Minas Gerais, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul.



Bolbonota melaena
(Germar, 1835)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *BOLBONOTA MELAENA*

Os indivíduos de *Bolbonota melaena* são pequenos e apresentam o pronoto (1) com formato globular e rugoso, não possui nenhum adorno marcante, além da sua textura. Essa estrutura tem a mesma cor do corpo do inseto, a qual varia entre marrom-escuro e preto. As asas (2) são pequenas e discoidais, seguindo o mesmo padrão de cor do restante do indivíduo.

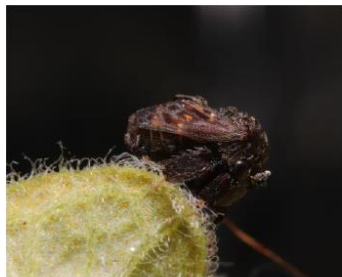


2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Bolbonota

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Bolbonota melaena apresenta relação mutualística com as seguintes subfamílias de formigas: Formicinae, Myrmicinae, Dolichoderinae e Ponerinae.



32



4. ECOLOGIA

Os indivíduos de *Bolbonota* podem ser encontrados tanto em agrupamentos quanto solitários. As fêmeas desse gênero podem depositar seus ovos na superfície da planta ou no interior do tecido vegetal, e ao depositá-los, elas os cobrem com uma secreção branca e pegajosa e os abandonam após a oviposição. Há espécies que podem ter os ovos parasitados por vespas da família Mymaridae.



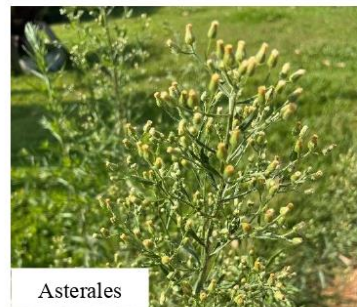
5. PLANTA ASSOCIADA

Essa espécie é hospedada em plantas das seguintes ordens:

Sapindales, Magnoliales,
Asterales, Boraginales,

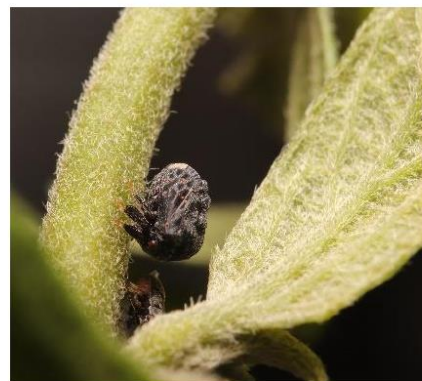


Casuarinales, Malpighiales,
Fabales, Laurales, Liliales,
Malvales, Ericales, Myrtales,
Piperales, Poales, Proteales,
Rosales, Gentianales, Solanales.



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

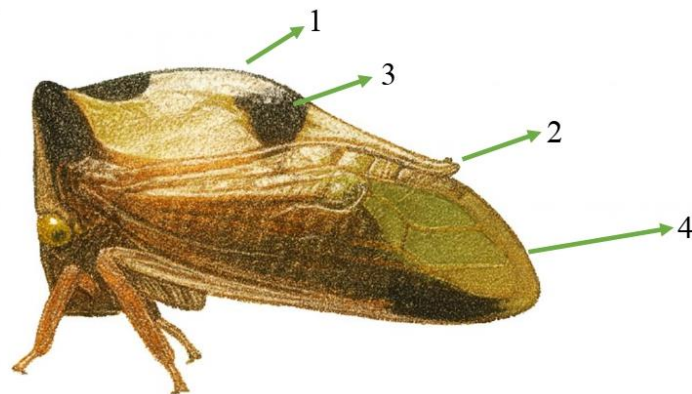
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Acre, Bahia, Mato Grosso, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Minas Gerais, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul.



Nassunia sp.

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS NASSUNIA

O pronoto (1) dos indivíduos de *Nassunia* é liso e geralmente não apresenta ornamentação; possui pequenos chifres e apresenta a porção final pontiaguda (2). A coloração varia bastante, desde tons de verde a tons de marrom, podendo haver algumas manchas (3) mais claras ou pretas. Suas asas (4) são bastante visíveis devido ao seu grande tamanho e à extensão robusta do pronoto.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
 Arthropoda
 Insecta
 Hemiptera
 Membracidae
 Smiliinae
 Ceresa

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Nassunia não apresenta associação mutualística com formigas. Entretanto, algumas espécies apresentam mutualismo com vespas da subfamília Polistinae.



34



4. ECOLOGIA

Quanto ao comportamento social, esses membracídeos são solitários, quando adultos. Suas ninfas são difíceis de encontrar, visto que se alimentam nas regiões basais das folhas; a oviposição, por sua vez é superficial e, realizada na base dos entrenós das plantas. Ao se alimentarem, esses insetos realizam cortes em forma de anel que podem causar danos a culturas, como berinjela e batata, embora não sejam considerados pragas de grande importância taxonômica.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos se hospedam nas seguintes famílias de plantas: Convolvulaceae, Fabaceae, Lauraceae, Poaceae e Solanaceae.



Lauraceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Acre, Amazonas, Pará, Rondônia, Bahia, Ceará, Maranhão, Paraíba, Goiânia, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Espírito Santo, Minas Gerais, São Paulo, Paraná e Rio Grande do Sul

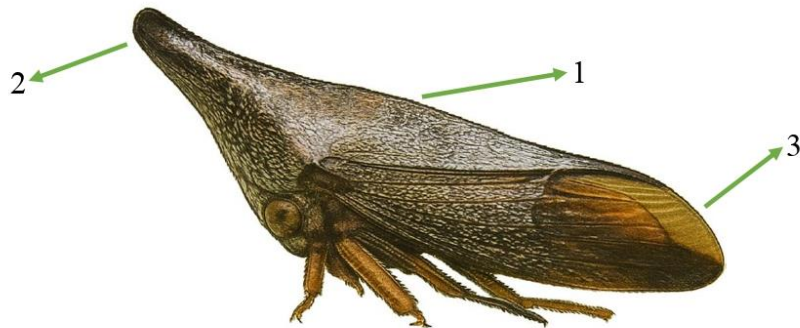


Calloconophora furcata
Dietrich, 1991

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS CALLOCONOPHORA

FURCATA

O pronoto (1) de *Calloconophora furcata* é fino e recobre o corpo posteriormente e na região frontal apresenta um pequeno chifre (2) com a ponta abaulada. Apresenta coloração em tons escuros, com uma mistura de pontilhados cinzas e linhas pretas e marrons. As asas (3) desses indivíduos são metade opaca da mesma cor do restante do corpo, e metade amarelo translúcidos.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Calloconophora

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Calloconophora furcata apresenta relação mutualística com a subfamília Formicinae.

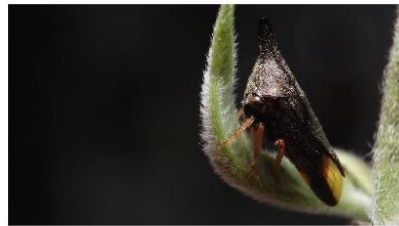


4. ECOLOGIA

Esses indivíduos apresentam comportamento subsocial. As fêmeas, ao depositarem seus ovos, cobrem-os com uma substância branca e permanecem sobre eles até a eclosão. Após o nascimento das ninfas, a mãe continua cuidando delas, protegendo-as contra predadores ao abanar suas asas e bater suas pernas.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esse membracídeo apresenta associação com as seguintes famílias de plantas: Anacardiaceae, Annonaceae, Araliaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Melastomataceae, Meliaceae, Piperaceae, Sterculiaceae e Tiliaceae.



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

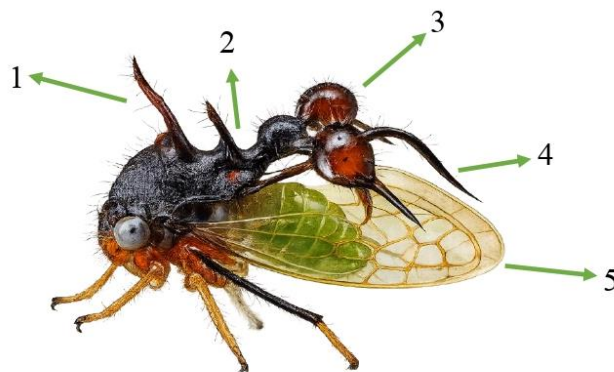
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Bahia, Ceará, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo e Paraná.



Cyphonia clavata
(Fabricius, 1787)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *CYPHONIA CLAVATA*

Os indivíduos de *Cyphonia clavata* possuem um pronoto pontuado, de coloração geral negra e abdome verde. A região anterior (1) do pronoto apresenta processos curvados para a frente e para os lados, enquanto a região posterior (2) possui ramos laterais fortemente dilatados e globosos (3), terminando em espinhos delgados e longos (4). As asas (5) desses indivíduos são totalmente transparentes, sendo possível visualizar o abdome verde através delas.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Smiliinae
Cyphonia

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Não foi visto em associação mutualística com insetos.



4. ECOLOGIA

Os indivíduos de *Cyphonia clavata* são solitários quando adultos, mas pode ser encontrado mais de um inseto disperso na mesma planta. Eles apresentam ótimas estratégias de camuflagem por conta do pronoto, que se assemelha a formigas, uma forma de evitar predadores. Pouco se sabe sobre o ciclo de vida desses indivíduos, visto que suas ninfas também possuem excelentes estratégias de camuflagem.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos são encontrados nas seguintes famílias de plantas: Asteraceae, Cannabaceae, Clusiaceae, Melastomataceae, Salicaceae, Solanaceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae, Goupiaceae, Hypericaceae, Onagraceae e Moraceae.



Asteraceae



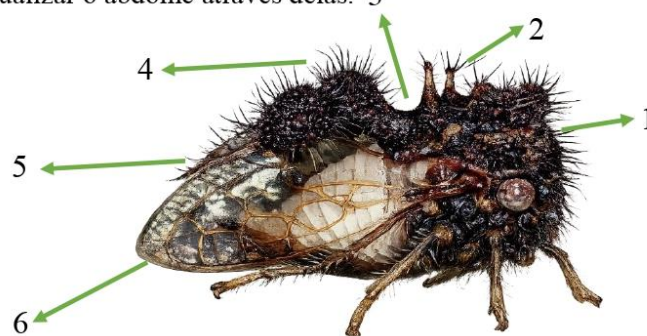
6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Amazonas, Acre, Pará, Paraíba, Goiás, Mato Grosso, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul.

Cyphonia clavigera
(Fabricius, 1803)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *CYPHONIA CLAVIGERA*

A espécie *C. clavigera* possui um pronoto verrugoso (1), com duas manchas na cabeça (2), coloração geral escura e um abdome mais claro. A porção mais próxima à cabeça (3) apresenta formato curvado. Na região mediana do pronoto, localizam-se duas pequenas elevações verticais (4), enquanto na porção posterior há dois ramos dilatados terminados em espinhos finos (5). Estes membracídeos apresentam asas transparentes (6), sendo possível visualizar o abdome através delas.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Smiliinae
Cyphonia

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Não foi visto em associação mutualística com insetos.



4. ECOLOGIA

Os indivíduos de *Cyphonia clavigera* não possuem o hábito gregário, sendo encontrados apenas indivíduos solitários. Por serem cobertos por muitas cerdas e apresentarem coloração escura, são frequentemente confundidos com formigas. Além disso, são ágeis e costumam ser encontrados próximos às regiões meristemáticas das plantas hospedeiras.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos utilizam como hospedeiras plantas das seguintes famílias: Asteraceae, Cannabaceae, Clusiaceae, Melastomataceae, Salicaceae, Solanaceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae, Goupiaceae, Hypericaceae, Onagraceae e Moraceae.



Asteraceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

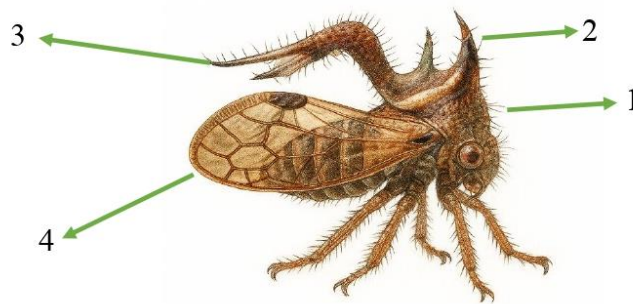
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Amazonas, Acre, Pará, Paraíba, Mato Grosso, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul.



Cyphonia capra
(Burmeister, 1833)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *CYPHONIA CAPRA*

A espécie *C. capra* possui uma coloração castanho-ferrugínea, com o torác castanho-claro e um pronoto (1) repleto de ornamentações. A região anterior do pronoto possui dois longos chifres cônicos (2), com alguns ramos convergentes, enquanto o ramo posterior é trifurcado, grosso e ligeiramente afilado na porção terminal (3). As asas (4) desses indivíduos também são transparentes, possibilitando a visualização do abdome.

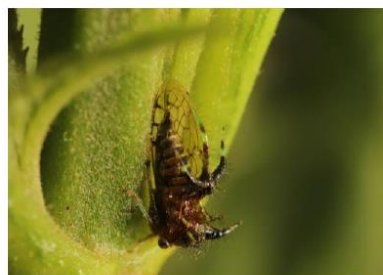


2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Smiliinae
Cyphonia

3. ASSOCIAÇÃO COM FORMIGAS

Não foi visto em associação mutualística com insetos.



4. ECOLOGIA

Os indivíduos de *Cyphonia capra* possuem um pronoto altamente ornamentado, caracterizado por processos espinhosos que frequentemente atuam como estratégia de mimetismo (visto que algumas espécies se assemelham a formigas de modo a afastar predadores). Não foram encontrados indivíduos gregários, tratando-se, portanto, de uma espécie solitária.



5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos vivem nas plantas das seguintes famílias: Fabaceae, Asteraceae, Cannabaceae, Melastomataceae e Solanaceae.



Asteraceae

6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Pará, Bahia, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Rio Grande do Norte, Minas Gerais, Paraná.



Cyphonia trifida
(Fabricius, 1787)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *CYPHONIA TRIFIDA*

Os indivíduos de *Cyphonia trifida* possuem o pronoto de coloração geral negra com manchas amarelas de cada lado (1), e abdome vermelho. A região anterior do pronoto apresenta formato curvado e verrugoso, além de possuir dois chifres expandidos horizontalmente (2). A porção posterior, por sua vez, possui um ramo trifurcado, fino e afilado (3) na região terminal. Assim como os demais indivíduos do gênero, também apresentam asas transparentes (4).



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Smiliinae
Cyphonia

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Não foi visto em associação mutualística com insetos.



44



4. ECOLOGIA

Cyphonia trifida é reconhecida pelo seu mimetismo impressionante. Para um predador, seu pronoto não se assemelha a uma presa, mas sim com a uma formiga ou a um fragmento de detrito vegetal seco e espinhoso. A sobrevivência dessa espécie baseia-se em duas estratégias principais: alimentação especializada e defesa visual. Além disso, apresenta comportamento social solitário.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos vivem nas seguintes famílias de plantas: Asteraceae, Cannabaceae, Clusiaceae, Melastomataceae, Salicaceae e Solanaceae.



Asteraceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

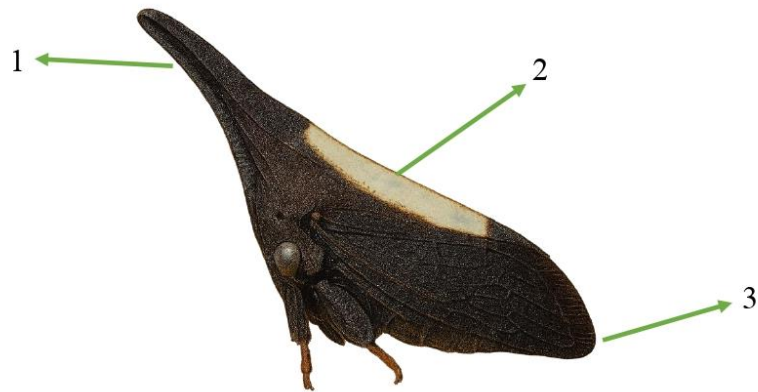
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Acre, Pará, Paraíba, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina.



Enchenopa albidorsa
(Fairmaire, 1846)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *ENCHENOPA ALBIDORSA*

O pronoto de *Enchenopa albidorsa* apresenta um chifre longo (1) e uma grande mancha alongada branca que cobre a maior parte do dorso (2). A coloração, tanto do corpo quanto do pronoto, (exceto a mancha), é preta ou marrom-escura. As asas ficam totalmente expostas, mas se camuflam por apresentarem a mesma cor que o restante do corpo do inseto (3).

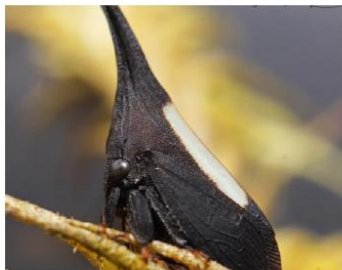


2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Enchenopa

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Enchenopa albidorsa possui associação com formigas das subfamílias Formicinae e Myrmicinae.



4. ECOLOGIA

Quanto ao comportamento social, *E. albidorsa* forma agrupamentos somente na fase de ninfa, sendo os adultos normalmente solitários. O cuidado maternal, é reduzido, limitando-se à proteção dos ovos, ou mesmo ausente. Além disso, essa espécie apresenta dimorfismo sexual; sendo os machos menores e com cornes reduzidos, enquanto as fêmeas são maiores. Ademais, os ovos desse membracídeo podem ser parasitados por vespas das famílias Mymaridae e Trichogrammatidae.

5. PLANTA ASSOCIADA

Essa espécie de membracídeo foi observado em três famílias de plantas: Clusiaceae, Melastomataceae e Piperaceae.



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

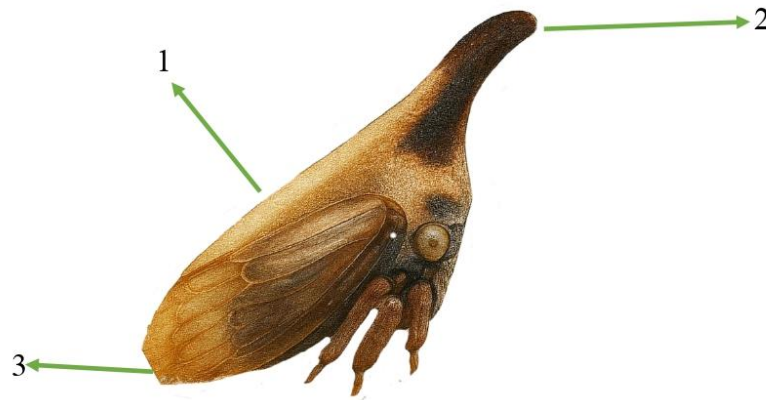
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Amazonas, Acre, Minas Gerais, Rio de Janeiro e Rio Grande do Sul.



Enchenopa brasiliensis
Strümpel & Strümpel, 2007

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *ENCHENOPA BRASILIENSIS*

Enchenopa brasiliensis apresenta o pronoto (1) colorido de marrom-claro, e com o chifre característico deste gênero (2) apresentando coloração mais escura e curvatura para frente. Algumas regiões das asas (3) apresentam tons mais escuros que o restante do corpo, embora predomine a mesma coloração do pronoto; o abdome é negro.

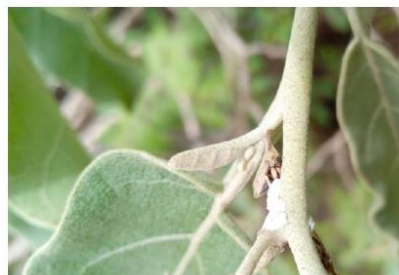


2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Enchenopa

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Enchenopa brasiliensis possui associação com formigas das subfamílias Formicinae e Myrmicinae.



4. ECOLOGIA

Essa espécie apresenta comportamento gregário, ou seja, é encontrada em grupos de indivíduos. Além disso, possui cuidado maternal com as ninfas, permanecendo perto delas para protegê-las. Esses soldadinhos possuem dimorfismo sexual, no qual as fêmeas são maiores do que os machos.

5. PLANTA ASSOCIADA

Essa espécie vive somente plantas da família Solanaceae.



Solanaceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Distrito Federal, Goiás e Minas Gerais.



Enchenopa concolor
(Fairmaire, 1846)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *ENCHENOPA CONCOLOR*

Enchenopa concolor apresenta o pronoto (1) semelhante ao das demais espécies de *Enchenopa*: com um longo chifre frontal, que no caso de *E. concolor* possui a ponta preta (2), e uma fina camada clara na parte posterior. A coloração do pronoto mescla tons de verde, amarelo e marrom, e suas asas (3), bastante evidentes, possuem cor marrom.

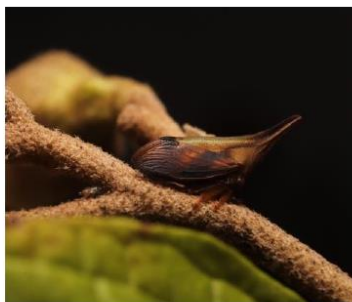


2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Enchenopa

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Enchenopa concolor possui associação mutualística com as seguintes subfamílias de formigas: Myrmicinae e Formicinae.



50



4. ECOLOGIA

Sobre o comportamento social de *Enchenopa concolor*, essa espécie é solitária quando adulta, podendo haver agrupamentos de ninfas. Na maioria dos casos, não apresenta cuidado maternal; contudo, já foi observada a guarda dos ovos pela fêmea. Apresentam dimorfismo sexual, sendo o macho menor que a fêmea e, geralmente, não possui a ponta do chifre do pronoto preta.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esta espécie de membracídeo vive em plantas das seguintes famílias: Loranthaceae, Clusiaceae, Fabaceae e Solanaceae.



Fabaceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

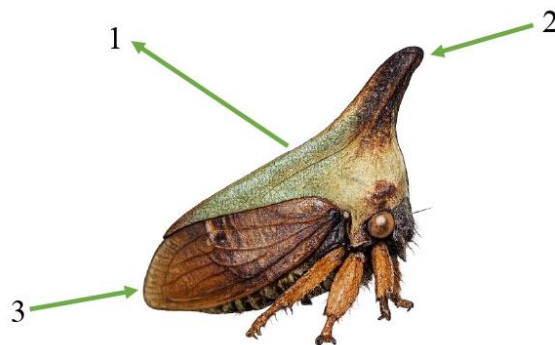
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Minas Gerais, Rio de Janeiro, Acre, Rio Grande do Sul e Paraíba.



Enchenopa gracilis
(Germar, 1821)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *ENCHENOPA GRACILIS*

Os indivíduos de *Enchenopa gracilis* apresentam o mesmo padrão do pronoto (1) do gênero; contudo, seu chifre frontal é mais curto (2) e de coloração diferente do restante da estrutura, sendo o chifre de cor marrom e o restante em tons de verde. Suas asas (3) são de coloração marrom-claro e bem aparentes, visto que o pronoto é pequeno na parte posterior.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Enchenopa

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Enchenopa gracilis possui associação mutualística com as seguintes subfamílias de formigas: Myrmicinae e Formicinae.



52



4. ECOLOGIA

Assim como os demais representantes do gênero, *E. gracilis* normalmente apresenta comportamento solitário quando adulto, podendo em alguns casos formar pequenos agrupamentos, e não apresenta cuidado maternal. Eles apresentam dimorfismo sexual, sendo que a fêmea possui um chifre maior e de ponta curvada, e o macho, um chifre curto e de ponta abaulada. Os ovos dessa espécie podem ser alvo de vespas parasitoides da família Mymaridae.

5. PLANTA ASSOCIADA

Enchenopa gracilis vive nas plantas das seguintes famílias: Malpighiaceae, Fabaceae, Asteraceae e Myrtaceae.



Malpighiaceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

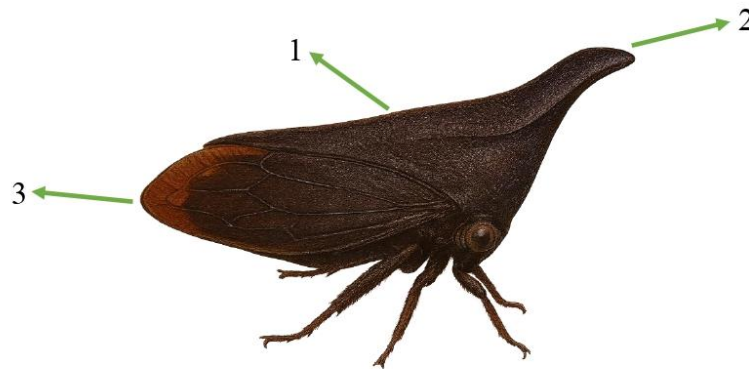
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Minas Gerais, São Paulo e Paraíba.



Enchenopa monoceros
(Germar, 1821)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *ENCHENOPA MONOCEROS*

O pronoto (1) de *Enchenopa monoceros* é semelhante ao das demais espécies de *Enchenopa*, apresentando um chifre frontal (2) e sendo fino na parte posterior. O que diferencia esta espécie é a sua coloração totalmente escura, em tons de marrom, sem manchas no pronoto, e a ponta traseira de suas asas com uma mancha mais clara (3).



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Enchenopa

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Esta espécie de *Enchenopa* possui mutualismo com formigas das seguintes subfamílias: Dolichoderinae, Myrmicinae e Ponerinae.



4. ECOLOGIA

Quanto ao comportamento social, os indivíduos de *Enchenopa monoceros*, quando adultos, são encontrados sozinhos em suas plantas hospedeiras; já as ninfas podem ser vistas em agrupamentos. As fêmeas apresentam cuidado maternal, tanto com os ovos quanto com as ninfas, defendendo ambos contra predadores. Além disso, essa espécie apresenta dimorfismo sexual, com a fêmea apresentando o pronoto frontal maior que o do macho.



5. PLANTA ASSOCIADA

Esse membracídeo tem associação com plantas das seguintes famílias: Fabaceae, Rosaceae, Salicaceae, Betulaceae, Loranthaceae e Fagaceae.



Loranthaceae

6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro e Rio Grande do Sul.



55



Enchenopa squamigera
(Linnaeus, 1758)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *ENCHENOPA SQUAMIGERA*

O pronoto (1) de *Enchenopa squamigera* também apresenta o chifre característico do gênero. Os indivíduos apresentam tanto o chifre quanto o restante do pronoto na mesma coloração, em tons de verde e marrom; além disso, o chifre (2) é pequeno e com a ponta curvada. Suas asas (3) são praticamente transparentes, sendo possível observar seu abdome através delas.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Enchenopa

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Enchenopa squamigera apresenta relação mutualística com formigas das subfamílias Formicinae e Myrmicinae.



4. ECOLOGIA

Em relação ao comportamento social, essa espécie de *Enchenopa* costuma ser solitária quando adulta; porém, as ninfas estabelecem agrupamentos, visto que as fêmeas só apresentam cuidado maternal com os ovos. Além disso, *E. squamigera* também apresenta dimorfismo sexual, sendo os machos menores que as fêmeas. Os ovos dessa espécie podem ser parasitados por vespas da família Mymaridae.

5. PLANTA ASSOCIADA

Essa espécie de Membracidae vive em plantas das famílias: Clusiaceae, Asteraceae e Fabaceae.



Fabaceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

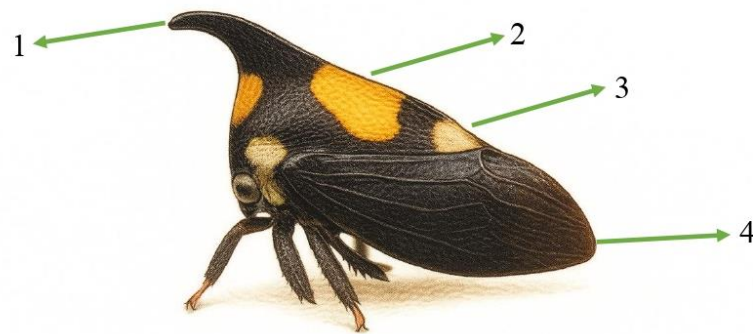
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Acre, Paraíba, Espírito Santo, Minas Gerais.



Enchophyllum quinquemaculatum
(Fairmaire, 1846)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *ENCHOPHYLLUM* *QUINQUEMACULATUM*

Enchophyllum quinquemaculatum apresenta o pronoto (1) com coloração preta, possuindo manchas amarelas (2) acima dos olhos e na região mediana, e manchas brancas (3) na lateral dos olhos e na extremidade terminal. Além disso, apresenta um pequeno chifre curvo na ponta do pronoto. As asas (4) desses indivíduos também são pretas e totalmente expostas.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Enchophyllum

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Não foi observado associação mutualística com insetos.



4. ECOLOGIA

Os indivíduos dessa espécie de membracídeo foram observados sozinhos em suas plantas hospedeiras; porém, há relatos sobre agregações dessa espécie. Além disso, eles apresentam dimorfismo sexual, no qual os machos geralmente são menores e podem apresentar o chifre ligeiramente menor do que o das fêmeas.



5. PLANTA ASSOCIADA

Essa espécie vive nas plantas das seguintes famílias: Asteraceae, Casuarinaceae, Combretaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Passifloraceae, Rosaceae e Solanaceae.



Asteraceae

6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Amazonas, Alagoas, Ceará, Pernambuco, Mato Grosso, Espírito Santo, Rio de Janeiro, Paraná, Santa Catarina e Minas Gerais.



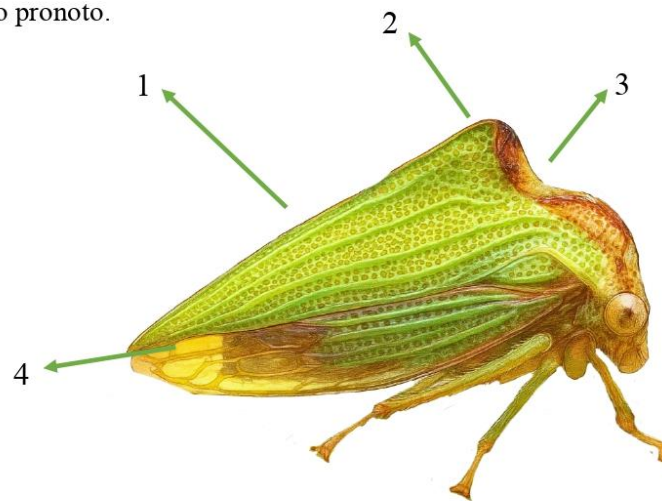
59



Ennya andina
Sakakibara, 1996

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *ENNYA ANDINA*

O pronoto (1) de *Ennya andina* recobre todo o corpo, possuindo uma fina extensão na porção posterior, uma pequena elevação na parte mediana (2) e, na região anterior, um formato abaulado (3). Geralmente a coloração é verde ou marrom, apresentando algumas manchas nas mesmas cores. Suas asas (4) são transparentes apenas na porção distal, ficando a metade basal coberta pelo pronoto.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Smiliinae
Ennya

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Ennya andina possui associação mutualística com formigas da subfamília Formicinae.



60



4. ECOLOGIA

Quanto ao comportamento social, os indivíduos de *Ennya andina* são gregários. As fêmeas tendem a depositar seus ovos em grupo e a oviposição é do tipo endofítica, além disso, apresentam comportamento subsocial, permanecendo sobre os ovos e cuidando das ninfas, entretanto podem abandoná-los a qualquer momento. As fêmeas também podem protegê-los contra predadores batendo as asas. Os ovos dessa espécie podem ser parasitados por vespas das subfamílias Mymaridae e Encyrtidae.



5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos vivem nas plantas das seguintes famílias: Papaveraceae, Fabaceae e Solanaceae.



Fabaceae

6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Minas Gerais, Espírito Santo e São Paulo.



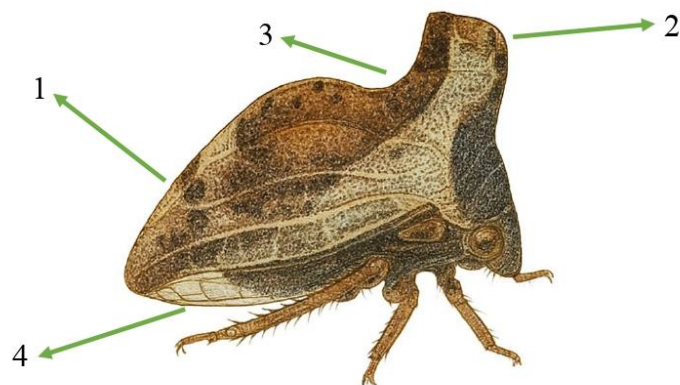
61



Entylia carinata
(Forster, 1771)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *ENTYLIA CARINATA*

O pronoto (1) de *Entylia carinata* apresenta uma grande variação na cor e nos padrões, podendo ter vários tons de marrom, cinza, bege e preto. Na porção anterior o pronoto apresenta uma crista (2), larga lateralmente, e na região mediana há uma pequena elevação abaulada (3). São indivíduos pequenos e com pronoto fino, com asas (4) transparentes, as quais ficam quase totalmente coberta pelo pronoto.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Smiliinae
Entylia

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

A espécie *Entylia carinata* apresenta relação mutualística com as formigas das subfamílias Formicinae, Myrmicinae e Ponerinae.



4. ECOLOGIA

As fêmeas de *Entylia carinata* apresentam comportamento subsocial, permanecendo sobre os ovos, cuidando das ninfas e protegendo-as contra predadores. Ademais, os indivíduos dessa espécie são gregários e apresentam oviposição endofítica nos caules da planta.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos vivem nas plantas das seguintes famílias: Asteraceae, Betulaceae, Fagaceae, Juglandaceae, Caprifoliaceae, Amaranthaceae, Polygonaceae, Euphorbiaceae, Passifloraceae, Saliaceae, Fabaceae, Lauraceae, Onagraceae, Pinaceae, Rosaceae, Ulmaceae e Solanaceae.



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

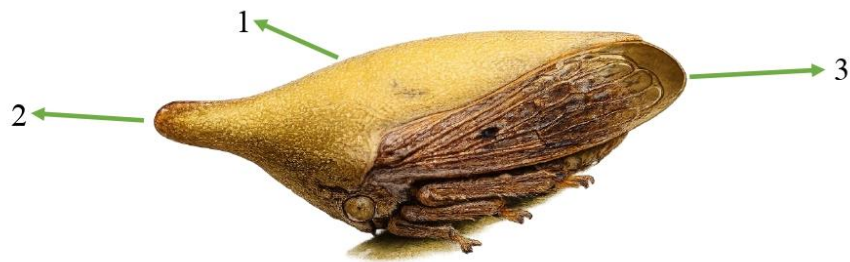
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, Bahia e Paraíba.



Guayaquila xiphias
(Fabricius, 1803)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *GUAYAQUILA XIPHIAS*

O pronoto (1) de *Guayaquila xiphias* tem coloração verde-musgo, a qual é uniforme; quanto à morfologia, apresenta apenas pequeno chifre com ponta abaulada na parte frontal (2), sendo o restante sem nenhuma elevação. As asas (3) desses indivíduos são metade transparentes e metade opacas, sendo totalmente expostas.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Guayaquila

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

A espécie *Guayaquila xiphias* apresenta relação mutualística com as formigas das subfamílias Formicinae e Ponerinae.



4. ECOLOGIA

Quanto ao comportamento social, esses indivíduos são gregários e as fêmeas apresentam cuidado maternal, permanecendo sobre os ovos e cuidando das ninfas, além de protegê-los contra predadores, abanando as asas. As formigas associadas também podem protegê-los contra os predadores.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos vivem nas plantas das seguintes ordens: Sapindales, Magnoliales, Apiales, Malvales, Asterales, Brassicales, Malpighiales, Myrtales, Fabales, Fagales, Laurales, Santalales, Caryophyllales, Piperales, Poales, Proteales, Rosales, Gentianales, Ericales e Solanales.

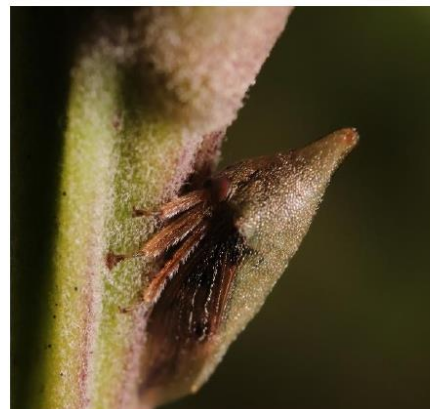


Asterales



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

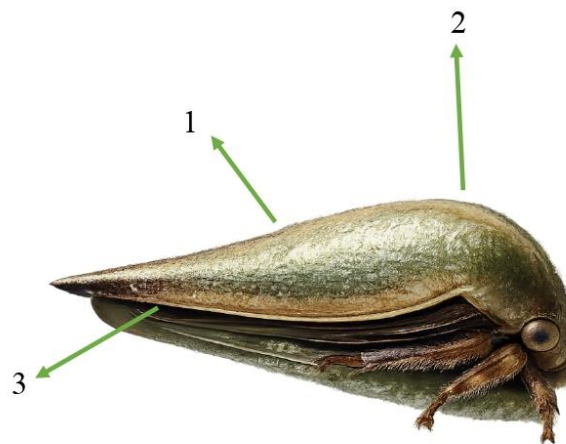
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Pará, Bahia, Goiás, Mato Grosso, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná e Santa Catarina.



Hebetica koppi
Sakakibara, 1976

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *HEBETICA KOPPI*

O pronoto (1) de *Hebetica koppi* é bem grande, com a região frontal abaulada, e cobre todo o corpo do inseto; possui coloração verde com pequenos pontilhados amarelos (2), além de uma borda inferior da mesma coloração (3). As asas são completamente cobertas pelo pronoto, não sendo visíveis quando em repouso.

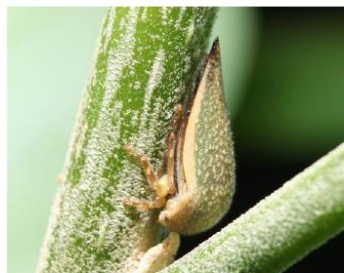


2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Darninae
Hebetica

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Não foram observados indivíduos em associação com formigas.



4. ECOLOGIA

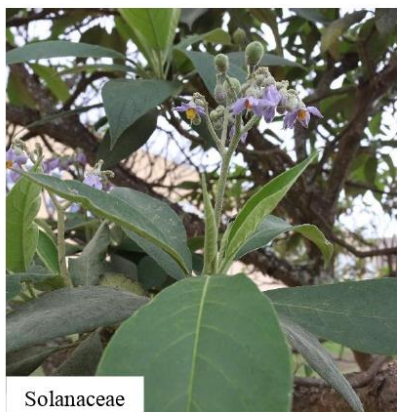
Os indivíduos de *H. koppi* são solitários, ou seja, sempre são vistos sozinhos nas plantas. Além disso, apresentam dimorfismo sexual pouco perceptível, em que os machos são menores e ligeiramente mais escuros que as fêmeas.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos foram observados apenas na família Solanaceae.



Solanaceae



Solanaceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

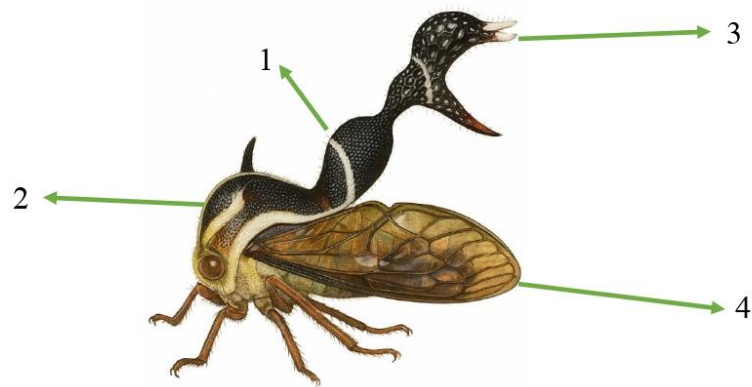
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Maranhão, Bahia, Minas Gerais, São Paulo, Espírito Santo, Rio de Janeiro, Paraná e Santa Catarina.



Heteronotus reticulatus
(Burmeister, 1833)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *HETERONOTUS* *RETICULATUS*

Heteronotus reticulatus possui o pronoto com uma coloração castanho escura com algumas linhas amareladas (1). Além disso, ele é bastante ornamentado e há dois chifres finos na região anterior (2) e várias ondulações dilatadas e três pontas afiadas em sua terminação (3). Suas asas (4) são totalmente expostas e transparentes.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Heteronotinae
Heteronotus

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Heteronotus reticulatus apresenta relação mutualística com formigas da subfamília Formicinae.



4. ECOLOGIA

Normalmente as ninfas de *H. reticulatus* são gregárias, ao contrário dos adultos que permanecem, a maior parte da vida sozinhos. Essa espécie possui dimorfismo sexual, uma vez que os machos não apresentam os dois chifres na região frontal do pronoto e as fêmeas os possuem.

5. PLANTA ASSOCIADA

Essa espécie vive nas plantas das seguintes famílias: Annonaceae, Malvaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae e Meliaceae.



Fabaceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

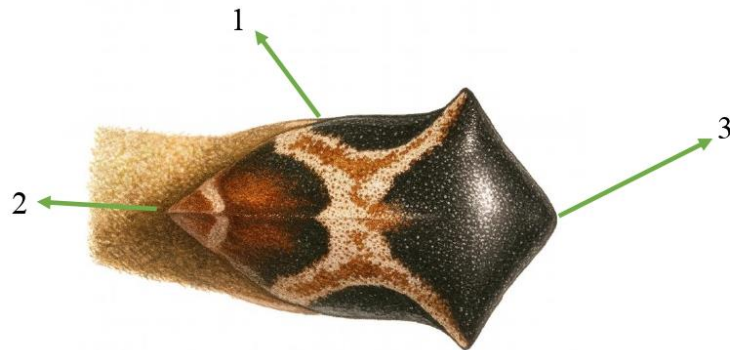
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Minas Gerais e Paraná.



Horiola picta
(Coquebert, 1801)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *HORIOLA PICTA*

O pronoto de *Horiola picta* é liso com um desenho marcante na região mediana em forma de X (1) de coloração clara, entre branco e marrom, enquanto o restante do pronoto é escuro. Quanto ao formato, a parte posterior é levemente pontiaguda (2) e a região anterior aparenta um triângulo com o topo abaulado (3). As asas desse membracídeo são completamente recobertas pelo pronoto.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Smiliinae
Horiola

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

A espécie *H. picta* apresenta relação mutualística com as seguintes subfamílias de formigas: Dolichoderinae, Formicinae e Myrmicinae.



70



4. ECOLOGIA

Quanto ao comportamento, *Horiola picta* é um inseto gregário. As fêmeas dessa espécie apresentam cuidado maternal, permanecendo sobre os ovos, com oviposição endofítica, principalmente nos talos das plantas. Apresentam dimorfismo sexual, sendo o macho totalmente escuro, sem o desenho no pronoto.



5. PLANTA ASSOCIADA

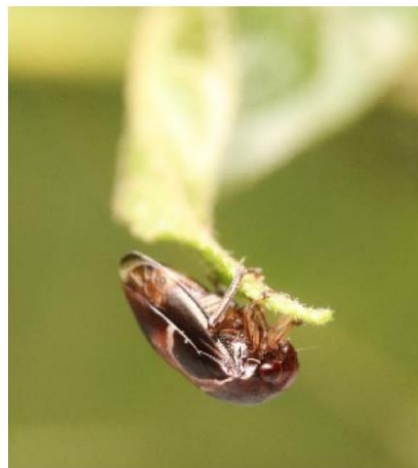
Esses membracídeos vivem nas plantas das seguintes famílias: Clusiaceae, Sapindaceae, Solanaceae e Sterculiaceae.



Sapindacea

6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Acre, Pará, Paraíba, Espírito Santo e Minas Gerais.

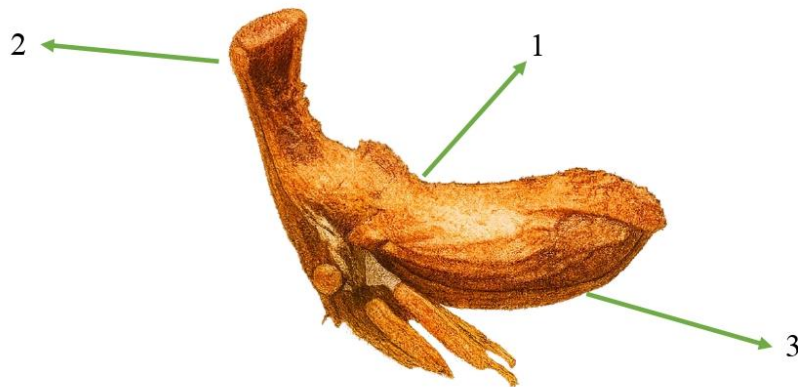


Hypsoprora adusta

(Creão-Duarte & Sakakibara, 2004)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS HYSOPRORA ADUSTA

Hypsoprora adusta possui o pronoto (1) com tons castanhos e algumas manchas variando de castanho escuro a castanho claro. Quanto a morfologia, apresenta um chifre frontal grosso e de ponta achatada (2), além de uma pequena elevação logo atrás da terminação do chifre. As asas (3) são da mesma cor que o restante do corpo e expostas, sendo quase imperceptíveis.

**2. CLASSIFICAÇÃO**

Animalia
 Arthropoda
 Insecta
 Hemiptera
 Membracidae
 Stegaspidinae
Hypsoprora

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Hypsoprora adusta não foi visto em associação mutualística com formigas.



4. ECOLOGIA

Os indivíduos de *Hypsoprora adusta* apresentam comportamento solitários, não formando agrupamentos. Esses insetos são localizados entre os nós das plantas hospedeiras, além de apresentarem oviposição endofítica, colocando seus ovos no interior do tecido das plantas.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos vivem nas plantas das seguintes famílias: Asteraceae e Cannabaceae.



Asteraceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Minas Gerais, Mato Grosso, Bahia e São Paulo.



Lycoderes gaffa
Fairmaire, 1846

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *LYCODERES GAFFA*

O pronoto (1) de *Lycoderes gaffa* é pequeno e apresenta um furo na região mediana e um chifre muito pequeno na porção apical (2), e sua coloração é em tons de marrom. As asas (3) assemelham-se bastante como o pronoto, quanto à coloração, podendo ser confundidas como parte do pronoto, já que somente uma porção posterior delas é transparente.

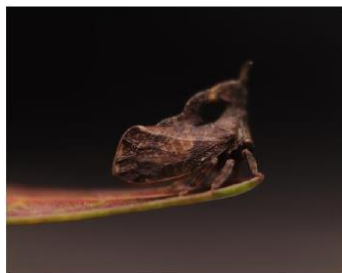


2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Stegaspidae
Lycoderes

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Não foram observados indivíduos em associação mutualística com formigas.



4. ECOLOGIA

Essa espécie de membracídeo é de comportamento solitário, permanecendo sozinhos na planta hospedeira. Esses indivíduos também apresentam dimorfismo sexual, no qual a fêmea é maior que o macho. Se destacam pelo formato do pronoto ser retorcido para trás, apoiando sua parte superior sobre as asas, formando um círculo aberto.



5. PLANTA ASSOCIADA

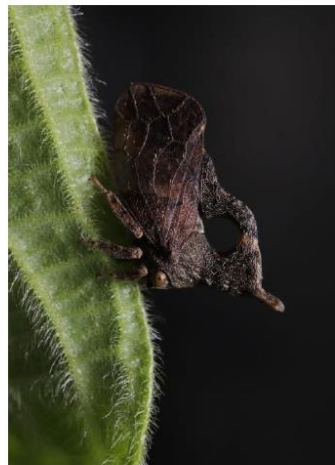
Esses membracídeos vivem nas plantas das seguintes famílias: Asteraceae, Malvaceae, Fabaceae, Melastamataceae e Clusiaceae.



Asteraceae

6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo e Paraná.



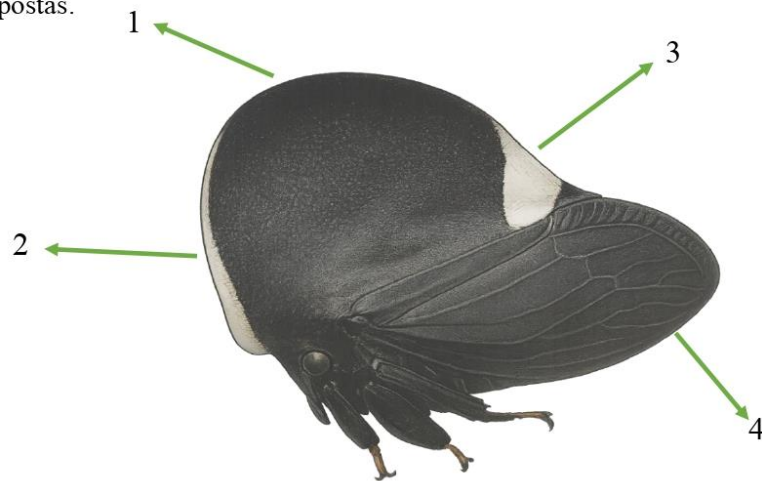
75



Membracis tectigera
Fabricius, 1803

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *MEMBRACIS TECTIGERA*

Membracis tectigera se caracteriza pelo seu pronoto (1) grande em tons escuros de preto e de marrom. Além disso, possui duas manchas brancas, uma acima dos olhos na região anterior (2), longa verticalmente e estreita, e outra no final da região posterior (3). Suas asas (4) são pretas e totalmente expostas.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Membracis

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Membracis tectigera é encontrado em associação com as seguintes subfamílias de formigas: Formicinae, Ponerinae e Ectatomminae.



76



4. ECOLOGIA

Quanto ao comportamento social, *M. tectigera* possui cuidado maternal com as ninfas e com os ovos, algo característico deste gênero. São indivíduos gregários, vivendo com vários adultos e ninfas da mesma espécie. Quanto à oviposição, ela é endofítica, ou seja, os ovos são depositados no tecido das plantas.

5. PLANTA ASSOCIADA

Membracis tectigera vive nas plantas das famílias: Asteraceae, Annonaceae, Cannabaceae, Hypericaceae, Malvaceae, Moraceae, Rubiaceae, Siparunaceae, Melastomataceae e Salicaceae.



Melastomataceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Pará, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Santa Catarina, Maranhão, Acre, Mato Grosso, Bahia, Brasília, Paraná e Rio Grande do Sul.



Membracis foliatafasciata
(De Geer, 1773)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS MEMBRACIS

FOLIATAFASCIATA

Membracis foliatafasciata possui o pronoto grande e preto (1) em formato de meia lua. Apresenta duas manchas brancas, uma na região anterior comprida verticalmente (2) e outra em formato de U na região mediana (3). As asas (4), assim como em *M. dorsata*, são pretas e totalmente expostas.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Membracis

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Membracis foliatafasciata apresenta associação com duas subfamílias de formigas: Formicinae e Ectatomminae.



4. ECOLOGIA

Essa espécie de membracídeo segue o padrão típico de comportamento social do gênero, sendo indivíduos gregários, vivendo em agrupamentos de ninfas e de adultos, e também apresentam cuidado maternal com os ovos e com as ninfas.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esse soldadinho vive nas plantas das famílias: Asteraceae, Annonaceae, Cannabaceae, Hypericaceae, Malvaceae, Moraceae, Rubiaceae, Siparunaceae, Simaroubaceae e Salicaceae.



Simaroubaceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

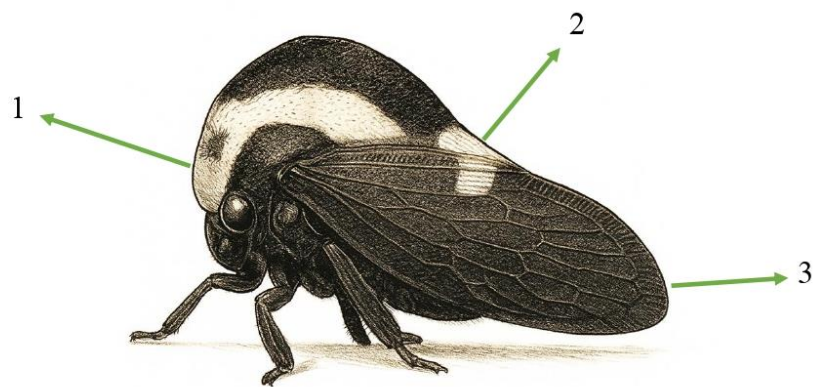
Esta espécie já foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Acre, Rio de Janeiro, Rondônia, Roraima, Amazonas, Pará, Mato Grosso e Minas Gerais.



Membracis dorsata
Fabricius, 1803

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS MEMBRACIS DORSATA

O pronoto de *Membracis dorsata* é quase sempre preto, apresentando duas manchas brancas, uma franja frontal que se estende da margem até o meio (1) e outra pequena na margem posterior (2). Inicialmente as manchas da porção mediana e da anterior não nascem juntas, elas se unem gradualmente durante o desenvolvimento. As asas (3) são pretas e completamente expostas, além de serem grandes.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Membracis

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Membracis dorsata apresenta associação com duas subfamílias de formigas: Ectatomminae e Formicinae.



4. ECOLOGIA

Sobre o comportamento social de *Membracis dorsata*, são indivíduos gregários, formando agrupamentos de adultos e de ninfas, além de que também apresentam cuidado maternal com as ninfas e com os ovos, assim como o restante dos indivíduos do gênero.

5. PLANTA ASSOCIADA

Membracis tectigera vive nas plantas das seguintes famílias: Asteraceae, Annonaceae, Cannabaceae, Hypericaceae, Malvaceae, Moraceae, Rubiaceae, Siparunaceae, Chrysobalanaceae e Salicaceae.



Chrysobalanaceae

6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Acre, Espírito Santo, Minas Gerais e do Rio de Janeiro.



Chrysobalanaceae



Metcalfiella pertusa
(Germar, 1835)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *METCALFIELLA PERTUSA*

Metcalfiella pertusa possui o pronoto com uma coloração esverdeada e com uma borda vermelha (1). Morfologicamente, o pronoto possui pequenas manchas pretas (2), é alargado na região anterior e afina-se na porção posterior, com um formato triangular (3). Esses indivíduos possuem as asas (4) transparentes e totalmente expostas.



2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Membracinae
Metcalfiella

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Não foram observados indivíduos em associação com formigas.



4. ECOLOGIA

Metcalfiella pertusa apresenta cuidado maternal, protegendo suas ninfas até que atinjam a maturidade, auxiliando-as na alimentação por meio de incisões feitas na planta pela mãe. Além disso, são animais subsociais, que formam agrupamentos. A oviposição dessa espécie é endofítica, diretamente no tecido das plantas.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos vivem nas plantas das seguintes famílias: Rubiaceae, Annonaceae, Asteraceae, Bombacaceae, Fabaceae, Juglandaceae, Moraceae, Myrtaceae, Rosaceae, Rutaceae, Salicaceae, Solanaceae.

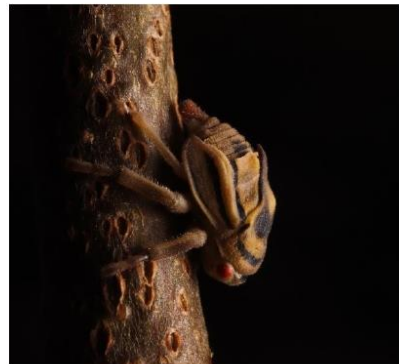


Fabaceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Amazonas, Bahia, Ceará, Espírito Santo, Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraná, Pernambuco, Piauí, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Roraima, Santa Catarina, São Paulo e Sergipe.

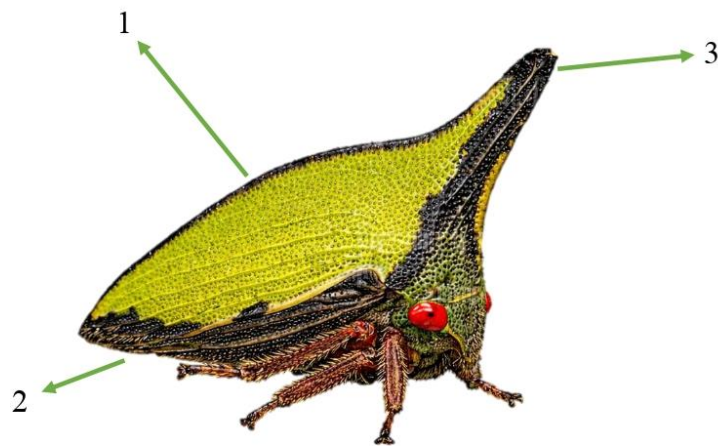


Notogonioides erythropus
(Burmeister, 1835)

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *NOTOGONIOIDES*

ERYTRHOPUS

O pronoto (1) de *Notogonioides erythropus* é bastante chamativo devido à coloração verde intensa e uma margem preta (2) que o circunda integralmente. Além disso, possui um chifre frontal pequeno (3) com as laterais pretas. As asas desses indivíduos são totalmente cobertas pelo pronoto.

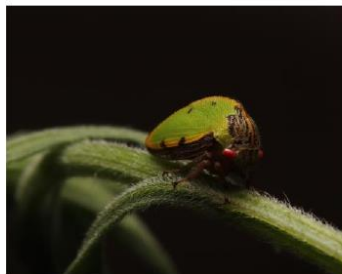


2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
Arthropoda
Insecta
Hemiptera
Membracidae
Stegaspidinae
Notogonioides

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Foram encontrados indivíduos de *Notogonioides erythropus* em associação com formigas da subfamília Formicinae.



4. ECOLOGIA

Notogonioides erythropus apresenta comportamento subsocial; as fêmeas exercem cuidado maternal com as ninfas, formando agregações de jovens e adultos. Essa espécie apresenta dimorfismo sexual; machos possuem tamanho reduzido e o pronoto apresenta um chifre frontal, ao contrário das fêmeas, que são maiores e possuem pronoto com forma arredondada. Além disso, apresentam oviposição do tipo endofítica.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos vivem exclusivamente em plantas da família Lauraceae.



Lauraceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

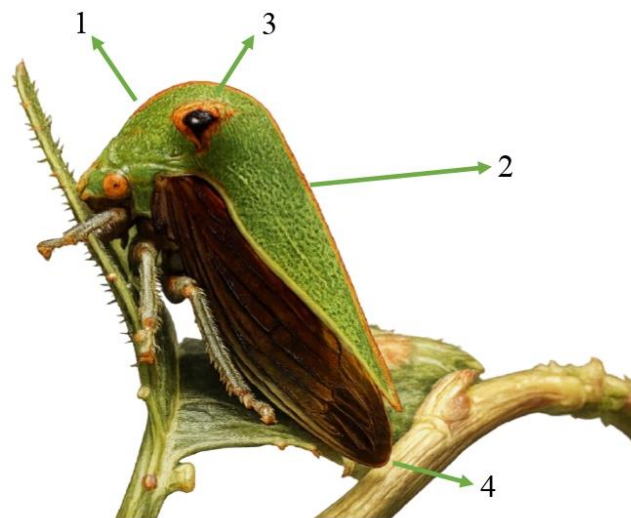
Esta espécie foi registrada nos seguintes estados do Brasil: Bahia, Maranhão, Goiás, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Rio Grande do Sul, Santa Catarina.



Alcmeone sp.

1. CARACTERÍSTICAS GERAIS *ALCMEONE*

Alcmeone sp. possui um pronoto (1) majoritariamente verde com uma linha central vermelha (2). Morfologicamente, o pronoto apresenta formato triangular, com a extremidade posterior fina, e dois chifres laterais pequenos com as pontas pretas (3). Esses insetos possuem as asas (4) castanhas, translúcidas e totalmente expostas.

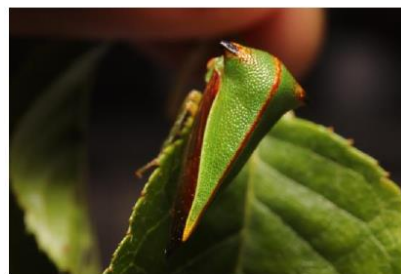


2. CLASSIFICAÇÃO

Animalia
 Arthropoda
 Insecta
 Hemiptera
 Membracidae
 Darninae
Alcmeone

3. ASSOCIAÇÃO MUTUALÍSTICA

Não foram observados indivíduos em associação com formigas.



86



4. ECOLOGIA

Quanto ao comportamento social, os indivíduos do gênero *Alcmeone* são solitários, ou seja, não formando agrupamentos. Apresentam dimorfismo sexual, sendo que os machos são ligeiramente menores que as fêmeas. Geralmente, camuflam-se nas partes mais verdes das plantas, passando despercebidos por um potencial predador.

5. PLANTA ASSOCIADA

Esses membracídeos vivem nas plantas das seguintes famílias: Fabaceae e Rosaceae.

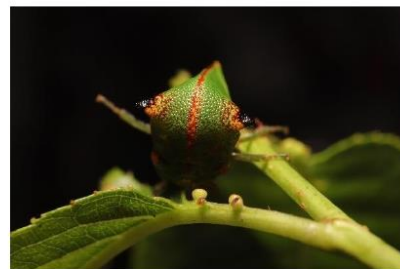


Rosaceae



6. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Este gênero foi registrado nos seguintes estados do Brasil: Rio Grande do Sul, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Minas Gerais, Pará, Roraima, Mato Grosso e Rio Grande do Sul.





Coleta, montagem e curadoria

COLETA

COLETA

Para a amostragem dos soldadinhos, podem ser aplicados métodos de coleta ativa e passiva. A coleta ativa consiste na remoção direta dos espécimes de seu hábitat natural, enquanto a coleta passiva é realizada por meio de armadilhas que dispensam a presença constante do pesquisador.

Para este levantamento, foram empregados três instrumentos principais: tubo aspirador, puçá e armadilha de Malaise-Townes. Tubo aspirador: foi utilizado para a captura direta de membracídeos de pequeno porte sobre as plantas hospedeiras. Este método permitiu a coleta rápida e eficiente dos indivíduos, minimizando o risco de danos físicos. Puçá (Rede Entomológica): foi destinado à captura de insetos em pleno voo ou pelo método de varredura na vegetação. Após coletados, os espécimens foram retirados cuidadosamente da rede com o auxílio de pinças entomológicas ou manualmente, garantindo a integridade dos exemplares.



Figura 26: Métodos de coleta: puçá, coleta ativa e armadilha de Malaise-Townes.



COLETA

Armadilha de Malaise-Townes: utilizada como método de coleta passiva para interceptar os insetos em dispersão, direcionando-os para um frasco coletor contendo álcool 70%, o que garante a conservação das amostras para posterior identificação e demais procedimentos laboratoriais.

MONTAGEM E PRESERVAÇÃO

Os insetos foram montados utilizando triângulos de papel fixados em alfinetes entomológicos, acompanhados de suas respectivas etiquetas de procedência e identificação. Os exemplares foram fixados lateralmente ao triângulo, com adesivo entomológico, garantindo a sustentação adequada do corpo e a visibilidade das estruturas diagnósticas. Após a montagem, os espécimes foram secos em estufa e, posteriormente, armazenados em caixas entomológicas, organizadas conforme a classificação taxonômica de cada espécie.



Figura 27: Membracídeos montados para caixa entomológica.

CURADORIA

Para a preservação da coleção entomológica foi utilizado pastilhas de naftalina, além de cuidados periódicos para evitar a proliferação de insetos necrófagos e fungos.



Figura 28: Caixa entomológica de membracídeos.







Agricoltura

AGRICULTURA

AGRICULTURA PRAGAS SECUNDÁRIAS

Os danos causados por membracídeos em cultivos agrícolas, geralmente, não apresentam grande relevância econômica, sendo classificados na maioria dos casos como pragas secundárias. Contudo, além do dano direto, algumas espécies de Membracidae atuam como vetores de fitopatógenos. É o caso de representantes dos gêneros *Micrutalis* e *Spissistilus*, que transmitem, respectivamente, *Grapevine red blotch-associated virus* (GRBaV) e o *Tomato pseudo-curly top virus* (TPCTV).



Figura 29: Postura de membracídeos.



Figura 30: Região de agricultura, local onde foi realizado uma das coletas na cidade de Araçatuba.

Os estragos nas plantas são causados principalmente devido à oviposição endofítica e à inserção do estilete para alimentação, visto que as cicatrizes facilitam a infecção por fitopatógenos, como fungos, e também a



AGRICULTURA

entrada de outros insetos herbívoros. Apesar disso, a quantidade de seiva consumida pelos membracídeos não é muito significativa.

Outro fator que pode agravar os danos dos Membracidae é a proteção oferecida pelas formigas na relação mutualística com os soldadinhos. Isso



Figura 31: Plantação de café.

ocorre uma vez que a longevidade dos membracídeos irá aumentar e, conseqüentemente, a oviposição e a alimentação também, elevando os danos às plantas.

Algumas plantas, de valor econômico, que são afetadas pelos membracídeos: graviola, cacau, soja, batata, café, mamão, caju, tangerina, etc. Gêneros de Membracidae que são considerados pragas:

Aconophora,

Bolbonota, Ceresa,

Cyphonia, Enchenopa, Ennya, Membracis, Horiola, entre outros.





Conservação

CONSERVAÇÃO

CONSERVAÇÃO

Nos últimos anos, muitos estudos indicam que os insetos são considerados organismos vulneráveis à crise da perda da biodiversidade e os impactos mais comuns que podem levar ao declínio e à extinção desses organismos são as fragmentações dos habitats, introdução de espécies exóticas, superexploração, poluição, queimadas, entre outros.

Com isso surgem os desafios de proteger essas espécies, desenvolvendo planos de conservação de habitats, levando em consideração a lacuna presente no estudo dos membracídeos e a baixa amostragem em diferentes áreas. Um meio de minimizar essa lacuna é aumentar substancialmente a amostragem em diferentes biomas, incrementando o esforço amostral e buscando conhecer a diversidade local de ecorregiões ainda não exploradas.

A partir dessas ações de conservação, novas listas de espécies ameaçadas podem ser elaboradas e serem inseridas em planos de conservação. A riqueza de insetos em diferentes biomas, principalmente em florestas tropicais, deve ser enorme. Os membracídeos, mesmo com seu potencial de pragas secundárias, podem ser benéficos em diferentes situações, tal qual como plantas podem se beneficiar indiretamente da associação mutualística entre os membracídeos e as formigas, gerando um ambiente de proteção à planta, no qual a formiga protege os membracídeos e consequentemente protege o ambiente onde o membracídeo se encontra.



96



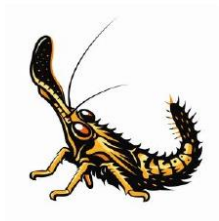


REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARTLETT, C.R., DEITZ, L.L., DMITRIEV, D.A., SANBORN, A.F., SOULIER-PERKINS, A., WALLACE, M.S. 2018. **The diversity of the true hoppers (Hemiptera: Auchenorrhyncha).** *Insect biodiversity: Science and Society*, 501–590.
- BERNARDINO, C.R.F. 2018. **Hemípteros fitófagos associados ao cajueiro.** Monografia (Graduação em Agronomia) – *Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Ceará*, 108 f.
- CREÃO-DUARTE, A.J., ANJOS, U.U., SANTOS, W.E. 2012. **Diversidade de membrácidos (Hemiptera, Membracidae) e sobreposição de recursos tróficos em área do semi-árido.** *Iheringia. Série Zoologia*, 453–458.
- DEITZ, L.L., DIETRICH, C.H. 1993. **Superfamily Membracoidea (Homoptera: Auchenorrhyncha). I. Introduction and revised classification with new family-group taxa.** *Systematic Entomology*, 287–296. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1993.tb00667.x>
- FABRICIUS, J.C. 1803. **Systema rhyngotorum: secundum ordines, gêneros, espécies: adiectis sinonimis, locis, observationibus, descriptionibus.** *Brunsvigae: C. Reichard*. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/44005>
- GODOY, C., MIRANDA, X., NISHIDA, J., NISHIDA, K. 2006. **Membrácidos de la América tropical.** *Editorial INBio*.
- GOLDANI, Â., FERRARI, A., CARVALHO, G.S., CREÃO-DUARTE, A.J. 2002. **Análise de parcimônia de endemismo de membrácidos neotropicais (Hemiptera, Membracidae, Hoplophorionini).** *Revista Brasileira de Zoologia*, 187–193.
- GONZALEZ-MOZO, L.C., DIETRICH, C.H., CAO, Y., NEWTON, L.G., WARE, J.L. 2025. **Evolution of defensive strategies in the treehopper tribe Darnini (Hemiptera: Membracidae) revisited using anchored hybrid enrichment data.** *Systematic Entomology*, 886–902. <https://doi.org/10.1111/syen.12688>
- LIN, C.-P. 2006. **Social behaviour and life history of membracine treehoppers.** *Journal of Natural History*, 1887–1907. <https://doi.org/10.1080/00222930601046618>
- LOPES, B.C. 1995. **Treehoppers (Homoptera, Membracidae) in southeastern Brazil: use of host plants.** *Revista Brasileira de Zoologia*, 595–608.
- MARQUES, O.M., SAKAKIBARA, A.M. 2008. **Metcalfiella pertusa em cacauais na Região Sul da Bahia: um exemplo de “explosão de praga secundária”.** *Bahia Agrícola*, v.8, n. 2.
- MCKAMEY, S.H. 2022. **Notes on the New World Treehopper Genera Membracis Fabricius, Enchenopa Amyot and Serville, and closely related taxa (Hemiptera: Membracidae: Membracinae).** *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 85–97. <https://doi.org/10.4289/0013-8797.124.1.85>
- MONDOLONI, D.R.L., PERUZZO, L., PALMA, M.M.A., DE AZEVEDO FILHO, W.S. 2017. **Flutuação populacional de Entylia carinata (Hemiptera: Membracidae) na cultura da videira nos municípios de Bento Gonçalves e Pinto Bandeira, RS.** *Caderno de Pesquisa*, 19–27. <https://doi.org/10.17058/cp.v29i1.11152>
- MOREIRA, V.S.S., DEL-CLARO, K. 2005. **The outcomes of an ant-treehopper association on Solanum lycocarpum St. Hill: increased membracid fecundity and reduced damage by chewing herbivores.** *Neotropical Entomology*, 881–887. <https://doi.org/10.1590/S1519->
- NETO, F.L. 2011. **Riqueza de espécies e distribuição espacial dos Membracidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha) em uma pequena área do Campus Urbanova da Universidade do Vale do Paraíba – SP, Brasil.** *Revista Univap*, 80–98.
- NETO, F.L. 2018. **Membrácidos no Vale do Paraíba.** Jacarei, SP: *Cabral Editora Universitária*.

- OLIVEIRA, A.F. 2014. **Revisão taxonômica de *Notogonioides* McKamey, 1997 (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Membracidae)**. *Dissertação/Trabalho Acadêmico*. https://d.lib.ncsu.edu/collections/catalog/ua101_001_301503_20230127_57617
- OLIVEIRA, G.C.D.S. 2025. **Record of *Cinnamomum verum* (Lauraceae) as a host for treehoppers (Hemiptera, Auchenorrhyncha: Aetalionidae and Membracidae)**. *Entomological Communications*, ec07021.
- SAKAKIBARA, A.M. 1972. **Revisão do gênero *Lycoderes* Germar, 1835 (Homoptera, Membracidae)**. *Boletim da Universidade Federal do Paraná*, 77–138.
- SAKAKIBARA, A.M. 1976. **Gênero e espécies novas de Darnini (Homoptera, Membracidae)**. *Revista Brasileira de Biologia*, 605–611.
- SAKAKIBARA, A.M., EVANGELISTA, O. 2010. ***Membracis foliata* (Linnaeus) (Hemiptera: Membracidae: Membracinae) and allied species: an effort towards their correct determination**. *Journal of Natural History*, 2131-2148.
- STEFANUTO, A.M.R. 2022. **Explorando a ocorrência de Soldadinhos (Hemiptera: Membracidae) no estado de São Paulo, a partir de dados da plataforma iNaturalist**.
- STRÜMPPEL, H., STRÜMPPEL, R. 2014. **Revision der amerikanischen Membracidegattung *Enchenopa* (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadomorpha: Membracidae) mit Beschreibungen neuer Arten**. *Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg*, 1–137.
- WALLACE, M.S. 2014. **The host plants of the Telamonini treehoppers (Hemiptera: Membracidae: Smiliinae) and the first diagnoses of nymphs for 14 species**. *Zootaxa*, 146–166.
- WOOD, T.K. 1975. **Defense in two pre-social membracids (Homoptera: Membracidae)**. *The Canadian Entomologist*, 1227–1231. <https://doi.org/10.4039/Ent1071227-11>
- WOOD, T.K. 1977. **Defense in *Umbonia crassicornis*: role of the pronotum and adult aggregations (Homoptera: Membracidae)**. *Annals of the Entomological Society of America*, 524–528. <https://doi.org/10.1093/aesa/70.4.524>
- WOOD, T.K. 1993. **Diversity in the New World Membracidae**. *Annual Review of Entomology*, 409–433. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.38.010193.002205>

PLATAFORMAS E LINKS



DECLARAÇÃO DE USO DE INTELIGÊNCIA ARTIFICIAL

Nós, os autores do livro acima identificado, declaramos que:

1. Uso de Ferramentas de Inteligência Artificial

Durante o desenvolvimento deste trabalho, as seguintes ferramentas de inteligência artificial foram utilizadas:

Ferramenta(s): ChatGPT, Gemini.

Propósito(s): Gerar imagens ilustrativas.

Revisão de linguagem: melhoria da gramática, ortografia, clareza e estilo do texto.

Visualização de dados ou imagens: auxílio na geração ou refinamento de figuras, gráficos ou ilustrações.

2. Autoria e Supervisão Humana

A utilização de ferramentas de inteligência artificial foi exclusivamente para os propósitos acima declarados. Toda supervisão, validação e autoria intelectual do manuscrito são de responsabilidade dos autores humanos.

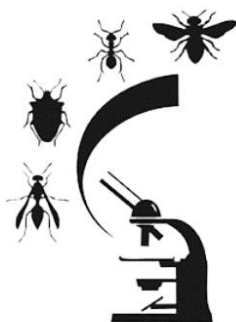
3. Conformidade com Princípios Éticos

O uso das ferramentas de IA seguiu práticas éticas e não incluiu atividades como fabricação de dados, plágio, manipulação de figuras ou qualquer prática que comprometa a integridade científica.

4. Transparência

Declaramos que as informações acima são completas e verdadeiras. Caso seja identificada qualquer inconsistência ou uso inadequado, aceitamos que o livro seja submetido a investigação e, se necessário, rejeitado ou retratado.

AGRADECIMENTOS





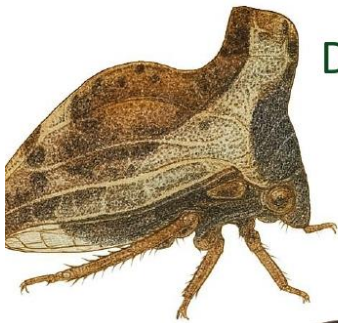
Dayvson Ayala Costa
Isabelle Bruna Gouveia Vieira
Arthur Moreira Castro
Glenda Dias
José Lino-Neto



DIVERSIDADE DE

Membracidae

DA ZONA DA MATA MINEIRA



General Conclusion

The present thesis offers a multifaceted investigation into the Membracidae family, integrating the precision of internal morphology with the relevance of applied ecology and science communication. Through anatomical and histological analyses, this research has filled a historical gap regarding the morphology of the reproductive system and the ultrastructure of the spermatozoa of these insects, providing fundamental data for the advancement of biological and entomological knowledge.

Morphological and Taxonomic Contributions

Based on the study of *Horiola picta* and, subsequently, 14 other species, consistent reproductive patterns were established across different subfamilies of Membracoidea. The identification of spermatozoa aggregated in homogeneous matrices (spermatodesmata) and the characterization of terminal flagellar filaments transitioned from isolated observations to potential synapomorphic markers for the group. The results demonstrate that the anatomy of the male reproductive system and sperm morphometry constitute robust tools for integrative taxonomy, capable of refining systematic classification and elucidating historical taxonomic inconsistencies.

Ecological and Biogeographical Implications

In the ecological sphere, the pioneer record of *H. picta* in the state of Minas Gerais, associated with the non-endemic ornamental plant *Filicium decipiens*, evidenced the territorial expansion capacity and adaptive plasticity of this species. Multi-year monitoring allowed for the documentation of its biology and economic relevance, warning of its potential as a pest—a status already consolidated in Northeastern Brazil. These findings reinforce the urgency of official records to support biodiversity management and phytosanitary defense strategies.

Science as a Tool for Citizenship

Beyond the laboratory benches, this thesis sought to transcend academic walls. The creation of a literary work using accessible language about Membracidae materializes the transition from technical knowledge to an instrument of citizenship. By translating scientific complexity into a narrative close to the local reality, the work deconstructs the

"pest" stigma and promotes recognition of the fundamental ecological role of these insects.

Ultimately, this research reaffirms that environmental conservation and citizen science are inseparable. The democratization of knowledge proposed here not only educates but fosters empathy and a sense of belonging, reiterating that the protection of Brazilian biodiversity begins, fundamentally, with the sharing of knowledge.