



## Taxonomía e historia natural de *Paraphetea* Sakakibara & Creão-Duarte y *Thuris* Funkhouser (Insecta: Hemiptera: Membracidae)

## Taxonomy and natural history of *Paraphetea* Sakakibara & Creão-Duarte and *Thuris* Funkhouser (Insecta: Hemiptera: Membracidae)

SANTIAGO QUINTERO-M<sup>1</sup> CAMILO FLÓREZ-V<sup>2,3,\*</sup>

<sup>1</sup>Universidad CES, Medellín, Colombia.

<sup>2</sup>Grupo Biología CES, Colecciones Biológicas de la Universidad CES, Medellín, Colombia.

<sup>3</sup>Department of Entomology, the Pennsylvania State University, State College, USA.



Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)

\*Autor corresponsal:  
 Camilo Flórez-V  
kmilofv@gmail.com

Cómo citar:  
Quintero-M, S., Flórez-V, C. (2025)  
Taxonomía e historia natural de  
*Paraphetea* Sakakibara & Creão-  
Duarte y *Thuris* Funkhouser (Insecta:  
Hemiptera: Membracidae). *Acta  
Zoológica Mexicana* (n.s.) 41, 1–22.

10.21829/azm.2025.4112749  
elevation-id: e4112749

Recibido: 08 febrero 2025  
Aceptado: 03 junio 2025  
Publicado: 30 junio 2025

Editor responsable: Daniel Reynoso Velasco

**RESUMEN.** Se restablece la posición del género *Paraphetea* Sakakibara y Creão-Duarte a la tribu Polyglyptini basado en la descripción de caracteres morfológicos de adultos y ninfa madura, a partir de registros nuevos en Colombia. Con esto, la tribu Polyglyptini ahora está integrada por 89 especies clasificadas en 23 géneros. Además, se incluye una clave para los géneros de Polyglyptini relacionados morfológicamente a *Phormophora* Stål (*Aphetea* Fowler, *Dioclophara* Kirkaldy, *Paraphetea*). También, se describen por primera vez las hembras y las ninfas, así como la biología de *Paraphetea gibbula* (Fairmaire), incluyendo mutualismo con hormigas y cuidado maternal. Por otro lado, se compara la biología de esta especie con registros nuevos de la historia natural de las especies de la tribu Thuridini, donde *Paraphetea* se encontraba anteriormente clasificada. Además, se describen tanto los genitales de los machos y hembras de *P. gibbula* y

*Thuris fenestratus* Funkhouser. Se registra por primera vez la especie *Thuris binodosus* (Goding) en Colombia.

**Palabras clave:** hormigas; mutualismo; nuevos registros; Polyglyptini; Thuridini

**ABSTRACT.** The genus *Paraphetea* Sakakibara and Creão-Duarte is reassigned to the tribe Polyglyptini based on the description of new morphological characters of adults and nymph that also represent new records from Colombia. As a result, the tribe Polyglyptini now comprises 89 species classified in 23 genera. Additionally, a key is provided for the genera of Polyglyptini morphologically related to *Phormophora* Stål (*Aphetea* Fowler, *Dioclophara* Kirkaldy, *Paraphetea*). The females and nymphs, as well as the biology of *Paraphetea gibbula* (Fairmaire), are described for the first time, including ant mutualism and maternal care. On the other hand, the biology of this species is compared with new natural history records of species from the tribe Thuridini, where *Paraphetea* was previously classified. In addition, the genitalia of males and females of *P. gibbula* and *Thuris fenestratus* Funkhouser are described. *Thuris binodosus* (Goding) is recorded in Colombia for the first time.

**Key words:** ants; mutualism; new records; Polyglyptini; Thuridini

## INTRODUCCIÓN

*Paraphetea* Sakakibara y Creão-Duarte, 2000 es un género de la familia Membracidae raramente recolectado y del cual se conoce poco de su biología e historia natural. Este género agrupa a las especies *Paraphetea gibbula* (Fairmaire, 1846) y *Paraphetea fascipennis* (Funkhouser, 1919), y hasta el presente trabajo, se encuentra clasificado dentro de la tribu Thuridini (McKamey, 2020). Este género fue originalmente descrito dentro de la tribu Polyglyptini, donde se destacó a partir de su nombre, su afinidad con el género *Aphetea* Fowler (Sakakibara & Creão-Duarte, 2000). La especie *Parmula gibbula* Fairmaire y *Ophiderma fascipennis* Funkhouser fueron incluidas en este género basado en material depositado en el Departamento de Zoología de la Universidade Federal do Paraná, Curitiba (DZUP), ilustraciones de Fairmaire (1846) y fotografías de material tipo (Sakakibara & Creão-Duarte, 2000). Las especies de este género se conocen únicamente por machos, las cuales se pueden distinguir principalmente por la forma de su pronoto y la venación de las alas anteriores (Sakakibara & Creão-Duarte, 2000; McKamey, 2020).

La tribu Polyglyptini es relativamente diversa dentro de la subfamilia Smiliinae, con 87 especies agrupadas en 22 géneros (Dmitriev *et al.*, 2022). Por otro lado, la tribu Thuridini fue descrita por Deitz (1975) para acomodar a la especie *Thuris fenestratus* Funkhouser, 1943, diferenciándose del resto de Smiliinae por la ausencia de setas cuculadas en la fila I de la metatibia (Deitz 1975). Posteriormente, Sakakibara (1975) describió *Thuris depressus*, y McKamey y Porter (2016) sinonimizaron esta especie con *Parantonae binodosa* Goding, 1926, quedando el género *Thuris* Funkhouser con las especies *T. fenestratus* y *T. binodosus*, las únicas especies que integraban Thuridini.

McKamey (2017) describió el género *Flynnia* para acomodar *Ophiderma fascipennis* Funkhouser, 1919, desconociendo el trabajo de Sakakibara y Creão-Duarte (2000). Este género fue colocado dentro de la tribu Thuridini, basado en caracteres de la venación de las alas anteriores, donde las venas R y M están fusionadas basalmente y divergen fuertemente cerca de la mitad del

ala, además tienen una banda oscura alrededor de las venas apicales; patas metatorácicas sin setas cuculadas en el fémur y la fila I de setas de la tibia y presencia de setas cuculadas en los metatarsómeros basales (McKamey, 2017). Mientras tanto, *Paraphetea* mantuvo a *Paraphetea gibbula*, permaneciendo en Polyglyptini. Posteriormente, McKamey (2020) reconoció el trabajo de Sakakibara y Creão-Duarte (2000), donde sinonimizó a *Paraphetea* y *Flynnia*, transfiriendo al género *Paraphetea* a Thuridini. En este mismo trabajo se incluyó una clave para las cuatro especies de Thuridini.

Con respecto a su biología, para el género *Thuris*, a pesar de no ser muy extensa la información de su historia natural, se cuenta con un registro en *Vismia* Vand. (Hypericaceae) (Flórez-V *et al.*, 2015), además de ocurrencias de cuidado maternal en Ecuador en la especie *Thuris binodosus* (Camacho, 2020). Por otro lado, para el género *Paraphetea* no se cuenta con información de su historia natural más que las localidades donde fueron recolectados sus individuos. En cuanto a su distribución, *Thuris* tiene registros en Colombia en el departamento de Meta, en Ecuador en la provincia de Napo, en Perú en el departamento de San Martín y en Venezuela en el estado de Amazonas (Funkhouser, 1943; McKamey, 2017; 2020; McKamey & Porter, 2016). Por su parte, *Paraphetea* se ha registrado en Ecuador en la provincia de Orellana, en Bolivia, Perú y en Brasil en Mato Grosso y Campos Gerais (Fairmaire, 1846; Sakakibara & Creão-Duarte, 2000; McKamey, 2020).

Basado en caracteres morfológicos de especímenes recolectados recientemente en Los Llanos Orientales y en el Amazonas Colombiano, restablecemos la posición del género *Paraphetea* en la tribu Polyglyptini, aportando la primera descripción de la hembra y la ninfa de *P. gibbula*. Además, incluimos una clave para los géneros relacionados morfológicamente a *Phormophora* Stål (*Aphetea*, *Dioclophara* Kirkaldy, *Paraphetea* y *Phormophora*), información detallada sobre la historia natural de *Paraphetea* y *Thuris*, y registramos por primera vez en Colombia la especie *T. binodosus*.

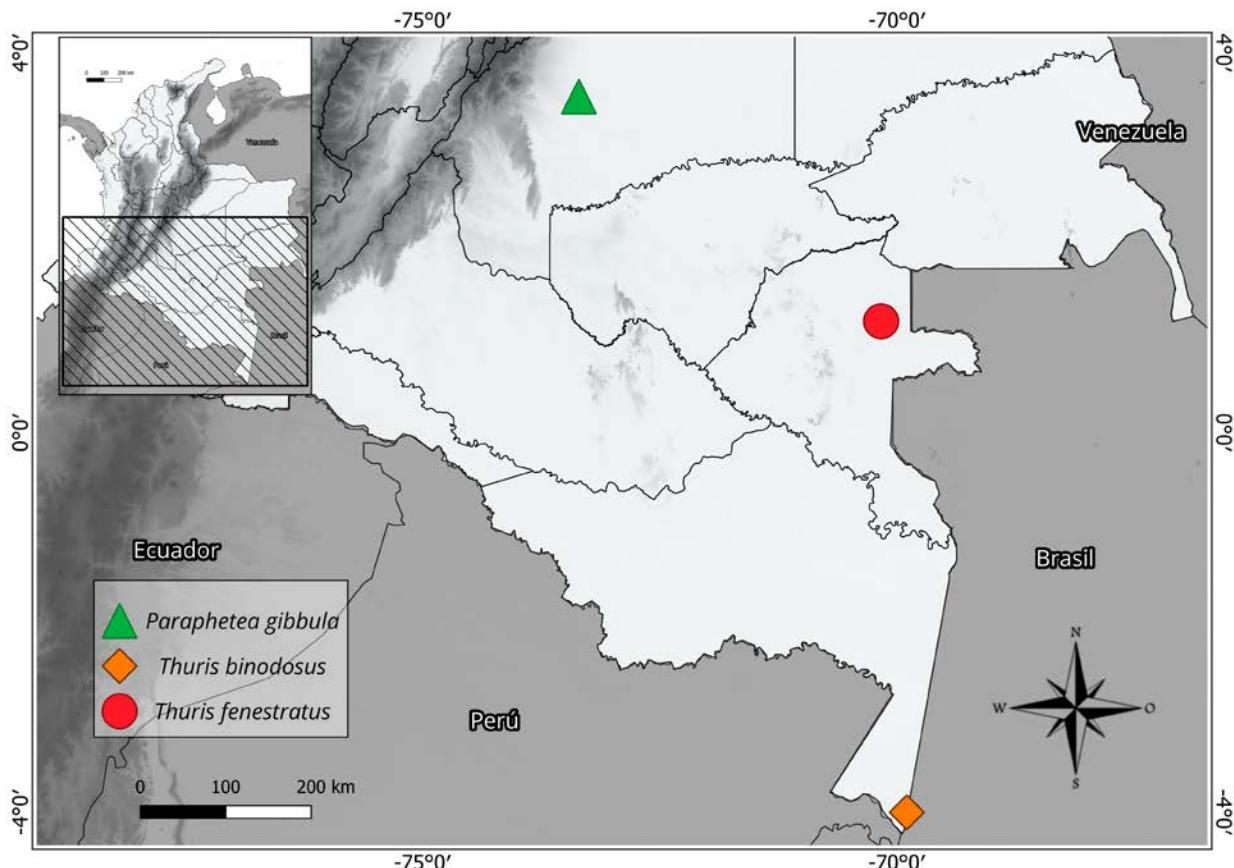
## MATERIALES Y MÉTODOS

Los especímenes estudiados de este trabajo provienen de salidas de campo en 2022 y 2024 a tres sitios en Colombia: (1) Reserva Rey Zamuro-Matarredonda en San Martín de Los Llanos, Meta; (2) reserva Chunduu y comunidad Cucura en Mitú, Vaupés; y (3) El Zafire en Leticia, Amazonas (Fig. 1). Durante estas salidas de campo se lograron registrar comportamientos de cuidado maternal de los membrácidos, y recolectar hormigas mutualistas y registrar los comportamientos asociados a esta interacción. En este mutualismo, el membrácidio provee de alimento a la hormiga a través de las excretas azucaradas (melaza) mientras que las hormigas defienden a los membrácidos de depredadores y parásitoides. Los especímenes recolectados fueron depositados en la subcolección de Artrópodos Terrestres de las 'Colecciones Biológicas de la Universidad CES' (CBUCES), localizada en la ciudad de Medellín, Colombia.

La terminología usada en la descripción de la morfología de los adultos sigue a Deitz (1975), Mejdalani (1998) y Dietrich *et al.* (2001), mientras la terminología de las ninfas siguió a McKamey *et al.* (2015). En cuanto a la descripción de la ninfa de *Paraphetea gibbula*, se utilizaron ejemplares, que a juzgar por su tamaño, se considera estaban en la fase final de su desarrollo, estadio IV o V, aunque esto no pudo ser corroborado.

Las fotografías de la morfología externa fueron tomadas siguiendo los protocolos de Flórez-V *et al.* (2023), con una cámara Canon M50 y un lente Canon MP-E 65 mm, acoplados a un soporte de estereoscopio y usando el sistema de iluminación diseñado por Kawada y Buffington (2016) y Bäumler *et al.* (2020). Se tomaron múltiples fotos empleando el programa Helicon Remote

(versión 4.3.1) enfocando distintas partes del insecto y al final estas fotos fueron apiladas usando Helicon Focus (versión 8.2.3) para producir una única imagen enfocada de alta resolución (Flórez-V *et al.*, 2023). Para las fotos de los genitales y las disecciones de la cabeza, las alas y las patas, se usó una cámara Moticam S6 adaptada a un microscopio Motic y mediante el software Motic Image Devices (versión 3.0.19) se tomaron fotografías enfocando distintas áreas para después ser apiladas con Helicon Focus.

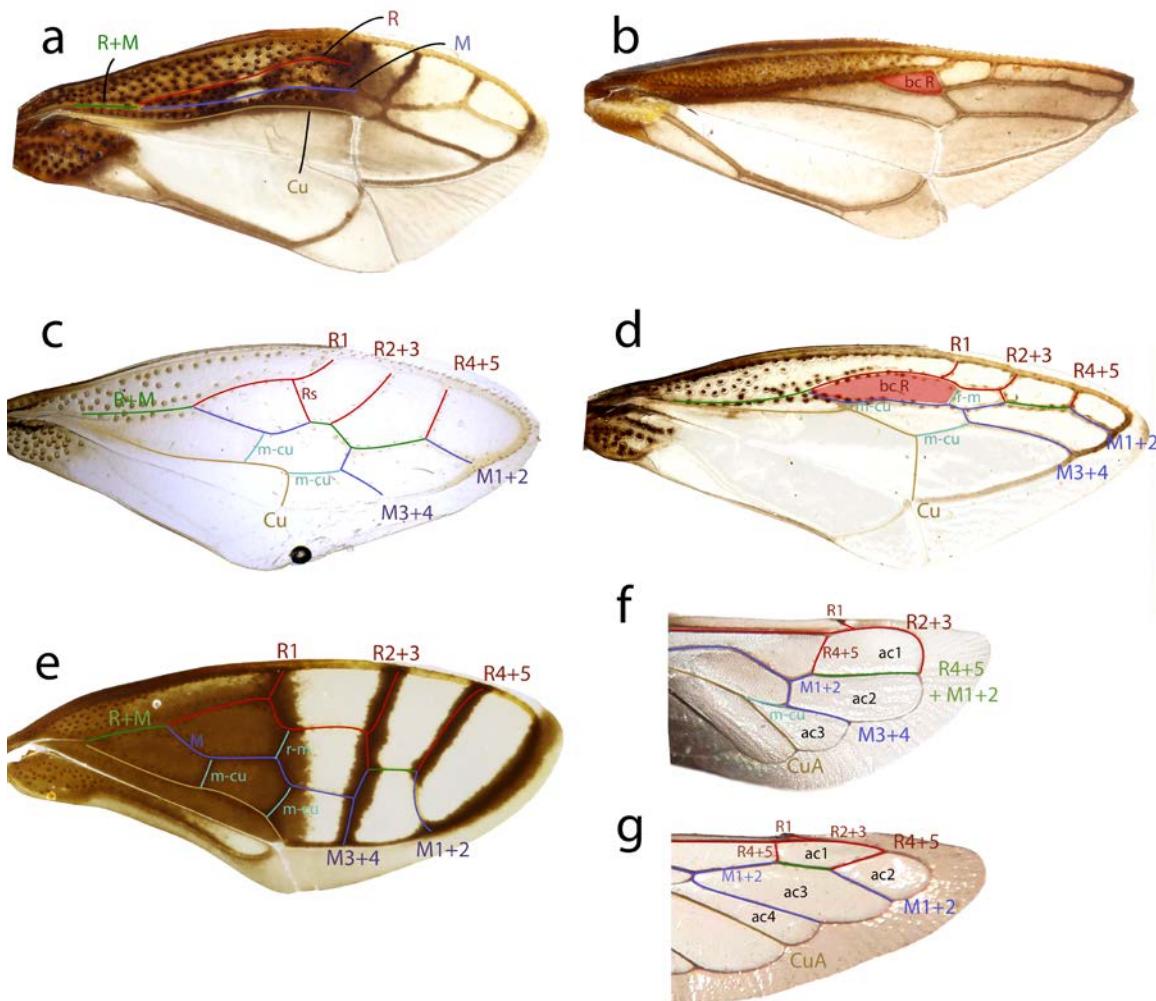


**Figura 1.** Localidades en Colombia donde fueron registrados *Paraphetea gibbula* (San Martín de los Llanos, Meta), *Thuris binodosus* (Leticia, Amazonas) y *Thuris fenestratus* (Mitú, Vaupés).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

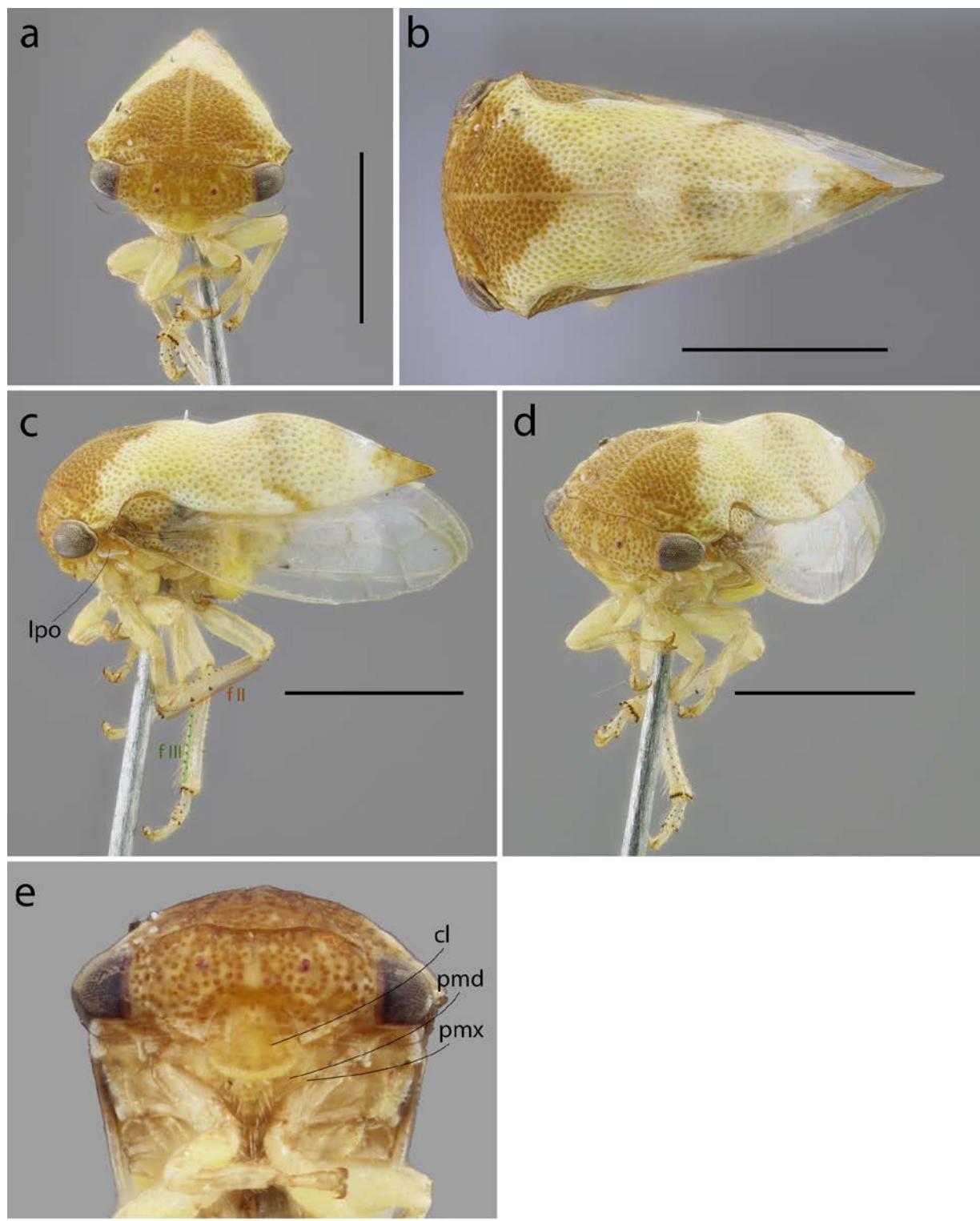
*Polyglyptini* es una tribu no monofilética según trabajos filogenéticos basados en caracteres morfológicos (Dietrich *et al.*, 2001) y morfológicos concatenados con datos moleculares (Cryan *et al.*, 2004). La posición dentro de Membracidae y la clasificación de los géneros dentro de esta tribu permanece incierta. Esta tribu no tiene sinapomorfías únicas (Dietrich *et al.*, 2001); algunas características diagnósticas que diferencian a los géneros en esta tribu son: pronoto bien desarrollado y cubriendo la mitad o más de la mitad posterior del ala anterior; ala anterior esclerotizada desde la vena Cu hacia la zona anterior. A pesar de ser diagnósticos, estos caracteres son muy variables en los diferentes géneros de *Polyglyptini*. Así, el género *Paraphetea* no tiene ninguna de estas dos características, pero comparte muchas otras características con los géneros *Aphetea*, *Dioclophara* y *Phormophora*, los cuales junto a *Paraphetea*, se clasifican en este trabajo en el "grupo *Phormophora*". Este grupo de géneros se diferencian del resto dentro de la tribu *Polyglyptini* por la presencia de tres celdas apicales en el ala posterior (Flórez-V *et al.*, 2015, Fig. 2f). Aunque se presenta una inestabilidad en la clasificación de la tribu, se transfiere nuevamente

el género *Paraphetea* a la tribu Polyglyptini; a continuación, se mencionan los caracteres morfológicos para dicha colocación en relación a los géneros de polyglyptinos: *Aphetea*, *Dioclophara* y *Phormophora*.



**Figura 2.** Alas anteriores (a-e) y posteriores (f-g). a) *Aphetea* cf. *inconspicua*, b) *Dioclophara viridula*, c) *Paraphetea gibbula*, d) *Phormophora maura*, e) *Thuris fenestratus*, f) *Aphetea* cf. *inconspicua*, g) *Gelastogonia* sp.

Los caracteres en la cabeza, el pronoto y las alas, además de caracteres de las ninfas, que se comparten entre *Paraphetea* con el grupo *Phormophora* son: frontoclípeo y lóbulos supra-antennales formando una superficie ampliamente cóncava y lóbulos supra-antennales no muy desarrollados (Figs. 3a, c; 4a, c). A diferencia de los *Thuris*, en este grupo los lóbulos post-oculares son triangulares, con la parte ventral elevada y extendida lateralmente (Figs. 3c, 4c). Igualmente, el pronoto en estos géneros del grupo *Phormophora* no tienen una carena dorsal elevada, y la puntuación es gruesa, por lo que el pronoto parece relativamente opaco (Figs. 3b-c, 4b-c). La venación de las alas anteriores en *Paraphetea* es similar a *Phormophora* y *Dioclophara*, con la vena R y M fusionadas en la base y se separan casi en el medio, formando una celda basal R hacia el medio del ala (la cual se puede confundir con una celda discoidal) (Figs. 2b-d). En *Dioclophara* esta celda R es más pequeña que en *Phormophora* y *Paraphetea*. La parte posterior del ala sin venación en *Dioclophara* y *Phormophora* es más ancha que en *Paraphetea*. Esto puede deberse a



**Figura 3.** Hembra de *Paraphetea gibbula* en diferentes vistas. a) frontal, b) dorsal, c) lateral, d) frontolateral, e) vista ventral de la cabeza. cl: clípeo, f II: fila de setas cuculadas II (anterodorsal), f III: fila de setas cuculadas III (ventral), lpo: lóbulo postocular, pmd: placas mandibulares, pmx: placas maxilares. Escala: 1 mm.

que el ala anterior en *Paraphetea* está más expuesta que en los otros dos géneros. Este patrón de tener las venas concentradas hacia la región anterior del ala, siendo la vena basal Cu más ancha que la M y la Cu, se ha visto en otros grupos de membrácidos en donde el pronoto cubre gran

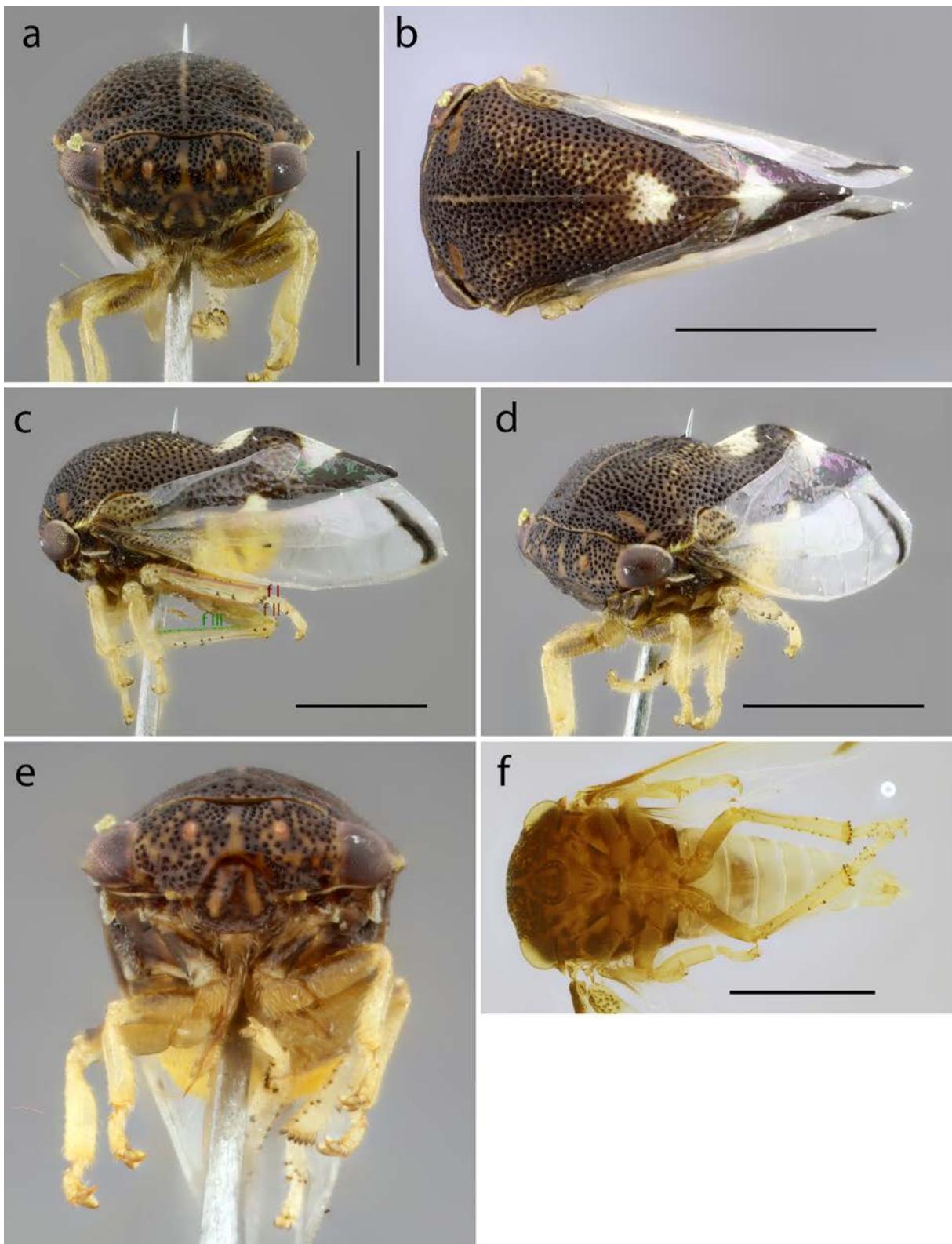
parte de las alas, presente en la mayoría de los Polyglyptini, algunos Darnini (e.g. *Atypa* Laporte) y Amastrini (e.g. *Erosne* Stål e *Hygris* Stål).

Las alas posteriores del grupo *Phormophora* son diferentes al resto de Polyglyptini, donde las venas  $R_{4+5}$  y  $M_{1+2}$  están fusionadas hasta al ápice, y no tienen vena transversal  $r-m$ , formando sólo tres celdas apicales (Fig. 2f), y no cuatro como en el resto de Polyglyptini (ver para *Gelastogonia* en fig. 2g). Esta fusión de las venas  $R_{4+5}$  y  $M_{1+2}$  hasta el ápice, parece ser una característica sólo compartida con Quadrinareini (Deitz, 1975), pero diferente al resto de Smiliinae. Esta venación parece ser rara entre los membrácidos, aunque se puede encontrar en especies de otras subfamilias como en algunos *Ochropepla* Stål, 1869 (Membracinae: Hoplophorionini). Adicionalmente, los genitales de las hembras del grupo *Phormophora* son similares, con las segundas válvulas con dos elevaciones marcadas en el margen dorsal y la mayoría de las especies con una prominencia preapical (Fig. 5l).

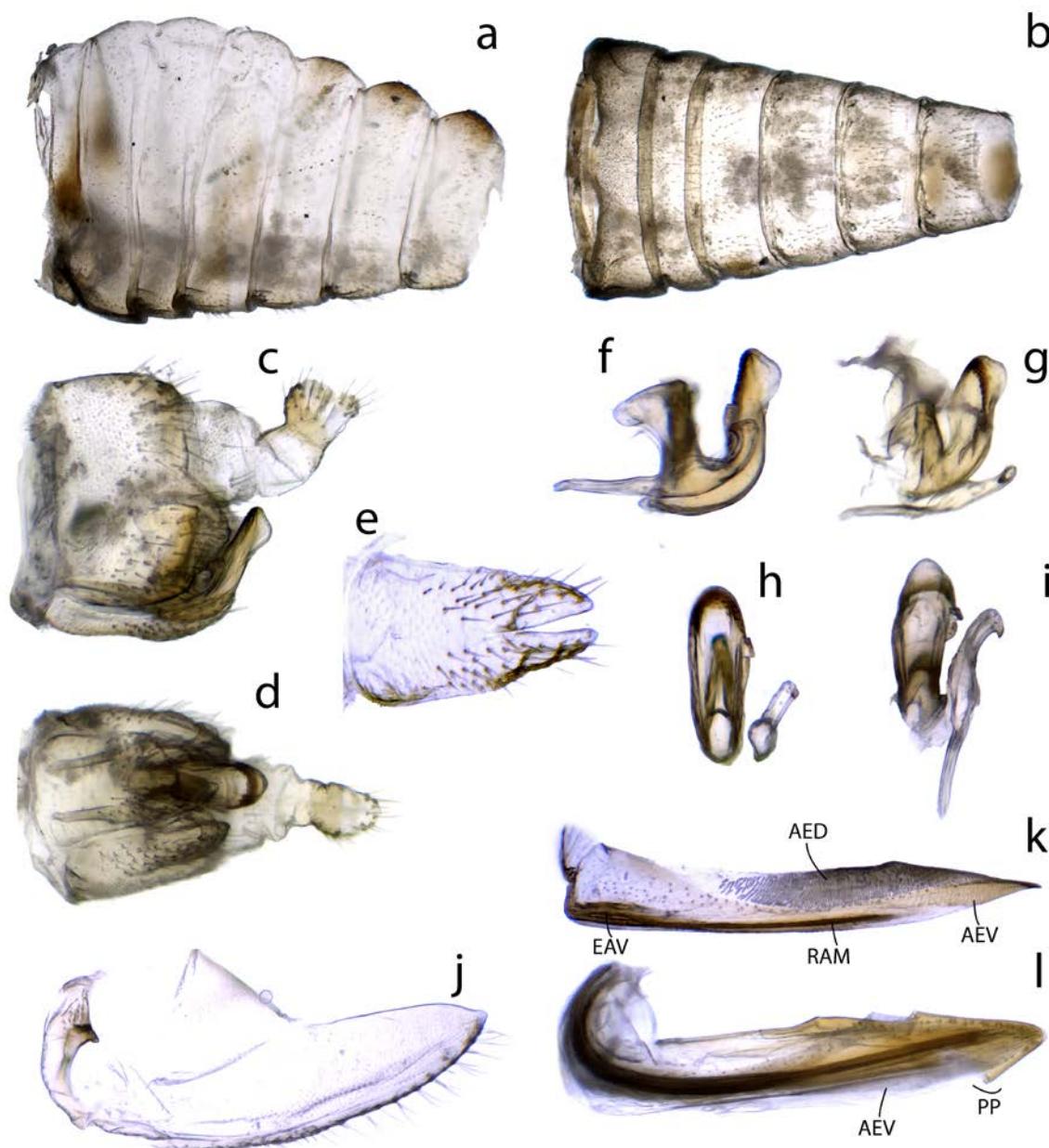
La tribu Thuridini fue establecida por Deitz (1975) para acomodar a *Thuris* basado en los siguientes caracteres: proceso posterior del pronoto levemente sobrelapando las alas anteriores; alas anteriores con venas R y M fusionadas basal y fuertemente divergentes cerca a la mitad del ala; venas  $R_{4+5}$  y  $M_{1+2}$  confluentes por una pequeña distancia y fuertemente divergentes distalmente (Fig. 2e); ala posterior sin vena transversal  $r-m$ , venas  $R_{4+5}$  y  $M_{1+2}$  confluentes por una pequeña distancia y divergentes más adelante; patas posteriores sin setas femorales cuculadas, tibias sin setas cuculadas en la fila I (fila posterodorsal). McKamey (2020) transfirió a *Paraphetea* a Thuridini basado en estos caracteres, además de mencionar otra similaridad con *Thuris* como la presencia de setas cuculadas en el primer tarsómero de la pata posterior y las marcas oscuras encima y alrededor de las venas apicales en el ala anterior. No obstante, algunas de estas características no son suficientes para mantener a *Paraphetea* dentro de Thuridini.

La extensión del proceso posterior sobrelapado sobre las alas anteriores es un carácter muy variable dentro de la familia e incluso a nivel de género. Por otro lado, las alas anteriores con las venas R y M fusionadas basalmente, y las alas posteriores sin vena transversal  $r-m$  con tres celdas apicales, también son caracteres que ocurren en *Dioclophara* y *Phormophora* (Figs. 2b, 2d). Las venas  $R_{4+5}$  y  $M_{1+2}$  no son fuertemente divergentes en *Paraphetea* comparado con las especies de *Thuris*, con un ángulo de alrededor de 90° en *Paraphetea* (Fig. 2c), comparado con un ángulo de casi 180° en *Thuris* (Fig. 2e). Además, los *Thuris* tienen una vena transversal  $r-m$  en las alas anteriores (Fig. 2e), la cual no se encuentra en *Paraphetea* (Fig. 2c). En cuanto a las alas posteriores, en el grupo *Phormophora* la vena  $R_{4+5}$  está fusionada con  $M_{1+2}$  hasta el ápice (Fig. 2f), mientras que en *Thuris* estas venas confluyen subapicalmente pero se bifurcan antes de alcanzar el ápice (similar a Fig. 2g).

Las filas de setas en las tibias posteriores de *Paraphetea* parecen variar entre las dos especies. *Paraphetea fascipennis* no presenta, según la redescipción de McKamey (2017), la fila I (posterodorsal) de setas cuculadas; mientras que en *P. gibbula*, esta fila de setas tiene entre tres y seis setas cuculadas (Figs. 3c, 4c, 4f). La fila II (anterodorsal) en ambas especies de *Paraphetea* tiene pocas setas cuculadas (*P. fascipennis*) o unas pocas setas engrosadas casi como espinas (*P. gibbula*) (Fig. 3c). Mientras tanto, ninguna de las especies de *Thuris* tiene la fila I de setas cuculadas, y la fila II tiene setas del mismo tamaño en toda la extensión. Las setas cuculadas en la parte ventral del primer tarsómero (Fig. 3c) de la pata posterior es un carácter que se encuentra en varias tribus de Smiliinae como Polyglyptini (incluyendo el grupo *Phormophora*), Tragopini y Thuridini, y también en otras subfamilias como en la mayoría de Hyphinoi en Darninae.

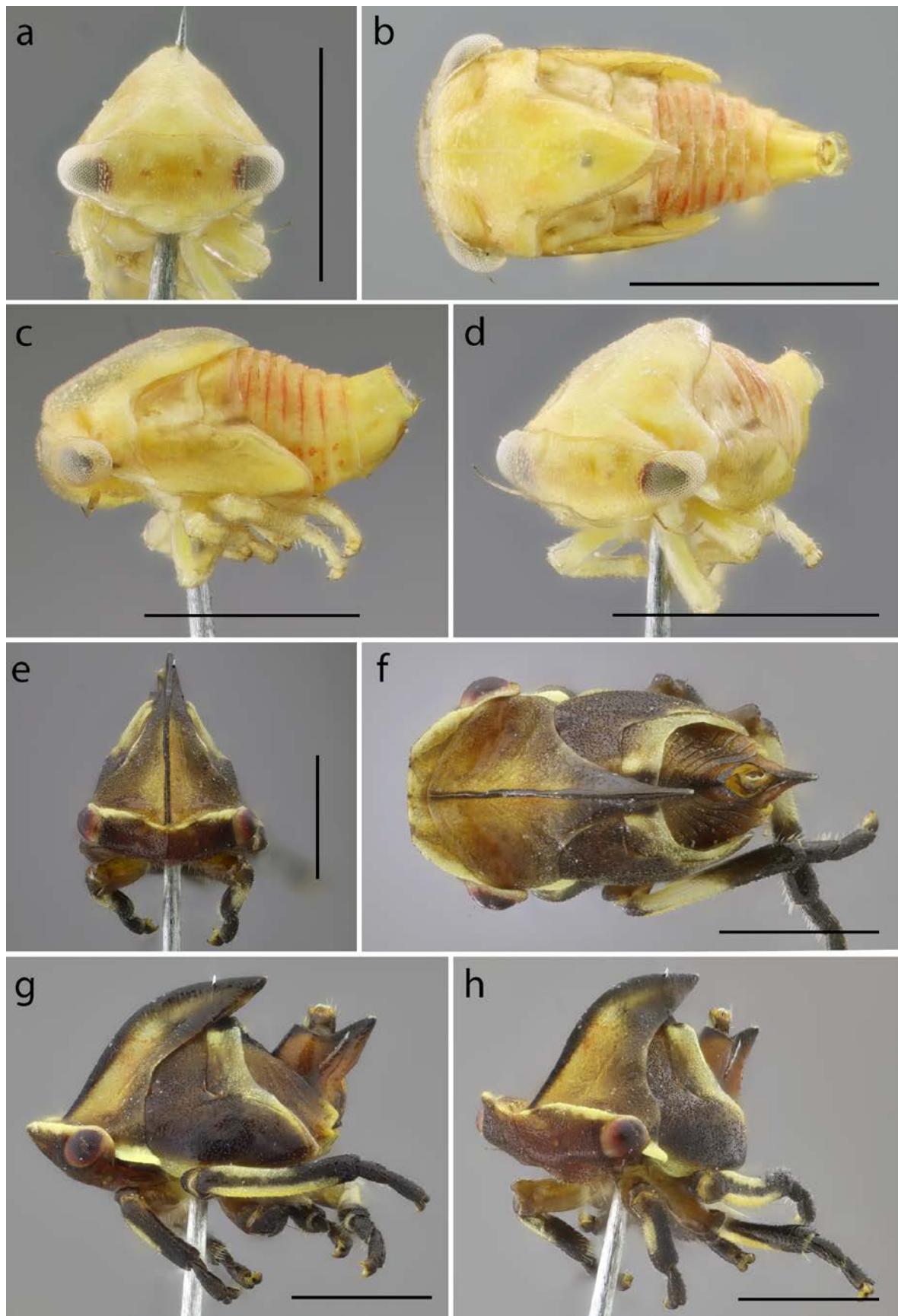


**Figura 4.** Macho de *Paraphetea gibbula* en diferentes vistas. a) frontal, b) dorsal, c) lateral, d) frontolateral, f) ventral (espécimen aclarado). f I: fila de setas cuculadas I (posterodorsal), f II: fila de setas cuculadas II (anterodorsal), f III: fila de setas cuculadas III (ventral). Escala: 1 mm.



**Figura 5.** Estructuras de *Paraphetea gibbula*, a-i: macho; j-l: hembra. a) abdomen en vista lateral y b) vista ventral, c) pigóforo en vista lateral y d) vista ventral, e) placa subgenital en vista ventral, f) edeago en vista lateral, g) vista anterolateral, h) vista caudal, i) vista ventral, j) gonoplaca en vista lateral, k) primeras válvulas en vista lateral, l) segundas válvulas en vista lateral

Hay algunas otras diferencias importantes entre *Paraphetea* y *Thuris*. Las placas mandibulares en *Thuris* están muy desarrolladas, expandidas lateralmente y aplanadas; estas placas junto al antecíleo y las placas maxilares están anteroventralmente aplanadas, formando una superficie continua junto al proepisterno y el proepimerón (Figs. 8e). En *Paraphetea* el antecíleo no está aplanado anteroventralmente, por lo que no está al mismo nivel que las placas maxilares y mandibulares (Figs. 3e, 4e). *Thuris*, a diferencia de *Paraphetea*, no tiene lóbulos postoculares.



**Figura 6.** Ninfas en diferentes vistas, a-d: *Paraphetea gibbula*; e-h: *Thuris fenestratus*. a y e) frontal, b y f) dorsal, c y g) lateral, d y h) anterolateral. Escala: 1 mm.

Las ninfas de *Paraphetea* (Figs. 6a-d) y el resto del grupo *Phormophora* son relativamente ovaladas en vista lateral, no son aplanadas ni dorsoventral ni lateralmente y no tienen scoli ni chalazas. A diferencia de las ninfas de *Thuris* (Figs. 6e-h), las ninfas del grupo *Phormophora* no tienen una extensión ventral en el segmento IX del abdomen y la extensión del abdomen es igual o mayor que la del tórax.

Otra característica interesante es el dimorfismo sexual marcado en *P. gibbula*, con las hembras mucho más claras que los machos, y el margen dorsal en vista lateral en las hembras es menos sinuoso que en los machos. La hembra de *P. fascipennis* aún no se conoce. Otras especies del grupo *Phormophora* también presentan dimorfismo sexual como *Phormophora maura* (Fabricius, 1803), donde las hembras son casi negras y con una mancha verde, mientras que los machos son más claros y de coloración marrón.

#### **Clave para los géneros de Polyglyptini en el grupo *Phormophora*:**

1. Alas anteriores con las venas R y M dividiéndose a una distancia corta de la base (Fig. 2a) ..... *Aphetea*
- 1'. Alas anteriores con las venas R y M fusionadas hasta casi la mitad del ala (Figs. 2b-d) ..... **2**
2. Alas anteriores con la extensión combinada de la celda basal Cu, la celda apical 5 y el área anal ocupando menos de la mitad del ala (Fig. 2c). Pronoto con una depresión muy marcada en el medio del proceso posterior en el macho, por lo que el margen dorsal se ve marcadamente sinuoso (Figs. 4c); hembra con una depresión leve (Fig. 3c) ..... *Paraphetea*
- 2'. Alas anteriores con la extensión combinada de la celda basal Cu, la celda apical 5 y el área anal ocupando la mitad o más de la mitad del ala (Figs. 2b, d). Pronoto sin depresión o con una depresión leve en el proceso posterior ..... **3**
3. Alas anteriores con las venas R y M fusionadas hasta casi la mitad del ala, dejando una celda basal R pequeña; vena transversal *r-m* ausente; venas R+M y Cu alejándose una de la otra desde la base, por lo que la celda basal M es triangular y no tan angosta (Fig. 2b). Pronoto con el margen dorsal arqueado, sin depresiones, no sinuoso ..... *Dioclophara*
- 3'. Alas anteriores con las venas R y M fusionadas hasta el tercio basal del ala, dejando una celda basal R mediana; vena transversal *r-m* presente; venas R+M y Cu muy cerca una de otra, por lo que la celda basal M es angosta (Fig. 2d). Pronoto con el margen dorsal levemente sinuoso, con una leve depresión detrás de los ángulos humerales ..... *Phormophora*

#### **Subfamilia Smiliinae**

##### **Tribu Polyglyptini**

##### ***Paraphetea* Sakakibara y Creão-Duarte, 2000**

*Paraphetea* Sakakibara y Creão-Duarte 2000: 25 (especie tipo: *Parmula gibbula* Fairmaire, 1846; Polyglyptini); McKamey 2020: 717 (Thuridini).

**Diagnosis.** Pronoto con el margen dorsal sinuoso, con una depresión medial en su longitud, lateralmente cubriendo el clavus, celda Cu y la quinta celda apical (Figs. 3c, 4c). Alas anteriores con la extensión combinada de la celda basal Cu, la celda apical 5 y el área anal ocupando menos de la mitad del ala; venas R y M fusionadas hasta casi la mitad del ala, formando una celda basal R pequeña, dos venas *m-cu* transversales, sin vena transversal *r-m* (Fig. 2c). Metatibia con la fila II (anterodorsal) con pocas setas cuculadas (menos de seis) (Fig. 3c).

**Distribución.** *Paraphetea gibbula* había sido registrado para Brasil y Colombia (McKamey 1998; Sakakibara & Creão-Duarte, 2000), y *P. fascipennis* ha sido registrado para Ecuador, Bolivia, Brasil y Perú (McKamey, 2020).

**Paraphetea gibbula** (Fairmaire, 1846)

*Parmula gibbula* Fairmaire 1846: 491 (Localidad tipo: Brasil).

*Harmonides gibbula* Metcalf y Wade 1965: 881; McKamey 1998: 566.

*Paraphetea gibbula* Sakakibara y Creão-Duarte 2000: 26; McKamey 2020: 718.

**Diagnosis.** Macho negro con cuatro manchas amarillas, dos en el dorso y dos a cada lado en los márgenes laterales. Hembra amarilla con el metopidio, la cabeza y la parte esclerotizada del ala anterior marrones. Pronoto con muchos puntos gruesos, en vista dorsal con el margen dorsal marcadamente sinuoso formado por una depresión marcada detrás de los ángulos humerales.

**Descripción. Hembra** (Fig. 3): *Color*: Coloración general amarilla pálida con poros más oscuros. Cabeza marrón, ojos grises, ocelos rojizos, línea del vértez y clípeo ligeramente más claro. Metopidio con una mancha marrón triangular que se extiende desde encima de los ojos hasta la zona dorsal sobre los ángulos humerales; lóbulos postoculares marrones; banda marrón oblicua desde el margen lateral del tercio posterior y se difumina hacia la zona dorsal; ápice del proceso posterior marrón. Alas anteriores con membrana y venación translúcida, base marrón, ápice con una leve mancha marrón. Parte ventral del tórax, patas y abdomen amarillos. *Textura*: Cabeza y pronoto con puntuación gruesa, opaca. Cuarto basal del ala anterior punteado y ligeramente esclerotizado. *Cabeza*: Cabeza más ancha que larga, lóbulos antenales poco desarrollados, no cubren la inserción antenal y tiene las márgenes levantadas, ocelos de color rojo, frontoclípeo circular, con el margen posterior con el borde levantado. *Tórax*: Pronoto en vista lateral con metopidio arqueado, margen dorsal en vista lateral sinuoso, con una depresión en el dorso detrás de los ángulos humerales, después se vuelve a elevar y se arquea hacia el ápice del proceso posterior; carina dorsal poco elevada en el metopidio, parte anterior del proceso posterior y depresión, y elevada posterior a la depresión, haciendo que el tercio posterior del pronoto sea tectiforme; márgenes laterales del pronoto ampliamente arqueado, cubriendo un tercio de las alas anteriores; lóbulos postoculares triangulares, margen ventral sobresaliendo lateralmente. Alas anteriores con la vena R y M fusionadas en el tercio basal, después separadas por una corta distancia y después nuevamente se fusionan las venas M y Rs hacia el medio del ala, separándose de nuevo subapicalmente en  $R_{4+5}$  y  $M_{1+2}$ , sin venas transversales r-m ni s, dos venas transversales m-cu. Metatibias con la fila II (anterodorsal) con sólo dos setas cuculadas de mayor tamaño que las de las filas I (posterodorsal) y III (ventral); fila I con tres a seis setas cuculadas; primer metatarsómero con un conjunto de setas cuculadas irregularmente distribuidas.

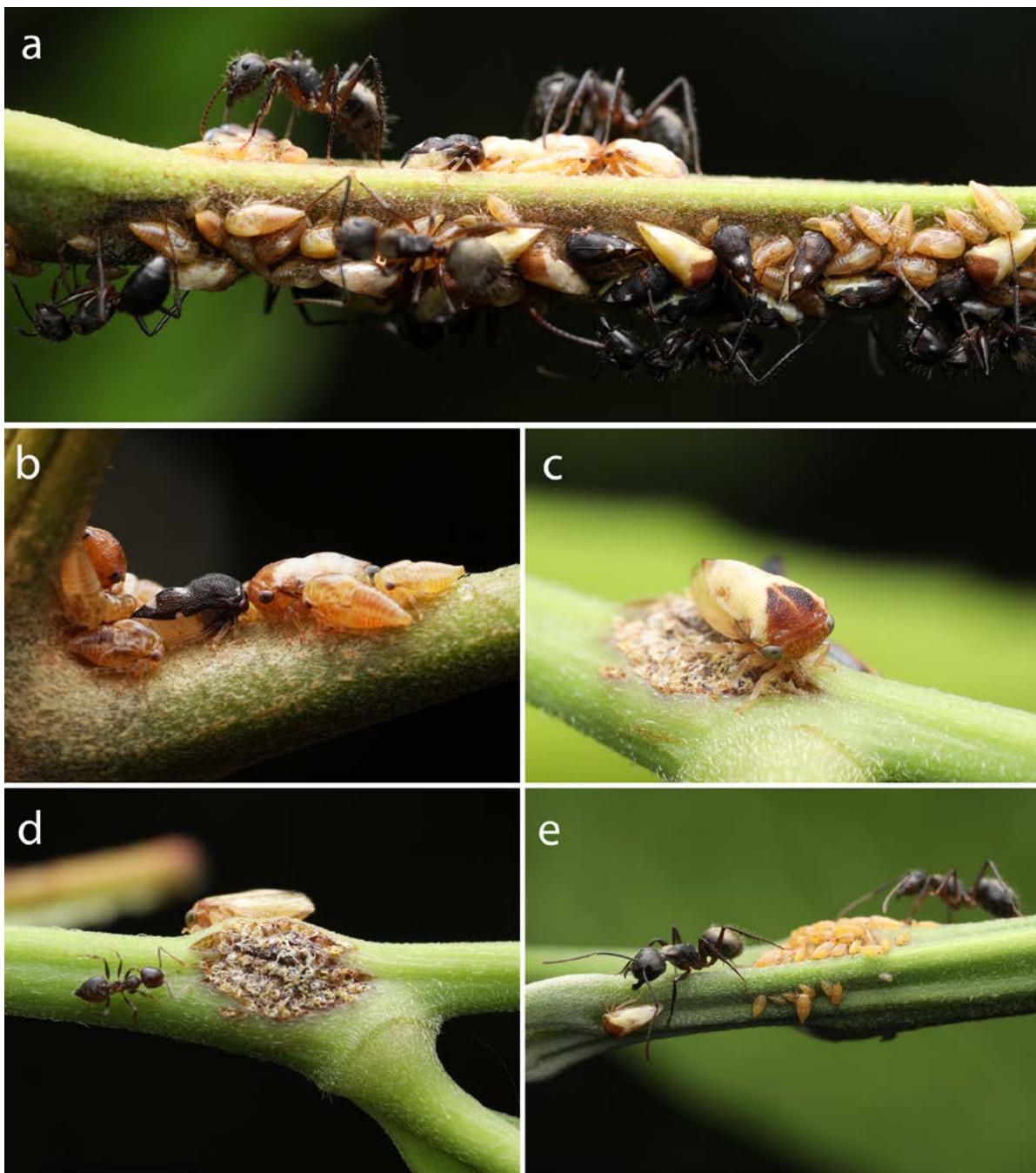
*Abdomen* (Figs. 5j-l): Esternitos, pleuritos y tergitos fusionados, formando una "cápsula abdominal", sin fóveas, proyecciones o tumescencias dorsales. Genitalia de la hembra. Gonoplaca con el margen posterior ampliamente arqueado, con setas a lo largo del margen, ápice agudo, con un pequeño lóbulo. Primeras válvulas con los márgenes dorsales y ventrales paralelos hasta el cuarto apical, donde se estrecha gradualmente formando una punta muy aguda; área esculturada dorsal (AEd) con textura estriada lineal perpendicular al margen ventral, ocupando la mitad dorsal desde el primer cuarto basal; poros más densos en el área basal, y se extienden bajo el AED hasta el ápice; área esculturada ventral (AEV) restringido al ápice apical, con estrías más separadas que las del AED; ramo casi en el margen ventral, cerca de la estructura de acoplamiento ventral (EAV). Segunda válvula con margen dorsal con una elevación aguda después de la mitad de la extensión, después bajando y elevado abruptamente al principio del cuarto apical, ápice redondeado; cuarto apical del margen dorsal con pequeños dientes; margen ventral membranoso y con prominencia preapical (PP); ramo ubicado en la mitad ventral y extendiéndose casi hasta el ápice; ductos y poros en el margen dorsal y una pequeña parte del ventral; AEV y AED con estrías lineales verticales.

**Macho** (Fig. 4). *Color*: Coloración general negra, con pequeños parches marrones claros. Cabeza negra con puntos claros alrededor de toda la cabeza y con una línea marrón a lo largo de la línea del vértez, dos bandas marrones en forma de V invertida en el frontocípeo, ocelos amarillos. Pronoto negro, callos supraoculares marrones, ángulos humerales con margen amarillo, lóbulos postoculares con el margen ventral amarillo, manchas irregulares en la superficie dorsal posterior al metopidio, una mancha amarilla clara justo después de la depresión, y otra mancha amarilla triangular subapicalmente; mancha amarilla pequeña en el margen lateral hacia el medio del proceso posterior. Alas anteriores con membrana y venación translúcida, base marrón oscura, ápice con una leve mancha marrón. Parte ventral del tórax, patas y abdomen amarillos. Zona ventral del tórax marrón oscuro, patas y abdomen amarillo. *Textura*: Cabeza y pronoto con puntuación gruesa, opaca, punteada y brillante. Cuarto basal del ala anterior punteado y levemente esclerotizado. *Cabeza*: Igual que en la hembra. *Tórax*: Pronoto en vista lateral con metopidio arqueado, margen dorsal sinuoso, con una depresión pronunciada en el dorso detrás de los ángulos humerales, después se vuelve a elevar y se arquea hacia el ápice del proceso posterior; carina dorsal poco elevada en el metopidio, parte anterior del proceso posterior y depresión, y elevada posterior a la depresión, haciendo que el tercio posterior del pronoto sea tectiforme; márgenes laterales del pronoto ampliamente arqueado, cubriendo un tercio de las alas anteriores; lóbulos postoculares triangulares, margen ventral sobresaliendo lateralmente. Alas y patas como en la hembra.

*Abdomen* (Figs. 5a-i): Como en la hembra, excepto por la genitalia. Genitalia del macho. Placa lateral fusionada al pigóforo, con setas. Placa subgenital dividida en el tercio apical, con setas restringidas después del tercio basal, casi dos veces más larga que ancha, lóbulos con ápice relativamente agudo o subtriangulares. Parámero en vista lateral en forma de gancho, con el diente dirigido dorsolateralmente. Edeago en forma de U, el brazo posterior más largo que el brazo anterior; brazo posterior con dientes en el margen anterolateral del ápice, en vista caudal con los márgenes laterales paralelos, en vista lateral con el ápice en forma de dedo, con el gonoporo ovoide, membranoso, en el área posterior.

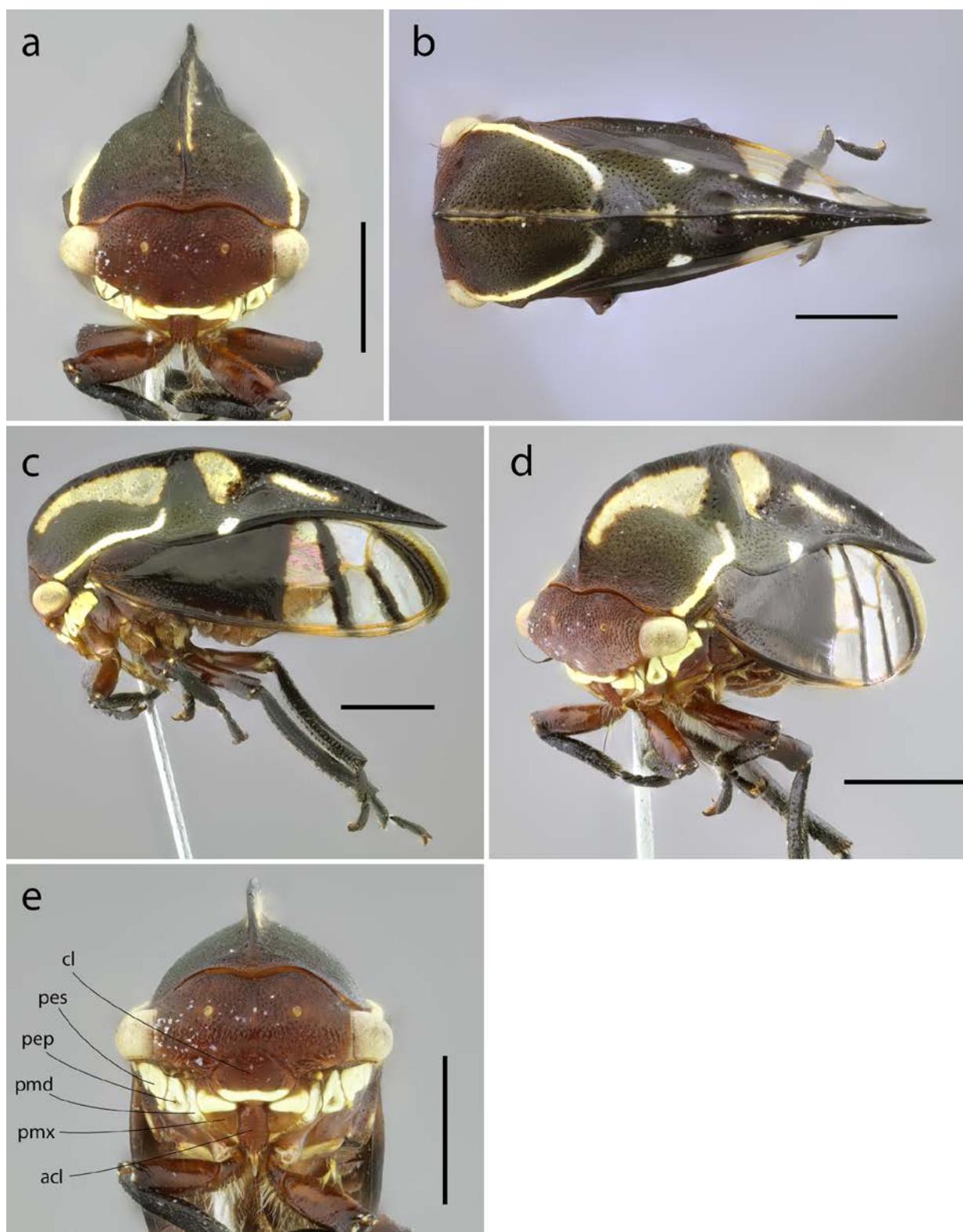
**Ninfa** (Figs. 6a-d): Forma general ovalada, no aplana ni dorsoventral ni lateralmente, sin scoli ni chalazas. *Color*: Amarillo pálido, con parches oscuros en el meso-, metanoto y las almohadillas alares. Terguitos abdominales III-VIII con bandas difuminadas rojas, más oscuras en los márgenes posteriores. *Superficie*: Brillante y finamente punteada, sin presencia de scoli o chalazas. *Cabeza*: Más ancha que larga, ojos de forma elipsoidal, borde posterior de la cabeza no sobresale ni sobrepasa el borde anterior del pronoto. *Tórax*: Pronoto con carena dorsal poco definida, proceso posterior con forma tectiforme y con la punta sobre pasando el metanoto, con el ápice del proceso posterior contiguo al metanoto (sin presentar un espacio entre ellos), almohadillas alares perpendiculares al meso y metanoto, casi formando un ángulo recto con las líneas horizontales de estos dos escleritos. Patas casi de la misma longitud, tibias cilíndricas. *Abdomen*: Sin lamelas laterales, terguitos abdominales III-VIII del mismo tamaño; de forma cilíndrica decreciendo gradual y oblicuamente hasta llegar al pigóforo visto lateralmente; parte distal del pigóforo truncado.

**Biología.** Se encontraron tres agrupaciones de esta especie en plantas de la familia Sapindaceae en mutualismo con las hormigas parabióticas *Camponotus femoratus* (Fabricius, 1804) (Formicinae) y *Crematogaster cf. limata* Smith, 1858 (Myrmicinae) (Fig. 7). Las hembras insertan los huevos en la planta y presentan cuidado maternal, protegiendo y sentándose sobre los huevos. Las masas de huevos son elípticas y de mucho mayor tamaño que las hembras, quedando los huevos expuestos alrededor de la hembra (Fig. 7). La masa de huevos no presenta un espacio entre los huevos como en otros Polyglyptini. En una de las agrupaciones se pudo observar a una hembra de *Todea McKamey* caminando por una de las ramas de la planta (Fig. 7c).

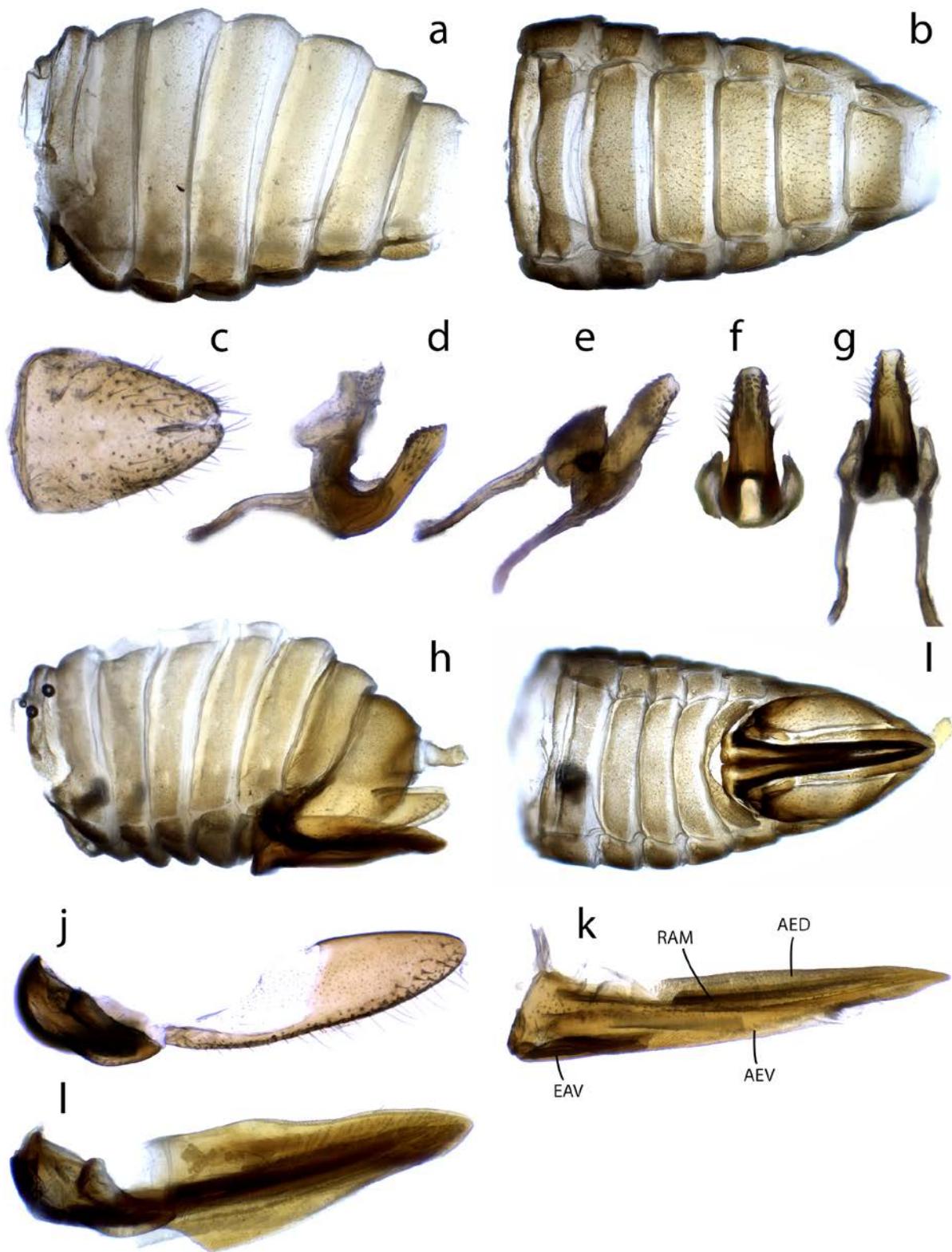


**Figura 7.** Ejemplares de *Paraphetea gibbula* en su hábitat natural. a y b) agrupación de adultos y ninfas con la hormiga *Camponotus femoratus*, c) hembra cuidando una masa de huevos, d) hembra, masa de huevos y hormiga *Crematogaster cf. limata*, e) hembra, cerca de agrupación de ninfas y hormigas *C. femoratus*.

Las agrupaciones que encontramos estaban en plantas relativamente cercanas, y en el área (alrededor de 20 m<sup>2</sup>), estas hormigas tenían varios nidos en los árboles (nidos satélites) y estaban asociados a otros grupos de membrácidos mutualistas de hormigas como una especie de *Todea* y *Erechtia* Walker, *Tritropidia bifenestrata* (Funkhouser), y *Hemiptycha obtecta* (Fabricius). Estas dos especies de hormigas se alimentaron de la melaza de los membrácidos, y *C. femoratus* fue la especie que defendió de forma más agresiva a los membrácidos. Estas hormigas se observaron forrajeando juntas y compartiendo sus nidos.



**Figura 8.** Hembra de *Thurius fenestratus* en distintas vistas. a) frontal, b) dorsal, c) lateral, d) frontolateral, e) vista ventral de la cabeza. acl: anteclípeo, cl: clípeo, pes: proesternón, pep: proepimerón, pmd: placas mandibulares, mx: placas maxilares. Escala: 1 mm.



**Figura 9.** Estructuras de *Thuris fenestratus*, a-g: macho; h-l: hembra. a) abdomen en vista lateral y b) vista ventral, c) placa subgenital, vista ventral, d) edeago y parámero en vista lateral, e) vista frontolateral, f) vista caudal y g) vista ventral, h) abdomen en vista lateral y i) vista ventral, j) gonoplaca en vista lateral, k) primeras válvulas en vista lateral, l) segundas válvulas en vista lateral (segunda válvula en la base está incompleta debido a un error en la disección).

Estas hormigas parabióticas pueden mantener separadamente las cámaras donde cuidan a su progenie (Vantaux *et al.*, 2007). Los nidos de hormigas estaban en general formando 'jardines de hormigas'. Estos jardines de hormigas se forman a partir de semillas de epífitas que son transportadas al nido y posteriormente germinan, nutriéndose del material en descomposición en el nido y al mismo tiempo dándole estructura al nido por medio de las raíces y las hojas (Vantaux *et al.*, 2007).

**Distribución.** Esta especie se encuentra registrada en Brasil y Colombia (McKamey, 1998; Sakakibara & Creão-Duarte, 2000) (Fig. 1). La especie *P. gibbula* había sido previamente registrada para Colombia, bajo el nombre de *Harmonides gibbula* (Flórez-V *et al.*, 2015) pero no fue incluida en Sakakibara & Creão-Duarte (2000).

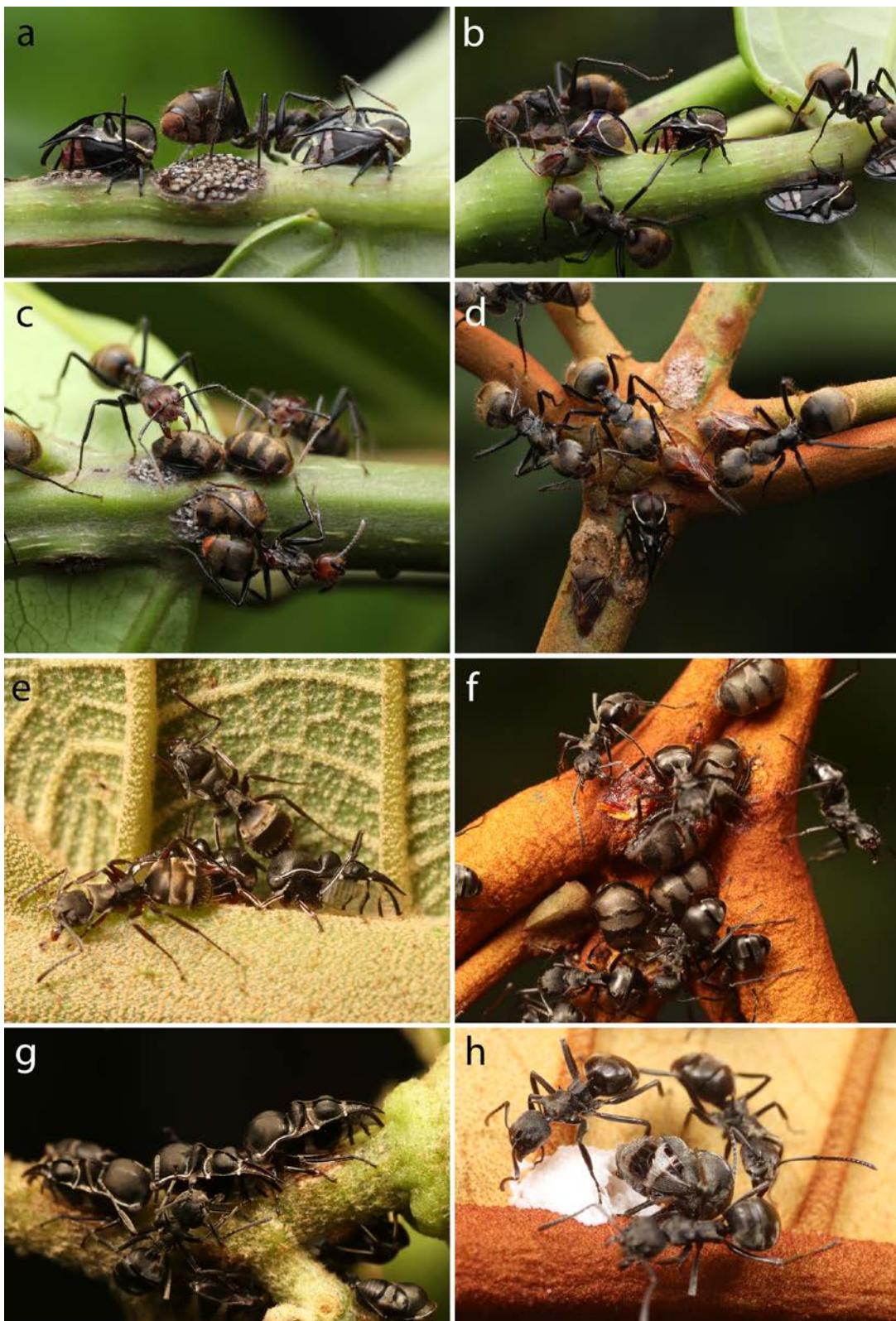
**Material examinado:** COLOMBIA: **Meta:** San Martín de los Llanos: adultos, ninfas y hormigas asociadas *Camponotus cf. femoratus* en el mismo vial, vereda La Novilla, Reserva Rey Zamuro-Matarredonda, 3°32'20.753" N, 73°21'9.849" W, 300 msnm, manual, 29 ene 2024, *Camilo Flórez-V, Santiago Quintero-M*, CBUCES-F 20071; otros especímenes con los mismos datos excepto por: "CBUCES-F 20132" (una hembra), "CBUCES-F 20133" (un macho), "CBUCES-F 20134" (una ninfa), "CBUCES-F 20135" (una ninfa), "7 feb 2024, CBUCES-F 20078" (adultos, ninfas y hormigas asociadas *Camponotus femoratus* en el mismo vial, y un individuo del género *Todea*), "7 feb 2024, CBUCES-F 20079" (adultos, ninfas y hormigas asociadas *Camponotus femoratus* en el mismo vial).

**Comentarios:** Esta especie presenta la fila I (posteriorodorsal) de setas cuculadas en la metatibia con alrededor de cinco setas (Fig. 4c), la fila II (anterodorsal) tiene dos setas cuculadas en forma de espina en la mitad de la extensión de la pata (Fig. 3c). Thuridini no tiene la fila I de setas cuculadas (Deitz 1975). Las ninfas de *P. gibbula* (Figs. 6a-d) tienen algunas características diferentes a las de *Thuris* (Figs. 6e-h). Las ninfas de *P. gibbula* no presentan una extensión ventral en el segmento IX del abdomen. El abdomen en *P. gibbula* es igual o más largo que el tórax, mientras que en *Thuris* el abdomen es más corto que el tórax. Las patas posteriores son marcadamente más largas que las anteriores y medias en las ninfas de *Thuris*, a diferencia de las de *Paraphetea* que son casi iguales en longitud. Ese mayor tamaño en las ninfas de *Thuris* puede deberse al movimiento que hacen de alzar las ninfas para imitar el movimiento de las antenas de las hormigas asociadas (ver abajo). A diferencia de los adultos, que presentan puntos o poros de un mismo tamaño a lo largo del pronoto, las ninfas de *Paraphetea* presentan puntos de diferentes tamaños y dispersos.

#### Smiliinae: Thuridini

##### *Thuris fenestratus* Funkhouser, 1943

**Biología** (Figs. 10a-d). Se encontraron agrupaciones de esta especie en varias plantas de los géneros *Piper* L. (Piperaceae) (Figs. 10a-c) y *Vismia* Vand (Hypericaceae) (Fig. 10d). Todas las agrupaciones ( $n=12$ ) estuvieron asociadas de forma mutualista a *Dolichoderus bident* (Linnaeus, 1758) (Dolichoderinae). Las hembras de *T. fenestratus* fueron encontradas posadas sobre sus huevos, exhibiendo algunos comportamientos de cuidado maternal como lanzar patadas laterales cuando son perturbadas (en nuestro caso, fueron perturbados con un pincel). Estas patadas laterales las realizan extendiendo el fémur y las tibias hacia la parte exterior del cuerpo (e.g. la pata derecha se extiende hacia la derecha del insecto), similar a algunos Polyglyptini con cuidado maternal, pero diferente a las de Hoplophorionini donde las hembras lanzan patadas cruzando debajo del cuerpo (e.g. la pata derecha se extiende debajo del abdomen y se dirige hacia la parte izquierda). Las hembras insertan los huevos en la planta, ubicados en la vena central en la base de las hojas en *Piper* y en los nudos en *Vismia*. La masa de huevos es elíptica, sin quedar muy



**Figura 10.** Ejemplares de *Thuris fenestratus* (a-d) y *Thuris binodosus* (e-h) en su hábitat natural. a) hembras, masa de huevos y la hormiga *Dolichoderus bidens* sobre planta de *Piper* sp., b) hembras en agrupaciones con los hemípteros *Tropidolomia auriculata*, c) *Anobilia* aff. *guianae*, d) y *Tropidaspis* sp. y *Aphetea* sp. (sobre *Vismia* sp.), e y g) hembras con hormigas *Dolichoderus septemspinosis* sobre planta de Melastomataceae, f) hembras en agrupaciones con los membrácidos *A. aff. guianae* y *Aphetea* sp., h) hembra de *Paragara* cf. *nigra* (sobre *Vismia* sp.).

expuestos a cada lado de la hembra y dejando un espacio en medio de los huevos (Fig. 10a), probablemente para que la hembra se alimente mientras cuida los huevos.

Se encontraron individuos en agrupaciones mixtas con los membrácidos mutualistas de hormigas *Tropidolomia auriculata* (Olivier) y *Horiola Fairmaire* (Tragopini), *Aphetea* sp. (Polyglyptini), y el aetaliónido *Tropidaspis* Stål (Fig. 10). Los adultos y las ninfas alzan sus patas y las mueven oscilando de atrás hacia adelante. Este comportamiento también lo observamos en muchos grupos mutualistas de hormigas incluyendo aetaliónidos como *Lophyraspis* Stål, *Biturritia* Goding, *Mina* Walker, y membrácidos como *Horiola* y *Tropidolomia*. Este comportamiento parece que podría ser para imitar el movimiento de las antenas de sus hormigas mutualistas, logrando camuflarse mejor entre las agrupaciones con hormigas.

**Anotaciones en la morfología de los adultos:** *Abdomen* (Fig. 9): Terguitos, pleuritos y esternitos separados, no fusionados. *Genitalia hembra* (Figs. 9h-l). Gonoplaca ligeramente arqueada con setas de diferente tamaño a lo largo y alrededor del borde posterior, con el ápice romo. Primeras válvulas con márgenes dorsales y ventrales paralelos visto lateralmente hasta el último cuarto apical, donde el margen ventral se estrecha, sin prominencia preapical (PP); margen dorsal continúa recto hasta el ápice; ápice formando una punta aguda; área esculturada dorsal y ventral (AED y AEV) estriada desde el segundo cuarto hasta el ápice; ramo en la mitad de la válvula al igual que los poros. Segunda válvula en forma de daga, la cual se va estrechando hacia el ápice, punta menos aguda que las primeras válvulas; margen dorsal claramente dentado desde el segundo cuarto mientras que el margen ventral solo posee dentición clara en el cuarto apical; ductos y poros dispersos, saliendo desde el ramo hacia el margen dorsal; AEV estriado perpendicularmente al margen ventral de la válvula principalmente alrededor del ramo en la mitad de la válvula y en la parte más ventral posee una textura estriada granulosa. *Genitalia macho* (Figs. 9a-g). Placa lateral no fusionada al pigóforo. Placa subgenital con setas y dividida en el tercio apical, con los lóbulos muy unidos entre sí y con ápice más romo que agudo; placa casi dos veces más larga que ancha. Parámeros en vista lateral con ápices cortos y truncados, sin dientes. Edeago en forma de u con brazo posterior más corto que el anterior; brazo posterior con dientes en forma de escama alrededor de todo el ápice del brazo; además, brazo posterior presenta setas gruesas orientadas oblicuamente hacia arriba desde la mitad; edeago desde la vista caudal con las márgenes laterales paralelas y en vista lateral con el ápice agudo.

**Anotaciones en la morfología de las ninfas** (Figs. 6e-h). La ninfa tiene algunas características diferentes a las descritas para *T. binodosus* (McKamey & Porter, 2016). La parte ventral del segmento IX en *T. binodosus* tiene una extensión tubular, mientras que en *T. fenestratus* esta extensión es más o menos triangular. Igualmente, el segmento IX es más alto en *T. fenestratus* que en *T. binodosus*. La carena dorso-medial en *T. fenestratus* es mucho más pronunciada que en *T. binodosus*, al igual que en los adultos. La frente está proyectada anteriormente con una carena bien marcada y sobresaliente (Figs. 6e-h), mucho más que en las ninfas de *T. binodosus* (McKamey & Porter, 2016).

**Material examinado:** COLOMBIA: Vaupés: Mitú, Comunidad Indígena Cucura, 1°10'12.576" N, 70°9'35.963" W, 250-300 msnm, adultos, ninfas y hormigas asociadas (*Dolichoderus bidens*), en *Piper* sp., manual, 27 feb 2024, Camilo Flórez-V, José Fernando Londoño, Santiago Quintero-M, CBUCES-F 20136; otros individuos con los mismos datos, excepto por: "CBUCES-F 20137", "CBUCES-F 20138", "CBUCES-F 20527", "CBUCES-F 20528", "CBUCES-F 20529", "CBUCES-F 20530", "7 mar 2024, CBUCES-F 20708".

***Thuris binodosus*** Goding, 1926

**Biología** (Figs. 10e-h). Se encontraron pequeñas agrupaciones (hasta 20 individuos) de esta especie en plantas del género *Vismia* (Melastomataceae). Todas las agrupaciones (n=11) estuvieron en mutualismo con hormigas de la especie *Dolichoderus septemspinosis* Emery, 1894 (Dolichoderinae). Al igual que *T. fenestratus*, las hembras de esta especie fueron encontradas posadas sobre sus huevos. Las hembras insertan los huevos en la planta, ubicados en la vena central en la base de las hojas en Melastomataceae y en los nudos en *Vismia*. La masa de huevos es elíptica, sin quedar muy expuestos a cada lado de la hembra (Fig. 10g). Los adultos y ninfas de esta especie también mueven las patas posteriores oscilando de atrás hacia adelante como en *T. fenestratus*.

Se encontraron algunos individuos en agrupaciones mixtas con otras especies de membrácidos mutualistas de hormigas estrechamente asociadas a *D. septemspinosis*, como *Paragara* cf. *nigra* (Funkhouser) (Membracini) (Fig. 10h) y *Anobilia* aff. *guianae* (Haviland) (Tragopini) (Fig. 10f), y otros generalistas como *Aphetea* (Polyglyptini) (Fig. 10f). Tanto *P. cf. nigra* como *T. binodosus* exhiben un "síndrome morfológico" similar, con el dorso sinuoso en vista lateral y bandas oscuras en las alas anteriores, el cual podría estar relacionado al mutualismo estrecho con la misma especie de hormiga.

**Material examinado:** COLOMBIA: Amazonas: Leticia: Estación Biológica El Zafire, 4°0'10.296" S, 69°53'44.087" W, 100-150 msnm, Adultos, ninfas y hormigas asociadas (*Dolichoderus septemspinosis*), manual, 3 ago 2022, Camilo Flórez-V, Mileidy Idárraga, Santiago Quintero-M, Miguel Arcángel, CBUCES-F 17421; los mismos datos de colecta excepto por: "4 ago 2022, CBUCES-F 17503", "4 ago 2022, CBUCES-F 17521".

**Distribución.** Este es el primer registro de esta especie en Colombia. Anteriormente reportada en Brasil sobre los estados de Minas Gerais y Mato Grosso (McKamey 1998, McKamey 2017) (Fig. 1).

**AGRADECIMIENTOS.** Agradecemos a todas las personas que nos ayudaron con la fase de campo: a los trabajadores y dueños de la Reserva Rey Zamuro-Matarredonda (Meta, San Martín de los Llanos), y a Diego Gómez por ayudarnos con toda la logística en esta reserva. También agradecemos a José Fernando Londoño ("Coché") y su familia, y a toda la comunidad de Cucura (Mitú) por permitirnos trabajar en su territorio; a Alejandro Campuzano, María Isabel Morales y Nicolás Campuzano por permitirnos trabajar en la Reserva Chunduu (Mitú), hospedarnos y ayudarnos en toda la logística en Mitú. Le damos gracias a don Miguel Arcángel, doña María y Rosendo por todo su apoyo en Leticia. Agradecemos a Mileidy Idárraga por su ayuda en campo y a Carolina Rivera por su ayuda en el ingreso de los especímenes en las CBUCES. También agradecemos a las personas de las Colecciones Biológicas de la Universidad CES y al Frost Entomological Museum (The Pennsylvania State University) por facilitarnos el trabajo en sus laboratorios. El trabajo de campo fue financiado a CFV por las becas The Lewis and Clark fund for exploration and field research (American Philosophical Society), Hovore-Horn (Organización para Estudios Tropicales), SysEB Student Research Travel Award (Entomological Society of America), The LinneSys: Systematics Research Fund (Linnean Society of London and the Systematics Association) y la beca doctoral Fulbright-Minciencias (Colombia) cohorte 2020. Los especímenes recolectados fueron amparados a través del Permiso Marco de Recolección de la Universidad CES (Resolución No. 0790 de 2014 de la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales).

## LITERATURA CITADA

- Bäumler, F., Koehnsen, A., Tramsen, H. T., Gorb, S. N., Büsse, S. (2020) Illuminating nature's beauty: modular, scalable and low-cost LED dome illumination system using 3D-printing technology. *Scientific Reports*, 10, 12172.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-69075-y>
- Camacho, L. F. (2020) Macroecological patterns of biotic interactions and their consequences in prey communities. (Tesis de doctorado) (Vancouver): The University of British Columbia.
- Cryan, J. R., Wiegmann, B. M., Deitz, L. L., Dietrich, C., 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>
- Deitz, L. L. (1975) Classification of the Higher Categories of the New World Treehoppers (Homoptera: Membracidae). *North Carolina Agricultural Experiment Station Technical Bulletin*, 225, 1–177.
- Dietrich, C. H., McKamey, S. H., Deitz, L. L. (2001) Morphology-based phylogeny of the treehopper family Membracidae (Hemiptera: Cicadomorpha: Membracoidea). *Systematic Entomology*, 26(2), 213–239.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.2001.00140.x>
- 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., Wallace, M. S., Zahniser, J.N. (2022) Polyglyptini Goding, 1892. World Auchenorrhyncha Database. TaxonPages. Disponible en <https://hoppers.speciesfile.org/otus/54131/overview> (consultado 31 mayo 2025).
- Fairmaire, L. M. H. (1846) Revue de la tribu des Membracides. *Annales de la Société Entomologique de France*, 4, 235–320.  
Disponible en: <https://biostor.org/reference/61663>
- Flórez-V, C., 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>
- Flórez-V, C., Cardona-Duque, J., Jiménez-Ferbans, L. (2023) Generación de imágenes digitales de alta resolución de artrópodos: soluciones pensadas para colecciones en Latinoamérica. *Intropica*, 18(2), 153–182.  
<https://doi.org/10.21676/23897864.5362>
- Funkhouser, W. D. (1919) New Neotropical Membracidae. *Journal of the New York Entomological Society*, 27, 267–277.
- Funkhouser, W. D. (1943) A New Membracid Genus from Peru (Homoptera). *Entomological News Philadelphia*, 54, 229–232.
- Goding, F. W. (1926) New genera and species of Membracidae. *Transactions of the American Entomological Society*, 52, 103–110.
- Kawada, R., Buffington, M. L. (2016) A scalable and modular dome illumination system for scientific microphotography on a budget. *PLoS ONE*, 11(5), 1–10.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153426>

- Mckamey, S. H. (1998) Taxonomic catalogue of the Membracoidea (exclusive of leafhoppers). Second supplement to fascicle 1 -- Membracidae of the general catalogue of the Hemiptera. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 60, 1–377.
- McKamey, S. H. (2017) The identity of three South American "smiliine" treehoppers (Hemiptera, Membracidae) and related taxonomic changes, including description of a new genus in Thuridini. *ZooKeys*, 678, 65–72.  
<https://doi.org/10.3897/zookeys.678.10340>
- McKamey, S. H. (2020) Synonymy of *Paraphetea* Sakakibara and Creão-Duarte and *Flynnia* McKamey (Hemiptera: Membracidae: Smiliinae), with a Reinstated Combination, New Distribution Records, and a Key to All Species of Thuridini. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 122(3), 716–719.  
<https://doi.org/10.4289/0013-8797.122.3.716>
- McKamey, S. H., Porter, M. J. (2016) First immature of the new world treehopper tribe Thuridini (Hemiptera, membracidae, smiliinae) with a new synonym, a new combination, and a new country record. *ZooKeys*, 557, 85–91.  
<https://doi.org/10.3897/zookeys.557.6602>
- McKamey, S. H., Wallner, A. M., Porter, M. J. (2015) Immatures of the New World treehopper tribe Amastrini (Hemiptera, Membracidae, Smiliinae) with a key to genera. *ZooKeys*, 524, 65–87.  
<https://doi.org/10.3897/zookeys.524.5951>
- Mejdalani, G. (1998) Morfologia externa dos Cicadellinae (Homoptera, Cicadellidae): comparação entre *Versigonalia ruficauda* (Walker) (Cicadellini) e *Tretogonia cibrata* Melichar (Proconiini), com notas sobre outras espécies e análise da terminología. *Revista Brasileira de Zoologia*, 15(2), 451–544.  
<https://doi.org/10.1590/s0101-81751998000200015>
- Metcalf, Z. P., Wade, V. (1965) *General Catalogue of the Homoptera. A Supplement to Fascicle I - Membracidae of the General Catalogue of Hemiptera. Membracoidea. In Two Sections.* North Carolina State University at Raleigh, North Carolina, Estados Unidos, 1552 pp.  
Disponible en: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/194618> (consultado en junio 9 2025).
- Sakakibara, A. M. (1975) Sobre o gênero *Thuris* Funkhouser, 1943, com descrição de uma nova especie. *Revista Brasileira de Biologia*, 35(4), 843–846.
- Sakakibara, A. M., Creão-Duarte, A. J. (2000) *Paraphetea*, um novo gênero de Polyglyptini (Hemiptera, Membracidae, Smiliinae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 17(1), 25–28.  
<https://doi.org/10.1590/s0101-81752000000100003>
- Vantaux, A., Dejean, A., Dor, A., Orivel, J. (2007) Parasitism versus mutualism in the ant-garden parabiosis between *Camponotus femoratus* and *Crematogaster levior*. *Insectes Sociaux*, 54(1), 95–99.  
<https://doi.org/10.1007/s00040-007-0914-0>