UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
MUSEU DE ZOOLOGIA

Pedro Ivo Chiquetto Machado

**Revisão taxonômica e análise filogenética de *Paraphasma*
Redtenbacher, 1906 (Phasmatodea: Pseudophasmatidae:
Stratocleinae)**

**Taxonomic revision and phylogenetic analysis of *Paraphasma* Redtenbacher, 1906
(Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Stratocleinae)**

Volume I

São Paulo
2019

Pedro Ivo Chiquetto Machado

**Revisão taxonômica e análise filogenética de *Paraphasma*
Redtenbacher, 1906 (Phasmatodea: Pseudophasmatidae:
Stratocleinae)**

**Taxonomic revision and phylogenetic analysis of *Paraphasma* Redtenbacher, 1906
(Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Stratocleinae)**

Volume I

Versão Original

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Ciências, na Área de Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade.

Orientadora:

Profa. Dra. Eliana Marques Cancellato

São Paulo

2019

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

I authorize the reproduction and dissemination of this work in part or entirely by any electronic or conventional means, for study and research, provided the source is cited.

Catálogo na Publicação
Serviço de Biblioteca e Documentação
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Machado, Pedro Ivo Chiquetto

Revisão taxonômica e análise filogenética de *Paraphasma* Redtenbacher, 1906 (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Stratocleinae) = Taxonomic revision and phylogenetic analysis of *Paraphasma* Redtenbacher, 1906 (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Stratocleinae) – Pedro Ivo Chiquetto Machado; orientadora Eliana Marques Cancellato. São Paulo, 2019.

2v.

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Doutor em Ciências, na área de Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade.

Versão original

1. Phasmatodea – análise filogenética. 2. Stratocleinae. 3. Pseudophasmatidae.
I. Cancellato, Eliana Marques, orient. II. Título.

CDU 595.72

MACHADO, Pedro Ivo Chiquetto

Revisão taxonômica e análise filogenética de *Paraphasma* Redtenbacher, 1906

(Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Stratocleinae)

Taxonomic revision and phylogenetic analysis of *Paraphasma* Redtenbacher, 1906

(Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Stratocleinae)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Ciências, na Área de Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade.

Aprovado em: ____/____/____

Banca examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora, Profa. Eliana Marques Canello, pelas importantes sugestões, críticas e discussões, e por toda a dedicação em me orientar no estudo de um grupo diferente de sua especialidade.

Aos curadores de instituições estrangeiras e brasileiras que emprestaram material para este estudo ou que me receberam em visitas às coleções: Dra. Susanne Randolph e Harald Bruckner (Naturhistorisches Museum Wien); Dr. Ben Price (Natural History Museum); Amoret Spooner (Oxford University Museum of Natural History); Dr. Roberto Zucchi (ESALQ-USP); Dr. Marcio Oliveira (INPA); Dr. Miguel Monné (MN-UFRJ); Dr. Orlando Silveira (MPEG); Dra. Luciane Marinoni (UFPR); Dr. Paulo Motta (UnB); Dr. Freddy Bravo (UEFS); Dr. Fernando Vaz de Mello (UFMT); Dr. Ricardo Andreazze (*in memoriam*) (UFRN); Dra. Jane Costa (FIOCRUZ).

À Profa. Adriana Coletto Morales, por sua importante colaboração no projeto, tendo me recebido no Laboratório de Biologia Evolutiva da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP – Campus de Jaboticabal) e disponibilizado a infraestrutura do laboratório para este trabalho, além de ter e me orientado e auxiliado nos procedimentos para obtenção de sequências genéticas; também a Amanda de Faria, pela disponibilidade em me auxiliar durante os dias em que estive na UNESP.

A Oskar Conle, pelas sugestões, discussões taxonômicas e fornecimento de imagens para este estudo.

Ao Prof. Marcelo Duarte e a Renato Silva, pelo empréstimo de equipamentos de fotografia utilizados para a obtenção de diversas imagens desta tese.

A Ana Vasques e Carlos Campaner, que me auxiliaram em diversas situações no dia a dia de trabalho no MZUSP.

À equipe da biblioteca do MZUSP, pelo auxílio na busca de obras importantes para a realização deste trabalho e, em especial, a Dione Seripierri, por sanar diversas dúvidas relacionadas à citação de artigos e à formatação de referências bibliográficas.

A Fernando Domenico, por ter me ensinado técnicas de dissecação que foram de grande importância para a realização deste estudo.

A Maurício Rocha e Juan Pablo Botero, pelo auxílio na realização de análises filogenéticas.

A Joice Constantini, Nara Barbosa, Tiago Carrijo, Rafaella Santos e Carolina Cuezze, pela colaboração e companhia em expedições de coleta em busca de bichos-paus e cupins.

A Raphael Heleodoro, pelo fornecimento de imagens para este estudo.

Aos amigos do Laboratório de Ortopteroides e todos os amigos do Museu, pela amizade e ótimos momentos compartilhados durante esses quatro anos.

Aos amigos do Projeto Phasma – Alvaro, Edgar, Phillip e Victor – pela amizade e tantos conhecimentos trocados a respeito dos fantásticos bichos-paus.

Aos meus pais e minhas irmãs, por todo o apoio, amizade e convivência, tendo sempre demonstrado interesse pelo meu trabalho.

À minha esposa, Alessandra, pelo auxílio e companhia em muitas expedições de coleta deste estudo, pelas diversas sugestões e críticas ao texto, e por continuar sendo, após mais de dez anos juntos, a maior amizade e maior certeza da minha vida.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pelo apoio financeiro a este trabalho através da concessão de Bolsa de Doutorado (Processo FAPESP 2015/08808-2) e Bolsa Estágio de Pesquisa no Exterior (Processo FAPESP 2017/08022-4).

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pelo apoio financeiro no início do projeto através da concessão de bolsa CAPES/Demanda Social (nível: doutorado).

*Eu te espero chegar
vendo os bichos, sozinho, na noite.
Distração de quem quer esquecer
o seu próprio destino.*

O Terço, Criaturas da Noite

RESUMO

A taxonomia de Phasmatodea baseia-se essencialmente em caracteres de morfologia externa e características do ovo. A genitália masculina, estrutura com grande relevância taxonômica em outras ordens de insetos, foi examinada em poucas espécies de bicho-pau, sendo a sua morfologia ainda muito pobremente explorada para fins taxonômicos e filogenéticos. Das poucas análises filogenéticas realizadas até hoje em Phasmatodea, a maioria foi baseada em dados moleculares e focou nas relações entre grandes grupos, com apenas dois estudos abordando relações intragenéricas. *Paraphasma* Redtenbacher, 1906 é um gênero neotropical de bichos-paus pequenos e de aspecto delicado, com ambos os sexos possuindo asas posteriores bem desenvolvidas. Incluía, até o início deste estudo, dez espécies válidas, oito das quais com registro para o Brasil; trata-se de um gênero relativamente bem representado nas coleções brasileiras de Phasmatodea. Porém, assim como grande parte dos gêneros brasileiros de bichos-paus, *Paraphasma* encontrava-se taxonomicamente mal definido, e o conhecimento sobre suas espécies era praticamente restrito às descrições originais, normalmente muito superficiais, e a informações vagas de distribuição geográfica. O objetivo deste estudo foi realizar uma revisão taxonômica e análise filogenética de *Paraphasma*, buscando explorar o potencial taxonômico da genitália masculina de Phasmatodea. Foram examinados 407 exemplares (incluindo 38 tipos), estando representadas todas as espécies de *Paraphasma* e 18 espécies como grupo-externo da análise filogenética. A genitália masculina foi examinada e ilustrada para 22 espécies; foram verificadas prováveis homologias entre as espécies e propostos nomes para as regiões e estruturas da genitália. Foram definidos 80 caracteres morfológicos para a análise filogenética, dos quais 32 referem-se à genitália masculina. Como resultado, *Paraphasma* passa a ter uma configuração bastante distinta da inicial, incluindo nove espécies, das quais três são espécies novas identificadas durante o estudo. O gênero foi redescrito, com base em morfologia externa e em características da genitália masculina e do ovo. Foram descritas as três espécies novas e redescritas as demais espécies de *Paraphasma*, incluindo a primeira descrição do macho de *Paraphasma minus*, do ovo de seis espécies e da genitália masculina de oito. Foram propostos dois novos gêneros (chamados aqui pelos nomes fictícios “*Aus*” e “*Bus*”) para duas espécies previamente em *Paraphasma*, resultando nas novas combinações “*Aus*” *amabilis* e “*Bus*” *cognatus*. As decisões taxonômicas propostas incluem também outras cinco novas

combinações [*Paraphasma laterale*, *Paraphasma trianguliferum*, *Paraphasma umbretta*, *Prexaspes (Elasia) paulensis*, *Tithonophasma cancellatum*], seis novas sinonímias de espécie [*Phasma hopii*, *Phasma lineolatum* e *Stratocles dentatus* sinônimos de *Paraphasma laterale*; *Phasma quadratum* sinônimo de *Prexaspes (Elasia) pholcus*; *Phasma perspicillaris* sinônimo de *Stratocles xanthomela*; *Metriotes pericles* sinônimo de *Perliodes sexmaculatus*], uma nova sinonímia de gênero (*Oestrophora* sinônimo de *Paraphasma*), uma espécie revalidada (*Paraphasma umbretta*) e um nome de espécie considerado *nomen dubium* (*Paraphasma fasciatum*). A genitália masculina correspondeu à principal fonte de informações para delimitação das espécies de *Paraphasma*. Além disso, os caracteres genitais foram, de forma geral, mais consistentes com a hipótese filogenética obtida do que os de morfologia externa, que se mostraram bastante homoplásticos. Os resultados da análise filogenética sugerem que as três subfamílias de Pseudophasmatidae (Pseudophasmatinae, Stratocleinae, Xerosomatinae) são polifiléticas.

Palavras-chave: Taxonomia. Sistemática. Morfologia. Genitália. Bicho-pau.

ABSTRACT

The taxonomy of Phasmatodea relies largely on external morphology and features of the egg. The male genitalia, which is highly relevant for the taxonomy of other insect orders, has been examined in only a few species of stick insects, and its morphology remains very poorly explored for taxonomic and phylogenetic purposes. Of the few phylogenetic analyses performed so far in Phasmatodea, most were based on molecular data and focused on the relations among large groups, with only two studies having addressed intrageneric relationships. *Paraphasma* Redtenbacher, 1906 is a Neotropical genus of small and delicate stick insects, with both sexes having well-developed hind wings. Until the beginning of this study *Paraphasma* included ten valid species, eight of which recorded from Brazil; the genus is relatively well represented in Brazilian Phasmatodea collections. However, like most Brazilian genera of stick insects, *Paraphasma* was taxonomically poorly defined, and the current knowledge about its species was essentially limited to superficial original descriptions and vague information concerning geographical distribution. The aim of this study was to perform a taxonomic revision and phylogenetic analysis of *Paraphasma*, seeking to explore the taxonomic potential of the phasmid male genitalia. A total of 407 specimens were examined (including 38 types), with all species of *Paraphasma* plus 18 species as outgroups for the phylogenetic analysis. The male genitalia of 22 species was studied and illustrated; probable homologies were found among species and names were proposed for regions and structures of the genitalia. Eighty morphological characters were defined for the phylogenetic analysis, of which 32 refer to male genitalia. As a result, *Paraphasma* now shows a very different conception, with nine valid species, including three new ones identified during this study. *Paraphasma* was redescribed, based on external morphology and features of the male genitalia and egg. The three new species were described and the other six species were redescribed, including the first description of the male of *Paraphasma minus*, the egg of six species and the male genitalia of eight. Two new genera were proposed (herein referred by the symbolic names “*Aus*” and “*Bus*”) to include two species previously in *Paraphasma*, resulting in the new combinations “*Aus*” *amabilis* and “*Bus*” *cognatus*. Taxonomic decisions proposed here also include other five new combinations [*Paraphasma laterale*, *Paraphasma trianguliferum*, *Paraphasma umbretta*, *Prexaspes* (*Elasia*) *paulensis*, *Tithonophasma cancellatum*], six new species synonymys [*Phasma hopii*, *Phasma lineolatum* and *Stratocles*

dentatus under *Paraphasma laterale*; *Phasma quadratum* under *Prexaspes (Elasia) pholcus*; *Phasma perspicillaris* under *Stratocles xanthomela*; *Metriotes pericles* under *Perliodes sexmaculatus*], one new genus synonymy (*Oestrophora* under *Paraphasma*), one resurrected species (*Paraphasma umbretta*) and one species name regarded as a *nomen dubium* (*Paraphasma fasciatum*). Male genitalia was the main source of information for species delimitation in *Paraphasma*. Furthermore, genital characters were generally more consistent with the phylogenetic hypothesis obtained than characters of external morphology, which turned out to be quite homoplastic. The results of the phylogenetic analysis suggest that the three subfamilies of Pseudophasmatidae (Pseudophasmatinae, Stratocleinae and Xerosomatinae) are polyphyletic.

Keywords: Taxonomy. Systematics. Morphology. Genitalia. Stick insect.

SUMÁRIO

VOLUME I

INTRODUÇÃO	13
Aspectos gerais da ordem Phasmatodea	13
A família Pseudophasmatidae e a subfamília Stratoctleinae	16
O gênero <i>Paraphasma</i> Redtenbacher, 1906	18
Motivação do estudo	19
Objetivos	21
MATERIAL E MÉTODOS	22
Coleta e manutenção em cativeiro	22
Material examinado e listas sinonímicas	24
Terminologia empregada	25
Estudo morfológico	26
Confecção de fotografias, ilustrações e mapas	28
Extração e sequenciamento de DNA	29
Análise filogenética	30
Abreviaturas e acrônimos	33
RESULTADOS E DISCUSSÃO	36
Considerações iniciais	36
Parte I: Estudo do órgão fálico	38
Morfologia geral	38
O órgão fálico de <i>Paraphasma</i>	41
Discussão	42
Parte II: Revisão taxonômica de <i>Paraphasma</i>	46
<i>Paraphasma</i> Redtenbacher, 1906	46
<i>Paraphasma conspersum</i>	54
<i>Paraphasma laterale</i> comb. nov.	61
<i>Paraphasma marginale</i>	69
<i>Paraphasma minus</i>	76
<i>Paraphasma trianguliferum</i> comb. nov.	80
<i>Paraphasma umbretta</i> comb. nov., sp. reval.	84

<i>Paraphasma</i> sp. nov. 1.....	93
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 2.....	98
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 3.....	102
Distâncias genéticas: contribuições para a revisão taxonômica.....	108
Notas sobre a biologia de <i>Paraphasma</i>	111
Discussão.....	112
Outras decisões taxonômicas.....	116
<i>Stratocles xanthomela</i>	116
<i>Prexaspes (Elasia) pholcus</i>	117
<i>Perliodes sexmaculatus</i>	118
Parte III: Análise filogenética	120
Caracteres e matriz.....	120
Hipóteses filogenéticas: considerações gerais.....	138
Otimização dos caracteres.....	141
<i>Paraphasma</i> : sinapomorfias e relações internas.....	143
Importância filogenética do órgão fállico.....	145
Relações entre as subfamílias de Pseudophasmatidae.....	147
Novas combinações em outros gêneros.....	149
<i>Tithonophasma cancellatum</i> comb. nov.....	149
<i>Prexaspes (Elasia) paulensis</i> comb. nov.....	151
“ <i>Aus</i> ” <i>amabilis</i> comb. nov.....	152
“ <i>Bus</i> ” gen. nov.....	153
“ <i>Bus</i> ” <i>cognatus</i> comb. nov.....	154
CONCLUSÕES	160
REFERÊNCIAS	162
APÊNDICE I	181
APÊNDICE II	186

VOLUME II

FIGURAS	191
----------------------	-----

INTRODUÇÃO

Aspectos gerais da ordem Phasmatodea

Os insetos da ordem Phasmatodea apresentam como traço mais marcante a sua notável capacidade de camuflagem, exibindo características morfológicas e comportamentais que fazem com que sejam facilmente confundidos com gravetos ou folhas. Por esse motivo, são popularmente conhecidos como bichos-paus – a grande maioria das espécies – ou bichos-folhas (família Phylliidae, restrita à Ásia e Oceania). A ordem inclui pouco mais de 3.000 espécies descritas, distribuídas predominantemente em regiões tropicais e subtropicais (Brock *et al.* 2019). São animais exclusivamente herbívoros e em sua maioria noturnos, permanecendo imóveis durante o dia (Bedford 1978).

Os bichos-paus possuem cabeça prognata, com peças bucais mastigadoras e antenas filiformes de comprimento variável (Zompro 2012). O protórax é dotado de um par de glândulas que em algumas espécies produzem uma substância urticante que pode causar fortes dores em contato com o olho humano (Bedford 1978; Dossey 2010). Uma característica notável da ordem Phasmatodea é a grande plasticidade no grau de desenvolvimento das asas (ver Whiting *et al.* 2003), havendo espécies ápteras, braquípteras ou com asas completamente desenvolvidas; as asas anteriores são do tipo tégmina, mais curtas, e as posteriores membranosas. O primeiro segmento abdominal é fundido ao metatórax, recebendo o nome de segmento mediano (Stål 1875; Costa Lima 1938). As fêmeas possuem o oitavo esternito abdominal alongado, formando a placa subgenital. Nos machos, a placa subgenital corresponde ao nono esternito e é frequentemente dividida em uma região anterior e outra posterior, sendo a posterior em muitas espécies distintamente côncava, delimitando uma cavidade onde se localiza a genitália. Machos frequentemente possuem, na face ventral do décimo segmento abdominal, um esclerito móvel que se prende à terminália da fêmea durante a cópula, denominado vômer (Pantel 1915; Günther 1970). Os cercos, de comprimento variável, não apresentam segmentação (Zompro 2012).

Bichos-paus normalmente apresentam dimorfismo sexual acentuado: as fêmeas costumam ser maiores e mais robustas, e em muitas espécies os machos possuem asas mais desenvolvidas. Tal fato frequentemente levou à descrição de machos e fêmeas coespecíficos em espécies, ou mesmo gêneros, diferentes – problema já apontado por Westwood (1859). Esse tipo de situação ocorreu, por exemplo, com *Malacomorpha poeyi* (ver histórico

taxonômico da espécie em Conle *et al.* 2008), *Hypocyrtus scythrus* (ver Hennemann & Conle 2012), *Diapherodes achalus*, *Diapherodes jamaicensis*, *Haplopus micropterus* e *Venupherodes venustula* (ver Hennemann *et al.* 2016).

Os ovos de Phasmatodea assemelham-se a sementes e possuem morfologia única entre os insetos, com a cápsula bastante dura e frequentemente ornamentada, um opérculo anterior destacável e, na superfície dorsal, uma região característica denominada placa micropilar, por onde ocorrem entrada do esperma e respiração do embrião (Moscona 1950; Bedford 1978; Clark Sellick 1994). A morfologia do ovo é considerada uma importante fonte de caracteres, sendo frequentemente levada em conta em revisões taxonômicas na ordem. Apesar de o potencial taxonômico do ovo ter sido notado pela primeira vez por Kaup (1871), um século se passou até que essa linha de estudo fosse retomada, por autores que se dedicaram a estudar a morfologia e evolução do ovo em Phasmatodea e a descrever ovos de diversas espécies (Clark 1976; Allred *et al.* 1986; Clark Sellick 1994, 1997, 1998; Mazzini *et al.* 1993; Sellick 1997).

Até hoje, a taxonomia de Phasmatodea baseia-se essencialmente na morfologia externa dos adultos e em características do ovo (ver, como exemplos de trabalhos taxonômicos recentes, Hennemann *et al.* 2016, 2018, Vallotto *et al.* 2016, Bresseel & Constant 2018, Hennemann & Conle 2018). Embora a genitália interna masculina de um certo número de espécies tenha sido examinada por Chopard (1920), Walker (1922), Snodgrass (1937), Camousseight (1995, 2005, 2010) e Dominguez *et al.* (2009), somente descrições superficiais e ilustrações simples foram fornecidas por esses autores. Ainda assim, em Camousseight (1995, 2005) e Dominguez *et al.* (2009), alguns caracteres genitais foram empregados na delimitação de espécies e análise filogenética de *Agathemera* (Agathemeridae).

As únicas descrições mais detalhadas de genitália de Phasmatodea foram feitas por Helm *et al.* (2011), Heleodoro *et al.* (2017a) e Heleodoro & Rafael (2019). O primeiro trata-se de um estudo minucioso, inteiramente dedicado à morfologia da genitália masculina da espécie asiática *Oxyartes lamellatus* Kirby, 1904b (Diapheromeridae), por meio do qual os autores demonstraram que bichos-paus possuem órgão fático complexo, com diversos lobos, escleritos e bolsas, sendo a genitália uma fonte interessante e praticamente inexplorada de caracteres para taxonomia e filogenia. Já Heleodoro *et al.* (2017a) e Heleodoro & Rafael (2019) descreveram com considerável detalhamento a genitália masculina de algumas espécies neotropicais de Pseudophasmatidae, com destaque para o segundo trabalho, em que os autores discutiram a importância taxonômica da genitália e realizaram a descrição de uma espécie nova de *Creoxylus* (*Creoxylus duckei* Heleodoro & Rafael, 2019).

A genitália interna feminina de Phasmatodea é muito pobremente conhecida, tendo sido menos estudada que a masculina. Camousseight (1995, 2005, 2010) e Tilgner *et al.* (1999) descreveram estruturas como a bolsa copulatória e/ou espermatecas de algumas espécies – no caso dos estudos de Camousseight, como parte de revisões taxonômicas ou descrições de espécies em *Agathemera* e *Prisopus* (Prisopodidae).

A ordem Phasmatodea está inserida no clado Polyneoptera (Boudreaux 1979; Grimaldi & Engel 2005), cujo monofiletismo foi contestado em filogenias baseadas em caracteres moleculares (Wheeler *et al.* 2001; Kjer 2004), mas posteriormente corroborado por Letsch & Simon (2013) e Misof *et al.* (2014). Até o início do século XX, os bichos-paus eram considerados um subgrupo de Orthoptera (ver, por exemplo, Gray 1835; Westwood 1859; Brunner von Wattenwyl 1893; Kirby 1904a), tendo sido Handlirsch (1903) o primeiro autor a tratá-los como uma ordem separada. Diversas hipóteses foram propostas a respeito da posição filogenética de Phasmatodea dentro de Polyneoptera, por exemplo, como grupo-irmão de Orthoptera (Boudreaux 1979; Wheeler *et al.* 2001), ou de Dermaptera (Blackith & Blackith 1968), ou de Dictyoptera (Beutel & Gorb 2001) ou, como tem sido consenso nos estudos mais recentes, de Embioptera (Whiting *et al.* 2003; Bradler 2009; Friedemann *et al.* 2012; Letsch & Simon 2013; Misof *et al.* 2014).

As sinapomorfias propostas para Phasmatodea incluem as glândulas de defesa ântero-laterais no protórax, o vômer, a placa micropilar do ovo, a presença de processos piriformes com ápice filamentoso no mesêntero, músculos dorsoventrais divididos em pequenos feixes nas laterais do abdômen, e características internas e externas da cabeça (Kristensen 1975; Clark Sellick 1998; Tilgner *et al.* 1999; Friedemann *et al.* 2012). O monofiletismo do grupo também é corroborado por dados moleculares (Whiting *et al.* 2003; Tomita *et al.* 2011).

No início do século XX, Brunner von Wattenwyl e Redtenbacher publicaram, em três volumes (Redtenbacher 1906, 1908; Brunner von Wattenwyl 1907), uma monografia monumental que até hoje está entre as mais importantes referências sobre Phasmatodea. Após essa obra, na qual o grupo foi organizado em tribos e seções e mais de mil novas espécies foram descritas, o primeiro autor a propor um sistema de classificação mais completo para a ordem foi Günther (1953). Esse sistema foi essencialmente mantido por Bradley & Galil (1977), que estabeleceram como subordens os já tradicionais agrupamentos Areolatae e Anareolatae, caracterizados respectivamente pela presença e ausência da *area apicalis* (uma região esclerotizada ou membranosa localizada ventro-apicalmente nas tíbias, descrita pela primeira vez por Stål 1875). Esses dois táxons, embora sabidamente artificiais (Bradler 2009;

Kômoto *et al.* 2011; Bradler *et al.* 2014), são até hoje utilizados na organização do grupo (ver Brock *et al.* 2019).

Após Bradley & Galil (1977), a organização dos táxons mais abrangentes de Phasmatodea só veio a ser revista por Zompro (2001; 2004a,b), cuja proposta de classificação, no entanto, não se baseou nos princípios da Sistemática Filogenética (Hennig 1966). Mais recentemente, agrupamentos tradicionais dentro da ordem vêm sendo contestados em estudos filogenéticos com dados morfológicos (Bradler 2009) e, sobretudo, moleculares (Whiting *et al.* 2003; Buckley *et al.* 2009; Kômoto *et al.* 2011; Bradler *et al.* 2014, 2015; Goldberg *et al.* 2015; Robertson *et al.* 2018), evidenciando que Phasmatodea figura entre as ordens de insetos que carecem de uma classificação norteada filogeneticamente (Robertson *et al. op. cit.*).

Existe um banco de dados *on-line* (*Phasmida Species File Online* – Brock *et al.* 2019: phasmida.speciesfile.org) que disponibiliza o arranjo taxonômico atualizado da ordem, além de diversas informações sobre as espécies, como área de ocorrência conhecida, referências bibliográficas, sinonímias, repositórios de tipos e, em alguns casos, fotografias de tipos ou de exemplares vivos. O presente estudo segue o sistema de classificação vigente nesse banco, com a ordem dividida em 14 famílias, das quais cinco ocorrem no Brasil – Phasmatidae, Diapheromeridae, Heteronemiidae, Prisopodidae e Pseudophasmatidae.

A família Pseudophasmatidae e a subfamília Stratoctleinae

O conceito atribuído ao nome “Pseudophasmatidae” é uma questão controversa na taxonomia de Phasmatodea. Esse táxon foi proposto por Kirby (1904a), na grafia antiga “Pseudophasminae”, como uma subfamília de Phasmidae (que incluía todos os bichos-paus, ainda dentro de Orthoptera). O grupo só foi elevado ao nível de família por Bradley & Galil (1977), que também alteraram a grafia para a forma utilizada atualmente. Esses autores atribuíram a Pseudophasmatidae um conceito bastante amplo, incluindo diversos grupos hoje não mais alocados na família (*e.g.*, as subfamílias Aschiphasmatinae e Korinninae, a tribo Prisopodini, o gênero *Agathemera* – ver Brock *et al.* 2019), que foi utilizado durante as décadas seguintes na literatura sobre Phasmatodea (ver, por exemplo, Clark Sellick 1988, 1998 e Camousseight 1995, 2005). Zompro (2004b), porém, ao rever a classificação interna de Areolatae, removeu de Pseudophasmatidae muitos de seus representantes e atribuiu um conceito bem mais restrito à família, que passou a abranger somente as subfamílias Pseudophasmatinae, Stratoctleinae e Xerosomatinae. O grupo, nessa nova configuração, vem sendo sustentado em análises filogenéticas baseadas em dados moleculares (Buckley *et al.*

2009; Bradler *et al.* 2015; Goldberg *et al.* 2015; Robertson *et al.* 2018). Todos esses autores, no entanto, têm empregado um sistema de classificação baseado majoritariamente em subfamílias e tribos (muitas vezes não alocadas dentro de famílias), e utilizaram o nome “Pseudophasmatinae” para se referir a Pseudophasmatidae *sensu* Zompro (2004b) [nos casos de Goldberg *et al.* (*op. cit.*) e Robertson *et al.* (*op. cit.*) a tribo Prisopodini também foi incluída em Pseudophasmatinae, como grupo-irmão dos demais representantes]. O *Phasmida Species File Online* (Brock *et al.* 2019) utiliza Pseudophasmatidae *sensu* Zompro (2004b), que é também o conceito usado para a família no presente estudo.

Pseudophasmatidae (*sensu* Zompro 2004b) inclui pouco mais de 300 espécies válidas, distribuídas em 50 gêneros, seis tribos e três subfamílias (dados compilados de Brock *et al.* 2019). O grupo é restrito às Américas (Zompro *op. cit.*); apesar de alguns registros em outros continentes serem exibidos em Brock *et al.* (*op. cit.*), esses dados muito provavelmente correspondem a erros de localidade de coleta.

Zompro (2004b; 2012) menciona as seguintes características para a família: *area apicalis* presente em todas as tíbias; face ventral dos fêmures desprovidas de cerdas e de expansões distintas; profêmur com quatro arestas bem marcadas; veia radial da asa posterior ramificada; ovo com placa micropilar posicionada medianamente na cápsula e com placa micropilar interna aberta; maioria das espécies aladas. Muitas espécies, principalmente das subfamílias Pseudophasmatinae e Stratocleinae, borrifam uma secreção defensiva pelas glândulas do protórax, cuja composição foi estudada por Dossey *et al.* (2006, 2008) em duas espécies de Pseudophasmatinae.

Stratocleinae, que inclui o gênero abordado no presente estudo, é a menos diversa das três subfamílias de Pseudophasmatidae, composta por uma única tribo (Stratocleini) com 15 gêneros e aproximadamente 70 espécies válidas (Brock *et al.* 2019). O grupo é endêmico da região Neotropical, com distribuição conhecida da Nicarágua ao Uruguai. Os Stratocleinae são bichos-paus de pequeno a médio porte (comprimento corpóreo variando aproximadamente de 35 a 100 mm), em geral com corpo e pernas de aspecto delicado, antenas frequentemente ultrapassando o comprimento do corpo, tégminas bastante curtas e ambos os sexos com asas posteriores bem desenvolvidas. O grupo também é caracterizado pela ausência de carena ventromediana no meso- e metafêmur (Zompro 2004b), estrutura presente em grande parte dos representantes de Pseudophasmatidae.

O gênero *Paraphasma* Redtenbacher, 1906

Paraphasma Redtenbacher, 1906 foi descrito com base em características dos fêmures, tíbias, tégminas e mesosterno. Nenhuma sinapomorfia clara é conhecida para o gênero, sendo este definido por um conjunto vago de caracteres, presentes também em outros gêneros de Stratocleinae: profemur com carena anterodorsal distintamente elevada (principalmente nas fêmeas) e carena ventromediana aguda; fêmures e tíbias das pernas mediana e posterior sem carenas distintas; tégmina curta e escamiforme, dotada de protuberância frequentemente espiniforme; coloração variegada em tons de amarelo ou marrom (Redtenbacher 1906; Zompro 2004b).

Redtenbacher (1906) incluiu originalmente oito espécies em *Paraphasma*, das quais cinco (*P. amabile*, *P. cognatum*, *P. conspersum*, *P. marginale* e *P. minus*) foram descritas no mesmo trabalho. As outras três espécies (todas descritas originalmente em *Phasma* Lichtenstein, 1796) foram transferidas por Redtenbacher (*op. cit.*) de outros gêneros para *Paraphasma* (*P. maculatum* e *P. quadratum* de *Prexaspes*; *P. fasciatum* de *Olcyphides*). Posteriormente, mais duas espécies foram descritas para o gênero: *Paraphasma paulense* Rehn, 1918 e *P. dentatum* (Toledo Piza, 1937), tendo esta última sido descrita em *Stratocles* Stål, 1875 e transferida para *Paraphasma* por Zompro & Domenico (2005). Assim, no início deste estudo, *Paraphasma* incluía dez espécies válidas (Tabela 1). A espécie-tipo é *Paraphasma marginale* Redtenbacher, 1906, designada por Zompro (2000).

Excluindo-se a descrição original do gênero (Redtenbacher 1906) e as descrições das espécies de Rehn (1918) e Toledo Piza (1937), *Paraphasma* foi escassamente abordado na literatura, ficando restrito a breves menções em catálogos ou em trabalhos mais abrangentes sobre Phasmatodea (ver, por exemplo, Handlirsch 1930, Bradley & Galil 1977, Clark Sellick 1997, Brock 1998a, Zompro 2000, 2004b, Otte & Brock 2005, Conle *et al.* 2011). A maioria das espécies não possui registros publicados para outras localidades além da(s) localidade(s)-tipo.

Tabela 1. Espécies incluídas em *Paraphasma* no início deste estudo e suas localidades-tipo. Múltiplas localidades-tipo em um mesmo país são separadas por ponto e vírgula (;).

Espécie	Localidade(s)-tipo
<i>P. amabile</i> Redtenbacher, 1906	Bolívia: Yungas de La Paz. Peru: Marcapata.
<i>P. cognatum</i> Redtenbacher, 1906	Equador: Cachabi.
<i>P. conspersum</i> Redtenbacher, 1906	Brasil: Alto-Amazonas; Pará.
<i>P. dentatum</i> (Toledo Piza, 1937)	Brasil: Mato Grosso do Sul, Três Lagoas.
<i>P. fasciatum</i> (Gray, 1835)	Brasil.
<i>P. maculatum</i> (Gray, 1835)	Brasil: Amazônia. Suriname.
<i>P. marginale</i> Redtenbacher, 1906	Brasil: Goiás, Jataí; Mato Grosso, Cuiabá; São Paulo, Santos; Rio de Janeiro. Paraguai: Puerto 14 de Mayo; San Bernardino.
<i>P. minus</i> Redtenbacher, 1906	Alto Amazonas.
<i>P. paulense</i> Rehn, 1918	Brasil: São Paulo, Cantareira.
<i>P. quadratum</i> (Bates, 1865)	Brasil: Tapajós, próximo a Santarém.

Motivação do estudo

Phasmatodea é uma das ordens de insetos menos estudadas no Brasil. Zompro (2012) contabilizou aproximadamente 220 espécies de bichos-paus descritas para o país, mas afirmou que o número pode chegar a 600 com um aumento das pesquisas no grupo. Mesmo a parcela já descrita da fauna brasileira carece de grandes esforços taxonômicos, uma vez que a maior parte do conhecimento sobre os bichos-paus do país limita-se às descrições originais, e muitos dos gêneros brasileiros encontram-se mal definidos. Fatores que dificultam o estudo do grupo no país são a pobreza e a desorganização das coleções de Phasmatodea de instituições brasileiras, decorrentes da escassez histórica de especialistas na ordem no Brasil.

Grande parte das espécies brasileiras de bichos-paus foi descrita nas obras de Gray (1835), Burmeister (1838), Westwood (1859), Bates (1865), Kirby (1904a) e, principalmente,

na monografia em três volumes de Brunner von Wattenwyl (1907) e Redtenbacher (1906, 1908). Também é importante mencionar os trabalhos de Toledo Piza (1936a, 1936b, 1937, 1938a, 1938b, 1939a, 1939b, 1943, 1944, 1946, 1977, 1985a, 1985b), historicamente o único pesquisador brasileiro com certo destaque no estudo de Phasmatodea, tendo descrito 46 espécies para o país. Após as suas obras, a fauna brasileira voltou a ser abordada somente em contribuições esporádicas, já no século XXI, restritas a um catálogo de material tipo depositado em coleções brasileiras (Zompro & Domenico 2005), um levantamento de espécies da Serra do Espinhaço, Minas Gerais (Araujo & Garraffoni 2012), e algumas descrições ou redescrições isoladas (Zompro & Adis 2001; Kumagai & Fonseca 2009; Lima *et al.* 2013). Esse cenário, porém, parece estar começando a mudar, como sugerido pela recente publicação de um número razoável de contribuições ao conhecimento da fauna brasileira de Phasmatodea, incluindo descrições e redescrições de espécies (Chiquetto-Machado & Albertoni 2017; Heleodoro *et al.* 2017a,b; Chiquetto-Machado 2018; Chiquetto-Machado *et al.* 2018; Heleodoro & Rafael 2018, 2019) e a inclusão de alguns táxons brasileiros como parte de duas revisões taxonômicas mais abrangentes (Hennemann *et al.* 2016; 2018).

Assim como grande parte dos gêneros brasileiros de bichos-paus, *Paraphasma* encontra-se taxonomicamente mal definido, carecendo de um conjunto de caracteres que possibilite uma diferenciação segura em relação a gêneros próximos. Além disso, a delimitação entre as suas espécies é confusa, uma vez que o conhecimento sobre as mesmas é praticamente restrito às descrições originais (normalmente superficiais demais para permitir a identificação segura de um exemplar) e a informações vagas de distribuição geográfica. Por outro lado, *Paraphasma* é um gênero relativamente bem representado nas coleções de Phasmatodea do Brasil, e a maior parte das suas espécies possui registro para o país (Tabela 1).

Além dos aspectos citados acima, que justificaram e favoreceram a realização da revisão taxonômica aqui apresentada, a execução de uma análise filogenética de *Paraphasma* com base em dados morfológicos também foi motivada pelos fatos de que: (1) a grande maioria das análises cladísticas realizadas até hoje em Phasmatodea basearam-se somente em dados moleculares (ver Whiting *et al.* 2003; Buckley *et al.* 2009; Kômoto *et al.* 2011; Bradler *et al.* 2014, 2015; Goldberg *et al.* 2015; Büscher *et al.* 2018; Robertson *et al.* 2018; Glaw *et al.* 2019); e (2) os estudos filogenéticos na ordem quase sempre focaram nas relações entre táxons de categorias supragenéricas (com exceção de apenas dois trabalhos sobre o gênero *Agathemera* – Dominguez *et al.* 2009 e Vera *et al.* 2012). Assim, este é um dos primeiros

estudos a investigar as relações filogenéticas em um gênero de bichos-paus, e o primeiro em um gênero de Pseudophasmatidae, buscando para isso explorar o potencial taxonômico da ainda pouco conhecida genitália masculina de Phasmatodea.

Objetivos

Este trabalho teve como objetivos gerais: (1) realizar uma revisão taxonômica de *Paraphasma*; e (2) apresentar uma hipótese filogenética para o gênero com base em dados morfológicos.

Para tanto, foram estabelecidos os seguintes objetivos específicos:

- Realizar um estudo morfológico detalhado da genitália masculina de *Paraphasma* e das demais espécies incluídas na análise filogenética, buscando estabelecer homologias entre as genitálias de todas as espécies estudadas;
- Redefinir o gênero *Paraphasma* e delimitar suas espécies com base em morfologia externa e características da genitália masculina e do ovo, e também com o auxílio de sequenciamento genético de exemplares coletados durante o estudo;
- Redescrever as espécies consideradas válidas em *Paraphasma* e descrever eventuais espécies novas;
- Definir caracteres filogenéticos baseados em morfologia externa e da genitália masculina para os representantes de *Paraphasma* e demais espécies incluídas na análise filogenética.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta e manutenção em cativeiro

Com o objetivo de obter exemplares adicionais para o estudo taxonômico de *Paraphasma* e material de Phasmatodea em geral para enriquecimento da coleção do MZUSP (ver dados da coleção no Apêndice II), foram realizadas coletas em 25 locais de nove estados do Brasil (Tabela 2), totalizando em torno de 60 dias de atividades de coleta. Muitas das localidades foram selecionadas por representarem áreas para as quais não havia material de *Paraphasma* disponível para o estudo, e os dois únicos locais fora de unidades de conservação [Jardim Alviverde (São Paulo, SP) e Camping Claro Casa de Pedra (Delfinópolis, MG)] foram escolhidos devido a relatos de ocorrência frequente de *Paraphasma*.

A coleta foi realizada por meio de busca ativa, percorrendo-se trilhas ou estradas em meio à mata. Foram feitas buscas em horários variados, tanto durante o dia quanto à noite, mas padronizou-se a realização de uma busca durante as primeiras duas ou três horas após o pôr do sol. Os bichos-paus foram capturados manualmente ou com auxílio de puçá e colocados vivos em sacos plásticos transparentes grandes (volume aproximado: 60 litros). Cada saco, inflado com ar e contendo alguns ramos e folhas como substrato para os insetos, permitia a manutenção simultânea de cinco a dez exemplares até o término da busca.

Após a busca, para cada exemplar coletado decidiu-se entre manutenção em cativeiro ou sacrifício imediato. Ninfas, por serem de difícil identificação e pouco úteis em estudos taxonômicos, sempre que possível foram mantidas em cativeiro até a maturação. De forma semelhante, buscou-se manter fêmeas adultas em cativeiro por algum tempo, possibilitando a obtenção de ovos para inclusão na coleção do MZUSP. Para o sacrifício de exemplares durante expedições de coleta, estes foram colocados em refrigerador (quando disponível) ou frasco mortífero com acetato de etila e, para preservação durante o restante da expedição, embrulhados individualmente com papel toalha e armazenados em recipientes plásticos contendo naftalina e cristais de sílica.

Para manutenção de exemplares em cativeiro durante e após as expedições, foram utilizados cestos de tela ou caixas plásticas com tampa de tela. Os bichos-paus foram alimentados com folhas das plantas nas quais foram coletados ou de outras plantas aceitas por eles, e a umidade do ambiente foi mantida com água borrifada diariamente e algodão umedecido. Para algumas espécies houve interesse na reprodução em cativeiro; os ovos foram

então mantidos até a eclosão em pequenos recipientes plásticos com furos para ventilação, sobre uma camada de algodão levemente úmido.

Tabela 2. Locais e datas das coletas de Phasmatodea. Flona = Floresta Nacional; Parna = Parque Nacional; P. E. = Parque Estadual; Rebio = Reserva Biológica.

Estado	Unidade de Conservação / Localidade	Coordenadas geográficas aproximadas da(s) área(s) de coleta	Data
Pará	Flona do Tapajós	03°21'22"S, 54°56'59"W; 02°48'31"S, 55°01'58"W	27.xii.2015–2.i.2016
	Parna da Amazônia	04°32'58"S, 56°18'14"W	4–6.i.2016
Goiás	Parna da Chapada dos Veadeiros	14°15'37"S, 47°52'11"W	30.xii.2016–3.i.2017
Bahia	Rebio de Una	15°15'25"S, 39°03'31"W	17.xi.2016
	Parna do Pau Brasil	16°28'24"S, 39°16'20"W	18–19.xi.2016
Minas Gerais	Parna do Caparaó	20°25'10"S, 41°50'53"W	30.xi–1.xii.2015
	Parna da Serra da Canastra	20°18'12"S, 46°31'24"W	26–27.xii.2016
	Delfinópolis, Camping Claro Casa de Pedra	20°20'45"S, 46°48'18"W	28.xii.2016
	Parna Grande Sertão Veredas	15°10'56"S, 45°46'01"W	4–6.i.2017
Espírito Santo	Parna do Caparaó	20°29'33"S, 41°44'08"W; 20°30'05"S, 41°49'09"W	2–4.xii.2015
	Rebio do Córrego Grande	18°14'32"S, 39°40'00"W	20–21.xi.2016
	Flona do Rio Preto	18°21'27"S, 39°50'39"W	22.xi.2016
	Rebio Augusto Ruschi	19°54'51"S, 40°32'43"W	23.xi.2016
Rio de Janeiro	Parna da Serra dos Órgãos	22°27'14"S, 42°59'32"W	5–6.xii.2015
	Parna do Itatiaia	22°25'35"S, 44°37'05"W	31.x–3.xi.2016
	P. E. do Desengano	21°25'30"S, 41°55'24"W	25–26.xi.2016
São Paulo	Estação Biológica de Boraceia	23°39'15"S, 45°53'22"W	6–8.ii.2016; 12–15.x.2016; 17–20.xi.2017
	P. E. das Fontes do Ipiranga	23°38'43"S, 46°37'06"W	3.ix.2016
	Estação Ecológica Jureia-Itatins	24°31'50"S, 47°11'21"W	15–18.ix.2016
	São Paulo, Jardim Alviverde	23°45'58"S, 46°45'35"W	9.i.2017
	P. E. do Rio Turvo	24°50'57"S, 48°14'27"W	26–28.i.2017
Paraná	Rebio Bom Jesus	25°18'20"S, 48°40'44"W	20–22.i.2017
Santa Catarina	Parna da Serra do Itajaí	27°03'27"S, 49°05'02"W	23–25.i.2017

Material examinado e listas sinonímicas

Durante o estudo foram examinados 407 exemplares, dos quais 38 correspondem a material tipo. Examinou-se material de dez instituições brasileiras e três estrangeiras, a saber: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo (São Paulo, SP); Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo (Piracicaba, SP); Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (Manaus, AM); Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (Rio de Janeiro, RJ); Museu Paraense Emílio Goeldi (Belém, PA); Universidade de Brasília (Brasília, DF); Universidade Estadual de Feira de Santana (Feira de Santana, BA); Universidade Federal de Mato Grosso (Cuiabá, MT); Universidade Federal do Paraná (Curitiba, PR); Universidade Federal do Rio Grande do Norte (Natal, RN); Naturhistorisches Museum Wien (Viena, Áustria); Natural History Museum (Londres, Reino Unido); Oxford University Museum of Natural History (Oxford, Reino Unido).

Nas listas sinonímicas, uma vez que a maioria das citações das espécies correspondem a breves menções em catálogos ou listas, só foram acrescentadas explicações sobre os trabalhos quando estes incluíram alguma decisão taxonômica sobre a espécie em questão, ou quando a espécie foi mencionada como sinônimo júnior de outra espécie, ou ainda quando houve erro de identificação no trabalho. Para trabalhos que incluem figuras da espécie, foram fornecidas informações sobre as figuras (por exemplo, sexo ou estrutura ilustrada).

No caso das espécies incluídas na revisão taxonômica e outras para as quais foram propostas mudanças taxonômicas, os tipos são enumerados logo após as listas sinonímicas, precedidos pelo símbolo “>>”, sendo mencionado para cada exemplar se o mesmo foi ou não examinado neste estudo (ou se foi examinado somente por fotografias ou ilustrações). O material não-tipo examinado é listado após as redescrições e comentários sobre a espécie, organizado por país e, no caso do Brasil, por estado. Para as demais espécies incluídas na análise filogenética, o material examinado é listado no Apêndice I, seguindo o mesmo padrão de organização. Nas listas de material examinado, palavras, letras ou números em itálico entre colchetes correspondem a informações complementares inferidas a partir dos dados da etiqueta (exemplo: C Mourão, i.52 = C[*ampo*] Mourão, i.[19]52).

Terminologia empregada

As descrições e caracteres filogenéticos relacionados à morfologia externa seguem, de forma geral, a terminologia comumente utilizada em Phasmatodea (como, por exemplo, em Gottardo & Vallotto 2014, Hennemann *et al.* 2016, 2018 e Chiquetto-Machado 2018). Optou-se, no entanto, por não se utilizar o termo “póculo” (em inglês, “*poculum*”), que normalmente se refere apenas à região posterior distintamente côncava da placa subgenital do macho (como utilizado por Gottardo & Vallotto *op. cit.* e Chiquetto-Machado *op. cit.*), mas pode ser confundido com a placa subgenital do macho como um todo (definido assim por Bragg 1997 em seu glossário de termos relacionados à morfologia de Phasmatodea). A fim de evitar confusões relacionadas ao uso desse termo, e considerando-se também que diversas espécies de Phasmatodea apresentam a placa subgenital do macho sem uma região posterior bem delimitada e fortemente côncava, no presente estudo foi utilizado somente o termo “placa subgenital” (referindo-se ao esternito IX do macho, que pode ou não ser distintamente dividido em uma região anterior e outra posterior).

Devido à fusão do segmento mediano (= primeiro segmento abdominal) ao metatórax em Phasmatodea, para fins de descrições e medições esse segmento não foi tratado como pertencendo ao abdômen, tendo sido descrito juntamente com os segmentos torácicos (assim como em Chiquetto-Machado & Albertoni 2017 e Chiquetto-Machado 2018). Além disso, não foi encontrado na literatura nenhum nome em português para as regiões fortemente esclerotizadas e cobertas por pequenos dentes na margem posterior do tergito X do macho (em inglês, frequentemente chamadas de “*thorn pads*”), de forma que o termo “placas dentadas” foi aqui cunhado para se referir a tais regiões.

A região final do abdômen é referida como “terminália” – termo mais comum na literatura, apesar de Hennemann *et al.* (2016, 2018) utilizarem “genitália” com esse sentido. Já a genitália masculina propriamente dita (localizada no interior da cavidade delimitada pela placa subgenital) é aqui chamada de “órgão fálco”, seguindo Helm *et al.* (2011), que utilizam o termo “*phallic organ*”. A terminologia empregada para as regiões e estruturas do órgão fálco foi inteiramente criada neste estudo (ver Parte I de “Resultados e Discussão”). Por fim, a terminologia utilizada nas descrições de ovos segue Clark Sellick (1997).

Estudo morfológico

Os exemplares foram examinados sob estereomicroscópio, e medidas foram tomadas com um paquímetro digital ou sob estereomicroscópio com uma ocular micrométrica. Para auxiliar nas descrições morfológicas e comparações entre espécies, e possibilitar o cálculo de proporções corpóreas, sempre que possível foram tomadas as seguintes medidas nos tipos examinados e em parte do material não-tipo:

- *Comprimento do corpo*, desconsiderando apêndices.
- *Comprimento da cabeça*, em vista dorsal, na linha mediana.
- *Largura da cabeça*, em vista dorsal, um pouco posterior aos olhos, na região mais larga.
- *Comprimento da antena*, da base do escapo até o ápice do último flagelômero.
- *Comprimento do olho composto*, em vista lateral, no eixo longitudinal da cabeça.
- *Comprimento do pronoto e do mesonoto*, em vista dorsal, na linha mediana.
- *Largura do pronoto e do mesonoto*, em vista dorsal, na região mediana.
- *Comprimento do metanoto e do segmento mediano*: com pelo menos uma das asas posteriores abertas, em vista dorsolateral, na linha mediana.
- *Comprimento da tégmina*, em vista dorsal, do ponto de inserção até o ponto mais distante da margem apical.
- *Largura da tégmina*, em vista dorsal, em linha transversal, do ponto da venação anal mais próximo ao espinho/protuberância até a margem posterior.
- *Comprimento da asa posterior*, do ponto de inserção até o ponto mais distante da margem apical. No caso de ambos os pares de asas fechados, medido a partir da região posterior da protuberância da tégmina.
- *Comprimento dos artículos das pernas*: pro-, meso- e metafêmur; pro-, meso- e metatíbia; pro-, meso- e metabasitarso; três tarsômeros medianos combinados para cada par de pernas.
- *Comprimento do abdômen*, desconsiderando segmento mediano e cercos.

- *Comprimento dos tergitos abdominais VII–X*, em vista dorsal ou dorsolateral, na linha mediana.
- *Largura dos tergitos abdominais VII–X*, em vista dorsal, na região mais larga.
- *Comprimento do cerco*, em vista ventral.
- *Comprimento do esternito VIII* (♂), em vista ventral, na linha mediana.
- *Comprimento da placa subgenital* (♂ e ♀), em vista ventral, na linha mediana.
- *Comprimento do vômer* (♂), do ponto mediano da base até o ápice.
- *Largura do vômer* (♂), na região mais larga.

Do material de *Paraphasma* das instituições brasileiras, dissecou-se o órgão fállico de 37 exemplares, incluindo representantes de todas as localidades para as quais havia machos disponíveis (com exceção de algumas localidades no estado de São Paulo, próximo ao litoral e na região da Serra do Mar, devido à abundância de pontos de coleta próximos entre si). Já no caso do material depositado nas instituições europeias, foram dissecados apenas seis machos – somente para espécies em que os machos disponíveis não se restringiam a um ou dois exemplares de material tipo. Também foram dissecados, para a análise filogenética, machos de todas as espécies do grupo-externo para as quais foram obtidos exemplares de instituições brasileiras.

Para a dissecação do órgão fállico, a porção final do abdômen foi cortada e aquecida em banho-maria por aproximadamente cinco minutos. Posteriormente, a porção cortada, já amolecida, foi manipulada sob estereomicroscópio com uma pinça de ponta fina para separar o tergito IX da placa subgenital, expondo o órgão fállico, que foi então removido com a própria pinça. Frequentemente foi necessário realizar, com uma tesoura de ponta fina, um pequeno corte longitudinal na membrana entre a placa subgenital e o tergito IX, em cada lado do abdômen, para facilitar a dissecação.

A estrutura dissecada foi então transferida para uma placa com solução de KOH 10% à temperatura ambiente, onde a maior parte dos músculos e traqueias foi removida, utilizando-se pinças de ponta fina. Normalmente, após esse passo, foi necessário banhar o órgão fállico por dois a cinco minutos em solução de KOH 10% aquecida em banho-maria, para possibilitar a remoção da musculatura associada às regiões de mais difícil acesso. Após limpo, o órgão fállico foi armazenado em álcool 70%, em um pequeno tubo plástico rotulado com o código do exemplar a que pertence.

Após a dissecação do órgão fálco, a porção cortada e umedecida do abdômen teve suas estruturas posicionadas de forma a facilitar o estudo da terminália (por exemplo, distanciando-se os cercos para permitir melhor visualização do vômer), e foi então secada em estufa. Após a secagem, a porção cortada do abdômen foi reposicionada no corpo do exemplar utilizando-se cola transparente à base de água.

No caso das espécies de *Paraphasma* para as quais havia mais de um ovo disponível no material de instituições brasileiras, a cápsula de ao menos um ovo foi cuidadosamente rompida para permitir o estudo e ilustração da placa micropilar interna.

Confecção de fotografias, ilustrações e mapas

Fotografias de *habitus* e partes grandes do corpo foram feitas com uma câmera Canon EOS Rebel T5 equipada com uma lente Canon EF-S 18–55mm ou com uma câmera Canon EOS 5DS R equipada com uma lente Canon Macro EF 100mm F/2.8L IS USM. Fotografias em maior aumento (por exemplo, de terminália e ovo) foram feitas com uma câmera Zeiss MRc5 acoplada a um estereomicroscópio Zeiss SteREO Discovery, V12, ou com uma câmera Leica DFC490 acoplada a um estereomicroscópio Leica MZ16, ou com uma câmera Canon EOS 5DS R equipada com uma lente Canon Macro MP-E 65mm F/2.8 1–5x, e então montadas por empilhamento de foco nos programas Helicon Focus versão 6.3.7 Pro ou Zerene Stacker versão 1.04. A edição das fotografias e a montagem das pranchas foram feitas no programa GIMP versão 2.8.16.

Para confecção das ilustrações de órgão fálco, primeiramente a estrutura foi fotografada em vistas dorsal, lateral esquerda, lateral direita e caudal, e utilizou-se a Ferramenta de Vetores do GIMP para traçar os contornos das ilustrações com base nas fotografias. As ilustrações foram então coloridas no mesmo programa, utilizando-se cinza-claro para as regiões membranosas e outras cores para as estruturas esclerotizadas (mantendo-se sempre a mesma cor para determinada estrutura nas ilustrações de todas as espécies). Linhas pontilhadas foram utilizadas para representar o contorno de regiões membranosas vistas por transparência (incluindo a porção final do duto ejaculatório), e nas ilustrações em vistas dorsal e lateral uma linha tracejada mais grossa indica o local em que o órgão fálco foi cortado do corpo do exemplar.

Os mapas de distribuição foram feitos no programa QGIS versão 2.8.6 a partir de dados georreferenciados gerados no Google Earth.

Extração e sequenciamento de DNA

Foi realizado o sequenciamento de um trecho do gene mitocondrial citocromo oxidase I (COI) para 11 amostras (Tabela 3), buscando identificar algumas fêmeas de localidades para as quais não havia machos disponíveis, bem como testar a delimitação de espécies resultante do estudo morfológico. A maioria das amostras foi obtida de exemplares coletados durante o estudo (dos quais uma perna foi retirada do inseto ainda fresco e preservada em álcool absoluto), mas algumas corresponderam a tecido de exemplares preservados a seco, coletados alguns anos antes do início do estudo.

O DNA foi extraído utilizando-se o conjunto de reagentes *DNeasy Blood & Tissue Kit* (Qiagen), seguindo-se as instruções do fabricante. A amplificação foi realizada através de Reação de Polimerase em Cadeia (*Polymerase Chain Reaction* – PCR), com o reagente *PCR Master Mix* (Thermo Fisher). Foram utilizados os oligonucleotídeos iniciadores LCO-1490 e HCO-2198 (Folmer *et al.* 1994), com as condições de PCR mencionadas por Vera *et al.* (2012). O produto das PCRs foi checado através de eletroforese em gel de agarose e purificado com o reagente *ExoSAP-IT PCR Product Cleanup* (Thermo Fisher), seguindo as instruções do fabricante. O sequenciamento foi feito utilizando-se o conjunto de reagentes *Big Dye Terminator* (Thermo Fisher), no sequenciador automático 3730xl DNA Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, California).

A extração, amplificação e purificação do DNA foram realizadas no Laboratório de Biologia Evolutiva da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (Câmpus de Jaboticabal), e o sequenciamento foi feito através de serviço terceirizado no Centro de Recursos Biológicos e Biologia Genômica da mesma universidade e câmpus.

O programa Geneious versão 8.1.9 foi utilizado para análise e edição das sequências obtidas, geração da sequência de consenso para cada amostra e alinhamento das sequências. A distância genética entre as amostras foi verificada por meio das distâncias-p, calculadas no programa MEGA versão 10.0.4 (Kumar *et al.* 2018).

Tabela 3. Amostras utilizadas para sequenciamento genético. “Meio de preservação” refere-se ao modo como se encontrava preservado o tecido utilizado para a extração de DNA.

Número de tombo do exemplar	Localidade	Meio de preservação
MZUSP 294	Reserva Biológica de Sooretama, ES	Seco
MZUSP 287	Manaus, AM	Seco
MZUSP 546	Parque Nacional da Amazônia, PA	Álcool absoluto
MZUSP 611	Mogi das Cruzes, SP	Álcool absoluto
MZUSP 757	Delfinópolis, MG	Álcool absoluto
MZUSP 758	Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO	Álcool absoluto
MZUSP 772	Delfinópolis, MG	Álcool absoluto
MZUSP 800	Parque Nacional do Pau Brasil, BA	Álcool absoluto
MZUSP 856	São Paulo, SP	Álcool absoluto
MZUSP 872	São Sebastião, SP	Álcool absoluto
MPEG 19000294	Altamira, PA	Seco

Análise filogenética

A análise filogenética foi baseada em caracteres morfológicos definidos por comparações entre as espécies. Os caracteres foram tratados como não-ordenados e formulados de acordo com a proposta de Sereno (2007).

Vinte e oito terminais foram utilizados na análise filogenética, sendo o grupo-interno composto por 10 táxons e o grupo-externo por 18 (Tabela 4). O grupo-interno é formado por todas as espécies incluídas em *Paraphasma* no início deste estudo e consideradas válidas de acordo com a revisão taxonômica aqui realizada, além de três espécies novas (ver Parte II de “Resultados e Discussão”). Já o grupo-externo corresponde a oito espécies pertencentes a sete gêneros de Stratoceleinae, nove espécies pertencentes às outras duas subfamílias de Pseudophasmatidae (Pseudophasmatinae e Xerosomatinae), e uma espécie de Heteronemiidae. A composição do grupo-externo foi feita de modo a possibilitar uma boa amostragem de outros gêneros de Stratoceleinae e uma amostragem razoável de Pseudophasmatinae e Xerosomatinae, permitindo um teste robusto do monofiletismo de *Paraphasma*. Duas das espécies de Xerosomatinae, *Oestrophora triangulifera* e *Prexaspes lateralis*, foram incluídas na análise por serem morfológicamente semelhantes a representantes de *Paraphasma*, buscando assim embasamento para uma possível transferência das duas para esse gênero.

Para 26 das 28 espécies incluídas na análise filogenética, foram examinados exemplares de ambos os sexos. No caso de *Prexaspes pholcus* e *Agrostia flavimaculata* não foram obtidas fêmeas para o estudo, mas, para esta última, os estados de alguns dos caracteres femininos puderam ser verificados na descrição original da espécie (Heleodoro *et al.* 2017b).

A análise filogenética foi realizada tanto com o conjunto completo de terminais quanto excluindo-se *Ceroys spinosus* (único táxon não pertencente a Pseudophasmatidae). No primeiro caso o enraizamento foi realizado nessa espécie; quando da exclusão de *C. spinosus* da análise, o enraizamento foi realizado em *Planudes melzeri*.

As buscas pela árvore mais parcimoniosa foram realizadas no programa TNT (*Tree Analysis Using New Technology*) versão 1.5 (Goloboff *et al.* 2008b; Goloboff & Catalano 2016), através do método *Traditional search*, com o número máximo de árvores salvas na memória ajustado para 5.000.000 (comando “*hold 5000000*”). Para a busca, utilizou-se o algoritmo TBR, com *random seed* = 1, número de réplicas (*repls.*) = 10.000 e 500 árvores salvas por réplica (“*trees to save per replication*”). Foram realizadas buscas com peso igual para todos os caracteres (“*based on prior weights only*”) e com pesagem implícita dos caracteres (“*using implied weights*”) (Goloboff 1993; Goloboff *et al.* 2008a).

No caso em que a pesagem implícita foi considerada mais apropriada (ver Parte III de “Resultados e Discussão”), utilizou-se o método proposto por Mirande (2009), que tem como objetivo encontrar o valor de K que resulte na árvore ou conjunto de árvores considerado mais estável. Esse método consiste, primeiramente, na geração de 11 grupos de árvores mais parcimoniosas (para 11 valores de K), separados em intervalos regulares de valor de *fit* das árvores obtidas para diferentes valores de K. Após isto, com base na distância SPR (Goloboff 2008) calcula-se a similaridade média das árvores de cada um dos 11 valores de K em relação a todas as demais árvores mais parcimoniosas obtidas, sendo escolhido então o valor de K que gerar a árvore (ou conjunto de árvores) mais semelhante a todas as demais. Para a realização dessa análise foram utilizados os *scripts* para o TNT fornecidos como informação de apoio por Mirande (2009), bem como um *script* elaborado para o cálculo das distâncias SPR (número de réplicas = 1.000) entre todas as árvores obtidas.

Após as buscas, o TNT foi também utilizado para gerar a árvore de consenso e para o cálculo do suporte de Bremer (Bremer 1994) de cada clado. Seguindo-se a sugestão de Agnarsson & Miller (2008), a otimização dos caracteres ambíguos foi feita caso a caso, por meio de comparações entre as sequências de transformações possíveis para cada caráter, e optando-se pela otimização mais lógica. A otimização foi realizada com auxílio do programa Winclada versão 1.00.08, que também foi usado para obtenção dos índices de consistência e

de retenção e para a geração dos arquivos de imagem das árvores filogenéticas. A edição final das imagens foi realizada no programa GIMP versão 2.8.16.

Tabela 4. Espécies utilizadas como terminais do grupo-interno (fundo sombreado) e grupo-externo (fundo branco) nas análises filogenéticas. As duas espécies utilizadas para enraizamento são indicadas por asterisco.

Espécie	Família	Subfamília
<i>Paraphasma amabile</i> Redtenbacher, 1906	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Paraphasma cognatum</i> Redtenbacher, 1906	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Paraphasma conspersum</i> Redtenbacher, 1906	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Paraphasma marginale</i> Redtenbacher, 1906	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Paraphasma minus</i> Redtenbacher, 1906	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Paraphasma paulense</i> Rehn, 1918	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Paraphasma umbretta</i> (Lichtenstein, 1796)	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 1	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 2	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 3	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Agrostia flavimaculata</i> Heleodoro, Mendes & Rafael, 2017	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Anisa flavomaculatus</i> (Gray, 1835)	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Brizoides nigricornis</i> Redtenbacher, 1906	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Cesaphasma modestum</i> (Toledo Piza, 1985)	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Eucles intermedius</i> Redtenbacher, 1906	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Parastratocles lugubris</i> Redtenbacher, 1906	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Stratocles forcipatus</i> Bolívar, 1896	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Stratocles tessulatus</i> (Olivier, 1792)	Pseudophasmatidae	Stratocleinae
<i>Malacomorpha cancellata</i> Redtenbacher, 1906	Pseudophasmatidae	Pseudophasmatinae
<i>Pseudophasma cambridgei</i> Kirby, 1904c	Pseudophasmatidae	Pseudophasmatinae
<i>Tithonophasma tithonus</i> (Gray, 1835)	Pseudophasmatidae	Pseudophasmatinae
<i>Oestrophora triangulifera</i> Redtenbacher, 1906	Pseudophasmatidae	Xerosomatinae
<i>Perliodes sexmaculatus</i> Redtenbacher, 1906	Pseudophasmatidae	Xerosomatinae
<i>Planudes melzeri</i> Toledo Piza, 1937 *	Pseudophasmatidae	Xerosomatinae
<i>Prexaspes (Prexaspes) lateralis</i> (Fabricius, 1775)	Pseudophasmatidae	Xerosomatinae
<i>Prexaspes (Elasia) pholcus</i> (Westwood, 1859)	Pseudophasmatidae	Xerosomatinae
<i>Prexaspes (Elasia) sp.</i>	Pseudophasmatidae	Xerosomatinae
<i>Ceroys (Ceroys) spinosus</i> Zompro, 2004 *	Heteronemiidae	Heteronemiinae

Abreviaturas e acrônimos

São listados a seguir as abreviaturas e os acrônimos utilizados ao longo do trabalho.

Categorias de material tipo:

- **HT** – holótipo
- **PT** – parátipo
- **ST** – síntipo
- **LT** – lectótipo
- **PLT** – paralectótipo

Instituições:

- **ANSP** – Academy of Natural Sciences of Drexel University (Filadélfia, Estados Unidos)
- **ESALQ** – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo (Piracicaba, SP, Brasil)
- **INPA** – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (Manaus, AM, Brasil)
- **MHNG** – Muséum d'Histoire Naturelle (Genebra, Suíça)
- **MNB** – Museum für Naturkunde (Berlim, Alemanha)
- **MNCN** – Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madri, Espanha)
- **MNHN** – Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, França)
- **MNRJ** – Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (Rio de Janeiro, RJ, Brasil)
- **MPEG** – Museu Paraense Emílio Goeldi (Belém, PA, Brasil)
- **MSNG** – Museo di Storia Naturale (Gênova, Itália)
- **MZUSP** – Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo (São Paulo, SP, Brasil)
- **NHMUK** – Natural History Museum (Londres, Reino Unido)
- **NHMW** – Naturhistorisches Museum Wien (Viena, Áustria)
- **OUM** – Oxford University Museum of Natural History (Oxford, Reino Unido)

- **SMNS** – Staatliche Museum für Naturkunde Stuttgart (Stuttgart, Alemanha)
- **SMTD** – Staatliches Museum für Tierkunde (Dresden, Alemanha)
- **UEFS** – Universidade Estadual de Feira de Santana (Feira de Santana, BA, Brasil)
- **UFMT** – Universidade Federal de Mato Grosso (Cuiabá, MT, Brasil)
- **UFPR** – Universidade Federal do Paraná (Curitiba, PR, Brasil)
- **UFRN** – Universidade Federal do Rio Grande do Norte (Natal, RN, Brasil)
- **UnB** – Universidade de Brasília (Brasília, DF, Brasil)
- **ZIRAS** – Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (São Petersburgo, Rússia)
- **ZMUH** – Zoologisches Museum, Universität Hamburg (Hamburgo, Alemanha)

Estruturas da terminália:

- **Ce** – cerco
- **E7** – esternito VII
- **E8** – esternito VIII
- **OP** – órgão pré-opercular
- **PD** – placas dentadas
- **PS** – placa subgenital
- **PSa** – região anterior da placa subgenital
- **PSp** – região posterior da placa subgenital
- **T6** – tergito VI
- **T7** – tergito VII
- **T8** – tergito VIII
- **T9** – tergito IX
- **T9p** – projeção do ângulo posterolateral do tergito IX
- **T10** – tergito X
- **Vo** – vômer

Elementos do órgão fállico:

- **Ba** – base
- **bd** – bolsa basal direita
- **be** – bolsa basal esquerda
- **eld** – esclerotização da face interna do lobo dorsal
- **LD** – lobo dorsal
- **LV** – lobo ventral
- **pa** – protuberância apical do esclerito do lobo ventral
- **pbd** – protuberância basal direita do esclerito do lobo ventral
- **pbe** – protuberância basal esquerda do esclerito do lobo ventral
- **pd** – projeções digitiformes
- **ped** – processo distal do esclerito dorsal

Carenas das pernas:

- **ad** – carena anterodorsal
- **av** – carena anteroventral
- **pd** – carena posterodorsal
- **pv** – carena posteroventral
- **vm** – carena ventromediana

Regiões do ovo:

- **Ca** – cápsula
- **Op** – opérculo
- **PM** – placa micropilar

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Considerações iniciais

A seção “Resultados e Discussão” foi dividida em três partes. A Parte I traz uma abordagem geral da morfologia da genitália masculina a partir das observações feitas durante o estudo, servindo como base para as Partes II e III. A Parte II corresponde à revisão taxonômica de *Paraphasma*, e na Parte III são apresentados os resultados da análise filogenética.

As figuras são apresentadas no Volume II desta tese, ordenadas da seguinte forma: **Figuras 1–2:** ilustrações gerais do órgão fático de *Paraphasma*; **Figuras 3–51:** pranchas da revisão taxonômica de *Paraphasma*; **Figuras 52–53:** mapas de distribuição das espécies de *Paraphasma*; **Figuras 54–70:** pranchas comparativas de morfologia externa para ilustração dos caracteres filogenéticos; **Figuras 71–88:** pranchas de *habitus* das espécies do grupo-externo; **Figuras 89–102:** ilustrações de órgão fático das espécies do grupo-externo; **Figuras 103–105:** cladogramas resultantes das análises filogenéticas; **Figuras 106–109:** pranchas da redescrição de “*Bus*” *cognatus*.

Ao longo de todo o texto de “Resultados e Discussão”, os nomes das espécies são mencionados já nas novas combinações, incorporando-se as decisões taxonômicas resultantes da revisão taxonômica e análise filogenética aqui realizadas. “*Aus*” e “*Bus*” são nomes fictícios utilizados para representar os nomes de dois novos gêneros criados para a inclusão de espécies transferidas de *Paraphasma*. É importante salientar que todas as decisões taxonômicas (*e.g.* novas sinonímias, novas combinações, designações de tipos) e descrições de novos táxons aqui realizadas não são válidas, passando a ter validade apenas após sua eventual publicação em um trabalho científico, como estabelecido pelos Artigos 8 e 9 do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999).

A Tabela 5 resume a situação taxonômica das espécies incluídas em *Paraphasma* no início e no final deste estudo.

Tabela 5. Situação taxonômica das espécies de *Paraphasma* antes e após o presente estudo. São mostradas tanto as espécies incluídas no gênero após o estudo (fundo sombreado) quanto outras espécies que eram consideradas válidas em *Paraphasma* no início do estudo (fundo branco). Os nomes sublinhados correspondem a sinônimos juniores do nome acima. Não são mostrados nomes já considerados sinônimos juniores no início do estudo e que foram mantidos como tal.

Nome válido no início do estudo	Situação taxonômica atual
<i>Paraphasma conspersum</i>	<i>Paraphasma conspersum</i>
<i>Prexaspes (Prexaspes) lateralis</i>	<i>Paraphasma laterale</i> comb. nov.
<i>Olcypoides hopii</i>	• <i>Phasma hopii</i> syn. nov.
<i>Paraphasma dentatum</i>	• <i>Stratocles dentatus</i> syn. nov.
<i>Paraphasma marginale</i>	<i>Paraphasma marginale</i>
<i>Paraphasma minus</i>	<i>Paraphasma minus</i>
<i>Oestrophora triangulifera</i>	<i>Paraphasma trianguliferum</i> comb. nov.
<i>Paraphasma maculatum</i> • <i>Phasma umbretta</i>	<i>Paraphasma umbretta</i> comb. nov., sp. reval. • <i>Phasma maculatum</i>
–	<i>Paraphasma</i> sp. nov. 1
–	<i>Paraphasma</i> sp. nov. 2
–	<i>Paraphasma</i> sp. nov. 3
<i>Paraphasma amabile</i>	“ <i>Aus</i> ” <i>amabilis</i> comb. nov.
<i>Paraphasma cognatum</i>	“ <i>Bus</i> ” <i>cognatus</i> comb. nov.
<i>Paraphasma paulense</i>	<i>Prexaspes (Elasia) paulensis</i> comb. nov.
<i>Paraphasma quadratum</i>	<i>Prexaspes (Elasia) pholcus</i> • <i>Phasma quadratum</i> syn. nov.
<i>Paraphasma fasciatum</i>	<i>nomen dubium</i>

Resultados e Discussão – Parte I

Estudo do órgão fállico

Dada a importância da morfologia da genitália masculina para a revisão taxonômica e análise filogenética aqui apresentadas, e considerando-se a pobreza de informações na literatura a respeito dessa estrutura em Phasmatodea, nesta primeira parte de “Resultados e Discussão” é apresentada uma descrição geral do órgão fállico a partir das observações feitas no presente estudo (tanto em *Paraphasma* quanto nas demais espécies incluídas na análise filogenética), bem como uma explicação da morfologia básica do órgão em *Paraphasma*. Além disso, é feita uma discussão comparativa com trabalhos anteriores que abordaram a genitália masculina de bichos-paus. A Parte I, portanto, serve como base para as descrições de órgão fállico e de caracteres filogenéticos relacionados a essa estrutura apresentadas nas Partes II e III.

Morfologia geral

O órgão fállico de Phasmatodea é uma estrutura assimétrica formada por expansões do exoesqueleto ao redor do duto ejaculatório e do gonóporo, localizada em uma cavidade (externa ao corpo do animal) delimitada dorsalmente pelo tergito IX e ventralmente pela placa subgenital (esternito IX). Simplificadamente, consiste de uma estrutura tubular membranosa, parcialmente coberta por um esclerito dorsal, em cuja região distal abre-se o gonóporo; apresenta, porém, enorme variação em seu grau de complexidade, dependendo da presença e da conformação de uma série de elementos, tais como lobos, bolsas, escleritos e apódemas.

A seguir são listadas e descritas as diferentes regiões e estruturas do órgão fállico observadas durante o estudo, com breves comentários sobre as variações notadas em cada uma. A terminologia empregada foi inteiramente criada neste estudo; possíveis correspondências com estruturas já descritas ou ilustradas na literatura são discutidas mais à frente (ver “Discussão” da Parte I).

- **Base** (e.g. Figuras 5, 34, 95 – *Ba*): Região basal tubular do órgão fállico, a partir da qual originam-se as bolsas e os lobos, e em cuja região distal localiza-se o gonóporo. Apresenta grau variável de curvatura e de achatamento dorsoventral.

- **Bolsa basal esquerda** (Figuras 89, 96, 97 – *be*): Expansão membranosa, aproximadamente lamelar, originando-se da lateral esquerda da base.
- **Bolsa basal direita** (*e.g.* Figuras 11, 95, 98 – *bd*): Expansão membranosa, normalmente lamelar, originando-se da lateral direita da base, e com variação considerável de tamanho.
- **Esclerito dorsal** (*e.g.* Figuras 5, 89, 100 – representado em vermelho): Esclerito localizado na região dorsal da base, recobrindo parte desta, com provável função de proteção do órgão fállico. Exibe grande variação de forma e tamanho, bem como no grau de dobramento dorsal. Frequentemente apresenta, originando-se na sua margem esquerda ou posterior, uma expansão conspícua cujo ápice se projeta levemente acima da superfície do órgão, denominada **processo distal do esclerito dorsal** (*e.g.* Figuras 5, 34, 89 – *ped*).
- **Lobo dorsal e lobo ventral** (*e.g.* Figuras 5, 49, 89 – *LD*, *LV*): Expansões predominantemente membranosas originando-se na região distal da base, respectivamente em posição dorsal e ventral em relação ao gonóporo. Os dois lobos possuem grau variável de separação entre si e apresentam grande variação de tamanho e forma, em alguns casos ramificando-se para dar origem a regiões menores. Em cada um dos lobos a face voltada para o gonóporo é denominada *interna*, e a face oposta, *externa*. Em algumas espécies os lobos possuem um sistema de encaixe entre si, protegendo a região do gonóporo. Dentre as espécies estudadas, algumas poucas apresentam uma **esclerotização da face interna do lobo dorsal** (Figuras 11C–E, 40C, 92 – representada em cinza escuro), com notável variação no grau de esclerotização e na forma e tamanho da área esclerotizada.
- **Esclerito do lobo ventral** (*e.g.* Figuras 5, 49, 98 – representado em verde): Esclerito localizado no lobo ventral, com grande variação de tamanho e forma, podendo recobrir igualmente as faces interna e externa do lobo ou predominantemente uma delas. Em algumas espécies esse esclerito apresenta protuberâncias conspícuas na região da face interna do lobo ventral, que se encaixam em dobras (membranosas ou esclerotizadas) da face interna do lobo dorsal, possibilitando o encaixe entre os dois lobos; nesses casos, é denominado **esclerito do lobo ventral “de encaixe”** (*e.g.* Figuras 5, 11, 34). Para elaboração de alguns caracteres filogenéticos (caracteres 69–73 – ver Parte III de “Resultados e Discussão”), e com fins de diferenciação entre

algumas espécies de *Paraphasma*, o esclerito do lobo ventral “de encaixe” foi classificado em tipos quanto ao seu tamanho e forma: tipo grande (Figuras 5, 19, 26, 45); tipo pequeno-simples (Figuras 11, 34, 40); e tipo pequeno-duplo (Figura 49). No caso do tipo grande, suas protuberâncias foram nomeadas de acordo com a posição: **protuberância apical** (Figuras 5, 19 e 26 – *pa*) **protuberância basal direita** (Figuras 19 e 26 – *pbd*), e **protuberância basal esquerda** (Figuras 5, 19, 26 e 45 – *pbe*).

- **Projeções digitiformes** (*e.g.* Figuras 89, 95, 96 – *pd*): Expansões membranosas finas e alongadas, originando-se na lateral direita ou esquerda da base e do lobo ventral, que se encaixam entre si proporcionando um dobramento do lobo ventral e proteção da região do gonóporo.
- **Apódemas da base** (*e.g.* Figuras 5, 34, 91, 93 – representados em azul): Uma ou mais estruturas esclerotizadas internas, originando-se na base e eventualmente estendendo-se, na forma de expansões espatuladas, pelo interior do lobo dorsal.
- **Apódema basal do lobo ventral** (Figuras 98, 102 – representado em amarelo): Pequena estrutura esclerotizada interna localizada na região basal do lobo ventral.
- **Apódema apical do lobo ventral** (Figura 100 – representado em roxo): Pequena estrutura esclerotizada interna localizada na região apical do lobo ventral.
- **Esclerito do gonóporo** (Figuras 90, 98 – representado em rosa): Região esclerotizada próxima ao gonóporo.

Base, esclerito dorsal e lobo ventral são os únicos elementos presentes em todas as espécies examinadas.

O órgão fállico de *Paraphasma*

As Figuras 1 e 2 são representações esquemáticas de uma terminália e um órgão fállico de *Paraphasma* generalizado, ilustrando de modo didático a morfologia do órgão nesse gênero (comparar, por exemplo, com as Figuras 19D e 40D). Em *Paraphasma*, o órgão consiste de uma base curta (Figura 2: *Ba*), aproximadamente cilíndrica, com uma bolsa basal direita pequena e lamelar (não representada na Figura 2, que mostra o órgão em vista lateral esquerda) e com o lobo dorsal e o lobo ventral bastante desenvolvidos (Figura 2: *LD*, *LV*). O esclerito dorsal (Figura 2, em vermelho) é normalmente bem desenvolvido e mais largo do que longo; o esclerito do lobo ventral (que se trata de um esclerito do lobo ventral “de encaixe” – Figura 2, em verde) está presente em todas as espécies e apresenta uma ou mais protuberâncias que se encaixam em reentrâncias da face interna do lobo dorsal, possibilitando um mecanismo de abertura e fechamento do órgão.

O órgão fállico permanece normalmente fechado (Figura 1B), com os lobos dorsal e ventral encaixados entre si, mantendo o gonóporo protegido entre os dois lobos. No momento da cópula o órgão presumivelmente se abre, através do desencaixe entre os lobos, expondo o gonóporo (Figura 2). Em todos os machos dissecados o órgão fállico se encontrava fechado, e o desencaixe ocorreu naturalmente conforme a musculatura se dissolveu no tratamento com KOH.

O órgão fállico de *Paraphasma* possui três apódemas da base (Figura 2, em azul), com ao menos um deles formando uma expansão espatulada no interior do lobo dorsal. Não estão presentes projeções digitiformes, bolsa basal esquerda, apódemas (basal ou apical) do lobo ventral e esclerito do gonóporo.

Na Figura 2, o gonóporo e o duto ejaculatório foram ilustrados para auxiliar no entendimento da morfologia e funcionamento do órgão; tratam-se, porém, de regiões de difícil visualização, nem sempre sendo possível identificá-las com precisão durante o estudo de um órgão fállico. Ainda assim, foi possível definir sua posição no órgão fállico das diferentes espécies com base na disposição das demais estruturas.

Discussão

Apesar de amplamente empregada para fins taxonômicos em diversas ordens de insetos, a genitália masculina de Phasmatodea foi pouco explorada. Chopard (1920), Walker (1922), Snodgrass (1937) e Tilgner *et al.* (1999) examinaram a genitália de um total de aproximadamente 30 espécies, porém somente descrições superficiais foram fornecidas, acompanhadas de ilustrações pequenas e muito simples. Camousseight (1995, 2005) e Dominguez *et al.* (2009) empregaram alguns caracteres genitais em revisões taxonômicas e análise filogenética de *Agathemera* (Agathemeridae), mas ainda assim restringindo-se a descrições e ilustrações bastante superficiais do órgão fático.

A primeira descrição detalhada de genitália de Phasmatodea foi feita por Helm *et al.* (2011), tendo os autores descrito e ilustrado minuciosamente a grande riqueza de elementos (*e.g.* escleritos, lobos, dobras, bolsas, entre outros) que compõem o órgão fático da espécie asiática *Oxyartes lamellatus* (Lonchodidae), incluindo também um estudo da musculatura e ultraestrutura desse órgão. Mais recentemente, Heleodoro & Rafael (2019) apresentaram uma aplicação prática do uso da genitália masculina de Phasmatodea para fins taxonômicos, descrevendo e ilustrando com considerável detalhamento o órgão fático de algumas espécies de *Creoxylus* e *Prexaspes* (Pseudophasmatidae), e baseando-se fortemente nessa estrutura para a descrição de uma espécie nova de *Creoxylus*. No entanto, como discutido mais à frente, algumas das hipóteses de homologia propostas por Heleodoro & Rafael (*op. cit.*), entre os elementos do órgão fático identificados por eles e os descritos por Helm *et al.* (2011) para *O. lamellatus*, não são corroboradas pelos resultados do presente estudo.

Para a busca de possível homologias entre os elementos do órgão fático aqui descritos e os descritos por Helm *et al.* (2011), utilizou-se como principal referência a posição relativa ao gonópore (o que foi facilitado pela descrição muito detalhada da genitália apresentada por esses autores). A homologia que pode ser mais facilmente traçada é a correspondência do esclerito dorsal com o “*heavy dorsal sclerite* (PH1)” de *O. lamellatus* (Helm *et al. op. cit.*), descrita e ilustrado por esses autores como uma região fortemente esclerotizada, aproximadamente em forma de “X”, cobrindo dorsalmente grande parte do órgão. Além de ocupar essencialmente a mesma posição no órgão fático de todas as espécies aqui analisadas (embora deslocado para a direita em *Paraphasma umbretta* e *Cesaphasma modestum* – Figuras 34 e 91), o esclerito dorsal também apresenta forma aproximada de “X” em *Paraphasma* sp. nov. 3, *Pseudophasma cambridgei* e “*Aus*” *amabilis* (Figuras 49A, 98A e 102A). Como consequência direta dessa provável homologia, também é bastante evidente

uma correspondência entre o processo distal do esclerito dorsal e o “*left-dorsal process (ldp)*” de *O. lamellatus* (Helm *et al. op. cit.*), que é ilustrado por esses autores como um processo bastante pronunciado na região distal esquerda do esclerito dorsal (de forma muito semelhante ao que foi aqui observado nas espécies de *Paraphasma*, além de em *Pseudophasma cambridgei* e “*Aus*” *amabilis* – ver *ped* nas Figuras 5, 11, 19, 26, 34, 40, 45, 49, 98 e 102). O “*ldp*” referido por Helm *et al. (op. cit.)*, no entanto, inclui também a região membranosa intimamente ligada ao esclerito, enquanto o termo “processo distal do esclerito dorsal” é aqui utilizado somente para a região esclerotizada.

A presença do esclerito dorsal em todas as espécies aqui analisadas corrobora a hipótese levantada por Helm *et al. (2011)* de que esse esclerito parece estar presente na maioria das espécies de Phasmatodea ou mesmo na ordem inteira. De fato, o esclerito dorsal pode ser identificado em algumas das ilustrações de Chopard (1920: figuras 271, 281, 307 – provavelmente visível por transparência, uma vez que as ilustrações desse autor parecem mostrar o órgão fático em vista ventral), e mais evidentemente em ilustrações de Walker [1922: figuras 72 e 74 – chamado pelo autor de “*dorsal plate (dpl)*”] e Snodgrass [1937: figura 8G,M – chamado pelo autor de “*dorsal sclerite of phallus (e)*”] (por se tratar de uma estrutura superficial e fortemente esclerotizada, é compreensível que o esclerito dorsal possa ser identificado mesmo em ilustrações muito simples como as desses autores). Além disso, o esclerito dorsal também é evidente (com formato lembrando bastante um “X”) nas ilustrações do órgão fático de *Agathemera* de Camousseight (1995: figura 6), e foi referido como “*structure ‘x’*” por Dominguez *et al. (2009)* na análise filogenética desse mesmo gênero.

Por fim, o esclerito dorsal também está representado nas ilustrações de Heleodoro & Rafael (2019) do órgão fático de espécies de *Creoxylus* e *Prexaspes*, mas foi referido pelos autores com diferentes nomes para diferentes regiões do esclerito: “*left basal pouch*”, “*right basal pouch*” e “*dorsal left sclerite*”. Embora nesses gêneros esse esclerito apresente uma forma bastante diferente do padrão mais comum (como uma estrutura delgada e muito alongada, ao invés de aproximadamente trapezoidal ou em forma de “X”), a comparação aqui realizada entre os órgãos fáticos de um grande número de espécies de Pseudophasmatidae (incluindo duas espécies de *Prexaspes* e outras três espécies que apresentam o esclerito dorsal no padrão alongado – ver Figuras 89, 94–97) permite concluir com segurança que a estrutura em questão de fato se trata do esclerito dorsal. No entanto, Heleodoro & Rafael (*op. cit.*) interpretaram essa estrutura de forma muito diferente, sugerindo que ela corresponde a uma fusão de diversos elementos descritos separadamente por Helm *et al. (2011)* em *O. lamellatus*, a saber: “*left basal pouch (lbp)*”, “*right basal pouch (rbp)*”, e quatro escleritos independentes

(“PH1”, “PH2”, “PH3” e “PH4”). Esses elementos, entretanto, estão localizados em regiões muito variadas do órgão fállico de *O. lamellatus*, incluindo tanto áreas dorsais quanto ventrais em relação ao gonópore, o que torna bastante discutível a interpretação de Heleodoro & Rafael (*op. cit.*).

Pelo fato de o órgão fállico de *O. lamellatus* (Helm *et al.* 2011) possuir uma arquitetura geral bastante diferente da encontrada em todas as espécies aqui analisadas, a correspondência entre outros elementos (geralmente membranosos) é bem menos clara. Enquanto a maioria das espécies analisadas neste estudo apresenta o órgão fállico com uma base curta e lobos dorsal e ventral relativamente longos (frequentemente mais longos que a base – ver, por exemplo, Figuras 49, 93 e 95), o órgão de *O. lamellatus* possui uma base longa (correspondendo à região tubular mais basal do órgão, anterior às ramificações dos processos “ldp”, “lpp”, “mpp” e “rpp” – ver Helm *et al. op. cit.*: figuras 1 e 9) e “lobos” bastante curtos (correspondendo aos processos mencionados acima). Algumas espécies estudadas aqui, no entanto, parecem apresentar a arquitetura geral do órgão fállico mais semelhante, ao menos superficialmente, à de *O. lamellatus*, com lobos dorsal e/ou ventral muito mais curtos que a base (*e.g. Cesaphasma modestum* e *Tithonophasma tithonus* – Figuras 91 e 101).

Considerando sua posição distal no órgão fállico e ventral em relação ao gonópore, é provável que haja homologia entre o lobo ventral (identificado em todas as espécies aqui analisadas) e ao menos um dos processos “mpp (*middle posterior process*)” e “rpp (*right posterior process*)” de *O. lamellatus* (Helm *et al.* 2011). Essa hipótese é corroborada pelo fato de que esses dois processos apresentam um certo grau de esclerotização em *O. lamellatus*, sugerindo uma correspondência com o esclerito do lobo ventral, encontrado em diversas espécies aqui analisadas (incluindo todas as espécies de *Paraphasma*, além de *Eucles intermedius*, *Pseudophasma cambridgei* e “*Aus*” *amabilis* – Figuras 5, 11, 19, 26, 34, 40, 45, 49, 92, 98 e 102). Porém, na maioria das espécies incluídas no presente estudo, o lobo ventral corresponde a uma estrutura única, de forma que não é possível saber se ele é homólogo a somente um dos dois processos de *O. lamellatus* mencionados acima ou corresponde a uma fusão de ambos. Em *Parastratocles lugubris* e *Planudes melzeri*, entretanto, o lobo ventral é subdividido em duas bolsas (de forma bastante diferente nas duas espécies – Figuras 93 e 95), havendo, portanto, a possibilidade de que algo semelhante ocorra em *O. lamellatus*, dando origem aos processos “mpp” e “rpp”.

Analogamente, é provável que haja alguma correspondência entre o lobo dorsal (presente na grande maioria das espécies analisadas, mas com grande variedade de modos de subdivisão – ver caráter filogenético 62, na Parte III de “Resultados e Discussão”) e ao menos

um dos processos “ldp (*left-dorsal process*)” e “lpp (*left posterior process*)” de *O. lamellatus* (ambos localizados dorsalmente ao gonópore). Como já mencionado, porém, o processo “ldp” parece estar intimamente relacionado ao esclerito dorsal (ver Helm *et al.* 2011: figura 1), o que pode indicar uma maior probabilidade de que o processo “lpp” seja homólogo às regiões inteiramente membranosas do lobo dorsal (muito embora o processo “lpp” apresente certo grau de esclerotização em *O. lamellatus*).

Em relação às bolsas basais e projeções digitiformes, parece não haver elementos razoavelmente equivalentes em termos de posição e morfologia na genitália de *O. lamellatus*, sugerindo que tais estruturas possivelmente correspondam a características mais específicas de determinados subgrupos de Phasmatodea, não compartilhadas, por exemplo, com representantes da família Lonchodidae ou da subfamília Necrosiinae (nas quais está atualmente inserido o gênero *Oxyartes* – Brock *et al.* 2019). As bolsas basais direita e esquerda, embora provavelmente presentes no órgão fállico das espécies estudadas por Heleodoro & Rafael (2019), não foram identificadas com clareza nas ilustrações fornecidas pelos autores; é evidente, no entanto, que elas não correspondem às regiões coincidentemente referidas pelos autores como “*right basal pouch*” e “*left basal pouch*”, que se tratam de regiões basais do esclerito dorsal. Já as projeções digitiformes são claramente correspondentes às “*bifid finger-like projections*” indicadas nas ilustrações de Heleodoro & Rafael (*op. cit.*).

Por fim, o esclerito do gonópore, observado em somente duas espécies aqui analisadas [*Ceroys spinosus* e *Pseudophasma cambridgei* (Figuras 90 e 98) – ambas pertencentes ao grupo-externo da análise filogenética] e apresentando morfologia muito diferente nas duas, possivelmente é homólogo ao “*sclerite of bulb and flagellum* (PH5)” de *O. lamellatus* (Helm *et al.* 2011). Nenhuma das duas espécies tem o esclerito do gonópore formando um bulbo como em *O. lamellatus* [“*left-dorsal sclerotised bulb of ejaculatory duct* (sbd)”], mas *C. spinosus* apresenta, como uma extensão desse esclerito, uma estrutura muito longa e fina que pode corresponder ao “*flagellum* (flg)” de *O. lamellatus* – embora o flagelo descrito por Helm *et al.* (*op. cit.*) seja ainda mais longo e delgado, e aparentemente menos esclerotizado, do que a estrutura de *C. spinosus*. Essa extensão alongada de *C. spinosus* também é superficialmente semelhante, em termos de forma e posição, a um elemento presente nas ilustrações de Chopard (1920: figura 293A,B) do órgão fállico de *Rhaphiderus scabrosus* (Phasmatidae), referido pelo autor como “pênis”. As espécies estudadas por Heleodoro & Rafael (2019) parecem não possuir nenhuma estrutura possivelmente homóloga ao esclerito do gonópore.

Resultados e Discussão – Parte II

Revisão taxonômica de *Paraphasma* Redtenbacher, 1906

Paraphasma Redtenbacher, 1906

Paraphasma Redtenbacher, 1906: 114, pr. IV, fig. 17 (♀) [→ Areolatae: Phasmini: *sectio* Stratocles]; Handlirsch 1930: 760, fig. 804 (♀); Bradley & Galil 1977: 203 [→ Pseudophasmatidae: Pseudophasmatinae: Stratocleini]; Vanschuytbroeck & Cools 1981: 24; Clark Sellick 1997: 121, fig. 128 (ovo indeterminado); Zompro 2000: 95 (designação de espécie-tipo); Bragg 2001: 640; Zompro 2002b: 6 (repetição da designação de espécie-tipo); Zompro 2004b: 158, 317, fig. 92a,b (♂, ♀) [→ Stratoclaeinae: Stratocleini]; Otte & Brock 2005: 251; Conle *et al.* 2011: 32; Jourdan *et al.* 2014: 493.

>> **Espécie-tipo:** *Paraphasma marginale* Redtenbacher, 1906, por designação subsequente de Zompro (2000).

Oestrophora Redtenbacher, 1906: 124, pr. V, fig. 2 (♂) [→ Areolatae: Phasmini: *sectio* Phasmata]; Bragg 2001: 638; Zompro 2004b: 102, fig. 53a,b (♂, ♀) [→ Pseudophasmatidae: Xerosomatinae: Prexaspini]; Otte & Brock 2005: 231; **syn. nov.**

>> **Espécie-tipo:** *Oestrophora triangulifera* Redtenbacher, 1906, por monotipia.

Mantis, Fabricius 1775: 274 (em parte); Fabricius 1787: 227 (em parte); Fabricius 1793: 12 (em parte).

Necroscia, Westwood 1859: 128 (em parte).

Olcyphides, Kirby 1904a: 410 (em parte); Rehn 1907: 165; Otte & Brock 2005: 231 (em parte).

Phasma, Fabricius 1798: 186 (em parte); Latreille 1807: 87 (em parte); Serville 1831: 57 (em parte); Gray 1835: 22 (em parte); Burmeister 1838: 583 (em parte); Serville 1839: 266 (em parte); De Haan 1842: 123 (em parte); Westwood 1859: 117 (em parte).

Prexaspes, Kirby 1904a: 413 (em parte); Brock 1998b: 34; Otte & Brock 2005: 282 (em parte).

Stratocles, Redtenbacher 1906: 102 (em parte).

Trigonophasma, Kirby 1904a: 372 (em parte).

Espécies incluídas:

1. *Paraphasma conspersum* Redtenbacher, 1906
2. *Paraphasma laterale* (Fabricius, 1775) **comb. nov.**
3. *Paraphasma marginale* Redtenbacher, 1906
4. *Paraphasma minus* Redtenbacher, 1906
5. *Paraphasma trianguliferum* (Redtenbacher, 1906) **comb. nov.**
6. *Paraphasma umbretta* (Lichtenstein, 1796) **comb. nov., sp. reval.**
7. *Paraphasma* **sp. nov. 1**
8. *Paraphasma* **sp. nov. 2**
9. *Paraphasma* **sp. nov. 3**

Diagnose:

Paraphasma não possui características de morfologia externa exclusivas do gênero, mas pode ser diferenciado dos demais gêneros de Pseudophasmatidae pela caracterização a seguir.

Bichos-paus alados, de pequeno a médio porte (comprimento corpóreo entre 40 e 75 mm), com dimorfismo sexual moderado (machos com aproximadamente três quartos do comprimento da fêmea). Corpo predominantemente preto ou marrom, mas a maioria das espécies com um padrão marcante de coloração composto por um par de faixas laterais amareladas ou esverdeadas estendendo-se ao longo da cabeça, protórax, mesotórax e região costal das tégminas e das asas posteriores (Figuras 12C,G; 15). Cabeça subretangular ou subquadrada em vista dorsal, com vértice chato ou fracamente convexo (Figuras 24D,E; 54E; 55A,B); ocelos distintos (Figura 54E); antena mais longa que o corpo; aberturas do par de glândulas de defesa muito conspicuas (Figuras 32D, 41D – ver seta); profêmur distintamente curvado e achatado basalmente (Figuras 3A–D, 23, 56A), na fêmea frequentemente com carena anterodorsal fortemente elevada na região mediana (Figura 20D: seta); meso- e metafêmur sem carenas distintas; tégmina bastante curta, não atingindo a metade do metanoto e no máximo 3x mais longa do que larga, com conspicua venação reticulada na região anal (Figuras 38D,E; 47D,E); asa posterior estendendo-se ao menos até o tergito VII, com região anal translúcida com uma área basal normalmente amarela ou alaranjada (incolor em exemplares fixados) circundada por uma faixa amarronzada ao longo das margens apical e posterior (Figuras 28A,B; 30A,B). **Machos** com placa subgenital mais longa que tergitos IX e

X combinados, com a região posterior convexa (Figuras 18B–D, 29B–D, 39B–D – ver *PSa* e *PSp*); placas dentadas pouco desenvolvidas, com no máximo 20 dentes diminutos (Figuras 18D, 25D – ver *PD*). **Fêmeas** com tergito X tectiforme, com margem posterior levemente emarginada (Figuras 41E,F; 50F,G); cercos retos, cilíndricos e curtos (Figuras 12D–F, 41E–G); órgão pré-opercular em forma de protuberância longitudinal de aspecto brilhante (Figuras 35F,G; 41G; 50G,H – ver *OP*); placa subgenital lanceolada com ápice suavemente acuminado (Figuras 20F,G; 27F,G; 41F,G – ver *PS*), estendendo-se aproximadamente até a margem posterior do tergito X, com carena longitudinal interna.

Em relação à morfologia do órgão fático (Figuras 5, 11, 19, 26, 34, 40, 45, 49), *Paraphasma* pode ser diferenciado de outros gêneros de Pseudophasmatidae pelas seguintes características: esclerito do lobo ventral (em verde nas figuras) com protuberâncias que se encaixam na face interna do lobo dorsal; base do órgão fático com três apódemas (em azul nas figuras), um ou dois dos quais apresentando expansões espatuladas conspícuas.

Redescrição do macho:

Pequenos e delgados, com comprimento corpóreo variando de 42 a 62 mm.

Coloração. Corpo e apêndices predominantemente pretos ou marrons; região ventral do corpo mais clara do que a dorsal. Maioria das espécies com um par de faixas claras laterais, amareladas ou esverdeadas, estendendo-se ao longo da cabeça, protórax, mesotórax e região costal das tégminas e das asas posteriores (Figura 15). Frequentemente com uma linha longitudinal dorsomediana marrom-clara ou amarelada, estendendo-se ao longo da cabeça, pro- e mesotórax (Figuras 37, 38E). Cabeça, protórax, mesotórax, antenas e pernas eventualmente com regiões marrom-claras ou amareladas. Asa posterior com região anal translúcida, com uma área basal incolor circundada por uma faixa amarronzada ao longo das margens apical e posterior, sendo essa faixa mais larga próximo à margem apical (Figura 28A,B). Exemplos vivos podem apresentar dois padrões gerais de coloração: (1) coloração críptica (Figuras 22, 23), predominando tons pálidos amarronzados e alaranjados, com as faixas laterais (quando presentes) amarelo-pálidas; ou (2) coloração vibrante (Figuras 15, 16A), com forte contraste entre o preto-brilhante que predomina no corpo e as faixas laterais em tom vivo de amarelo ou verde-claro. Em algumas espécies a região anal da asa posterior possui distinta coloração amarela ou laranja (visível somente durante o voo), mas a cor é perdida em indivíduos fixados.

Cabeça. Lisa; subretangular ou subquadrada em vista dorsal, levemente alongada ou aproximadamente tão larga quanto longa; vértice levemente convexo ou praticamente chato

(Figuras 24D,E; 54E; 55A,B). Olho composto grande e muito proeminente, com quase metade do comprimento da cabeça; em vista lateral ligeiramente alongado ou quase circular (Figuras 3D; 15B,C; 28C; 54E). Ocelos bem desenvolvidos, distintamente separados entre si; ocelo anterior mais distante do par posterior (Figura 54E). Antena filiforme e muito longa, distintamente ultrapassando a extremidade posterior do abdômen, às vezes por uma distância superior à metade do comprimento deste (Figuras 3, 43A–C); escapo achatado dorsoventralmente; pedicelo cilíndrico, ligeiramente mais curto que o escapo; primeiro flagelômero aproximadamente 3x mais longo que o pedicelo.

Tórax. Protórax (Figuras 24D,E; 28C; 38D,E; 55A,B) liso; ligeiramente mais longo e distintamente mais estreito que a cabeça; discretamente convexo dorsal- e ventralmente, chato lateralmente. Pronoto subretangular, com uma constrição discreta no terço anterior; cantos anterolaterais com reentrâncias arredondadas, contornando as aberturas do par de glândulas de defesa; margem posterior convexa; par de carenas dorsolaterais suaves, originando-se posteriormente às glândulas de defesa e estendendo-se até próximo da margem posterior. Mesotórax (Figuras 24D,E; 38D,E; 55A,B) levemente rugoso; 1,5–1,8x mais longo que o protórax; largura semelhante à do protórax na metade anterior; metade posterior alargando levemente e com leve soerguimento do mesonoto; ligeiramente convexo dorsal- e ventralmente, chato lateralmente; subretangular em corte transversal na metade anterior e aproximadamente cilíndrico na metade posterior. Mesonoto com uma carena longitudinal discreta acompanhando cada margem lateral. Mesepisterno com uma carena longitudinal acompanhando a margem ventral, mais marcada que as carenas do mesonoto. Metatórax e segmento mediano (Figura 28C) lisos; largura dos dois relativamente constante ao longo de todo o comprimento, semelhante à da região posterior do mesotórax; metatórax aproximadamente 3x mais longo que o segmento mediano; somatória do comprimento dos dois correspondendo a 1,6–2,1x o comprimento do mesotórax; ambos distintamente convexos dorsalmente, fracamente convexos lateralmente, chatos ventralmente. Metepisterno com uma carena longitudinal acompanhando a margem ventral.

Asas. Tégmia curta, não atingindo a metade do metanoto (Figuras 3D; 28C; 38D,E; 47D,E); em vista dorsal 2–3x mais longa que larga; margem posterior arredondada ou fracamente angulada; margem apical truncada, acuminada ou arredondada; protuberância podendo ser romba, não-espiniforme (Figuras 15B, 17D, 55B), ou em forma de espinho bem desenvolvido (Figuras 28C, 32D, 55A); região anal com venação reticulada conspícua. Asa posterior bem desenvolvida, estendendo-se até o tergito VII ou VIII (Figuras 3A–C, 17A–C, 32A–C).

Pernas. Relativamente longas e delgadas (Figuras 3A–C, 32A–C, 38A–C). Profêmur com comprimento semelhante ou ligeiramente mais longo que mesotórax, metatórax e segmento mediano combinados; curvado e achatado basalmente; aproximadamente trapezoidal em corte transversal, com arestas carenadas e carena ventromediana distinta. Mesofêmur com 0,6x o comprimento do profêmur, tão longo quanto ou ligeiramente mais longo que pro- e mesotórax combinados. Metafêmur ligeiramente mais curto que o profêmur. Meso- e metafêmur subretangulares em corte transversal, com as faces dorsal e ventral fracamente convexas; arestas levemente carenadas; sem carena ventromediana. Tíbias com *area apicalis* distinta; ligeiramente mais curtas que o fêmur correspondente e 1,5–2,5x mais longas que o tarso correspondente; retangulares ou trapezoidais em corte transversal; sem carena ventromediana. Pro- e metabasitarso ligeiramente mais longo que os três tarsômeros medianos combinados; mesobasitarso aproximadamente tão longo quanto os três tarsômeros medianos combinados.

Abdômen. 1,6–1,8x mais longo que cabeça, tórax e segmento mediano combinados. Tergitos e esternitos lisos, mas eventualmente tergitos IX e/ou X levemente carenados medianamente (para imagens da terminália masculina, ver Figuras 4, 10, 18, 25, 29, 33, 39, 44, 48). Segmento II mais longo que os demais; segmentos III–VI diminuindo gradativamente de comprimento, cada um ligeiramente mais curto que o anterior; segmento VII com aproximadamente dois terços do comprimento do VI. Tergitos VIII–X distintamente mais curtos que os anteriores; tergito VIII com no máximo dois terços do comprimento do VII. Tergito IX aproximadamente tão longo quanto ou ligeiramente mais longo que VIII; 1,3–1,6x mais longo que X. Segmentos II–VI com largura semelhante. Tergito VII com região anterior de largura semelhante ao VI e alargando-se posteriormente. Tergito VIII distintamente mais largo que os anteriores. Tergito IX de largura semelhante ao VIII ou mais estreito. Tergito X de largura semelhante ao IX ou mais estreito, mais largo do que longo ou aproximadamente tão largo quanto longo; fortemente convexo; margem posterior em vista dorsal emarginada (Figura 18A), truncada (Figura 48A,B) ou côncava (Figura 29A), em vista caudal como um U invertido (Figuras 10D, 29D, 48D). Placas dentadas pouco desenvolvidas (Figuras 18D, 25D – ver *PD*), cada uma com no máximo 20 dentes diminutos, frequentemente menos de 10. Cerco com grande variação morfológica entre as espécies; com 0,9–1,7x o comprimento do tergito X; aproximadamente reto (Figuras 25A–D, 39A–D) ou distintamente curvado para dentro (Figura 48C,D). Vômer (Figuras 4E, 10F, 18E, 25E, 29E, 33F, 39E, 44E, 48E) com grande variação morfológica entre as espécies; ápice simples. Epiprocto com margem posterior arredondada; muito pequeno, frequentemente oculto sob o tergito X. Esternito VIII

distintamente mais curto que tergito VIII; mais largo do que longo (Figuras 10B,C; 29B,C). Placa subgenital mais longa que tergitos IX e X combinados; 2–3x mais longa que esternito VIII; distintamente dividida em uma região anterior e outra posterior (Figuras 10B,C; 18B,C; 29B,C – ver *PSa* e *PSp*). Região anterior da placa subgenital com exoesqueleto maleável, permitindo dobramento para exposição do órgão fático; em algumas espécies apresentando um par de projeções laterais alongadas, direcionadas posteriormente (Figuras 29B,D; 33E – ver setas). Região posterior da placa subgenital mais fortemente convexa que a região anterior, de comprimento semelhante ou um pouco mais longa que esta; margem posterior com grande variação de forma entre as espécies. Placa subgenital, cercos e margem posterior do tergito X mais densamente pilosos que as demais regiões da terminália.

Órgão fático (Figuras 5, 11, 19, 26, 34, 40, 45, 49). Base curta, aproximadamente cilíndrica (ver *Ba* nas figuras), originando uma bolsa basal direita pequena e lamelar (*bd*). Esclerito dorsal (em vermelho nas figuras) bem desenvolvido, normalmente mais largo do que longo e cobrindo uma porção significativa do órgão; margem anterior suavemente côncava. Processo distal do esclerito dorsal (*ped*) voltado para a esquerda e para a região posterior, com ângulo em relação ao eixo longitudinal do órgão variando de 45° a quase 90°; em muitas espécies bastante curto e largo, às vezes relativamente alongado. Lobos dorsal e ventral (*LD*, *LV*) grandes e robustos, distintamente separados entre si do lado direito mas parcialmente ou quase completamente unidos do lado esquerdo. Lobo dorsal mais longo que o ventral, podendo ou não apresentar subdivisões; na maioria das espécies formado por um tronco principal à direita que origina uma bolsa menor dorsalmente à esquerda (Figuras 5, 11, 19, 26, 40, 45, 49 – ver *). Lobo ventral não subdividido. Esclerito do lobo ventral “de encaixe” presente em todas as espécies (em verde nas figuras) e com morfologia única em cada uma; originando de uma a três protuberâncias, normalmente arredondadas, que se encaixam em reentrâncias da face interna do lobo dorsal para o fechamento do órgão. Base com três apódemas (em azul nas figuras), dos quais um ou dois apresentam expansões espatuladas conspícuas, frequentemente entendendo-se para o interior do lobo dorsal; um dos apódemas muito pequeno, localizado na região direita da base, próximo à inserção da bolsa basal direita.

Redescrição da fêmea:

De pequeno a médio porte, consideravelmente mais robustas que os machos; comprimento corpóreo variando de 52 a 75 mm.

Coloração. Como no macho.

Cabeça. Como no macho, porém antena proporcionalmente mais curta (mas ainda ultrapassando distintamente a extremidade posterior do abdômen – Figuras 41A–C, 46A–C).

Tórax. Como no macho, exceto pelas seguintes proporções: protórax (Figuras 35D, 41D) ligeiramente mais curto que a cabeça ou aproximadamente tão longo quanto esta; mesotórax 1,3–1,8x mais longo que o protórax; metatórax 3–3,7x mais longo que o segmento mediano, e somatória do comprimento dos dois correspondendo a 1,7–2,5x o comprimento do mesotórax.

Asas. Como no macho, mas asa posterior ligeiramente mais longa em relação ao corpo (podendo atingir o tergito IX – Figuras 16A, 41A–C).

Pernas. Como no macho, porém ligeiramente mais curtas em relação ao corpo (profêmur normalmente um pouco mais curto que mesotórax, metatórax e segmento mediano combinados) e profêmur frequentemente com carena anterodorsal fortemente elevada na região mediana (Figura 20D: seta).

Abdômen. 1,5–1,8x mais longo que cabeça, tórax e segmento mediano combinados. Tergitos e esternitos lisos, mas eventualmente tergito X levemente carenado medianamente (para imagens da terminália feminina, ver Figuras 6E–G, 12D–F, 20E–G, 27E–G, 30E–G, 35E–G, 41E–G, 46F–H, 50F–H). Segmentos II e III mais longos que os demais, com comprimento semelhante entre si; segmentos IV e V com comprimento semelhante, ligeiramente mais curtos que os anteriores; segmento VI ligeiramente mais curto que V; segmento VII com aproximadamente dois terços do comprimento de VI. Tergitos VIII–X distintamente mais curtos que os anteriores; tergito VIII com no máximo dois terços do comprimento do VII. Tergito IX aproximadamente tão longo quanto ou ligeiramente mais curto que VIII; 1,3–1,4x mais longo que X. Segmentos II–VII com largura semelhante entre si; VIII–X ligeiramente mais estreitos que os anteriores e de largura semelhante entre si. Tergito X ligeiramente mais longo que largo ou aproximadamente tão longo quanto largo; tectiforme; margem posterior levemente emarginada (Figuras 20E, 50F). Cercos retos, cilíndricos e curtos; com 0,6–1,5x o comprimento do tergito X; espessura constante da base ao ápice; ápice arredondado (Figuras 12D–F, 20E–G). Epiprocto com margem posterior arredondada; frequentemente oculto sob o tergito X. Esternito VII frequentemente com uma reentrância arredondada na margem posterior; órgão pré-opercular em forma de protuberância longitudinal de aspecto brilhante (Figuras 35F,G; 41G; 50G,H – ver *OP*), eventualmente ultrapassando a margem posterior do esternito VII (Figura 50G,H). Placa subgenital aproximadamente lanceolada, estendendo-se aproximadamente até a margem posterior do

tergito X (Figuras 20F,G; 27F,G; 41F,G – ver *PS*); ápice suavemente acuminado; carena longitudinal interna presente. Tergito X, cercos e placa subgenital densamente pilosos.

Descrição do ovo (Figuras 7, 13, 21, 36, 42, 51):

Cápsula (ver *Ca* nas figuras) aproximadamente cilíndrica, com grau variável de alongamento, estreitando-se levemente em direção às regiões polar e do opérculo; aproximadamente chata na região polar; recoberta por cerdas, cuja densidade e comprimento variam entre as espécies. Ângulo opercular de 90°. Opérculo (*Op*) aproximadamente oval, ligeiramente mais alto do que largo, exibindo cerdas. Placa micropilar (*PM*) oval, alongada, localizada na região mediana da cápsula; linha mediana externa pouco conspícua (Figuras 7A, 13A, 21A, 36A, 42A – ver seta). Placa micropilar interna aberta; oval, alongada (Figuras 13D, 21D); linha mediana distinta, com mais da metade do comprimento da placa (Figuras 13D, 21D – ver seta). Ovo em tom variável de marrom.

Distribuição (Figuras 52, 53):

Paraphasma encontra-se distribuído por grande parte da América do Sul, com ocorrência confirmada para a maioria dos estados brasileiros, além de registros para Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Colômbia, Equador, Paraguai e Argentina. É também muito provável que o gênero ocorra na Venezuela, Peru e Bolívia, embora no material examinado e na literatura não tenham sido encontrados registros para esses países. O município de Nova Teutônia (Santa Catarina, Brasil) corresponde ao registro mais ao sul conhecido para o gênero (exemplar depositado no MZUSP), e a região de Demerara, na Guiana, corresponde ao registro mais ao norte (material mencionado por Rehn 1906 e não examinado no presente estudo). Os registros para Guiana (Rehn *op. cit.*) e Argentina (Toledo Piza 1939b) não são mostrados nos mapas das Figuras 52 e 53 por não ter sido possível confirmar a identificação desses exemplares.

Comentários:

As espécies de *Paraphasma* apresentam morfologia externa fortemente homogênea, e a principal fonte de caracteres para a delimitação das espécies é o órgão fático. As nove espécies incluídas no gênero apresentam cabeça, tórax, pernas, asas posteriores e abdômen da fêmea muito semelhantes, sendo o tórax virtualmente idêntico em todas as espécies (à exceção de algumas leves diferenças em proporções torácicas entre *P. trianguliferum* e as demais espécies). As tégminas apresentam alguma (ainda que leve) variação morfológica, e

estruturas da terminália masculina como tergito X, cercos, vômer e placa subgenital exibem considerável variação entre algumas espécies, mas variam muito pouco entre *P. conspersum*, *P. laterale*, *P. marginale*, *P. minus*, *Paraphasma* sp. nov. 1 e *Paraphasma* sp. nov. 2. Dessa forma, a fim de evitar repetição nas descrições/redescrições aqui apresentadas, as descrições morfológicas de cada espécie restringem-se às características que diferem daquelas já mencionadas para o gênero como um todo.

***Paraphasma conspersum* Redtenbacher, 1906**

(Tabelas 6–8; Figuras 3–7)

Paraphasma conspersum Redtenbacher, 1906: 117; Brock 1998a: 23; Zompro 2004b: 159; Otte & Brock 2005: 251.

>> **ST, 1♀ (NHMW #13.322.6):** Brasil, Alto Amazonas [examinado – Figura 6]; **ST, 1♂ (MNB):** Brasil, Pará [fotografia examinada – Figura 3E].

Diagnose:

Paraphasma conspersum pode ser diferenciada de *P. trianguliferum*, *P. umbretta* e *Paraphasma* sp. nov. 3 pelo cerco do macho com ápice espatulado (Figura 4A–C), pelo vômer distintamente mais longo que largo (Figura 4E), e pela placa subgenital masculina com margens posterolaterais formando um par de expansões aproximadamente triangulares e de aspecto maleável (Figura 4B–D: setas). A espécie apresenta morfologia externa muito semelhante a *P. laterale*, *P. marginale*, *P. minus*, *Paraphasma* sp. nov. 1 e *Paraphasma* sp. nov. 2, podendo ser seguramente diferenciada destas espécies somente pela morfologia do esclerito do lobo ventral do órgão fático (Figura 5, em verde), que é do tipo grande, em vista dorsal grosseiramente semicircular, e possui duas protuberâncias (apical e basal esquerda – Figura 5: *pa*, *pbe*), sendo esta última arredondada e parcialmente dividida em duas (aproximadamente em formato de sela – Figura 5D: *pbe*). Outros caracteres que podem auxiliar na identificação de *P. conspersum*, embora não exclusivos da espécie, são: tamanho relativamente pequeno para o gênero (comprimento corpóreo: ♂ < 49 mm; ♀ < 63 mm); protuberância da tégmina em forma de espinho fino e aguçado; na fêmea, órgão pré-opercular em forma de protuberância alongada (Figura 6F,G: *OP*) estendendo-se até a reentrância na região posterior do esternito VII.

Redescrição do macho (Tabelas 6, 7; Figuras 3–5):

Coloração (Figuras 3, 4). Não foram examinados exemplares vivos. Exemplares fixados com as faixas laterais (percorrendo a cabeça, protórax, mesotórax e região costal das tégminas e das asas posteriores) em tom pálido amarelado ou esverdeado, e o restante do corpo predominantemente cinza-escuro ou castanho-pálido. Região ventral do corpo castanho-acinzentada ou avermelhada, com esternito abdominal VIII e placa subgenital manchados de preto. Pro- e mesonoto com granulação relativamente densa amarelo-pálida e com linha dorsomediana no mesmo tom de amarelo. Pernas em tom variável de castanho, pretas na região apical dos fêmures e tíbias.

Cabeça, asas e pernas. Cabeça ligeiramente alongada, subretangular em vista dorsal; vértice levemente convexo; olho composto ligeiramente alongado ou quase circular em vista lateral (Figura 3D). Tégmina com margem posterior arredondada e margem apical variando de suavemente arredondada a moderadamente acuminada; protuberância em forma de espinho fino e aguçado, frequentemente amassado ou quebrado nos exemplares preservados. Asa posterior estendendo-se até o tergito VII (Figura 3A–C). Profêmur com carena anterodorsal pouco elevada.

Abdômen. Tergito X levemente carenado medianamente na região posterior. Tergito IX de largura semelhante à região posterior do VIII; tergito X mais estreito que IX. Tergitos VIII–X distintamente convexos, especialmente o X (Figura 4A–D). Tergito X mais largo que longo ou quase tão longo quanto largo, estreitando-se progressivamente em direção à margem posterior; esta emarginada em vista dorsal (Figura 4A). Placas dentadas compostas por aproximadamente 10–15 dentes diminutos cada uma, agrupados em uma região dilatada em cada lado da margem posterior do tergito X (Figura 4D: *PD*). Cercos um pouco mais longos que o tergito X; levemente curvados para dentro; cilíndricos na base, com ápice espatulado; em vista lateral, ápice subquadrado ou com uma pequena projeção (Figura 4A–D). Vômer subtriangular (Figura 4E), aproximadamente simétrico, com ápice simples; mais longo que largo; com região basal bastante ampla estreitando-se abruptamente na transição para a região apical. Placa subgenital 2–2,5x mais longa que esternito VIII (Figura 4B,C: *PSa*, *PSp*); margem posterior truncada, reta em vista caudal, mas com um par de expansões posterolaterais conspícuas, de aspecto maleável, aproximadamente triangulares, normalmente dobradas para dentro (Figura 4B–D: setas).

Órgão fático (Figura 5). Esclerito dorsal (em vermelho na figura) grosseiramente retangular em vista dorsal, mais largo do que longo (Figura 5A); processo distal (ver *ped* na figura) curto e largo, direcionado para a esquerda quase em ângulo de 90° em relação ao eixo

longitudinal do órgão. Lobos dorsal e ventral (*LD*, *LV*) parcialmente unidos do lado esquerdo. Lobo dorsal formado por um tronco principal à direita que origina uma bolsa menor, aproximadamente digitiforme, dorsalmente à esquerda (ver *). Esclerito do lobo ventral do tipo grande (em verde), cobrindo toda a face interna do lobo ventral e estendendo-se levemente para a face externa do lado direito; em vista dorsal grosseiramente semicircular, com a margem posterior arredondada (Figura 5B); protuberâncias apical e basal esquerda presentes (*pa*, *pbe*), sendo a primeira estreita e alongada e a segunda arredondada e parcialmente dividida em duas (aproximadamente em formato de sela – Figura 5D: *pbe*). Um dos apódemas da base (em azul na figura) com distinta expansão espatulada entendendo-se para o interior do lobo dorsal (Figura 5D,E).

Redescrição da fêmea (Tabelas 6, 7; Figura 6):

Coloração. Como no macho, exceto pelos esternitos abdominais V–VII e placa subgenital manchados de preto.

Cabeça, asas e pernas. Como no macho, exceto pela asa posterior ligeiramente mais longa em relação ao corpo (atingindo o tergito VIII) e profêmur com carena anterodorsal distintamente elevada na região mediana (Figura 6C).

Abdômen. Tergito X levemente carenado longitudinalmente. Esternito VII com reentrância arredondada próxima à margem posterior; órgão pré-opercular em forma de protuberância alongada, de aspecto brilhante, estendendo-se até a reentrância na região posterior do esternito (Figura 6F,G: *OP*). Cercos ultrapassando levemente a margem posterior do tergito X (Figura 6G).

Descrição do ovo (Tabela 8; Figura 7):

Cápsula (ver *Ca* na figura) relativamente alongada, aproximadamente em forma de barril; na região mediana levemente mais alta do que larga; estreitando-se levemente em direção às regiões do opérculo e polar; aproximadamente chata na região polar. Cápsula uniformemente coberta (exceto na placa micropilar) por uma rede de cristas sinuosas relativamente discretas, das quais se originam cerdas longas e finas, mais longas na região polar. Opérculo (*Op*) levemente oval, um pouco mais alto do que largo; também com uma rede de cristas sinuosas originando cerdas longas e finas. Placa micropilar (*PM*) oval, um pouco alongada, localizada na região mediana da cápsula; com um inchaço de formato indefinido na área central. Linha mediana externa pouco conspicua (Figura 7A: seta), estendendo-se a partir da margem posterior da placa micropilar por uma distância inferior à

metade do comprimento desta. Placa micropilar interna não examinada. Ovo predominantemente marrom-claro, com algumas áreas esparsas da cápsula marrom-escuras.

Distribuição (Figura 53):

A espécie é conhecida do oeste (Itaituba) e centro (Altamira, Anapu e Vitória do Xingu) do Pará, bem como da divisa deste estado com o Maranhão (Igarapé Gurupi-Uma), o que sugere uma distribuição restrita à região leste da Amazônia. As localidades-tipo (“Pará” e “Alto Amazonas”) são vagas, mas há a possibilidade de que esta última refira-se ao Rio Solimões (ver *Paraphasma minus*: “Distribuição” e “Comentários”), talvez correspondendo a um registro mais a oeste do que as demais localidades conhecidas para a espécie.

Comentários:

Paraphasma conspersum foi descrito com base em um macho (fotografias examinadas) e uma fêmea (examinada). O sintipo macho, porém, não possui a porção final do abdômen (ver Figura 3E – o espécime está incompleto desde a descrição original, como mencionado por Redtenbacher 1906), impossibilitando o estudo da terminália masculina e do órgão fático, estruturas que reúnem a maior parte dos caracteres utilizados para diferenciação das espécies de *Paraphasma*. Assim, a coespecificidade dos exemplares depositados no MZUSP, MPEG e ESALQ com os sintipos de *P. conspersum* foi concluída com base no tamanho corpóreo, forma da tégmina, presença de espinho na tégmina e padrão de coloração, e também levando-se em conta as localidades-tipo (“Pará” e “Alto Amazonas”).

Algumas características mencionadas para *P. conspersum* podem ser melhor visualizadas nas figuras de outras espécies de *Paraphasma*. Para a tégmina com protuberância espiniforme, ver as Figura 27C (*P. minus*) e 41D (*Paraphasma* sp. nov. 1); para o profêmur da fêmea com carena anterodorsal distintamente elevada na região mediana, ver seta na Figura 20D (*P. marginale*); para o cerco do macho com uma pequena projeção no ápice, ver a Figura 25B (*P. minus*); para o órgão pré-opercular, ver OP na Figura 41G (*Paraphasma* sp. nov. 1).

Material examinado (19♂, 7♀, 1 ovo):

BRASIL:

Maranhão. 1♂ (ESALQ): Igarapé Gurupi-Uma, Aldeia Araçu, 50 km E. de Canindé, 20.v.1963, Malkin col.

Pará. 8♂ (MPEG # 19000290, 19000291, 19000292, 19000293, 19000294, 19000295, 19000296, 19000309): Altamira, Itapuama, Área 1 – Trilha, 03°36'13.8"S, 52°20'37.7"W, 3.ii.2008, Rede entomológica, C. E. Braga col.; 1♂ (MPEG # 19000297), 1♀ (MPEG # 19000314): Anapu, Barra do Vento, Área 3 – Acampamento, 03°27'45.4"S, 51°40'23.3"W, 24.i.2008, Rede entomológica, C. E. Braga col.; 1♂ (MPEG # 19000311): Anapu, Barra do Vento, Área 3 – Trilha, 03°27'36.5"S, 51°40'08.4"W, 24.i.2008, Rede entomológica, A. L. Nunes col.; 1♂ (MPEG # 19000310): Anapu, Barra do Vento, Área 3 – Trilha, 03°27'36.5"S, 51°40'08.4"W, 24.i.2008, Rede entomológica, C. E. Braga col.; 1♂ (MZUSP # 363): Itaituba, Camargo, Rio Tapajós; 2♂ (MPEG # 19000298, 19000299), 2♀ (MPEG # 19000300, 19000301): Vitória do Xingu, Bom Jardim, Área 3 – Trilha, 03°24'44.6"S, 51°45'01.5"W, 25.i.2008, Rede entomológica, C. E. Braga col.; 1♂ (MPEG # 19000305): Vitória do Xingu, Ig[arapé] de Maria, Área 2 – Pasto, 03°21'50"S, 51°54'52.1"W, 16.xi.2007, Rede entomológica, C. E. Braga col.; 1♂ (MPEG # 19000306), 2♀ (MPEG # 19000302, 19000304): Vitória do Xingu, Ig[arapé] de Maria, Área 2 – Trilha, 03°21'53.5"S, 51°54'38.1"W, 27.i.2008, Rede entomológica, C. E. Braga col.; 1♀ (MPEG # 19000303), 1 ovo: Vitória do Xingu, Ig[arapé] Galhoso, Área 2 – Pasto, 03°20'50"S, 51°56'37.7"W, 26.i.2008, Rede entomológica, C. E. Braga col.; 1♀ (MPEG # 19000312): Vitória do Xingu, Ig[arapé] Galhoso, Área 2 – Pasto, 03°20'36.5"S, 51°56'41.5"W, 20.iv.2008, Rede entomológica, C. E. Braga col.; 1♂ (MPEG # 19000307): Vitória do Xingu, Travessão 50, Área 2 – Trilha, 03°12'18.6"S, 51°47'57.4"W, 1.ii.2008, Rede entomológica, A. L. Nunes col.; 1♂ (MPEG # 19000308): Vitória do Xingu, Travessão 50, Área 2 – Trilha, 03°12'18.6"S, 51°47'57.4"W, 1.ii.2008, Rede entomológica, C. E. Braga col.

Tabela 6. *Paraphasma conspersum*, medidas (comprimento em mm) do sítipo examinado (♀) e de outros exemplares (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a medida pôde ser feita em somente um exemplar).

	♀ ST	♂ (n=4)	♀ (n=3)
Corpo	62	44,8–48,6	56,2–62,2
Antena	68,1	65,9–67,1	66,4–73,2
Cabeça	3,6	2,5–2,6	3,2–3,5
Pronoto	3,3	2,3–2,6	3,2–3,3
Mesonoto	5,8	4,2–4,7	5,3–6,1
Metanoto	8,5	5,2–5,5	6,9–7,5
Segmento mediano	2,8	1,7–1,8	2,4–2,5
Tégmina	4,4	2,8–2,9	4,2–4,4
Asa posterior	43,4	30,1–33,1	39,5–43,8
Profêmur	15,3	13,1–13,2	14,4–15,4
Protíbia	13,1	11,3–12,1	13–14
Mesofêmur	9,5	6,3–7,8	8,3–9,4
Mesotíbia	8,1	5,9–6,9	7,1–7,7
Metafêmur	13,5	9,8–11,5	11,8–13,1
Metatíbia	11,5	9,3–10,5	11–12,3
Abdômen (excluindo segmento mediano)	37,2	28,8–31	34,4–39,8
Tergito IX	1,6	1,6–2	2,1–2,3
Tergito X	1,5	1–1,4	1,6–1,8
Cerco	1,4	1,6–1,7	1,4–1,5
Vômer	–	1,2–1,4	–
Placa subgenital	7	2,1–3,2	5,9–7,1

Tabela 7. *Paraphasma conspersum*, proporções corpóreas do sintipo examinado (♀) e de outros exemplares (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a proporção pôde ser calculada para somente um exemplar).

	♀ ST	♂ (n=4)	♀ (n=3)
Cabeça: comprimento/largura	1,1	1,2	1,1–1,2
Pronoto: comprimento/largura	1,5	1,6–1,8	1,7–1,8
Mesonoto: comprimento/largura	2,7	2,9–3,2	2,9–3,8
Tégmina (região anal): comprimento/largura	2,2	2,5–3,1	3,2
Comprimento protíbia/protarso	2,2	2–2,1	2,1
Comprimento mesotíbia/mesotarso	1,9	1,6	1,7–2
Comprimento metatíbia/metatarso	1,9	1,8–1,9	2
Tergito X: comprimento/largura	1	0,6–1	1,3
Vômer: comprimento/largura	–	1,2–1,6	–

Tabela 8. *Paraphasma conspersum*, medidas do ovo (em mm; n=1).

Comprimento da cápsula	2,4
Largura da cápsula	1,5
Altura da cápsula	1,6
Largura do opérculo	1
Altura do opérculo	1,1
Comprimento da placa micropilar	0,7
Largura da placa micropilar	0,5

***Paraphasma laterale* (Fabricius, 1775) comb. nov.**

(Tabelas 9–11; Figuras 8–16)

Mantis lateralis Fabricius, 1775: 275; Fabricius 1787: 227; Gmelin 1789: 2054; Olivier 1792: 634; Fabricius 1793: 15; Lichtenstein 1796: 78 (em parte); Zimsen 1964: 615.

Phasma lateralis, Fabricius 1798: 188; Latreille 1807: 87; Serville 1831: 58 (em parte); Le Peletier de Saint Fargeau & Serville 1825: 101 (em parte).

Phasma laterale, Lichtenstein 1802: 15 (em parte); De Haan 1842: 123 (em parte); Gray 1835: 22 (em parte); Westwood 1859: 122 (em parte).

Phocylides lateralis, Giglio-Tos 1895: 806 (provável erro de identificação).

Olcypoides lateralis, Caudell 1904: 186 (provável erro de identificação).

Prexaspes lateralis, Kirby 1904a: 414; Brock 1998b: 34.

Stratocles lateralis, Redtenbacher 1906: 104 (em parte).

Prexaspes (Prexaspes) lateralis, Otte & Brock 2005: 282; Brock *et al.* 2016: 180.

>> **HT, ♀ (NHMUK # 012502929):** Brasil [examinado – Figura 8A–C].

= *Phasma hopii* Gray, 1835: 25. **syn. nov.**

Phasma hopei, Westwood 1859: 117.

Olcypoides hopii, Kirby 1904a: 410; Rehn 1907: 165 (provável erro de identificação); Otte & Brock 2005: 231; Brock *et al.* 2016: 176.

Stratocles hopei, Redtenbacher 1906: 107.

>> **LT (*aqui designado*), ♂ (OUM):** Brasil [examinado – Figura 8D–F]; **PLT (*aqui designados*), 2♀ (NHMUK # 012502945, 012502946):** Brasil [examinados – Figura 8G–H].

= *Phasma lineolatum* Serville, 1839: 273; De Haan 1842: 123; Westwood 1859: 120; Kirby 1904a: 410 [sinônimo de *Olcypoides hopii* (Gray, 1835)]; Giglio-Tos 1910: 10 [sinônimo de *Phasma fasciatum* Gray, 1835]; Otte & Brock 2005: 231 [sinônimo de *Olcypoides hopii* (Gray, 1835)]. **syn. nov.**

Phocylides lineolatus, Stål 1875: 97; Giglio-Tos 1910: 10 [sinônimo de *Phasma fasciatum* Gray, 1835].

>> **Tipos primários não especificados:** Brasil [não examinados – possivelmente perdidos].

= *Stratocles dentatus* Toledo Piza, 1937: 7–8; Toledo Piza 1946: 155. **syn. nov.**

Paraphasma dentatum, Zompro & Domenico 2005: 257; Otte & Brock 2005: 251.

>> HT, ♂ (ESALQ): Brasil, Mato Grosso do Sul, Três Lagoas [examinado – Figura 9].

Diagnose:

Paraphasma laterale pode ser diferenciado de *P. trianguliferum*, *P. umbretta* e *Paraphasma* sp. nov. 3 pelo cerco do macho com ápice espatulado (Figura 10E), pelo vômer mais longo que largo (Figura 10F), e pela placa subgenital masculina com margens posterolaterais formando um par de expansões aproximadamente triangulares e de aspecto maleável (Figura 10B–D: setas). A espécie apresenta morfologia externa muito semelhante a *P. conspersum*, *P. marginale*, *P. minus*, *Paraphasma* sp. nov. 1 e *Paraphasma* sp. nov. 2, podendo ser seguramente diferenciada destas espécies somente pela morfologia do órgão fático, que apresenta o esclerito do lobo ventral do tipo pequeno-simples (Figura 11, em verde), em vista dorsal grosseiramente oval e com duas protuberâncias arredondadas posicionadas lado a lado (Figura 11B), sendo a protuberância direita projetada anteriormente e a esquerda projetada posteriormente (diferentemente do esclerito do lobo ventral de *Paraphasma* sp. nov. 1, que também apresenta duas protuberâncias lado a lado, mas projetadas uma em direção à outra). Outros caracteres que podem auxiliar na identificação de *P. laterale*, embora não exclusivos da espécie, são: região apical do cerco do macho com a face interna côncava (Figura 10E – característica compartilhada somente com *Paraphasma* sp. nov. 1); na fêmea, órgão pré-opercular em forma de protuberância alongada estendendo-se até a reentrância na região posterior do esternito VII; padrão vibrante de coloração dos exemplares em vida, com as faixas laterais em tom vivo de amarelo ou verde-claro e o restante do corpo predominantemente preto-brilhante (Figuras 15, 16A). Além disso, ao contrário do que ocorre na maioria das espécies de *Paraphasma*, as fêmeas nem sempre apresentam a carena anterodorsal do profêmur distintamente elevada.

Redescrição do macho (Tabelas 9, 10; Figuras 9–11, 15):

Coloração (Figuras 9, 10, 15). Quando em vida, exemplares com coloração vibrante (Figura 15), com as faixas laterais (que percorrem cabeça, protórax, mesotórax e região costal das tégminas e das asas posteriores) em tom vivo de amarelo ou verde-claro e o restante do corpo predominantemente preto-brilhante. Região ventral do corpo majoritariamente em tom amarelado ou castanho-claro, mas esternitos abdominais progressivamente mais escuros em direção posterior; placa subgenital predominantemente ou inteiramente preta. Cabeça, pro- e mosonoto com linha dorsomediana amarela ou castanho-clara; pro- e mosonoto com granulação no mesmo tom, em densidade bastante variável. Região anal da asa posterior

amarelo-viva (coloração visível somente com a asa aberta). Pernas predominantemente pretas ou castanho-escuras; fêmures às vezes com faixas longitudinais castanho-claras. Exemplos preservados a seco normalmente mantêm o padrão de coloração, porém menos vibrante e com a perda da cor amarela na região anal da asa posterior (torna-se incolor); eventualmente, o corpo adquire tom amarronzado.

Cabeça, asas e pernas. Cabeça (Figuras 9E; 15B,C) como em *Paraphasma conspersum*. Tégminas com margens posterior e apical suavemente arredondadas (Figuras 9E; 15B); protuberância variável, podendo ser romba, não-espiniforme, ou em forma de espinho fino e aguçado. Profêmur com carena anterodorsal pouco elevada.

Abdômen. Como em *Paraphasma conspersum*, exceto pela região apical do cerco com a face interna côncava e podendo ser mais arredondada em vista lateral (Figura 10E), e pelo vômer variando entre uma forma com estreitamento abrupto entre as regiões basal e apical (Figura 10F: ilustração da esquerda) e outra forma com um afinamento relativamente uniforme em direção ao ápice (Figura 10F: ilustração da direita).

Órgão fállico (Figura 11). Esclerito dorsal (em vermelho na figura) mais largo do que longo, grosseiramente retangular em vista dorsal, mas margem anterior podendo ser razoavelmente côncava (Figura 11A); processo distal (ver *ped* na figura) curto e largo, direcionado para a esquerda quase em ângulo de 90° em relação ao eixo longitudinal do órgão. Lobos dorsal e ventral (*LD*, *LV*) parcialmente unidos do lado esquerdo. Lobo dorsal formado por um tronco principal à direita que origina uma bolsa menor, larga e arredondada, dorsalmente à esquerda (ver *). Esclerito do lobo ventral do tipo pequeno-simples (em verde), cobrindo somente a região central da face interna do lobo; em vista dorsal grosseiramente oval, com a região direita mais ampla que a esquerda (Figura 11B); duas protuberâncias arredondadas de tamanhos bastante diferentes entre si, estando a maior localizada na região direita do esclerito e em posição mais caudal, direcionada anteriormente, e a menor localizada na região esquerda do esclerito e em posição mais anterior, direcionada caudalmente. Um dos apódemas da base (em azul) apresenta distinta expansão espatulada entendendo-se para o interior do lobo dorsal (Figura 11D,E).

Redescrição da fêmea (Tabelas 9, 10; Figuras 12, 16A):

Coloração. Como no macho, exceto pela placa subgenital amarelada ou castanho-clara, mais clara que os esternitos anteriores e de coloração semelhante à região ventral do tórax.

Cabeça, asas e pernas. Cabeça e tégminas (Figura 12G) como no macho. Asa posterior atingindo ou ultrapassando o tergito VIII (Figuras 12A–C, 16A). Profêmur com carena anterodorsal variando de pouco a distintamente elevada na região mediana.

Abdômen. Como em *Paraphasma conspersum*.

Descrição do ovo (Tabela 11; Figuras 13, 14):

Morfologia externa como em *Paraphasma conspersum*, exceto pela cápsula e opérculo densamente recobertos por grânulos pequenos e uniformes, cada um originando uma cerda fina e relativamente longa, muitas das quais são perdidas nos ovos preservados. Placa micropilar interna aberta (Figura 13D); oval, alongada; linha mediana distinta (Figura 13D: seta), com mais da metade do comprimento da placa. Ovo em tom variável de marrom (Figura 14), frequentemente marrom-claro com manchas esparsas marrom-escuras.

Distribuição (Figura 52):

Os registros de *P. laterale* sugerem ocorrência na Mata Atlântica dos estados de Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro e sul de Minas Gerais, bem como na região de transição entre Mata Atlântica e Cerrado ao longo da divisa entre Mato Grosso do Sul e São Paulo (localidade-tipo de *Stratocles dentatus*, espécie aqui sinonimizada com *P. laterale*).

Comentários:

O holótipo de *Paraphasma laterale* faz parte da “*Banks Collection*” do NHMUK, uma coleção histórica contendo material de Joseph Banks. Dessa forma, é possível assumir com segurança que esse exemplar foi coletado durante a primeira circum-navegação do globo pelo Capitão James Cook, quando Banks teve a chance de coletar material biológico na região do Rio de Janeiro, única cidade brasileira visitada nessa expedição (mais informações sobre Joseph Banks e as viagens de James Cook estão disponíveis em NHM 2019 e Captain Cook Society 2019). Assim, apesar da localidade vaga mencionada na descrição original de *Paraphasma laterale* (Brasil), foi possível estabelecer uma localidade de coleta muito mais precisa para o holótipo (Rio de Janeiro – RJ), não deixando dúvidas a respeito da coespecificidade desse indivíduo com os demais exemplares estudados (a despeito da condição muito danificada em que se encontra o holótipo, com ambas as antenas, todas as pernas e os segmentos abdominais IV–XI perdidos).

Paraphasma laterale possui um histórico taxonômico bastante confuso, com diversos autores tendo atribuído um conceito errado à espécie e/ou confundido-a com *Stratocles xanthomela* (Olivier, 1792). Essa situação é explicada a seguir.

Olivier (1792) descreveu *Mantis xanthomela* (atualmente *Stratocles xanthomela*) a partir das espécies “Spectre Noir de Surinam” e “Spectre Noir de Coromandel” de Stoll (1787: pp. 31–32, figs. 36, 37). Lichtenstein (1796), porém, erroneamente identificou essas mesmas espécies de Stoll (1787) como *Mantis lateralis* Fabricius, 1775. Já com a espécie no gênero *Phasma*, esse erro de identificação foi reproduzido por uma série de autores (Lichtenstein 1802; Peletier de Saint Fargeau & Serville 1825; Serville 1831; Gray 1835; De Haan 1842; Westwood 1859), alguns dos quais tendo atribuído o nome *Phasma laterale* a Lichtenstein ou a Stoll. Além disso, Peletier de Saint Fargeau & Serville (1825), Gray (1835), Westwood (1859) e Redtenbacher (1906) equivocadamente consideraram *Mantis xanthomela* sinônimo júnior de *Phasma laterale*, tendo este último autor transferido a espécie para *Stratocles* Stål, 1875 (como consequência da atribuição de um conceito errado à espécie, baseado nas ilustrações de Stoll 1787 ao invés de no holótipo de *Mantis lateralis* Fabricius, 1775). A situação permaneceu assim até que Brock (1998b) restabeleceu a combinação *Prexaspes lateralis* (que havia sido proposta anteriormente por Kirby 1904a) e, finalmente, Otte & Brock (2005) revalidaram *Stratocles xanthomela* como uma espécie distinta de *Prexaspes lateralis* (que é aqui colocada em nova combinação, *Paraphasma laterale* – o epíteto específico foi flexionado para o gênero neutro de forma a concordar com o nome genérico).

O órgão pré-opercular, mencionado na diagnose de *P. laterale*, pode ser melhor visualizado na Figura 41G (ver OP), de *Paraphasma* sp. nov. 1, que apresenta esse órgão com a mesma morfologia.

Material examinado (28♂, 24♀, 55 ovos):

BRASIL:

Minas Gerais. 1♂ (UEFS # 38376): Poços de Caldas, Morro S[ão] Domingos, xi.1965, J. Becker col.

Paraná. 1♂ (UFPR # 380032), 1♀ (UFPR # 380033): C[ampo] Mourão, i.[19]52, voando em cópula; 1♀ (UFPR # 380013): São Jorge [do Ivaí], Copacabana, 15.xi.1975, Rosado & Mielke col.; 1♂ (UFPR # 380031): Tapejara, i.[19]53; 1♀ (NHMUK # 012502944): E. Dukinfield Jones col., 1907–12.

Rio de Janeiro. 2♂, 1♀ (MNRJ): Barra de Itabapoana, x–xi.1935, M. Rosa col.; 1♂, 1♀ (ESALQ): Cabo Frio, i.1978, Amilton Ferreira col.; 1♀ (MNRJ): Distrito Federal [= *Rio de Janeiro*], Floresta da Tijuca, 25.i.1953, C. A. Campos Seabra col.; 1♂ (MNRJ): Distrito Federal [= *Rio de Janeiro*], Jacarepaguá, 10.xi.[19]52, Newton Santos col.; 1♂ (MNRJ): Itaguaí, Serra da Caveira, 600 m [altitude], 25.ii.1948, W. Zikán col.; 1♂ (NHMUK # 012502947): Organ Mts. [= *Mountains*] near Tijuca, S. R. Wagner col, 1902–287; 2♀ (MNRJ): Petrópolis, Pr. Independência, Príncipe Paulo Gagarin, 9.v.[1]929; 2♂ (MNRJ): Petrópolis, Le Vallon, Alt. Mosélla, 24.i–23.ii.1956, D’Albuquerque col.; 1♂ (MNRJ): Petrópolis, Taquara, 27.xii.[19]70, H. S. Lopes col.; 1♂ (MNRJ): Petrópolis, Taquara, 25.i.[19]71, H. S. Lopes col.; 2♂, 2♀ (MNRJ): Serra dos Órgãos, xii.1940, Parko col.

Santa Catarina. 1♂ (MZUSP # 364): Nova Teutônia, 4.i.1949; 1♀ (NHMUK # 012502926): Crowley Bequest, 1901–78.

São Paulo. 1♂ (MZUSP # 536): Bertioga, Parque Estadual Restinga de Bertioga, Fazenda Içassu, 23°45’06’’S, 46°03’09’’W, 16.ii.2013, Biffi, G. & Ament, D. C. col.; 2♂ (MZUSP # 168, 169), 3♀ (ESALQ; MZUSP # 165, 167): Ilha da Vitória, 16–27.iii.1964, Exp[edição] Dep[artamento] Zool[ogia]; 1♂ (MZUSP # 173), 1♀ (MZUSP # 172): Ilha da Vitória, 29.iii–6.iv.1965, Exp[edição] Depto[= Departamento] Zool[ogia]; 1♂ (MZUSP # 611): Mogi das Cruzes, próximo à Pedreira Itapeti, 23°29’36’’S, 46°15’07’’W, 5.ii.2016, V. M. Ghirotto col.; 1♂ (ESALQ # 6532): Raiz [da] Serra; 1♀ (ESALQ): Rio Paraná, xii.1929; 1♂ (MZUSP # 166): Salesópolis, Est[ação] Biol[ógica] Boraceia, 17.ii.[1]965, E. X. Rabello col.; 1♀ (MZUSP # 584), 1 ovo: Salesópolis, Estação Biológica de Boraceia, 23°39’S, 45°53’W, 6–8.ii.2016, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.; 1♀ (MZUSP # 171): Santos, Praia do Itaguapé, 6.ii.[19]62, Rabello col.; 1♂ (MZUSP # 170): Santos, Praia do Itaguapé; 2♀ (MZUSP # 582, 583), 14 ovos: São Paulo, Jardim Alviverde, 23°45’56’’S, 46°45’34’’W, ii.2016, R. Rossi, P. W. Engelking col.; 1♂ (MZUSP # 794): São Paulo, Jardim Alviverde, 23°45’58’’S, 46°45’35’’W, xi.2016, P. W. Engelking, E. W. Engelking col.; 2♂ (MZUSP # 760, 762), 4♀ (MZUSP # 761, 763, 771, 856), 40 ovos: São Paulo, Jardim Alviverde, 23°45’58’’S, 46°45’35’’W, 9.i.2017, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.; 1♂ (MZUSP # 872): São Sebastião, Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo, 23°49’36’’S, 45°25’26’’W, 12.vii.2017, E. B. Crispino col.

Tabela 9. *Paraphasma laterale*, medidas (comprimento em mm) dos tipos examinados e de outros exemplares (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a medida pôde ser feita em somente um exemplar). HTlat = holótipo de *Paraphasma laterale*; LThop = lectótipo de *Phasma hopii* syn. nov.; PLThop = paralectótipos de *Phasma hopii* syn. nov.; HTden = holótipo de *Stratocles dentatum* syn. nov.

	♀ HTlat	♂ LThop	♀ PLThop (n=2)	♂ HTden	♂ (n=8)	♀ (n=6)
Corpo	–	51,5	58,8	50	45,9–53,5	59,7–67,6
Antena	–	> 47	–	68,9	67,5–78,2	67,4–80,2
Cabeça	3,1	2,7	3,1	2,6	2,5–3,2	3,4–3,9
Pronoto	2,9	2,9	2,9–3,4	3	2,7–3,4	3,4–3,9
Mesonoto	5,6	4,1	5–5,6	4,6	4,4–5,3	5,1–6
Metanoto	8,7	6,4	8,4–8,7	7,3	6,1–6,4	8,1–9,4
Segmento mediano	2,5	1,9	1,9–2,5	1,7	1,6–2,6	2,6–3,1
Tégmina	4,3	3,5	4,3	3,3	2,9–3,5	4–5
Asa posterior	–	35,2	42,8–43,6	33,6	31,8–34	42,9–49,2
Profêmur	–	–	13,9	14,8	12,9–15,5	14,4–17,8
Protíbia	–	–	12,8	13,2	10,6–13,7	12,5–15,8
Mesofêmur	–	7,6	7,9	8,7	7–9,6	8,2–10,8
Mesotíbia	–	7,6	6,9	7,7	6,6–9	7,3–9,5
Metafêmur	–	12,6	–	13,4	11,6–15,3	13–16,3
Metatíbia	–	11,1	–	11,9	10,5–13,2	11,5–14,3
Abdômen (excluindo segmento mediano)	–	32,9	37,2	32,8	28,3–32,9	36,7–40,8
Tergito IX	–	1,6	2,1	1,6	1,4–1,8	1,9–2,6
Tergito X	–	1,1	1,5	1,2	1,1–1,6	1,7–1,8
Cerco	–	1,6	1,9	1,9	1,9–2,3	1,8–2,2
Vômer	–	–	–	1,1	1,2	–
Placa subgenital	–	3,2	6	2,7	2,7–2,8	5,9–6,7

Tabela 10. *Paraphasma laterale*, proporções corpóreas dos tipos examinados e de outros exemplares (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a proporção pôde ser calculada para somente um exemplar). HTlat = holótipo de *Paraphasma laterale*; LThop = lectótipo de *Phasma hopii* syn. nov.; PLThop = paralectótipos de *Phasma hopii* syn. nov.; HTden = holótipo de *Stratocles dentatum* syn. nov.

	♀ HTlat	♂ LThop	♀ PLThop (n=2)	♂ HTden	♂ (n=8)	♀ (n=6)
Cabeça: comprimento/largura	1,1	1,1	1	1,1	1,1	1,1–1,2
Pronoto: comprimento/largura	1,3	1,6	1,6–1,8	1,8	1,6–1,7	1,5–1,8
Mesonoto: comprimento/largura	–	2,5	2,4	3,2	2,6–2,9	2,3–2,9
Tégmina (região anal): comprimento/largura	2,6	2,3	–	2,2	2,3	2,3–2,8
Comprimento protíbia/protarso	–	–	2,3	–	1,8–1,9	2–2,2
Comprimento mesotíbia/mesotarso	–	1,8	1,8	1,8	1,6–1,7	1,7–1,9
Comprimento metatíbia/metatarso	–	1,8	–	1,9	1,7–1,9	1,8–2
Tergito X: comprimento/largura	–	0,7	0,9	0,7	0,6–0,7	0,9–1
Vômer: comprimento/largura	–	–	–	0,9	0,9–1,1	–

Tabela 11. *Paraphasma laterale*, medidas do ovo (em mm; n=10) dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos.

Comprimento da cápsula	2,8–2,9
Largura da cápsula	1,8–2
Altura da cápsula	1,9–2,1
Largura do opérculo	1,1–1,2
Altura do opérculo	1,2–1,5
Comprimento da placa micropilar	0,7–0,9
Largura da placa micropilar	0,4–0,5

***Paraphasma marginale* Redtenbacher, 1906**

(Tabelas 12–14; Figuras 17–23)

Paraphasma marginale Redtenbacher, 1906: 115–116; Chopard 1911: 338 (provável erro de identificação); Toledo Piza 1939b: 116 (possível erro de identificação); Klante 1960: 90; Weidner 1966: 231; Hennemann *et al.* 1995: 438; Brock 1998a: 41 (designação de lectótipo); Zompro 2000: 95 (designação como espécie-tipo de *Paraphasma*); Zompro 2002a: 192; Zompro 2002b: 6 (repetição da designação como espécie-tipo de *Paraphasma*); Zompro 2003: 39; Hennemann & Conle 2003: 6; Zompro 2004b: 159, figs. 92a,b (♂, ♀); Otte & Brock 2005: 251; Brock 2007: 51; Delfosse *et al.* 2019: 212.

>> **LT, ♂ (MSNG):** Paraguai, Puerto 14 de Mayo [fotografia examinada]; **PLT, 1♂, 2♀ (MSNG):** Paraguai, Puerto 14 de Mayo [fotografia examinada]; **PLT, 1♂, 1♀ (NHMW):** Paraguai, Puerto 14 de Mayo [examinados – Figuras 17, 20]; **PLT, 2♂, 1♀ (NHMW):** Paraguai, San Bernardino [examinados]; **PLT, 1♀ (NHMW):** Paraguai [examinado]; **PLT, 3♂ (NHMW):** Brasil, Goiás, Jataí [examinados]; **PLT, 1♂ (NHMW):** Brasil, Mato Grosso, Cuiabá [examinado]; **PLT, 1♂ (NHMW):** Brasil, São Paulo [examinado]; **PLT, 1♀ (NHMW):** Brasil [examinado]; **PLT, 1♂ (ZIRAS):** Brasil [fotografia examinada]; **PLT, 1♂ (ZIRAS):** “Schrerik’s Reise” [fotografia examinada]; **PLT, 2♂ (ZMUH):** Paraguai [fotografia examinada]; **PLT, 1♂, 1♀ (ZMUH):** Brasil, Goiás [fotografia examinada]; **PLT, 2♂ (ZMUH):** Brasil, Santos [fotografia examinada]; **PLT, 4♂ (MNHN):** Brasil, Goiás, Jataí [não examinados]; **PLT, 1♂ (MNHN):** Brasil, Minas Gerais, Caraça [não examinado]; **PLT, 4♂ (MNHN):** Brasil, Rio de Janeiro [não examinados]; **PLT, 2♂ (MNHN):** Brasil [não examinados]; **PLT, 1♂ (SMNS):** Brasil, Rio de Janeiro [não examinado]; **PLT, 2♂ (SMNS):** *sem etiqueta de localidade* [não examinados]; **PLT (MNCN)** [não examinados – quantidade e localidade de exemplares desconhecidas]; **PLT (SMTD)** [não examinados – quantidade e localidade de exemplares desconhecidas].

Diagnose:

Paraphasma marginale pode ser diferenciado de *P. trianguliferum*, *P. umbretta* e *Paraphasma* sp. nov. 3 pelo cerco do macho com ápice espatulado (Figura 18A–D), pelo vômer distintamente mais longo que largo (Figura 18E), e pela placa subgenital masculina com margens posterolaterais formando um par de expansões aproximadamente triangulares e de aspecto maleável (Figura 18B,D: setas). A espécie apresenta morfologia externa muito

semelhante a *P. conspersum*, *P. laterale*, *P. minus*, *Paraphasma* sp. nov. 1 e *Paraphasma* sp. nov. 2, podendo ser seguramente diferenciada destas espécies somente pela morfologia do esclerito do lobo ventral do órgão fállico (Figura 19, em verde), que é do tipo grande, em vista dorsal grosseiramente semicircular (Figura 19B), e possui três protuberâncias (apical, basal direita e basal esquerda – Figura 19: *pa*, *pbd*, *pbe*), sendo a basal direita pouco conspícua, restrita a uma saliência leve e arredondada (Figura 19C: *pbd*), e a basal esquerda não subdividida, arredondada e fortemente projetada (Figura 19D,E: *pbe*). Outros caracteres que podem auxiliar na identificação de *P. marginale*, embora não exclusivos da espécie, são: tégmina relativamente alongada (região anal ao menos 2,5x mais longa do que larga), com margens posterior e apical suavemente arredondadas e protuberância romba, não-espiniforme (Figuras 20D, 22B, 23B); na fêmea, órgão pré-opercular em forma de protuberância alongada estendendo-se até a reentrância na região posterior do esternito VII; padrão críptico de coloração dos exemplares em vida (Figuras 22, 23), com as faixas laterais amarelo-pálidas e o restante do corpo predominantemente em tons pálidos de marrom e laranja, e algumas regiões pretas.

Redescrição do macho (Tabelas 12, 13; Figuras 17–19, 22):

Coloração (Figuras 17, 18, 22). Quando em vida, exemplares com coloração críptica (Figura 22), com as faixas laterais (que percorrem cabeça, protórax, mesotórax e região costal das tégminas e das asas posteriores) amarelo-pálidas e o restante do corpo predominantemente em tons pálidos de marrom e laranja, além de áreas pretas. Região ventral do corpo castanha, mas placa subgenital em parte ou inteiramente preta. Cabeça, pro- e mesonoto com linha dorsomediana alaranjada ou castanha; pro- e mesonoto pretos, com densa granulação no mesmo tom da linha dorsomediana. Região anal da asa posterior alaranjada (coloração visível somente durante o voo). Pernas pretas ou castanhas, normalmente mais escuras em direção ao ápice dos fêmures e tíbias. Exemplares preservados a seco mantêm o padrão de coloração, com um certo desbotamento e perda da cor alaranjada na região anal da asa posterior.

Cabeça, asas e pernas. Cabeça (Figura 17D) como em *Paraphasma conspersum*. Tégminas com margens posterior e apical suavemente arredondadas; protuberância romba, não-espiniforme (Figura 17D). Profêmur com carena anterodorsal pouco elevada.

Abdômen. Como em *Paraphasma conspersum*, exceto pelo vômer com a região basal um pouco mais estreita (Figura 18E).

Órgão fállico (Figura 19). Esclerito dorsal (em vermelho na figura) grosseiramente retangular em vista dorsal, mais largo do que longo; processo distal (ver *ped* na figura)

razoavelmente curto e largo, direcionado para a esquerda quase em ângulo de 90° em relação ao eixo longitudinal do órgão. Lobos dorsal e ventral (*LD*, *LV*) parcialmente unidos do lado esquerdo (comparar Figuras 19D e 19E). Lobo dorsal formado por um tronco principal à direita que origina uma bolsa menor, larga e arredondada, dorsalmente à esquerda (ver *). Esclerito do lobo ventral do tipo grande (em verde), cobrindo toda a face interna do lobo ventral e estendendo-se levemente para a face externa do lado direito; em vista dorsal grosseiramente semicircular, com a margem posterior arredondada (Figura 19B); protuberâncias apical (*pa*), basal esquerda (*pbe*) e basal direita (*pbd*) presentes, sendo as duas primeiras bem desenvolvidas e a última pouco conspícua, restrita a uma saliência leve e arredondada (Figura 19C: *pbd*); protuberância apical grande, arredondada e romba (Figura 19D,E: *pa*); protuberância basal esquerda não subdividida, arredondada e fortemente projetada (Figura 19D,E: *pbe*). Um dos apódemas da base (em azul) com distinta expansão espatulada entendendo-se para o interior do lobo dorsal (Figura 19D).

Redescrição da fêmea (Tabelas 12, 13; Figuras 20, 23):

Coloração. Como no macho, mas placa subgenital com coloração variando de castanho-clara a predominantemente preta.

Cabeça, asas e pernas. Como no macho, exceto pela asa posterior ligeiramente mais longa em relação ao corpo (atingindo o tergito VIII – Figura 20A,B) e profêmur com carena anterodorsal distintamente elevada na região mediana (Figura 20D: seta).

Abdômen. Como em *Paraphasma conspersum*.

Descrição do ovo (Tabela 14; Figura 21):

Morfologia externa como em *Paraphasma conspersum*, mas cerdas da cápsula mais curtas e em menor quantidade. Placa micropilar interna aberta (Figura 21D); oval, alongada; linha mediana distinta, com mais da metade do comprimento da placa (Figura 21D: seta). Ovo em tom variável de marrom, frequentemente marrom-acinzentado com manchas mais escuras.

Distribuição (Figura 52):

Paraphasma marginale parece ser amplamente distribuído pelo Cerrado do Centro-Oeste brasileiro, ocorrendo também em regiões de transição com a Amazônia (centro e nordeste do Mato Grosso; sudeste de Rondônia) e com a Mata Atlântica (sudoeste de Minas Gerais), e no Pantanal (registro em Cáceres, no sudoeste do Mato Grosso, além da localidade

de coleta do lectótipo, no nordeste do Paraguai, muito próximo à fronteira com o Mato Grosso do Sul).

Comentários:

Para a descrição de *Paraphasma marginale*, Redtenbacher (1906) examinou uma extensa série de exemplares, provenientes do Paraguai e de localidades variadas no Brasil (nos estados de Goiás, Mato Grosso, São Paulo, Minas Gerais e Rio de Janeiro). O autor mencionou que o material encontrava-se depositado em museus de diversas cidades (Dresden, Stuttgart, Hamburgo, Paris, Gênova, São Petersburgo e Budapeste), e também em sua própria coleção (NHMW). Brock (1998a) designou como lectótipo de *P. marginale* um macho do Paraguai (dados da etiqueta: “Paraguay, Puerto 14 de Mayo, i.1897, leg. G. Boggiani”), depositado no MSNG (Gênova). Esse exemplar foi examinado somente por fotografia (imagem disponível em Brock *et al.* 2019), mas paralectótipos exatamente da mesma localidade e evento de coleta foram estudados no NHMW, permitindo uma compreensão segura da identidade da espécie.

O material analisado de *P. marginale* sugere que a espécie apresenta distribuição restrita ao Cerrado e Pantanal (ver “Distribuição”). Uma vez que só foram examinados os tipos de *P. marginale* depositados no NHMW e, dentre esses, a dissecação do órgão fálco só foi realizada em três exemplares, para diversos paralectótipos a coespecificidade com o lectótipo permanece duvidosa (por provirem de localidades distantes da distribuição conhecida para a espécie ou por apresentarem dados de localidade muito imprecisos), sendo necessários estudos futuros para que sua identidade possa ser verificada. Isso vale para os paralectótipos das seguintes localidades: Paraguai; Paraguai, San Bernardino; Brasil; Brasil, São Paulo; Brasil, Santos; Brasil, Rio de Janeiro; Brasil, Minas Gerais, Caraça. No caso específico dos paralectótipos da localidade “Paraguai, San Bernardino”, foi realizada a dissecação do órgão fálco de um macho; o órgão, porém, encontrava-se mal formado (provavelmente em decorrência de o exemplar ter sido sacrificado pouco tempo após a ecdise), e consequentemente não foi possível realizar a identificação. Os paralectótipos depositados no MNCN e no SMTD, para os quais não foram obtidas informações sobre a quantidade e localidade dos exemplares, também necessitam de análises futuras para a confirmação de sua identidade.

De forma semelhante, um macho proveniente da Argentina (localidade: “Pto. Bemberg, Misiones”) foi examinado por Toledo Piza (1939b) no Museo Argentino de Ciencias Naturales (Bueno Aires, Argentina) e identificado pelo autor como *P. marginale*, mas

uma análise do exemplar é necessária para confirmar essa identificação. Na verdade, levando-se em conta que essa localidade de coleta está inserida na Mata Atlântica da província de Misiones, parece mais provável que se trate de um exemplar de *P. laterale* (ver “Distribuição” de *P. laterale*). De qualquer forma, esse exemplar mencionado por Toledo Piza (*op. cit.*) corresponde ao único registro de *Paraphasma* para a Argentina encontrado na literatura ou no material examinado.

O órgão pré-opercular, mencionado na diagnose de *P. marginale*, pode ser melhor visualizado na Figura 41G (ver *OP*), de *Paraphasma* sp. nov. 1, que apresenta esse órgão com a mesma morfologia.

Material examinado (9♂, 27♀, 42 ovos):

BRASIL:

Goiás. 1♂ (MZUSP # 758): Chapada dos Veadeiros, Trilha da Cachoeira do Segredo, 14°15'37"S, 47°52'11"W, 31.xii.2016–1.i.2017, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.; 2♀ (UnB): Formosa, Distrito do Bezerra, Fazenda Santo Antônio, -15.30755, -47.19584, 28.i–5.ii.2012, Excursão Disciplina Entomologia de Verão.

Mato Grosso. 1♀ (MPEG # 19000228): Barra dos Bugres, R. E. Serra das Araras, 20.i.1986, Marcio Zanuto col.; 1♀ (UFPR # 380005): Buriti, 15.ii.[19]69, N. Tangerioni col.; 1♀ (UFPR # 380011): Cáceres, 17.xi.1984, Buzzi, Mielke, Elias, Casagrande col., Proj[eto] Polonoroeste; 1♀ (UFPR # 380004): Chapada de Guimarães, 30.i.[19]65, Sebastião Laroca col.; 1♀ (UFPR # 380008): Chap[ada dos] Guimarães, 25.xi.1983, Exc[ursão] Dep[artamento] Zool[ogia], (Polonoroeste); 1♀ (UFPR # 380009), 1 ovo: Chap[ada dos] Guimarães, 3.xii.1983, Exc[ursão] Dep[artamento] Zool[ogia], (Polonoroeste); 3♀ (MPEG # 19000225, 19000226, 19000227): Chapada dos Guimarães, Fazenda Buriti, 18.xi.1982, Márcio Zanute, W. Overat col.; 1♀ (UFMT): Cuiabá, Aguaçu, 15.xi.1992, Paula Polon col.; 1♀ (UEFS # 38373), 1 ovo: Diamantino, Intersecç[ão] BR163 c[om] o Rio Arinos, 20.x.[19]83, J. Becker col. 1♀ (UFMT): Mun[icípio] Livramento, 12.xii.[19]92, Airton Reis col.; 2♂, 2♀ (MNRJ): Tapirapés, Carvalho col.

Minas Gerais. 9♀ (MZUSP # 576, 757, 772, 773, 774, 775, 853, 854, 855), 40 ovos: Delfinópolis, Camping Claro Casa de Pedra, 20°20'45"S, 46°48'18"W, 28.xii.2016, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.

Rondônia. 6♂ (UFPR # 379998, 379999, 380000, 380023, 380035, 380036), 2♀ (UFPR # 380024, 380034): Vilhena, Polo Noroeste, 17.xii.1986, C. Elias col.

Tabela 12. *Paraphasma marginale*, medidas (comprimento em mm) de paralectótipos e de outros exemplares (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a medida pôde ser feita em somente um exemplar).

	♂ PLT (n=4)	♀ PLT (n=1)	♂ (n=6)	♀ (n=8)
Corpo	48,5–62,2	64,8	49,7–54,4	60,1–69,9
Antena	55,6–76,8	75,2	54–67	69,3–76,3
Cabeça	2,4–2,8	3,2	2,8–3,1	3,2–3,8
Pronoto	3–3,3	3,7	2,6–3,1	3,2–3,9
Mesonoto	5,3–6,2	7,2	4,9–5,3	5,4–6,3
Metanoto	6,3–7,5	7,5	5,7–6,3	7,4–9,5
Segmento mediano	1,5–2,8	2,3	1,8–2,2	2,5–2,9
Tégmina	4,1–4,4	5,9	3,3–3,5	4,1–5,8
Asa posterior	32,8–39,4	43,3	32,8–37,1	41–49,2
Profêmur	14,9–16,7	16,5	12,3–15,1	13,2–16,1
Protíbia	13,7–15,8	15,1	11,5–13,2	12,3–15,3
Mesofêmur	8,3–9,8	9,8	7,9–9,1	7,7–9,7
Mesotíbia	7,6–9,1	8,5	6,6–8	7–8,4
Metafêmur	12,6–16	14,4	11,9–13,3	12,4–14,6
Metatíbia	11,7–14	13,2	10,5–12,2	11,5–12,6
Abdômen (excluindo segmento mediano)	30,9–40,6	41,8	31,6–34,4	37,4–43,4
Tergito IX	2,1–2,4	2,2	1,9–2,1	2–2,7
Tergito X	1,5–1,6	1,8	1,2–1,4	1,6–2,1
Cerco	1,8–2,1	2	1,6–1,8	1,4–2
Vômer	1,5	–	1,3–1,5	–
Placa subgenital	3,2–3,8	8	2,9–3,5	6,9–8,2

Tabela 13. *Paraphasma marginale*, proporções corpóreas de paralectótipos e de outros exemplares (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a proporção pôde ser calculada para somente um exemplar).

	♂ PLT (n=4)	♀ PLT (n=1)	♂ (n=6)	♀ (n=8)
Cabeça: comprimento/largura	1,2–1,3	1,2	1,2–1,3	1,2–1,3
Pronoto: comprimento/largura	1,8–1,9	1,8	1,7–2	1,6–1,9
Mesonoto: comprimento/largura	3,7	3,3	3–3,4	2,7–3,1
Tégmina (região anal): comprimento/largura	2,6–2,8	2,6	2,5–3	2,5–3,3
Comprimento protíbia/protarso	2,4–2,6	2,7	2–2,3	2,2–2,5
Comprimento mesotíbia/mesotarso	2,1–2,2	2,2	1,9–2	1,9–2,1
Comprimento metatíbia/metatarso	2,4–2,5	2,6	2–2,3	2–2,5
Tergito X: comprimento/largura	0,7–1	1,4	0,8–0,9	1,2–1,4
Vômer: comprimento/largura	1,2–1,6	–	1,2–1,5	–

Tabela 14. *Paraphasma marginale*, medidas do ovo (em mm; n=8) dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos.

Comprimento da cápsula	2,7–3,2
Largura da cápsula	1,6–1,8
Altura da cápsula	1,8–1,9
Largura do opérculo	1–1,2
Altura do opérculo	1,2–1,4
Comprimento da placa micropilar	0,9–1,2
Largura da placa micropilar	0,5–0,6

***Paraphasma minus* Redtenbacher, 1906**

(Tabelas 15, 16; Figuras 24–27)

Paraphasma minus Redtenbacher, 1906: 116; Brock 1998a: 43; Zompro 2004b: 159; Otte & Brock 2005: 252.

>> HT, ♀ (NHMW # 13.320): Alto Amazonas [examinado – Figura 27].

Diagnose:

Paraphasma minus pode ser diferenciado de *P. trianguliferum*, *P. umbretta* e *Paraphasma* sp. nov. 3 pelo cerco do macho com ápice espatulado e com uma pequena projeção em vista lateral (Figura 25A–D), pelo vômer distintamente mais longo que largo (Figura 25E), e pela placa subgenital masculina com margens posterolaterais formando um par de expansões aproximadamente triangulares e de aspecto maleável (Figura 25B–D: setas). A espécie apresenta morfologia externa muito semelhante a *P. conspersum*, *P. laterale*, *P. marginale*, *Paraphasma* sp. nov. 1 e *Paraphasma* sp. nov. 2, podendo ser seguramente diferenciada destas espécies somente pela morfologia do esclerito do lobo ventral do órgão fático (Figura 26, em verde), que é do tipo grande, com a margem posterior relativamente acuminada (em vista dorsal grosseiramente triangular – Figura 26B), e possui três protuberâncias (apical, basal direita e basal esquerda) bem desenvolvidas, rombas e não subdivididas (Figura 26: *pa*, *pbd*, *pbe*). Outros caracteres que podem auxiliar na identificação de *P. minus* são: tamanho bastante pequeno [comprimento corpóreo: ♂ < 44 mm (*n* = 2); ♀ = 52,2 mm (holótipo)], correspondendo à menor espécie do gênero; tégminas com margens posterior e apical suavemente arredondadas (Figura 24D,E); fêmea com a carena anterodorsal do profêmur pouco elevada; órgão pré-opercular em forma de protuberância alongada estendendo-se até a reentrância na região posterior do esternito VII.

Descrição do macho (Tabelas 15, 16; Figuras 24–26):

Coloração (Figuras 24, 25). Não foram examinados exemplares vivos. Exemplares fixados com as faixas laterais (percorrendo a cabeça, protórax, mesotórax e região costal das tégminas e das asas posteriores) em tom pálido amarelado ou esverdeado, e o restante do corpo predominantemente castanho, acinzentado ou preto. Região ventral do corpo castanha. Cabeça dorsalmente preta com manchas longitudinais amarelo-pálidas. Pro- e mesonoto castanho-escuros com granulação relativamente densa amarelo-pálida e com linha dorsomediana no mesmo tom de amarelo. Tégminas e região costal das asas posteriores

castanhas ou acinzentadas com venação amarelo-pálida. Pernas em tom variável de castanho; região apical dos fêmures e tíbias mais escura.

Cabeça, asas e pernas. Cabeça, asa posterior e pernas (Figura 24) como em *Paraphasma conspersum*. Tégminas com margens posterior e apical suavemente arredondadas (Figura 24D,E); protuberância variável, em forma de espinho fino e aguçado, ou romba, não-espiniforme.

Abdômen. Como em *Paraphasma conspersum*, exceto pelos cercos em vista lateral com ápice dorsalmente arredondado e ventralmente com uma projeção pequena porém distinta (Figura 25B), e pelo vômer com estreitamento menos abrupto entre as regiões basal e apical (Figura 25E).

Órgão fático (Figura 26). Esclerito dorsal (em vermelho na figura) grosseiramente retangular em vista dorsal, mais largo do que longo (Figura 26A); processo distal (ver *ped* na figura) curto e relativamente largo, direcionado para a esquerda quase em ângulo de 90° em relação ao eixo longitudinal do órgão. Lobos dorsal e ventral (*LD*, *LV*) parcialmente unidos do lado esquerdo (comparar Figuras 26D e 26E). Lobo dorsal formado por um tronco principal à direita que origina uma bolsa menor, aproximadamente digitiforme, dorsalmente à esquerda (ver *). Esclerito do lobo ventral do tipo grande (em verde), cobrindo toda a face interna do lobo ventral e estendendo-se levemente para a face externa posteriormente; em vista dorsal grosseiramente triangular, com a margem posterior relativamente acuminada (Figura 26B); protuberâncias apical, basal direita e basal esquerda (*pa*, *pb*, *pbe*) bem desenvolvidas, rombas e não subdivididas. Um dos apódemas da base (em azul) com distinta expansão espatulada entendendo-se para o interior do lobo dorsal (Figura 26C,D).

Redescrição da fêmea (Tabelas 15, 16; Figura 27):

Coloração. Como no macho.

Cabeça, asas e pernas. Como no macho, exceto pela asa posterior ligeiramente mais longa em relação ao corpo (atingindo o tergito VIII).

Abdômen. Como em *Paraphasma conspersum*.

Ovo não examinado.

Distribuição (Figura 53):

A localidade-tipo de *Paraphasma minus* (Alto Amazonas) é bastante vaga, e possivelmente se refere ao Rio Solimões (ver “Comentários”, a seguir). Além do holótipo,

somente mais dois exemplares de *P. minus* são conhecidos, de Manaus (leste do Amazonas) e “Rio Paru”. Embora esta última localidade seja relativamente vaga, é possível saber que se trata de um local no Pará, Mesorregião do Baixo Amazonas (noroeste do estado).

Comentários:

O material tipo de *Paraphasma minus* restringe-se a apenas uma fêmea, motivo pelo qual a coespecificidade do holótipo com os dois únicos machos examinados não pôde ser baseada na morfologia do órgão fállico. Embora fêmeas de *Paraphasma minus*, *P. conspersum*, *P. laterale*, *P. marginale*, *Paraphasma* sp. nov. 1 e *Paraphasma* sp. nov. 2 não apresentem diferenças morfológicas externas significativas (variando apenas em termos de coloração – de difícil determinação a partir de exemplares fixados – e tamanho corpóreo), é razoável identificar os dois machos como *P. minus* com base nas localidades de coleta e no fato de que tanto a fêmea (holótipo) quanto esses dois machos correspondem aos menores exemplares de *Paraphasma* examinados. Assim, o macho de *P. minus* é aqui descrito pela primeira vez.

É possível, porém, que a localidade-tipo de *P. minus* (Alto Amazonas) corresponda ao Rio Solimões, e nesse caso estaria localizada em um ponto mais a oeste na Floresta Amazônica do que as localidades de coleta dos dois machos examinados (a antiga Bacia do Alto Amazonas é hoje denominada Bacia do Solimões – Caputo 1984; Silva *et al.* 2003). Essa suposição é corroborada pelo fato de que o lectótipo de *Agrostia bipunctata* Redtenbacher, 1906, espécie descrita no mesmo trabalho que *P. minus*, provém de “Alto Amazonas, Coary” e, assim como o holótipo de *P. minus*, foi adquirido por intermédio do negociante de insetos Otto Staudinger (fotografia da etiqueta do lectótipo de *A. bipunctata* disponível em Brock *et al.* 2019). A cidade de Coari (Amazonas) localiza-se às margens do Rio Solimões.

O órgão pré-opercular, mencionado na diagnose de *P. minus*, pode ser melhor visualizado na Figura 41G (ver OP), de *Paraphasma* sp. nov. 1, que apresenta esse órgão com a mesma morfologia.

Material examinado (2♂):

BRASIL:

Amazonas. 1♂ (MZUSP # 287): Manaus, Dom Pedro, 4.vi.2014, Coleta manual, L. Oliveira Junior col.

Pará. 1♂ (MNRJ): Rio Paru, vii.[19]52, J.C.M.C. [= José Cândido de Mello Carvalho] col.

Tabela 15. *Paraphasma minus*, medidas (comprimento em mm) do holótipo (♀) e dos machos examinados (no caso dos machos, as medidas são dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação).

	♂ (n=2)	♀ HT
Corpo	42,4–43,7	52,2
Antena	59,1–60,4	60
Cabeça	2,4–2,5	2,9
Pronoto	2,5–2,6	3,2
Mesonoto	4,2	5
Metanoto	5,4–5,6	7,3
Segmento mediano	1,7–1,8	2
Tégmina	2,5–3	4
Asa posterior	29,2–29,4	37,6
Profêmur	12–12,8	12,6
Protíbia	10,4–10,8	11,3
Mesofêmur	7,2–7,4	7
Mesotíbia	6–6,1	6,5
Metafêmur	11,2–11,5	11,2
Metatíbia	9,8–10,4	9,3
Abdômen (excluindo segmento mediano)	27,1–28,1	32,6
Tergito IX	1,3–1,6	1,8
Tergito X	0,9–1,1	1,4
Cerco	1,6	1,2
Vômer	1–1,1	–
Placa subgenital	2,3–2,7	6,2

Tabela 16. *Paraphasma minus*, proporções corpóreas do holótipo (♀) e dos machos examinados (no caso dos machos, as medidas são dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação).

	♂ (n=2)	♀ HT
Cabeça: comprimento/largura	1,1	1,1
Pronoto: comprimento/largura	1,7–1,8	1,9
Mesonoto: comprimento/largura	3,1	3
Tégmina (região anal): comprimento/largura	2,5–2,8	2,4
Comprimento protíbia/protarso	2–2,3	–
Comprimento mesotíbia/mesotarso	1,7–2	1,9
Comprimento metatíbia/metatarso	2–2,1	1,9
Tergito X: comprimento/largura	0,7	1,2
Vômer: comprimento/largura	1,2–1,5	–

***Paraphasma trianguliferum* (Redtenbacher, 1906) comb. nov.**

(Tabelas 17, 18; Figuras 28–30)

Oestrophora triangulifera Redtenbacher, 1906: 124, pr. V, fig. 2 (♂); Chopard 1911: 339; Chopard 1920: 167, figs. 268, 269 (♂: terminália e órgão fático); Brock 1998a: 62; Zompro & Brock 2003: 25; Zompro 2004b: 102, figs. 53a,b (♂, ♀); Otte & Brock 2005: 231; Jourdan *et al.* 2014: 494; Delfosse *et al.* 2019: 229.

>> **LT (*aqui designado*), ♂ (NHMW # 6372):** Suriname [examinado – Figura 28]; **PLT (*aqui designado*), 1♀ (NHMW # 7379):** Guiana Francesa, Cayenne [examinado – Figura 30]; **PLT (*aqui designado*), 1♂ (MNHN):** Guiana Francesa, Cayenne [fotografia examinada]; **PLT (*aqui designado*), 1♀ (MHNG):** Suriname [não examinado].

Diagnose:

Paraphasma trianguliferum apresenta algumas características de morfologia externa que permitem fácil diferenciação de todas as demais espécies do gênero, sobretudo em relação à tégmina, que é muito curta, com a margem apical distintamente acuminada e com a protuberância dando origem a um espinho triangular muito grande e robusto, direcionado externamente (Figuras 28C, 30C). Além disso, *P. trianguliferum* pode ser diferenciada pela

coloração corpórea marrom-escura relativamente homogênea, mas com uma distinta região mais clara na metade anterior da tégmina (sem as faixas claras laterais estendendo-se ao longo do corpo, como na maioria das espécies de *Paraphasma*), pelo mesotórax ligeiramente mais robusto e curto em relação aos demais segmentos torácicos, e pela região anterior da placa subgenital do macho originando um par de projeções digitiformes grandes e conspícuas (não ocultas sob o tergito IX como em *Paraphasma umbretta*) (Figura 29B,D: setas).

Redescrição do macho (Tabelas 17, 18; Figuras 28, 29):

Coloração. Não foram examinados exemplares vivos. Exemplares fixados com coloração geral marrom-escura. Fêmures e tíbias predominantemente marrom-escuros, alternado com faixas curtas marrom-claras. Antena com o mesmo padrão, porém com faixas claras mais esparsas. Tergitos VIII–X predominantemente marrom-claros. Região anal da tégmina com a metade anterior marrom-clara e a metade posterior marrom-escura (Figura 28C); regiões de cores diferentes delimitadas por uma linha bem definida que se estende até o ápice do espinho da tégmina.

Cabeça, asas e pernas. Cabeça pouco alongada, subquadrada em vista dorsal (Figura 28C); vértice muito fracamente convexo; olhos compostos pouco alongados, praticamente circulares em vista lateral. Tégmina muito curta; com a margem posterior levemente angulada e a margem apical distintamente acuminada; protuberância originando espinho muito desenvolvido e robusto mas pouco aguçado, de formato triangular, fortemente direcionado externamente (Figura 28C). Asa posterior estendendo-se aproximadamente até o tergito VIII. Profêmur com carena anterodorsal moderadamente elevada.

Abdômen. Desprovido de carenas. Segmento VIII distintamente mais largo que todos os demais; segmentos IX e X estreitando-se progressivamente, com o segmento IX apenas um pouco mais largo que o X. Tergito X em vista dorsal estreitando-se posteriormente; margem posterior centralmente côncava e com regiões posterolaterais projetadas em dois lobos arredondados (Figura 29A), sob os quais localizam-se as placas dentadas. Placas dentadas pouco desenvolvidas (Figura 29D: *PD*), portanto menos de 10 dentes diminutos. Cercos aproximadamente retos e cilíndricos, afinando levemente em direção ao ápice; ligeiramente mais curtos que o tergito X; ápice arredondado (Figura 29B,D). Vômer consideravelmente delgado, com expansões da base e região apical estreitas e alongadas; aproximadamente tão longo quanto largo; distintamente assimétrico, com ápice deslocado para a direita (Figura 29E). Placa subgenital ao menos 2x mais longa que o esternito VIII (Figura 29B–D: *PSa*, *PSp*). Região anterior da placa subgenital originando um par (simétrico) de projeções laterais

bem desenvolvidas (Figura 29B,D: setas), que se estendem até a região anterior do tergito X; projeções laterais aproximadamente digitiformes, com largura relativamente constante da base ao ápice, e ápice fracamente acuminado. Região posterior da placa subgenital mais longa que a anterior; fortemente convexa; margem posterior acuminada (Figura 29B–D).

Órgão fállico não examinado.

Redescrição da fêmea (Tabelas 17, 18; Figura 30):

Coloração. Como no macho.

Cabeça, asas e pernas. Como no macho, exceto pela asa posterior ligeiramente mais longa em relação ao corpo e profêmur com carena anterodorsal distintamente elevada.

Abdômen. Desprovido de carenas. Cercos bastante curtos, ultrapassando muito levemente a margem posterior do tergito X (Figura 30F: *Ce*). Esternito VII com reentrância arredondada na margem posterior; órgão pré-opercular em forma de protuberância longitudinal de aspecto brilhante terminando em uma concavidade de textura rugosa.

Ovo não examinado.

Distribuição (Figura 53):

Paraphasma trianguliferum tem registros para Suriname e Guiana Francesa. Do Suriname, são conhecidos apenas o lectótipo (NHMW) e um paralectótipo (MHNG), para os quais não há informações mais precisas de localidade. Na Guiana Francesa há registros para Caiena [paralectótipos (NHMW e MNHN)] e para as comunas de Saint-Laurent-du-Maroni (Chopard 1911) e Saül (Jourdan *et al.* 2014).

Comentários:

Paraphasma trianguliferum é a única espécie de *Paraphasma* cujo órgão fállico não foi examinado no presente estudo. Chopard (1920: figura 269) apresentou uma ilustração do órgão fállico dessa espécie; trata-se, porém, de uma ilustração extremamente simples, na qual não é possível identificar estruturas da genitália, impossibilitando comparações com o órgão fállico das demais espécies do gênero.

Embora Zompro tenha etiquetado o macho e a fêmea do NHMW respectivamente como lectótipo e paralectótipo (ver Figuras 28D e 30D), esse autor não fez tal designação em uma publicação científica, motivo pelo qual esses espécimes permaneceram até o momento na condição de sítipos. No presente estudo, porém, o sítipo macho do NHMW é efetivamente

designado lectótipo, e os três outros sítipos (fêmea do NHMW, macho do MNHN e fêmea do MHNG) são designados paralectótipos.

Para a formação da nova combinação *Paraphasma trianguliferum*, o epíteto específico foi flexionado para o gênero neutro de forma a concordar com o nome genérico.

Algumas características mencionadas para *P. trianguliferum* podem ser melhor visualizadas nas figuras de outras espécies de *Paraphasma*. Para o profêmur da fêmea com carena anterodorsal distintamente elevada na região mediana, ver seta na Figura 20D (*P. marginale*); para o órgão pré-opercular, ver *OP* na Figura 41G (*Paraphasma* sp. nov. 1).

Não foram examinados outros exemplares além do material tipo.

Tabela 17. *Paraphasma trianguliferum*, medidas (comprimento em mm) do lectótipo (♂) e do paralectótipo (♀) examinados.

	♂ LT	♀ PLT
Corpo	51,2	74,9
Antena	70,6	88,1
Cabeça	2,9	4
Pronoto	3	4,7
Mesonoto	4,5	5,8
Metanoto	7,2	11
Segmento mediano	2,5	3,7
Tégmina	3,7	6
Asa posterior	34,2	57,1
Profêmur	12,5	16,4
Protíbia	11,2	15,5
Mesofêmur	7,7	10,7
Mesotíbia	6,8	8,6
Metafêmur	11,8	15,7
Metatíbia	10,5	14,2
Abdômen (excluindo segmento mediano)	33,1	47,4
Tergito IX	2,2	2,6
Tergito X	1,5	2,1
Cerco	1,4	1,2
Vômer	1	—
Placa subgenital	3,9	8,4

Tabela 18. *Paraphasma trianguliferum*, proporções corpóreas do lectótipo (♂) e do paralectótipo (♀) examinados:

	♂ LT	♀ PLT
Cabeça: comprimento/largura	1,1	1,1
Pronoto: comprimento/largura	1,7	2
Mesonoto: comprimento/largura	2,5	2,1
Tégmina (região anal): comprimento/largura	1,9	2
Comprimento protíbia/protarso	–	2,1
Comprimento mesotíbia/ mesotarso	–	1,8
Comprimento metatíbia/ metatarso	1,9	2,1
Tergito X: comprimento/largura	0,9	1,1
Vômer: comprimento/largura	0,8	–

***Paraphasma umbretta* (Lichtenstein, 1796) comb. nov., sp. reval.**

(Tabelas 19–21; Figuras 31–37)

Phasma umbretta Lichtenstein, 1796: 78 [nome para a espécie “Le Double-Epine Brun” de Stoll 1787, p. 24, fig. 27 (♀)]; Lichtenstein 1802: 14; Gray 1835: 26 [sinônimo de *Phasma lineare* Stoll, 1813]; De Haan 1842: 123; Redtenbacher 1906: 116 [sinônimo de *Paraphasma maculatum* (Gray, 1835)]; Kerzhner 1994: 111 [*Bulletin of Zoological Nomenclature*: nome *Phasma umbretta* Lichtenstein, 1796 permanece disponível apesar de ter sido publicado em um trabalho suprimido para fins taxonômicos]; Otte & Brock 2005: 251 [sinônimo de *Paraphasma maculatum* (Gray, 1835)]; Conle *et al.* 2011: 33 [sinônimo de *Paraphasma maculatum* (Gray, 1835)].

Necroscia umbretta, Westwood 1859: 147; Redtenbacher 1906: 116 [sinônimo de *Paraphasma maculatum* (Gray, 1835)].

Prexaspes umbretta, Kirby 1904a: 414.

>> **Tipo primário não especificado**, ♀: Suriname [possivelmente perdido – ilustração examinada em Stoll 1787].

= *Phasma linearis* Stoll, 1813: 77 [nome para a espécie “Le Double-Epine Brun”, descrita e ilustrada na primeira parte de sua obra: Stoll 1787, p. 24, fig. 27 (♀)]; Westwood 1859: 147 [sinônimo de *Necroscia umbretta* (Lichtenstein, 1796)]; Kirby 1904a: 415 [sinônimo de *Prexaspes umbretta* (Lichtenstein, 1796)]; Redtenbacher 1906: 116

[sinônimo de *Paraphasma maculatum* (Gray, 1835)]; Otte & Brock 2005: 251 [sinônimo de *Paraphasma maculatum* (Gray, 1835)]; Conle *et al.* 2011: 33 [sinônimo de *Paraphasma maculatum* (Gray, 1835)].

Phasma lineare, Gray 1835: 26; De Haan 1842: 123.

[Non *Mantis linearis* Fabricius, 1787 → nome válido: *Necroscia manicata* (Lichtenstein, 1802)]

= *Phasma acanthophora* Stoll, 1813: 62, 77, fig. 78 (♀) [“Le Spectre Moucheté”, nomeado como *Phasma acanthophora* no apêndice do trabalho (p. 77)]; Otte & Brock 2005: 251 [sinônimo de *Paraphasma maculatum* (Gray, 1835)]; Conle *et al.* 2011: 33 [sinônimo de *Paraphasma maculatum* (Gray, 1835)].

Phasma acanthopterum, Gray 1835: 23 [erro de grafia, reproduzido por autores subsequentes]; Burmeister 1838: 586; Serville 1839: 268; De Haan 1842: 123; Redtenbacher 1906: 116 [sinônimo de *Paraphasma maculatum* (Gray, 1835)].

Necroscia acanthoptera, Westwood 1859: 147 [erro de grafia, seguindo Gray 1835]; Redtenbacher 1906: 116 [sinônimo de *Paraphasma maculatum* (Gray, 1835)].

Trigonophasma acanthophora, Kirby 1904a: 373.

>> **Tipo primário não especificado**, ♀: Indonésia, Amboina [*localidade provavelmente errada – ver “Comentários”*] [possivelmente perdido – ilustração examinada em Stoll 1813].

= *Phasma maculatum* Gray, 1835: 26; Serville 1839: 269; De Haan 1842: 123; Westwood 1859: 122; Bates 1865: 350.

Prexaspes maculatus, Kirby 1904a: 414.

Paraphasma maculatum, Redtenbacher 1906: 116; Handlirsch 1930: 760, fig. 804 (♀); Zompro 2004b: 159; Otte & Brock 2005: 251; Conle *et al.* 2011: 33; Brock *et al.* 2016: 181.

>> **HT**, ♀ (**NHMUK # 012502909**): Brasil, “Amazon” [examinado – Figura 31].

Diagnose:

Paraphasma umbretta pode ser facilmente diferenciado das demais espécies do gênero por caracteres de morfologia externa, tais como: corpo distintamente manchado de marrom-escuro ou preto (sobretudo na cabeça, pronoto, mesonoto e região costal das asas posteriores) e sem as faixas claras laterais presentes na maioria das espécies de *Paraphasma* (Figuras 32,

35A–D; 37); região anterior da placa subgenital do macho originando um par de projeções laterais pequenas e estiliformes, totalmente encobertas pelo tergito IX e não atingindo a margem posterior deste (Figura 33E: seta); margem posterior da placa subgenital do macho truncada em vista lateral (Figura 33B: *PSp*) e em forma de V em vista caudal (Figura 33D: *PSp*); na fêmea, órgão pré-opercular (Figura 35F,G: *OP*) em forma de protuberância alongada estendendo-se até a margem posterior do esternito VII, que não possui reentrância na margem posterior. Também auxiliam na identificação de *P. umbretta* a tégmina com protuberância distintamente espiniforme (Figura 32D), o cerco do macho circular em corte transversal, afinando em direção ao ápice e com ápice arredondado (Figura 33B–E), e as fêmeas grandes para o gênero (comprimento do corpo > 66 mm), sendo a única espécie além de *Paraphasma trianguliferum* com fêmeas ultrapassando a marca de 70 mm de comprimento corpóreo.

Redescrição do macho (Tabelas 19, 20; Figuras 31–34, 37):

Coloração (Figuras 32, 33, 37). Corpo predominantemente marrom-claro amarelado, mas com diversas áreas pretas ou marrom-escuras. Região ventral do corpo em tom variável de castanho, frequentemente com esternito abdominal VIII e placa subgenital manchados de preto. Cabeça, pro- e mesonoto fortemente manchados de preto, mas com linha mediana marrom-clara bem marcada. Antenas marrom-escuras ou pretas, em alguns exemplares com alguns trechos esparsos marrom-claros. Pernas predominantemente marrom-escuras ou pretas, irregularmente manchadas de marrom-claro; regiões de interface fêmur-tíbia marrom-claras. Téginas marrom-escuras ou pretas com venação conspícua marrom-clara, em padrão reticulado. Região costal das asas posteriores em tom marrom-claro amarelado ou acinzentado, irregularmente manchada de marrom-escuro. Exemplares vivos (Figura 37) apresentam cores vivas, com cabeça, tórax e pernas mesclados de marrom-avermelhado (que desbota para marrom-amarelado pálido em exemplares secos) e preto-brilhante, região costal da tégmina predominantemente em tom claro de cinza-amarelado (produzindo um forte contraste com o restante do corpo), e região anal da asa posterior distintamente alaranjada (coloração visível somente durante o voo e perdida em exemplares fixados).

Cabeça, asas e pernas. Cabeça ligeiramente alongada, subretangular em vista dorsal; vértice praticamente chato; olho composto ligeiramente alongado em vista lateral (Figura 32D). Tégmina com margens posterior e apical arredondadas; protuberância em forma de espinho longo e fino (Figura 32D). Asa posterior normalmente estendendo-se até a região anterior do tergito VII (Figura 32A–C). Profêmur com carena anterodorsal fracamente elevada.

Abdômen. Tergito X eventualmente com uma leve carena mediana na região posterior. Tergitos VIII–X de largura semelhante (Figura 33A) ou tergito VIII ligeiramente mais largo que os dois posteriores. Tergito X mais largo do que longo, na metade anterior aproximadamente tão largo quanto o tergito IX, na metade posterior estreitando-se; margem posterior levemente emarginada em vista dorsal (Figura 33A). Placas dentadas pouco desenvolvidas (Figura 33D: *PD*), compostas por 5–10 dentes diminutos cada uma, agrupados em uma região dilatada em cada lado da margem posterior do tergito X. Cercos aproximadamente tão longos quanto o tergito X, circulares em corte transversal; região basal mais grossa, afinando em direção ao ápice (cerco grosseiramente piriforme); ápice arredondado, discretamente curvado para dentro (Figura 33A–E: *Ce*). Vômer subtriangular, aproximadamente simétrico, mais largo que longo, estreitando-se de forma relativamente suave da base até o ápice agudo (Figura 33F); margem basal distintamente côncava; região basal formada por duas projeções laterais estreitas. Placa subgenital 2,5–3x mais longa que esternito VIII (Figura 33B,C,E: *PSa*, *PSp*); região anterior originando um par (simétrico) de projeções laterais discretas direcionadas posteriormente, encobertas pelo tergito IX e não atingindo a margem posterior deste (Figura 33E: seta); projeções laterais aproximadamente estiliformes, ligeiramente achatadas lateralmente e com ápice arredondado; margem posterior da placa subgenital truncada em vista lateral (Figura 33B: *PSp*), em forma de V em vista caudal (Figura 33D: *PSp*).

Órgão fállico (Figura 34). Esclerito dorsal (em vermelho na figura) distintamente deslocado para a lateral direita do órgão (Figuras 34C–E), aproximadamente tão largo quanto longo, grosseiramente triangular em vista dorsal (Figura 34A); processo distal (ver *ped* na figura) alongado e estreito, direcionado posteriormente e para a esquerda, aproximadamente em ângulo de 45° com o eixo longitudinal do órgão (Figura 34A). Lobos dorsal e ventral (*LD*, *LV*) quase inteiramente unidos do lado esquerdo (comparar Figuras 34D e 34E). Lobo dorsal não subdividido. Esclerito do lobo ventral do tipo pequeno-simples (em verde), cobrindo somente a região central da face interna do lobo; em vista dorsal grosseiramente oval, com a região direita mais ampla que a esquerda (Figura 34B); duas protuberâncias parcialmente unidas por uma carena, sendo a direita maior e romba, e a esquerda menor e aproximadamente lamelar (Figura 34C–E, em verde). Apódemas da base (em azul) com duas expansões espatuladas, sendo uma direcionada anteriormente e outra posteriormente, entendendo-se para o interior do lobo dorsal (Figura 34D,E).

Redescrição da fêmea (Tabelas 19–20; Figura 35):

Coloração. Como no macho, mas região posterior da placa subgenital castanho-clara e alguns exemplares com a região costal das asas posteriores mais fortemente manchada de marrom-escuro.

Cabeça, asas e pernas. Como no macho, exceto pela asa posterior ligeiramente mais longa em relação ao corpo (atingindo o tergito VIII – Figura 35A–C) e profêmur com carena anterodorsal distintamente elevada.

Abdômen. Tergito X levemente carenado longitudinalmente. Esternito VII sem reentrância arredondada na margem posterior; órgão pré-opercular em forma de protuberância alongada de aspecto brilhante, estendendo-se até a margem posterior do esternito VII (Figura 35F,G: *OP*). Cercos ultrapassando levemente a margem posterior do tergito X (Figura 35E–G).

Descrição do ovo (Tabela 21; Figura 36):

Cápsula (ver *Ca* na figura) relativamente alongada, aproximadamente cilíndrica, estreitando-se levemente em direção à região polar; aproximadamente achatada na polo; tão alta quanto larga ou levemente mais alta do que larga. Cápsula densamente recoberta por cerdas relativamente grossas, mais longas na região polar e ao redor do opérculo. Opérculo (*Op*) ligeiramente mais alto do que largo; densamente recoberto por cerdas, à exceção de uma pequena área central (Figura 36C); cerdas tão longas como as que circundam o opérculo. Placa micropilar (*PM*) oval, relativamente alongada, localizada na região mediana da cápsula; textura lisa, exceto por uma crista longitudinal discreta que pode apresentar 1-3 cerdas curtas. Linha mediana externa curta, pouco conspicua (Figura 36A: seta). Placa micropilar interna não examinada. Cápsula de coloração uniforme castanho-clara; opérculo predominantemente com a mesma coloração da cápsula, mas com a região central ligeiramente mais clara; placa micropilar e linha mediana da mesma cor ou ligeiramente mais escuras que a cápsula.

Distribuição (Figura 53):

Paraphasma umbretta possui distribuição consideravelmente ampla ao longo da Floresta Amazônica, com registros na metade norte do Amazonas e sudoeste do Pará (material analisado), Suriname (localidade-tipo da espécie), Caiena (Guiana Francesa) (Serville 1839), além de um registro muito distante de todos os demais, no centro-norte da Colômbia (Muzo, Boyacá) (Conle *et al.* 2011). Os registros de *P. umbretta* no sudoeste do Pará sugerem que a espécie ocorra também na parte sul do estado do Amazonas.

Comentários:

Fabricius (1787) descreveu *Mantis linearis*, da Índia (atualmente sob o nome válido *Necrosia manicata* – homônimo primário de *Mantis linearis* Drury, 1770), posteriormente transferido para *Phasma* pelo próprio autor (Fabricius 1798). Lichtenstein (1796) deu o nome *Phasma umbretta* para a espécie do Suriname “Double-Epine Brun”, de Stoll (1787: pp. 24–25, fig. 27), ao mesmo tempo indicando que possivelmente se tratava do macho de *Mantis linearis* Fabricius (interpretação claramente errada, dada a diferença de localidade e o fato de o exemplar ilustrado por Stoll ser uma fêmea). Posteriormente, o próprio Stoll (1813) deu o nome *Phasma linearis* para essa mesma espécie, criando simultaneamente um sinônimo objetivo de *Phasma umbretta* Lichtenstein (como indicado por Westwood 1859) e um homônimo primário de *Phasma linearis* (Fabricius).

Stoll (1813) mencionou “Amboina” (Indonésia) como localidade de coleta de sua espécie “Spectre Moucheté” (p. 62, fig. 78), nomeada *Phasma acanthophora* no apêndice do trabalho. No entanto, o exemplar ilustrado apresenta semelhanças consideráveis com *Paraphasma umbretta*, havendo então grande probabilidade de essa localidade-tipo estar incorreta (possivelmente se trata de um exemplar do Suriname, assim como o tipo de *Paraphasma umbretta* – Oskar Conle, comunicação pessoal). Assim, a sinonímia entre essas espécies (cujos tipos estão provavelmente perdidos), proposta por Redtenbacher (1906), é aqui mantida.

Gray (1835) descreveu *Phasma maculatum*, que foi considerado por Redtenbacher (1906) (já no gênero *Paraphasma*) o nome válido para as espécies *Phasma umbretta* Lichtenstein, 1796, *Phasma linearis* e *Phasma acanthophora* Stoll, 1813 (tendo, para esta última espécie, sido reproduzida a grafia incorreta de Gray 1835, “*Phasma acanthoptera*”). Apesar de o trabalho de Lichtenstein (1796) ter sido suprimido para fins taxonômicos, *Phasma umbretta* e mais 18 nomes específicos publicados neste trabalho permanecem disponíveis (*Bulletin of Zoological Nomenclature* – Kerzhner 1994: Case 2862; *Opinion* 1820). Assim, e como nenhuma outra razão foi encontrada para a manutenção de *Paraphasma maculatum* (Gray, 1835) como o nome válido da espécie, o nome mais antigo disponível é aqui revalidado, na combinação nova *Paraphasma umbretta* (Lichtenstein, 1796).

Material examinado (7♂, 12♀, 4 ovos):

BRASIL:

Amazonas. 1♂, 1♀ (INPA): Barcelos, Rio Aracá, Boca Rio Curuduri, 00°05'50.2"N, 63°17'22.3"W, 15–19.vi.2010, Varredura, S. S. Oliveira, J. T. Câmara, J. A. Rafael, V. Linard

col.; **1♀ (INPA)**: Barcelos, Rio Aracá, Comunidade Bacuquara, 00°09'09"N, 63°10'38"W, 11.viii.2007, Coleta manual, T. K. Krolow col.; **1♀ (MZUSP # 337)**: Barcelos, Rio Padauri [= *Rio Padauari*], Parada Ararã, 23.ix.2006, Nogueira & Braga-Neto col.; **1♂ (INPA)**: Fonte Boa, Estr. Mamopina, 023227S, 660408W, 21–24.ix.2005, Coleta manual, J. A. Rafael & F. F. Xavier Fº col.; **1♀ (MZUSP # 359)**: Itacoatiara, xii.1957; **1♀ (INPA)**: Itapiranga, Rod. AM 363, km 111, Ramal Madubá, 02°42'57"S, 58°00'46"W, 8–9.x.2010, A. Agudelo col.; **1♂ (INPA)**: Manaus, Cj. Tiradentes, 7.iv.2004, Rede entomológica, Ogawa, G. M. col.; **1♂ (INPA # 3619)**: Manaus, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – Campus I, 28.iv.2002, Coletto-Silva, A. col., Coleta manual; **1♀ (MZUSP # 151)**: Tefé, ix.1958; **1♂ (MZUSP # 152)**: Tefé, x.1958, Dirings; **3♀ (MZUSP # 354, 355, 358)**: Tefé, xii.1958; **1♀ (MZUSP # 150)**: Tefé, vii.1959, Dirings; **1♀ (MZUSP # 357)**: Tefé, v.1962; **1♀ (MZUSP # 356)**: Tefé; **4 ovos (NHMW)** [*referentes a fêmeas com localidade “Amazonas”*].

Pará. **1♂ (UFPR # 379996)**: Jacareacanga, x.1959, M. Alvarenga col.; **1♂ (MZUSP # 546)**: Parque Nacional da Amazônia, Base do Uruá, 04°32'58"S, 56°18'14"W, 5.i.2016, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.

Tabela 19. *Paraphasma umbretta*, medidas (comprimento em mm) do holótipo de *Paraphasma maculatum* (sinônimo) (HT mac ; ♂) e de outros exemplares (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a medida pôde ser feita em somente um exemplar).

	♂ HT mac	♂ (n=4)	♀ (n=4)
Corpo	55,4	47,7–53,8	66,1–74,8
Antena	> 69,9	67,9–75,8	80,2–82,3
Cabeça	3,1	2,6–2,8	3,4–3,8
Pronoto	2,9	2,6–2,8	3,8–3,9
Mesonoto	4,7	4,4–4,7	5,5–6,2
Metanoto	6,7	5,8–6,4	8,5–10
Segmento mediano	2,2	2,1–2,4	2,8–3,3
Tégmina	3,5	3,2–3,5	5,2
Asa posterior	36,6	31,2–36,2	46,6–50
Profêmur	14,1	13–13,9	14,5–16,2
Protíbia	12,3	11–12,4	13,6–14,3
Mesofêmur	8,2	7,6–8,8	9,5–10,8
Mesotíbia	7,3	6,9–7,6	8,6–9,5
Metafêmur	13,5	12–12,9	15,1–15,7
Metatíbia	12,1	11–12,3	12,4–13,5
Abdômen (excluindo segmento mediano)	35,7	30,4–34,8	41,5–48,3
Tergito IX	1,8	1,5–1,8	2,3–2,5
Tergito X	1,4	1,1–1,4	1,8–2,1
Cerco	1,4	1,2–1,4	1,6–1,7
Vômer	0,8	0,7–0,8	–
Placa subgenital	3	2,8–3,1	6,4–7,1

Tabela 20. *Paraphasma umbretta*, proporções corpóreas do holótipo de *Paraphasma maculatum* (sinônimo) (HT mac ; ♂) e de outros exemplares (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a proporção pôde ser calculada para somente um exemplar).

	♂ HT mac	♂ (n=4)	♀ (n=4)
Cabeça: comprimento/largura	1,1	1,1–1,2	1,1–1,2
Pronoto: comprimento/largura	1,8	1,6–1,8	1,7–1,8
Mesonoto: comprimento/largura	3,1	2,7–2,9	2,6–3,4
Tégmina (região anal): comprimento/largura	2,6	2,5–2,8	2,9
Comprimento protíbia/protarso	2	1,8–2,1	2,1–2,2
Comprimento mesotíbia/mesotarso	1,8	1,6–1,8	1,8–2,2
Comprimento metatíbia/metatarso	2	1,8–2,1	1,9–2,1
Tergito X: comprimento/largura	0,8	0,6–0,7	1,2–1,4
Vômer: comprimento/largura	0,7	0,6–0,7	–

Tabela 21. *Paraphasma umbretta*, medidas do ovo (em mm; n=4) dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos.

Comprimento da cápsula	2,7–2,8
Largura da cápsula	1,6
Altura da cápsula	1,6–1,7
Largura do opérculo	1,1–1,2
Altura do opérculo	1,3–1,4
Comprimento da placa micropilar	0,6–0,7
Largura da placa micropilar	0,4

***Paraphasma* sp. nov. 1**

(Tabelas 22–24; Figuras 38–42)

>> **HT, ♂ (MZUSP # 297):** Brasil, Espírito Santo, Reserva Biológica de Sooretama, 18°59'48"S, 40°07'35"W, 24–26.xi.2014, P. I. C. Machado, T. F. Carrijo, R. G. Santos col. [Figura 38]; **PT, 1♂ (MZUSP # 294):** *mesmos dados que o holótipo*; **PT, 2♀ (MZUSP # 300, 309):** Brasil, Espírito Santo, Reserva Biológica de Sooretama, 19°03'15"S, 40°08'48"W, 24–26.xi.2014, P. I. C. Machado, T. F. Carrijo, R. G. Santos col.; **PT, 2♀ (UFPR # 380045, 380046):** Brasil, Espírito Santo, Santa Tereza, 5.ii.1967, C. T. & C. Elias col.; **PT, 1♀ (UFPR # 380003):** Brasil, Espírito Santo, Santa Tereza, 22.xi.1967, C. T. & C. Elias col. [Figura 41]; **PT, 1♀ (UFPR # 380029), 1 ovo:** Brasil, Espírito Santo, Sta. [= Santa] Tereza, 2–6.i.[19]68, C. & C. T. Elias col.; **PT, 1♂ (UFPR # 380012):** Brasil, Espírito Santo, Sta. [= Santa] Tereza, 22–31.i.[19]68, C. & C. T. Elias col.; **PT, 1♀ (UFPR # 380025):** Brasil, Espírito Santo, Sta. [= Santa] Tereza, 1–3.ii.[19]68, C. & C. T. Elias col. **PT, 1♂ (ESALQ):** Brasil, Minas Gerais, Marliéria, Parque Florestal Rio Doce, 12.xii.[19]72, Grisi col.

Diagnose:

Paraphasma sp. nov. 1 pode ser diferenciado de *P. trianguliferum*, *P. umbretta* e *Paraphasma* sp. nov. 3 pelo cerco do macho com ápice espatulado (Figura 39B), pelo vômer mais longo que largo (Figura 39E), e pela placa subgenital masculina com margens posterolaterais formando um par de expansões aproximadamente triangulares e de aspecto maleável (Figura 39B–D: setas). A espécie apresenta morfologia externa muito semelhante a *P. conspersum*, *P. laterale*, *P. marginale*, *P. minus* e *Paraphasma* sp. nov. 2, podendo ser seguramente diferenciada destas espécies somente pela morfologia do órgão fático, que apresenta o esclerito do lobo ventral do tipo pequeno-simples (Figura 40, em verde), em vista dorsal oblongo (Figura 40B) e com duas protuberâncias arredondadas posicionadas lado a lado, projetadas uma em direção à outra [Figura 40B,C – diferente do esclerito do lobo ventral de *P. laterale* (Figura 11B,C), que também apresenta duas protuberâncias lado a lado, mas com a protuberância direita projetada anteriormente e a esquerda projetada posteriormente]. Outros caracteres que podem auxiliar na identificação de *Paraphasma* sp. nov. 1, embora não exclusivos da espécie, são a região apical do cerco do macho com a face interna côncava (Figura 39B – característica compartilhada somente com *P. laterale*) e, na fêmea, o órgão pré-opercular em forma de protuberância alongada (Figura 41G: OP) estendendo-se até a reentrância na região posterior do esternito VII.

Descrição do macho (Tabelas 22–24; Figuras 38–40):

Coloração (Figuras 38, 39). A análise de exemplares fixados e imagens de indivíduos vivos ou recém-coletados sugerem que a espécie exibe variação na coloração, podendo apresentar um padrão bastante críptico, com as faixas laterais (que percorrem cabeça, protórax, mesotórax e região costal das tégminas e das asas posteriores) amarelo-pálidas e o restante do corpo predominantemente marrom e laranja-pálido, ou um padrão razoavelmente vibrante, com as faixas laterais em tom mais vivo de amarelo e algumas regiões do corpo preto-brilhantes. Região ventral do corpo castanho-clara, com placa subgenital manchada de preto. Cabeça, pro- e mesonoto com linha dorsomediana amarela ou castanho-clara; pro- e mesonoto pretos ou marrons, com granulação ou manchas no mesmo tom da linha dorsomediana (Figura 38E). Pernas em tom variável de castanho ou pretas, normalmente mais escuras em direção ao ápice dos fêmures e tíbias. Exemplares preservados a seco mantêm o padrão de coloração, com um certo desbotamento.

Cabeça, asas e pernas. Cabeça (Figura 38D,E) como em *Paraphasma conspersum*. Tégminas (Figura 38D,E) com margem posterior suavemente arredondada e margem apical suavemente arredondadas ou fracamente acuminada; protuberância variável, podendo ser não-espiniforme, mas bastante proeminente, ou em forma de espinho fino e aguçado. Profêmur com carena anterodorsal pouco elevada.

Abdômen. Como em *Paraphasma conspersum*, exceto pela região apical do cerco com a face interna côncava e podendo ser mais arredondada em vista lateral (Figura 39B), e pelo vômer com ápice levemente deslocado para a direita (Figura 39E).

Órgão fállico (Figura 40). Esclerito dorsal (em vermelho na figura) mais largo do que longo, grosseiramente retangular em vista dorsal (Figura 40A); processo distal (ver *ped* na figura) curto e relativamente largo, direcionado para a esquerda em ângulo de aproximadamente 90° em relação ao eixo longitudinal do órgão (Figura 40A). Lobos dorsal e ventral (*LD*, *LV*) parcialmente unidos do lado esquerdo. Lobo dorsal formado por um tronco principal à direita que origina uma bolsa menor, larga e arredondada, dorsalmente à esquerda (ver *). Esclerito do lobo ventral do tipo pequeno-simples (em verde), cobrindo somente a região central da face interna do lobo; em vista dorsal oblongo, distintamente mais largo do que longo (Figura 40B); duas protuberâncias marcadamente arredondadas e projetadas uma em direção à outra (Figura 40B,C, em verde); protuberância direita maior e mais fortemente projetada que a esquerda (Figura 40C, em verde). Um dos apódemas da base (em azul) apresenta distinta expansão espatulada entendendo-se para o interior do lobo dorsal (Figura 40A,D,E).

Descrição da fêmea (Tabelas 22, 23; Figura 41):

Coloração. Como no macho, mas placa subgenital em tom variável de castanho, frequentemente mais clara que os esternitos anteriores.

Cabeça, asas e pernas. Como no macho, exceto pela asa posterior ligeiramente mais longa em relação ao corpo (atingindo o tergito VIII – Figura 41A–C) e profêmur com carena anterodorsal distintamente elevada na região mediana (Figura 41D).

Abdômen. Como em *Paraphasma conspersum*.

Descrição do ovo (Tabela 24; Figura 42):

Morfologia externa como em *Paraphasma laterale*, mas cápsula (ver *Ca* na figura) e opérculo (*Op*) mais densamente recobertos por cerdas, e placa micropilar (*PM*) ligeiramente mais arredondada. Placa micropilar interna não examinada. Ovo marrom-claro, com algumas áreas esparsas da cápsula mais escuras.

Distribuição (Figura 52):

Paraphasma sp. nov. 1 é conhecida somente de três localidades na Mata Atlântica, sendo duas no Espírito Santo (Santa Tereza e Reserva Biológica de Sooretama) e uma no leste de Minas Gerais (Marliéria).

Comentários:

O único ovo de *Paraphasma* sp. nov. 1 examinado (Figura 42) é bastante semelhante aos ovos de *Paraphasma laterale* (Figuras 13, 14), mas parece ter a placa micropilar externa (*PM*) ligeiramente mais arredondada. No entanto, foi observada certa variação na forma da placa micropilar dos ovos de *Paraphasma laterale* (mais de 50 ovos examinados), com a placa variando de relativamente alongada até quase tão arredondada quanto a do ovo de *Paraphasma* sp. nov. 1. Assim, é possível que também ocorra variação na forma da placa micropilar externa em *Paraphasma* sp. nov. 1, e consequentemente a placa mais arredondada não é aqui considerada um caráter diagnóstico do ovo dessa espécie.

Tabela 22. *Paraphasma* sp. nov. 1, medidas (comprimento em mm) do holótipo e de parátipos (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a medida pôde ser feita em somente um exemplar).

	♂ HT	♂ PT (n=3)	♀ PT (n=4)
Corpo	48,4	48,6–50,8	59,1–62,1
Antena	75,3	62,7–72,8	70,9–85,6
Cabeça	2,6	2,4–2,7	2,9–3,1
Pronoto	2,6	2,6–2,9	3,2–3,9
Mesonoto	4,2	4,5–4,9	4,9–5,7
Metanoto	5,9	5,9–6,1	7,9–8,4
Segmento mediano	2	1,9–2	2,4–2,5
Tégmina	3	3–3,3	4,1–4,2
Asa posterior	33,4	33,2–34,2	42,2–46,6
Profêmur	13,1	13–14,2	14,5–16
Protíbia	11,2	12–13,3	12,9–14,4
Mesofêmur	7,4	7,5–8	8,2–9
Mesotíbia	6,6	6,8–7,8	7,7–7,9
Metafêmur	11,4	12,1–13	12,4–14
Metatíbia	10	11–11,9	11,1–12,2
Abdômen (excluindo segmento mediano)	31,1	31,3–34,1	37,6–39,7
Tergito IX	1,4	1,4–1,6	2–2,3
Tergito X	1,1	0,9–1,2	1,5–1,9
Cerco	1,8	1,9–2	1,6–1,9
Vômer	1	0,9–1	–
Placa subgenital	2,8	2,6–3,1	5,8–6,3

Tabela 23. *Paraphasma* sp. nov. 1, proporções corpóreas do holótipo e de parátipos (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a proporção pôde ser calculada para somente um exemplar).

	♂ HT	♂ PT (n=3)	♀ PT (n=4)
Cabeça: comprimento/largura	1,1	1–1,1	1,1–1,2
Pronoto: comprimento/largura	1,7	1,7–1,8	1,8–2,1
Mesonoto: comprimento/largura	2,7	2,8–2,9	2,8–3,2
Tégmina (região anal): comprimento/largura	2,5	2,4–2,5	2,7–2,9
Comprimento protíbia/protarso	1,9	1,8–2	2,1–2,3
Comprimento mesotíbia/ mesotarso	1,7	1,5–1,8	1,8–2
Comprimento metatíbia/ metatarso	1,7	1,7	1,9–2,1
Tergito X: comprimento/largura	0,7	0,6–0,7	1–1,5
Vômer: comprimento/largura	1,1	1–1,1	–

Tabela 24. *Paraphasma* sp. nov. 1, medidas do ovo (em mm; n=1).

Comprimento da cápsula	2,5
Largura da cápsula	1,6
Altura da cápsula	1,7
Largura do opérculo	1,1
Altura do opérculo	1,4
Comprimento da placa micropilar	0,7
Largura da placa micropilar	0,5

***Paraphasma* sp. nov. 2**

(Tabelas 25, 26; Figuras 43–46)

>> **HT, ♂ (MZUSP # 154):** Brasil, Amazonas, xii.1961, Itacoatiara [Figura 43]; **PT, 1♂ (MZUSP # 147), 1♀ (MZUSP # 146):** Brasil, Amazonas, Itacoatiara, vii.1961, Dirings col.; **PT, 2♂ (MZUSP # 999, 1000):** Brasil, Amazonas, Itacoatiara, x.1961.; **1♀ (MZUSP # 153):** Brasil, Amazonas, Itacoatiara, xii.1961, Dirings col. [Figura 46]; **PT, 2♂ (MZUSP # 370, 371), 2♀ (MZUSP # 372, 373):** Brasil, Amazonas, Itacoatiara, i.1962.; **PT, 1♀ (MZUSP # 360):** Brasil, Amazonas, Itacoatiara, iv.1964.; **PT, 1♂ (MZUSP # 1001):** Brasil, Amazonas, Itacoatiara, x.1964.; **PT, 1♂ (MZUSP # 369), 4♀ (MZUSP # 365, 366, 367, 368):** Brasil, Amazonas, Itacoatiara; **PT, 1♂ (NHMW # 16.550):** Alto Amazonas, Staudinger, Coll. Br.v.W.

Diagnose:

Paraphasma sp. nov. 2 pode ser diferenciado de *P. trianguliferum*, *P. umbretta* e *Paraphasma* sp. nov. 3 pelo cerco do macho com ápice espatulado (Figura 44A–D), pelo vômer distintamente mais longo que largo (Figura 44E), e pela placa subgenital masculina com margens posterolaterais formando um par de expansões aproximadamente triangulares e de aspecto maleável (Figura 44B–D: setas). A espécie apresenta morfologia externa muito semelhante a *P. conspersum*, *P. laterale*, *P. marginale*, *P. minus* e *Paraphasma* sp. nov. 1, podendo ser seguramente diferenciada destas espécies somente pela morfologia do esclerito do lobo ventral do órgão fállico (Figura 45, em verde), que é do tipo grande, em vista dorsal grosseiramente semicircular (Figura 45B), e possui apenas a protuberância basal esquerda (distintamente dividida em duas, com a região anterior maior e aproximadamente lamelar e a região posterior pequena e arredondada – Figura 45: *pbe*). Outros caracteres que podem auxiliar na identificação de *Paraphasma* sp. nov. 2, embora não exclusivos da espécie, são: tamanho relativamente pequeno para o gênero (comprimento corpóreo: ♂ < 48 mm; ♀ < 59 mm); protuberância da tégmina em forma de espinho fino e aguçado (Figuras 43E, 46D); na fêmea, órgão pré-opercular em forma de protuberância alongada estendendo-se até a reentrância na região posterior do esternito VII.

Descrição do macho (Tabelas 25, 26; Figuras 43–45):

Coloração (Figuras 43, 44). Não foram examinados exemplares vivos. Exemplares fixados com as faixas laterais (percorrendo a cabeça, protórax, mesotórax e região costal das tégminas e das asas posteriores) em tom pálido amarelado ou esverdeado, e o restante do

corpo predominantemente castanho, acinzentado ou preto. Região ventral do corpo castanha, com a placa subgenital manchada de preto. Cabeça dorsalmente preta com linhas longitudinais amarelo-pálidas. Pro- e mesonoto castanho-escuros ou pretos com granulação relativamente densa amarelo-pálida e com linha dorsomediana no mesmo tom de amarelo. Região anal das tégminas e região costal das asas posteriores castanhas com venação amarelo-pálida. Pernas castanhas, esverdeadas ou amareladas, normalmente com a região apical dos fêmures e tíbias castanho-escura ou preta.

Cabeça, asas e pernas. Cabeça, asas posteriores e pernas como em *Paraphasma conspersum*. Tégminas (Figura 43D,E) com margem posterior suavemente arredondada e margem apical suavemente arredondada ou fracamente acuminada; protuberância em forma de espinho fino e aguçado, frequentemente amassado ou quebrado nos exemplares preservados.

Abdômen. Como em *Paraphasma conspersum*, exceto pelo vômer com a região basal mais estreita (Figura 44E).

Órgão fático (Figura 45). Esclerito dorsal (em vermelho na figura) grosseiramente retangular em vista dorsal, mais largo do que longo (Figura 45A); processo distal (ver *ped* na figura) curto e largo, direcionado para a esquerda em ângulo de aproximadamente 90° em relação ao eixo longitudinal do órgão (Figura 45A). Lobos dorsal e ventral (*LD*, *LV*) parcialmente unidos do lado esquerdo (comparar Figuras 45D e 45E). Lobo dorsal formado por um tronco principal à direita que origina uma bolsa menor, larga e arredondada, dorsalmente à esquerda (ver *). Esclerito do lobo ventral do tipo grande (em verde), cobrindo toda a face interna do lobo ventral e estendendo-se distintamente para a face externa ao longo da margem posterior do lobo; em vista dorsal grosseiramente semicircular, com a margem posterior arredondada (Figura 45B); somente protuberâncias basal esquerda presente (*pbe*), distintamente dividida em duas, sendo a sua região anterior maior e aproximadamente lamelar e a região posterior pequena e arredondada; regiões direita e central do esclerito desprovidas de protuberâncias. Um dos apódemas da base (em azul) com distinta expansão espatulada entendendo-se para o interior do lobo dorsal (Figura 45A,D,E).

Descrição da fêmea (Tabelas 25, 26; Figura 46):

Coloração. Como no macho, mas região posterior do esternito VII manchada de preto e placa subgenital com região anterior manchada de preto e região posterior castanho-clara ou esverdeada.

Cabeça, asas e pernas. Como no macho, exceto pela asa posterior ligeiramente mais longa em relação ao corpo (atingindo o tergito VIII – Figura 46A–C) e profêmur com carena anterodorsal distintamente elevada na região mediana.

Abdômen. Como em *Paraphasma conspersum*.

Ovo não examinado.

Distribuição (Figura 53):

A espécie é conhecida somente de Itacoatiara, no leste do Amazonas, além de um exemplar no NHMW da localidade “Alto Amazonas”. Esta última localidade pode se tratar da região de Itacoatiara, mas há também a possibilidade de que se refira ao Rio Solimões (ver *Paraphasma minus*: “Distribuição” e “Comentários”), o que corresponderia a um registro mais a oeste para a espécie.

Comentários:

Além do material disponível na coleção do MZUSP (localidade: Amazonas, Itacoatiara), um macho do NHMW (localidade: “Alto Amazonas”) foi identificado como *Paraphasma* sp. nov. 2 por meio de estudo do órgão fállico. Esse macho faz parte de uma série de exemplares de diversas localidades identificados por Brunner von Wattenwyl e Redtenbacher como *Paraphasma fasciatum* – aqui considerado *nomen dubium* (ver “Discussão” da Parte II).

Algumas características mencionadas para *Paraphasma* sp. nov. 2 podem ser melhor visualizadas nas figuras de outras espécies de *Paraphasma*. Para a tégmina com protuberância espiniforme, ver as Figura 27C (*P. minus*) e 41D (*Paraphasma* sp. nov. 1); para o profêmur da fêmea com carena anterodorsal distintamente elevada na região mediana, ver seta na Figura 20D (*P. marginale*); para o órgão pré-opercular, ver OP na Figura 41G (*Paraphasma* sp. nov. 1).

Tabela 25. *Paraphasma* sp. nov. 2, medidas (comprimento em mm) do holótipo e de parátipos (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a medida pôde ser feita em somente um exemplar).

	♂ HT	♂ PT (n=3)	♀ PT (n=4)
Corpo	46,6	44,7–47,9	57,1–58
Antena	67,5	56,1–59,7	70,7–74,8
Cabeça	2,5	2,4–2,5	3,2–3,4
Pronoto	2,4	2,4–2,6	3–3,2
Mesonoto	4	3,9–4	4,8–5,1
Metanoto	5,2	5,5–5,8	7–8
Segmento mediano	1,8	1,8–1,9	2,4–2,5
Tégmina	2,6	2,6–2,7	4–4,1
Asa posterior	30,4	29,5–31,7	40,8–41,3
Profêmur	13	11–12	12,9–14
Protíbia	11	9,8–10,5	11,4–13
Mesofêmur	7,8	6,6–7,3	8,2–8,3
Mesotíbia	7,1	5,7–6,2	7,1–7,7
Metafêmur	11,2	10–11,1	12–12,4
Metatíbia	9,9	9,4–10,3	10,5–11,4
Abdômen (excluindo segmento mediano)	28,7	28,2–31,5	35,9–36,7
Tergito IX	1,4	1,4–1,8	1,7–2
Tergito X	0,9	1–1,2	1,1–1,4
Cerco	1,6	1,6–1,8	1,4–1,5
Vômer	1,3	1,3–1,4	–
Placa subgenital	3	2,9–3	5,8–6,7

Tabela 26. *Paraphasma* sp. nov. 2, proporções corpóreas do holótipo e de parátipos (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a proporção pôde ser calculada para somente um exemplar).

	♂ HT	♂ PT (n=3)	♀ PT (n=4)
Cabeça: comprimento/largura	1,3	1,1–1,2	1,1
Pronoto: comprimento/largura	1,6	1,6–1,7	1,6–1,7
Mesonoto: comprimento/largura	2,9	2,6–2,8	2,5–2,9
Tégmina (região anal): comprimento/largura	2,2	2,2	2,6
Comprimento protíbia/protarso	2	1,9–2	2–2,3
Comprimento mesotíbia/ mesotarso	1,9	1,7–1,8	1,8–1,9
Comprimento metatíbia/ metatarso	2,2	1,9–2	1,8–1,9
Tergito X: comprimento/largura	0,6	0,7–0,8	0,8–1
Vômer: comprimento/largura	1,5	1,5	–

***Paraphasma* sp. nov. 3**

(Tabelas 27–29; Figuras 47–51)

>> HT, ♂ (NHMUK # 012502938): Ecuador, Napo Province, Coca, ii.1982, G. Onore, jungle vegetation [Figura 47]; PT, 4♀ (NHMUK # 012502931, 012502932, 012502933, 012502935), 1 ovo: *mesmos dados que o holótipo* [Figura 50]; PT, 3♀ (NHMUK # 012502934, 012502936, 012502937): Ecuador, Napo Province, Coca, iv.1982, G. Onore, jungle vegetation; PT, 1♂ (INPA): Brasil, Amazonas, Benjamin Constant, Nova Aliança, 04°15'20"S, 69°20'42"W, iv.2004, Coleta manual, Xavier F°, F. F. col.

Diagnose:

O macho de *Paraphasma* sp. nov. 3 pode ser facilmente identificado por sua morfologia da terminália (Figura 48), exclusiva entre os representantes do gênero, com os tergitos VIII–X de largura semelhante (Figura 48A), presença de um par de projeções espiniformes conspícuas, direcionadas ventralmente, nas regiões posterolaterais do tergito X (Figura 48B–D: setas), cercos fortemente curvados para dentro e com ápice acuminado (Figura 48C,D: *Ce*), e placa subgenital com margem posterior acuminada (Figura 48B,C: *PSp*). A fêmea pode ser diferenciada pela ausência de reentrância arredondada na margem posterior do esternito VII e pelo órgão pré-opercular um pouco mais desenvolvido que nas demais espécies de *Paraphasma*, em forma de protuberância longitudinal bastante

pronunciada e de ápice rombo (Figura 50G,H: *OP*), eventualmente ultrapassando a margem posterior do esternito VII. Por fim, outras características, embora menos específicas, podem auxiliar na identificação de *Paraphasma* sp. nov. 3, como a tégmina relativamente arredondada (Figura 47E) e a coloração do corpo (com as faixas laterais claras típicas da maioria das espécies de *Paraphasma*) mantendo tons consideravelmente vivos nos exemplares fixados (Figuras 47, 50), com destaque para as pernas escuras e brilhantes, manchadas de amarelo-pálido (especialmente no profêmur).

Descrição do macho (Tabelas 27, 28; Figuras 47–49):

Coloração. Indivíduos fixados mantêm cores relativamente vivas, sugerindo um padrão vibrante para exemplares em vida. Corpo predominantemente preto ou marrom escuro, com faixas laterais amarelo-pálidas (provavelmente em tom brilhante no animal vivo) estendendo-se ao longo da cabeça, pro- e mesotórax e região costal das tégminas e das asas posteriores. Linha longitudinal dorsomediana bastante conspicua, no mesmo tom de amarelo, estendendo-se ao longo da cabeça, pro- e mesotórax (Figura 47D); pro- e mesotórax com diversas manchas difusas no mesmo tom. Pernas em tom brilhante de preto ou marrom-escuro com manchas amarelo-pálidas; profêmur mais densamente manchado (Figura 47D). Regiões de transição fêmur-tíbia e tíbia-tarso, bem como região apical dos tarsos e garras tarsais, no mesmo tom de amarelo.

Cabeça, asas e pernas. Cabeça (Figura 47D) ligeiramente alongada, subretangular em vista dorsal; vértice levemente convexo; olhos compostos ligeiramente alongados em vista lateral. Tégmina (Figura 47E) com margem posterior arredondada e margem apical relativamente truncada, mas levemente acuminada na região de transição com a margem posterior; protuberância bastante pronunciada, variando de romba e não-espiniforme a um espinho curto e pouco aguçado. Asa posterior estendendo-se até o tergito VII (Figura 47A,B). Profêmur com carena anterodorsal moderadamente elevada.

Abdômen. Desprovido de carenas. Tergitos VIII, IX e X mais largos que os anteriores e de largura semelhante entre si (Figura 48A). Tergitos IX e X fortemente convexos. Tergito X distintamente mais largo do que longo; margem posterior truncada em vista dorsal (Figura 48A); regiões posterolaterais arredondadas e projetando-se em direção ventral, originando na região voltada ventralmente um par de projeções espiniformes robustas e pouco aguçados, posicionadas próximo à base dos cercos (Figura 48B–D: setas). Placas dentadas (Figura 48D: *PD*) com aproximadamente 15 dentes diminutos cada uma, distribuídos de forma relativamente uniforme pela margem posterior do tergito X. Cercos (Figura 48B–D: *Ce*)

ligeiramente mais longos que o tergito X; fortemente curvados para dentro, cilíndricos, afinando na região apical; ápice acuminado. Vômer subtriangular, aproximadamente simétrico, com ápice simples; aproximadamente tão largo quanto longo; região basal bastante ampla, estreitando-se de forma relativamente contínua em direção ao ápice (Figura 48E). Placa subgenital (Figura 48B,C: *PSa*, *PSp*) aproximadamente 3x mais longa que esternito VIII; margem posterior distintamente acuminada.

Órgão fálico (Figura 49). Esclerito dorsal (em vermelho na figura) mais largo do que longo, grosseiramente em forma de X em vista dorsal; processo distal (ver *ped* na figura) alongado e estreito, direcionado posteriormente e para a esquerda, aproximadamente em ângulo de 45° com o eixo longitudinal do órgão (Figura 49A); região distal direita do esclerito também formando um processo, de tamanho e forma semelhantes ao processo distal, estendendo-se posteriormente e para a direita (Figura 49A,E). Lobos dorsal e ventral (*LD*, *LV*) parcialmente unidos do lado esquerdo. Lobo dorsal formado por uma bolsa maior, à esquerda e mais dorsal, e uma menor, à direita e mais ventral (ver *). Esclerito do lobo ventral do tipo pequeno-duplo (em verde), composto por duas regiões pequenas, inteiramente separadas e restritas à face interna do lobo ventral, estando a menor posicionada mais basalmente e à esquerda, e a maior mais distalmente e à direita; cada região com uma protuberância arredondada. Apódemas da base (em azul) com duas expansões espatuladas entendendo-se para o interior do lobo dorsal (Figura 49D).

Descrição da fêmea (Tabelas 27, 28; Figura 50):

Coloração. Como no macho.

Cabeça, asas e pernas. Como no macho, exceto pela asa posterior ligeiramente mais longa em relação ao corpo (atingindo o tergito VIII – Figura 50A,B).

Abdômen. Tergito X levemente carenado longitudinalmente. Esternito VII sem reentrância arredondada na margem posterior; órgão pré-opercular bastante desenvolvido, em forma de protuberância longitudinal de aspecto brilhante e ápice rombo (Figura 50G,H), em alguns exemplares ultrapassando a margem posterior do esternito VII. Cercos ultrapassando levemente a margem posterior do tergito X (Figura 50F–H: *Ce*).

Descrição do ovo (Tabela 29; Figura 51):

Cápsula (ver *Ca* na figura) alongada, aproximadamente em forma de barril; levemente mais alta do que larga; mais larga e alta na região mediana, estreitando-se levemente em direção à região polar e à região do opérculo; aproximadamente chata na região polar. Cápsula

com um par de faixas paralelas de cerdas relativamente grossas estendendo-se da margem do opérculo à região polar, tangenciando a placa micropilar; com um par de faixas semelhantes estendendo-se na face ventral da cápsula, porém com as faixas convergindo e unindo-se um pouco anteriormente à região polar; cerdas do mesmo tipo concentradas ao redor do opérculo e na região polar; demais regiões da cápsula apenas com algumas cerdas esparsas. Opérculo (*Op*) levemente mais alto do que largo; com dois círculos concêntricos de cerdas, sendo o mais externo formado por cerdas grossas e longas (maiores que as da cápsula), e o mais interno, pequeno e próximo ao centro, por aproximadamente 10 cerdas diminutas (menores que as da cápsula). Placa micropilar (*PM*) oval, alongada, lisa, localizada na região mediana da cápsula; linha mediana externa de difícil visualização. Placa micropilar interna não examinada. Ovo marrom-escuro, exceto pelas faixas longitudinais de cerdas nas regiões dorsal e ventral da cápsula, de coloração marrom-clara.

Distribuição (Figura 53):

A espécie é conhecida somente de duas localidades. O material do NHMUK (holótipo e parátipos) é proveniente da Província de Napo, Equador, e o macho do INPA (parátipo) da região de Benjamin Constant, oeste do Amazonas, Brasil, próxima à tríplice fronteira com Peru e Colômbia.

Tabela 27. *Paraphasma* sp. nov. 3, medidas (comprimento em mm) do holótipo e de parátipos (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a medida pôde ser feita em somente um exemplar).

	♂ HT	♂ PT (n=1)	♀ PT (n=4)
Corpo	44,4	45	62,7–66,7
Antena	–	68,1	> 73
Cabeça	2,2	2,2	3,4–3,5
Pronoto	2,5	2,5	3,4–3,6
Mesonoto	4,1	4,2	4,8–5,4
Metanoto	4,8	5,8	8,5–9
Segmento mediano	1,5	2	2,1–2,9
Tégmina	2,9	3,1	4,4–5
Asa posterior	29,9	30,6	48,5–51,1
Profêmur	13,6	–	15,4–16,6
Protíbia	12	–	14,3–15,7
Mesofêmur	8,2	8,3	9,7–10,6
Mesotíbia	7,5	7	8,4–9
Metafêmur	11,6	11,5	13,8–15
Metatíbia	11,3	10,7	12,5–13,9
Abdômen (excluindo segmento mediano)	28,1	28,1	39,5–41,5
Tergito IX	1,9	1,9	2–2,5
Tergito X	1,2	1,1	1,3–1,8
Cerco	1,4	1,4	1,8–2
Vômer	1,3	0,9	–
Placa subgenital	2,9	3,3	5,8–6,1

Tabela 28. *Paraphasma* sp. nov. 3, proporções corpóreas do holótipo e de parátipos (dadas como o intervalo entre o maior e o menor valor obtidos, exceto quando não houve variação ou a proporção pôde ser calculada para somente um exemplar).

	♂ HT	♂ PT (n=1)	♀ PT (n=4)
Cabeça: comprimento/largura	1,1	1	1–1,2
Pronoto: comprimento/largura	1,9	1,6	1,6–1,8
Mesonoto: comprimento/largura	4,1	3,1	2,4–3,3
Tégmina (região anal): comprimento/largura	2,2	2,6	2–2,2
Comprimento protíbia/protarso	2	–	1,9–2,1
Comprimento mesotíbia/ mesotarso	1,5	1,7	1,7–1,8
Comprimento metatíbia/ metatarso	1,8	1,8	1,7–2
Tergito X: comprimento/largura	0,5	0,4	0,8–1,2
Vômer: comprimento/largura	1	0,8	–

Tabela 29. *Paraphasma* sp. nov. 3, medidas do ovo (em mm; n=1).

Comprimento da cápsula	3,4
Largura da cápsula	1,5
Altura da cápsula	1,6
Largura do opérculo	1
Altura do opérculo	1,2
Comprimento da placa micropilar	0,9
Largura da placa micropilar	0,4

Distâncias genéticas: contribuições para a revisão taxonômica

Das 11 amostras para as quais foi realizado sequenciamento genético, oito foram de indivíduos identificados previamente através do estudo morfológico (três exemplares de *Paraphasma laterale* e um de cada espécie: *P. conspersum*, *P. marginale*, *P. minus*, *P. umbretta*, *Paraphasma* sp. nov. 1), e três de fêmeas que não puderam ser identificadas com base na morfologia [provenientes de duas localidades das quais não foram obtidos machos – Delfinópolis (MG) e Parque Nacional do Pau Brasil (BA)]. A Tabela 30 corresponde à matriz de distâncias-p entre as 11 amostras.

As distâncias-p entre as oito amostras previamente identificadas foram condizentes com a delimitação de espécies realizada no estudo morfológico. Enquanto distâncias muito baixas ($\leq 0,02$) foram verificadas entre as três amostras de *P. laterale*, distâncias mais altas ($> 0,06$) foram verificadas para todas as combinações possíveis entre amostras de espécies diferentes. Nas comparações entre espécies diferentes, as amostras de *P. conspersum*, *P. laterale* e *Paraphasma* sp. nov. 1 apresentaram distâncias não tão altas entre si (0,069–0,085), e as de *P. marginale*, *P. minus* e *P. umbretta* apresentaram distâncias mais altas ($> 0,1$) em relação a todas as demais espécies (a distância entre as amostras previamente identificadas de *P. marginale* e *P. umbretta* correspondeu ao valor mais alto da matriz: 0,175).

A análise das distâncias-p possibilitou a identificação das fêmeas de Delfinópolis (MG) (amostras MZUSP # 757 e 772) como *P. marginale*, o que já era suspeitado por serem provenientes de uma região de Cerrado (em área de transição com a Mata Atlântica) e por algumas características morfológicas dos exemplares (coloração críptica e tégmina relativamente alongada e sem espinho). Ambas as amostras apresentaram distâncias muito baixas ($< 0,01$) em relação à amostra previamente identificada como *P. marginale* (localidade: Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO), e distâncias superiores a 0,1 em relação a todas as demais amostras. A distância entre as duas amostras de Delfinópolis (MG) correspondeu ao menor valor da matriz (única distância inferior a 0,001), o que condiz com o fato de se tratarem das duas únicas amostras provenientes de uma mesma localidade.

Por fim, as distâncias-p obtidas para a fêmea do Parque Nacional do Pau Brasil (BA) (amostra MZUSP # 800) trouxeram um resultado inesperado. Essa amostra apresentou distância muito baixa (0,001) em relação à amostra previamente identificada como *P. conspersum* (Altamira, PA), e distâncias mais altas ($> 0,07$) em relação a todas as demais. Tais valores sugerem que essa fêmea, coletada na Mata Atlântica do sul da Bahia, corresponda a um exemplar de *P. conspersum* – o que parece pouco provável considerando-se a distribuição

restrita ao leste da Amazônia verificada para essa espécie (Figura 53). De fato, levando-se em conta fatores como proximidade geográfica e bioma de ocorrência, seria mais esperado que a fêmea MZUSP # 800 pertencesse a *Paraphasma* sp. nov. 1, espécie conhecida da Mata Atlântica do Espírito Santo e leste de Minas Gerais (vale mencionar que a distância-p obtida entre essa fêmea e a amostra de *Paraphasma* sp. nov. 1 foi relativamente baixa: 0,076). Além disso, apesar do potencial bastante limitado da morfologia da fêmea para a diferenciação entre espécies de *Paraphasma*, é digno de nota que a fêmea MZUSP # 800 não apresenta a protuberância da tégmina formando um espinho distinto, ao contrário do que foi observado em todos os exemplares de *P. conspersum*.

Uma vez que seria questionável propor a ocorrência de *P. conspersum* em um local muito distante dos demais registros da espécie, e em um bioma distinto, com base apenas na semelhança de um trecho do COI entre dois exemplares, optou-se pela decisão mais cautelosa de não se atribuir uma identificação à fêmea MZUSP # 800. A dúvida na identificação dessa fêmea do sul da Bahia, no entanto, chama atenção para a falta de amostragem de *Paraphasma* na região Nordeste. A obtenção de mais exemplares dessa região – em especial da Mata Atlântica de outros estados – poderia auxiliar na elucidação de questões relacionadas à distribuição geográfica de *P. conspersum* e à possível ocorrência de outras espécies do gênero na região.

Tabela 30. Matriz de distâncias-p de um trecho do gene COI sequenciado para 11 amostras. As amostras de exemplares identificados previamente (através do estudo morfológico) são indicadas pelo nome da espécie (*P. cons.* = *Paraphasma conspersum*; *P. lat.* = *Paraphasma laterale*; *P. mar.* = *Paraphasma marginale*; *P. min.* = *Paraphasma minus*; *P. umb.* = *Paraphasma umbretta*; *P. sp.n. 1* = *Paraphasma* sp. nov. 1). As amostras de exemplares cuja identificação não foi possível pelo estudo morfológico são referidas como “*Indet.*” (= espécie indeterminada). São mostrados também os números de tombo dos exemplares (“MPEG” refere-se ao exemplar MPEG # 19000294).

	<i>P. cons.</i> MPEG	<i>P. lat.</i> MZUSP 611	<i>P. lat.</i> MZUSP 856	<i>P. lat.</i> MZUSP 872	<i>P. mar.</i> MZUSP 758	<i>P. min.</i> MZUSP 287	<i>P. umb.</i> MZUSP 546	<i>P. sp.n. 1</i> MZUSP 294	<i>Indet.</i> MZUSP 757	<i>Indet.</i> MZUSP 772
<i>P. cons.</i> MPEG										
<i>P. lat.</i> MZUSP 611	0,075									
<i>P. lat.</i> MZUSP 856	0,078	0,017								
<i>P. lat.</i> MZUSP 872	0,075	0,020	0,020							
<i>P. mar.</i> MZUSP 758	0,134	0,147	0,145	0,151						
<i>P. min.</i> MZUSP 287	0,133	0,147	0,142	0,144	0,105					
<i>P. umb.</i> MZUSP 546	0,149	0,152	0,146	0,146	0,175	0,169				
<i>P. sp.n. 1</i> MZUSP 294	0,069	0,082	0,083	0,085	0,126	0,124	0,159			
<i>Indet.</i> MZUSP 757	0,131	0,143	0,140	0,144	0,009	0,105	0,173	0,126		
<i>Indet.</i> MZUSP 772	0,131	0,143	0,141	0,149	0,009	0,105	0,174	0,124	< 0,001	
<i>Indet.</i> MZUSP 800	0,001	0,079	0,090	0,081	0,137	0,133	0,149	0,076	0,131	0,135

Notas sobre a biologia de *Paraphasma*

Em comparação com a maioria dos Phasmatodea, os bichos-paus do gênero *Paraphasma* são bons voadores, muitas vezes utilizando o voo como estratégia de fuga e com certa frequência sendo vistos voando em ambiente natural. Representantes do gênero foram encontrados em campo tanto durante o dia quanto à noite, ativos em ambos os períodos; em algumas ocasiões observou-se um número considerável de indivíduos (*i.e.*, 5–10), de ambos os sexos e bastante ativos, em uma área relativamente pequena (< 50 m²).

Tais situações de maior concentração de *Paraphasma* normalmente foram observadas em locais com grande abundância de plantas da tribo Bignonieae (Bignoniaceae), um grupo de lianas neotropicais (Lohmann 2006). De fato, quatro espécies dessa tribo (*Dolichandra unguis-cati* (L.), *Pyrostegia venusta* (Ker Gawl.), *Amphilophium* sp. e *Anemopaegma* sp.) foram utilizadas com sucesso para manutenção e reprodução de *Paraphasma laterale* e *P. marginale* em cativeiro. Além disso, algumas espécies arbóreas pertencentes a outras tribos de Bignoniaceae (*Jacaranda mimosifolia* D. Don, *J. puberula* Cham. e *Handroanthus* spp.) também foram mencionadas como podendo ser utilizadas para alimentação de *P. laterale* em cativeiro (P. A. Neves, comunicação pessoal). Outra espécie de Bignoniaceae, *Tecoma stans* (L.) (tribo Tecomeae), nativa da América do Norte e frequentemente utilizada para arborização urbana no Brasil, foi empregada com pouco sucesso na alimentação de *P. laterale*, permitindo que adultos sobrevivessem por um período de apenas alguns dias em cativeiro. Diversas outras plantas, algumas das quais comumente usadas para manutenção de outros gêneros de Phasmatodea em cativeiro, foram oferecidas sem nenhum sucesso para *P. laterale*. Entre as plantas testadas estão *Psidium guajava* L. e *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae), representantes dos gêneros *Malvaviscus* (Malvaceae), *Plantago* (Plantaginaceae), *Rubus* (Rosaceae) e *Tibouchina* (Melastomataceae), das famílias Piperaceae, Araceae e Arecaceae, além de pteridófitas variadas.

Fêmeas de *Paraphasma laterale* e *P. marginale* mantidas em cativeiro produziram aproximadamente dois ovos por dia, que eram derrubados pela fêmea no substrato. De um conjunto de 15 ovos de *P. laterale* (origem: Jardim Alviverde, São Paulo, SP) mantidos para eclosão, após 110–130 dias eclodiram 12 ninfas (taxa de eclosão = 80%). Entretanto, ovos da mesma espécie, produzidos por fêmeas de outra localidade (Bertioga, SP), levaram em torno de 180 dias para a eclosão e tiveram uma taxa de eclosão de aproximadamente 60% (25 ninfas eclodiram de um conjunto de 42 ovos) (P. A. Neves, comunicação pessoal).

Discussão

Morfologia externa e do ovo:

Como já mencionado, das nove espécies de *Paraphasma*, seis (*P. conspersum*, *P. laterale*, *P. marginale*, *P. minus*, *Paraphasma* sp. nov. 1 e *Paraphasma* sp. nov. 2) apresentam morfologia externa muito homogênea, sendo normalmente pouco confiável a identificação das espécies sem análise do órgão fático. Ainda assim, como indicado nas diagnoses aqui fornecidas, algumas características de morfologia externa podem auxiliar na diferenciação entre essas seis espécies, tais como: forma da tégmina (tende a ser mais alongada em *P. marginale*); presença ou ausência de espinho na tégmina (protuberância da tégmina espiniforme em todos os exemplares estudados de *P. conspersum* e *Paraphasma* sp. nov. 2; nunca espiniforme em *P. marginale*); presença ou ausência de concavidade interna na região apical do cerco do macho (presente em *P. laterale* e *Paraphasma* sp. nov. 1; ausente nas demais); coloração dos exemplares em vida (parece ser sempre vibrante em *P. laterale* e críptica em *P. marginale*); tamanho corpóreo pequeno em *P. conspersum*, *Paraphasma* sp. nov. 2 e, principalmente, *P. minus*.

Também foram notadas algumas diferenças na forma do vômer entre essas seis espécies, como pode ser percebido comparando-se as Figuras 4E, 10F, 18E, 25E, 39E e 44E. No entanto, essa estrutura parece sofrer certa variação de forma entre exemplares da mesma espécie, o que foi observado mais claramente em *P. laterale* (espécie cujo número de machos examinados foi o maior), para a qual foram feitas duas ilustrações de vômer (Figura 10F) representando aproximadamente os dois extremos de um gradiente de variação de forma (mais especificamente, variação entre um estreitamento muito ou pouco abrupto entre as regiões basal e apical do vômer). Variações semelhantes, ainda que mais leves, também foram notadas em outras espécies, de forma que a ilustração do vômer fornecida para cada espécie representa uma tendência geral entre os machos analisados (que, normalmente, foram em número relativamente pequeno, inferior a cinco no caso de *P. minus* e de *Paraphasma* sp. nov. 1). Por essas razões, a forma do vômer, embora apresentando diferenças consideráveis entre as espécies a julgar pelas ilustrações aqui apresentadas, não é sugerida como uma característica confiável para diferenciação entre as seis espécies mais semelhantes de *Paraphasma*.

As informações disponíveis na literatura a respeito do ovo de *Paraphasma* limitavam-se às ilustrações muito simples e descrições generalizadas (sem que a espécie fosse identificada) apresentadas por Clark Sellick (1997) e Zompro (2004b). Com o presente

estudo, no entanto, a morfologia do ovo passa a ser um aspecto bem conhecido de *Paraphasma*, uma vez que são descritos os ovos de *P. conspersum*, *P. laterale*, *P. marginale*, *P. umbretta*, *Paraphasma* sp. nov. 1 e *Paraphasma* sp. nov. 3. Os ovos das outras três espécies do gênero – *P. minus*, *P. trianguliferum* e *Paraphasma* sp. nov. 2 – permanecem não descritos (ainda que Jourdan *et al.* 2014 tenham mencionado a existência de ovos de *P. trianguliferum* no material da Guiana Francesa que examinaram).

Características gerais do ovo de *Paraphasma* incluem: cápsula aproximadamente cilíndrica, relativamente alongada e recoberta por cerdas; opérculo também cerdoso, não ornamentado, levemente oval e disposto em ângulo reto em relação à cápsula; e placa micropilar oval, alongada e localizada medianamente na cápsula. Das seis espécies cujos ovos foram aqui descritos, *Paraphasma* sp. nov. 3 é certamente a que possui o ovo com morfologia mais particular (Figura 51), diferindo de todos os demais pela cápsula distintamente mais esguia, pela presença de cerdas mais longas na cápsula e no opérculo, e pelo padrão característico da cápsula com faixas longitudinais de coloração mais clara. Já as outras cinco espécies – *P. conspersum*, *P. laterale*, *P. marginale*, *P. umbretta* e *Paraphasma* sp. nov. 1 – apresentam morfologia do ovo muito semelhante, apenas com leves diferenças relacionadas a coloração, grau de alongamento da placa micropilar e densidade das cerdas. Porém, para as duas espécies cujo material examinado incluía um número grande de ovos (*P. laterale* e *P. marginale*), foram notadas variações intraespecíficas consideráveis na coloração e grau de alongamento da placa micropilar.

Distribuição geográfica das espécies:

As Figuras 52 e 53 ilustram a distribuição geográfica conhecida para as nove espécies de *Paraphasma*. Não estão incluídas nesses mapas localidades para as quais os exemplares não puderam ser identificados a nível de espécie, que é o caso do material examinado dos estados da Bahia, Rio Grande do Norte e Tocantins (por estarem disponíveis somente fêmeas, ou somente machos sem a região final do abdômen, ou ainda no caso de alguns machos de instituições europeias cujo órgão fálco não pôde ser dissecado). Para outros dez estados brasileiros, no entanto, a ocorrência de *Paraphasma* de fato não foi confirmada (a saber, Acre, Roraima, Amapá, Piauí, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe e Rio Grande do Sul), mas é muito provável que essa ausência de registros seja consequência da falta de amostragem de Phasmatodea nessas áreas. A representatividade da região Nordeste foi especialmente baixa no material analisado durante este estudo, não podendo ser descartada a possibilidade da existência de espécies ainda não descritas de *Paraphasma* na região.

As espécies de *Paraphasma* apresentam pouca ou nenhuma sobreposição entre suas áreas de ocorrência conhecidas, com a única exceção de *Paraphasma umbretta*, cujos registros sugerem uma distribuição ampla por toda a região central, norte e oeste da Amazônia brasileira, bem como na Amazônia da Colômbia, Suriname, Guiana Francesa, Venezuela e Guiana (ocorrência ainda não confirmada nestes dois últimos países) (Figura 53). A distribuição de *P. umbretta*, portanto, sobrepõe-se, ao menos parcialmente, à de todas as demais espécies amazônicas do gênero, à exceção de *Paraphasma* sp. nov. 3 – embora seja possível que ainda venha a ser registrada uma sobreposição entre as áreas de ocorrência dessas duas espécies. Excetuando-se *P. umbretta*, o outro único caso de sobreposição de distribuições geográficas parece ocorrer entre *P. minus* e *Paraphasma* sp. nov. 2 (Figura 53), uma vez que a única localidade de ocorrência conhecida para *Paraphasma* sp. nov. 2 (Itacoatiara, Amazonas) encontra-se dentro da presumível área de ocorrência de *P. minus* (cujos dois únicos registros minimamente precisos correspondem às regiões de Manaus e do Rio Paru). A Amazônia concentra a maior diversidade do gênero, com cinco das nove espécies tendo sua distribuição conhecida restrita a esse bioma (*P. conspersum*, *P. minus*, *P. trianguliferum*, *Paraphasma* sp. nov. 2 e *Paraphasma* sp. nov. 3), além de *P. umbretta*, cuja única localidade de coleta não-amazônica corresponde ao registro bastante isolado em Muzo, na Colômbia (Conle *et al.* 2011).

Paraphasma laterale e *Paraphasma* sp. nov. 1 ocorrem somente na Mata Atlântica (Figura 52), estando a primeira distribuída nos estados de Santa Catarina, Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro, além de um registro no extremo leste do Mato Grosso do Sul (região de transição entre a Mata Atlântica e o Cerrado). Um exemplar proveniente de “Pto. Bemberg, Misiones, Argentina”, apesar de ter sido identificado por Toledo Piza (1939b) como *P. marginale* (ver *P. marginale*: “Comentários”), possivelmente se trata de *P. laterale*, o que corresponderia a um registro na Argentina para essa espécie. *Paraphasma* sp. nov. 1, por sua vez, é conhecida somente do Espírito Santo e leste de Minas Gerais. Como explicado na seção “Distâncias genéticas: contribuições para a revisão taxonômica”, uma fêmea do sul da Bahia mostrou maior semelhança do COI com um exemplar da espécie amazônica *P. conspersum* do que com *Paraphasma* sp. nov. 1 – ao contrário do que seria esperado, considerando-se a maior proximidade geográfica e o mesmo bioma de ocorrência entre esse exemplar da Bahia e os registros de *Paraphasma* sp. nov. 1.

Paraphasma marginale, por fim, é a única espécie registrada para o Cerrado e para o Pantanal, apresentando uma área de ocorrência ampla que inclui registros em regiões de transição do Cerrado com a Amazônia e com a Mata Atlântica, além da localidade de coleta

do lectótipo, no extremo nordeste do Paraguai (Figura 52). É possível que a distribuição da espécie estenda-se também por outras áreas de Cerrado, como no Tocantins, norte de Minas Gerais e Nordeste brasileiro, regiões muito pobremente amostradas em relação à fauna de Phasmatodea.

***Paraphasma fasciatum* como *nomen dubium*:**

O material tipo de *Paraphasma fasciatum* (Gray, 1835) é tido como perdido (Oskar Conle, comunicação pessoal; Brock *et al.* 2019). Sua localidade-tipo vaga (Brasil) e sua descrição original muito breve, baseada exclusivamente em características de coloração, são igualmente aplicáveis a diversas espécies do gênero (somente *P. trianguliferum* e *P. umbretta* poderiam ser seguramente descartadas). Exemplos não-tipo provenientes de localidades muito variadas (*e.g.* Amazonas, Bahia, Rio de Janeiro, Paraguai, Guiana) foram identificados como *P. fasciatum* por autores como Redtenbacher (1906), Rehn (1906, 1907) e Giglio-Tos (1910); o material identificado por Brunner von Wattenwyl e Redtenbacher como *P. fasciatum* foi examinado no NHMW e, indubitavelmente, corresponde a mais de uma espécie. A identidade dessa espécie provavelmente só poderá ser esclarecida se o holótipo for encontrado e, portanto, *Paraphasma fasciatum* é aqui considerado *nomen dubium*.

Outras decisões taxonômicas

Além das decisões taxonômicas em *Paraphasma*, a análise de material para o presente estudo levou a algumas mudanças em outros gêneros (três novas sinonímias e uma designação de lectótipo), que são apresentadas a seguir. Tais mudanças são anteriores à realização da análise filogenética e independem dos resultados desta. As decisões taxonômicas decorrentes da análise filogenética são apresentadas mais à frente, na Parte III de “Resultados e Discussão”.

Stratocles xanthomela (Olivier, 1792)

Mantis xanthomela Olivier, 1792: 628 [nome para “Le Spectre Noir de Surinam” de Stoll (1787, p. 31–32, figs. 36–37)]; Gray 1835: 22 [sinônimo de *Phasma laterale*]; Westwood 1859: 122 [sinônimo de *Phasma laterale*]; Redtenbacher 1906: 104 [sinônimo de *Stratocles lateralis*]; Bragg 1995: 25.

Pseudophasma xanthomela, Kirby 1904a: 413.

Stratocles xanthomela, Otte & Brock 2005: 328.

>> **Tipo primário não especificado:** Suriname [possivelmente perdido – ilustrações examinadas em Stoll 1787].

Phasma perspicillaris Stoll, 1813: 67–68, 77, fig. 86 (♀) [“Le Spectre Maniere de Papillon”, nomeado como *Phasma perspicillaris* no apêndice do trabalho (p. 77)]; Redtenbacher 1906: 104 [sinônimo de *Stratocles lateralis* (Fabricius, 1775)]; Otte & Brock 2005: 282 [sinônimo de *Prexaspes (Prexaspes) lateralis* (Fabricius, 1775)]. **syn. nov.**

Phasma perspicillare, Gray 1835: 24; De Haan 1842: 123; Westwood 1859: 117.

Stratocles perspicillaris, Kirby 1904a: 409.

>> **Tipo primário não especificado:** Suriname [possivelmente perdido – ilustração examinada em Stoll 1813].

Comentários:

Repetindo o erro de autores anteriores, Redtenbacher (1906) considerou *Mantis xanthomela* como um sinônimo júnior de *Stratocles lateralis* (ver mais detalhes em *Paraphasma laterale*: “Comentários”). Essa confusão levou o autor a propor também a sinonímia de *Phasma perspicillaris* com *Stratocles lateralis* – provavelmente devido às

semelhanças entre as ilustrações dos tipos de *Mantis xanthomela* (Stoll 1787, figs. 36–37) e de *Phasma perspicillaris* (Stoll 1813, fig. 86), além da localidade-tipo igual para essas duas espécies (Suriname). Otte & Brock (2005), percebendo a incongruência na sinonímia entre *Prexaspes lateralis* (transferida para este gênero por Brock 1998b) e *Mantis xanthomela*, enfim revalidaram esta última como *Stratocles xanthomela*. Esses autores, no entanto, erraram ao deixar o nome *Phasma perspicillaris* como sinônimo júnior de *Prexaspes lateralis*, ao invés de colocá-lo em sinonímia com *Stratocles xanthomela*. Assim, *Phasma perspicillaris* é aqui retirado da sinonímia com *Paraphasma laterale* comb. nov. e colocado como novo sinônimo de *Stratocles xanthomela* (Olivier, 1792) – decisão análoga à de Redtenbacher (1906) ao sinonimizar *Phasma perspicillaris* com *Stratocles lateralis*.

***Prexaspes (Elasia) pholcus* (Westwood, 1859)**

(Figura 81)

Phasma pholcus Westwood, 1859: 122, 181, pr. X, fig. 2 (♂: *habitus* e terminália).

Prexaspes pholcus, Kirby 1904a: 414; Chopard 1911: 25.

Prexaspes (Elasia) pholcus, Redtenbacher 1906: 128–129; Zompro 2004b: 102; Otte & Brock 2005: 282; Brock *et al.* 2016: 189.

>> **LT (aqui designado)**, ♂ (**NHMUK # 012502925**): Brasil, “Amazon, Santarem” [examinado]; **PLT (aqui designado)**, ♂ (**NHMUK # 012502924**): Brasil, Ega [examinado].

= *Phasma quadratum* Bates, 1865: 350. **syn. nov.**

Prexaspes quadratus, Kirby 1904a: 415.

Paraphasma quadratum, Redtenbacher 1906: 116–117; Zompro 2004b: 159; Otte & Brock 2005: 252.

>> **HT, ♂ (OUM)**: Brasil, “Forests of the Tapajos, near Santarem” [examinado].

Comentários:

Westwood (1859, p. 122) descreveu *Phasma pholcus* com base exclusivamente em um macho de Santarém (Pará), recebido por ele de Henry Bates. Entretanto, no apêndice do mesmo trabalho, Westwood (*op. cit.*, p. 181) comentou que Bates também enviou para ele uma “fêmea de *P. pholcus*”, de Ega (que corresponde ao atual município de Tefé, Amazonas), e descreveu brevemente algumas características do exemplar. A análise dos dois exemplares,

porém, revelou que se tratam na verdade de machos de espécies diferentes; por essa razão, o macho de Santarém (com base no qual a descrição de *P. pholcus* foi de fato realizada) é aqui designado lectótipo.

Além disso, verificou-se que o lectótipo de *Phasma pholcus* é coespecífico com o holótipo de *Phasma quadratum* Bates, 1865, espécie incluída em *Paraphasma* até o início deste estudo (ver Tabelas 1 e 5). Merece destaque o fato de que, assim como o lectótipo de *P. pholcus*, o holótipo de *P. quadratum* foi coletado na região de Santarém (ambos os exemplares pertenciam a Bates, que enviou um para Westwood e utilizou o outro para descrever *P. quadratum*). Assim, as duas espécies são aqui sinonimizadas sob o nome válido *Prexaspes (Elasia) pholcus* (combinação proposta por Redtenbacher 1906).

***Perliodes sexmaculatus* Redtenbacher, 1906**

(Figuras 78, 94)

Perliodes sexmaculatus Redtenbacher, 1906: 138; Brock 1998a: 57; Zompro 2004b: 106; Otte & Brock 2005: 259.

>> **HT**, ♂ (**NHMW # 17.585**): Brasil, Teresópolis [examinado].

= *Metriotes pericles* Redtenbacher, 1906: 140. **syn. nov.**

Metriophasma pericles, Brock 1998a: 49. [nome *Metriotes* Westwood pré-ocupado por *Metriotes* Herrich-Schaeffer (Lepidoptera) → nome novo *Metriophasma* proposto por Uvarov 1940]

Metriophasma (Metriophasma) pericles, Zompro 2004b: 104; Otte & Brock 2005: 202.

>> **HT**, ♀ (**NHMW # 24.930**): Brasil [examinado].

Comentários:

Perliodes sexmaculatus e *Metriotes pericles* [no início deste estudo na combinação *Metriophasma (Metriophasma) pericles*] foram descritas no mesmo trabalho por Redtenbacher (1906), cada uma com base em somente um exemplar. O autor referiu-se aos tipos de ambas as espécies como fêmeas. Entretanto, a análise dos dois exemplares, bem como comparações destes com material depositado no MZUSP, revelaram que se tratam na verdade de um macho (holótipo de *P. sexmaculatus*) e uma fêmea (holótipo de *M. pericles*) coespecíficos. Assim, as duas espécies são aqui sinonimizadas, sob o nome válido *Perliodes sexmaculatus*.

Material examinado (4♂, 6♀):**BRASIL:**

Rio de Janeiro. 2♂ (MZUSP # 523, 524), 3♀ (MZUSP # 525, 526, 527): Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Núcleo Teresópolis, 22°27'14"S, 42°59'32"W, 5–6.xii.2015, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.; 1♂ (MZUSP # 710), 2♀ (MZUSP # 696, 711): Parque Nacional de Itatiaia, parte baixa, 22°25'35"S, 44°37'05"W, 31.x–2.xi.2016, P. I. Chiquetto-Machado col.

São Paulo. 1♀ (MZUSP # 709): Estação Ecológica de Jureia-Itatins, Núcleo Grajaúna, 24°31'50"S, 47°11'21"W, 15.x–17.ix.2016, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.; 1♂ (MZUSP # 599): Salesópolis, Estação Biológica de Boraceia, 23°39'S, 45°53'W, 6–8.ii.2016, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.

Resultados e Discussão – Parte III

Análise filogenética

Caracteres e matriz

Foram definidos 80 caracteres filogenéticos, dos quais 6 são relacionados à cabeça, 11 ao tórax (incluindo asas e pernas), 9 ao abdômen da fêmea, 22 ao abdômen do macho e 32 ao órgão fático. Além dos caracteres de abdômen e órgão fático, alguns caracteres de cabeça e tórax também são restritos a um dos sexos, de forma que 56 dos 80 caracteres são exclusivamente masculinos, 12 são exclusivamente femininos e os 12 restantes referem-se a ambos os sexos.

O fato de 40% dos caracteres filogenéticos (32 de 80) estarem relacionados ao órgão fático deve-se à grande complexidade e variação morfológica desta estrutura, em contraste com a notável homogeneidade na morfologia externa (sobretudo de cabeça e tórax) das espécies de Pseudophasmatidae analisadas. Porém, por impossibilidade de realizar a dissecação, o órgão fático não foi analisado para seis das 28 espécies estudadas (*Paraphasma trianguliferum*, “*Bus*” *cognatus*, *Anisa flavomaculatus*, *Brizoides nigricornis*, *Prexaspes pholcus* e *Stratocles tessulatus*), uma vez que o material examinado dessas espécies incluía apenas um ou dois machos, normalmente tipos, depositados nas instituições europeias visitadas.

Dos 80 caracteres definidos, 21 são neomórficos e 59 transformacionais (Serenó 2007). Os caracteres são listados a seguir, organizados por localização corpórea e com a mesma numeração sequencial utilizada na matriz (Tabela 31) e na árvore filogenética da Figura 105. Caracteres de cabeça e tórax exclusivos de um dos sexos são indicados pelo símbolo ♂ ou ♀ após o número do caráter. Caracteres contingentes (que correspondem a 26 do total de 80) apresentam números entre parênteses após o número do caráter, referindo-se ao caráter e estado obrigatório para sua ocorrência. São indicadas, entre parênteses, abreviaturas (ou cores, no caso de alguns elementos do órgão fático) usadas nas figuras para as estruturas mencionadas nos caracteres. Quinze dos 80 caracteres definidos foram não-informativos; mesmo assim, optou-se pela sua manutenção e inclusão nas análises filogenéticas, uma vez que a eliminação dos mesmos significaria um descarte de dados potencialmente úteis para estudos filogenéticos futuros na família Pseudophasmatidae. Tais caracteres são indicados por “[n.i.]”.

Cabeça:

1. [n.i.] ♂ Antena, comprimento relativo:
 - (0) não ultrapassando o tergito VIII. (Figura 78A,B)
 - (1) atingindo ou ultrapassando o ápice do abdômen. (e.g. Figuras 3; 75A,B; 88A,B)
2. ♀ Antena, comprimento relativo:
 - (0) não ultrapassando a região anterior do tergito VI. (Figuras 78C,D; 79C,D)
 - (1) atingindo ou ultrapassando o tergito VII. (e.g. Figuras 12A–C; 75C,D; 83C,D)
3. Ocelos:
 - (0) ausentes. (Figura 54A)
 - (1) presentes. (Figura 54B–E)
4. (3:1) Ocelos, grau de desenvolvimento:
 - (0) rudimentares. (Figura 54B: setas)
 - (1) bem desenvolvidos. (Figura 54C–E)
5. (3:1) Ocelos, disposição:
 - (0) distantes entre si. (Figura 54B,E)
 - (1) próximos entre si. (Figura 54C,D)
6. Cabeça, região posterior, forma em vista dorsal:
 - (0) sub-retangular. (Figura 54A,B,D,E)
 - (1) arredondada. (Figura 54C)

Tórax

7. Mesonoto, região posterior, grau de soerguimento:

(0) não, ou muito levemente, soerguida. (Figura 55A,B)

(1) distintamente soerguida. (Figura 55C: seta)

8. Profêmur, forma:

(0) reto, ou muito fracamente curvado basalmente. (Figura 56B)

(1) distintamente curvado basalmente. (Figura 56A)

9. ♂ Profêmur, carena anterodorsal (*ad*), grau de desenvolvimento:

(0) discreta ou ausente. (Figura 57A,C)

(1) distintamente elevada na região mediana. (Figuras 20D: seta; 57B)

10. ♀ Profêmur, carena anterodorsal (*ad*), grau de desenvolvimento:

(0) discreta ou ausente. (Figura 57A,C)

(1) distintamente elevada na região mediana. (Figuras 20D: seta; 57B)

11. Profêmur, carena ventromediana (*vm*):

(0) ausente. (Figura 57C)

(1) presente. (Figura 57A,B)

12. Meso- e metafêmur, carenas anteriores e posteriores (*ad*, *av*, *pd*, *pv*), grau de desenvolvimento:

(0) discretas ou ausentes. (Figura 57D)

(1) bem marcadas. (Figura 57E,F)

13. Meso- e metafêmur, carena ventromediana (*vm*):

(0) ausente. (Figura 57D,E,)

(1) presente. (Figura 57F)

14. [*n.i.*] Pro-, meso- e metatíbia, forma:

(0) aproximadamente cilíndricas. (Figura 57H)

(1) aproximadamente retangulares ou trapezoidais em corte transversal. (Figura 57G)

15. [*n.i.*] Asas:

(0) ausentes. (Figura 74)

(1) presentes. (*e.g.* Figuras 3; 73; 79)

16. (15:1) Tégmina, ornamentação:

(0) protuberância não espiniforme. (Figura 55B,C)

(1) protuberância espiniforme. (Figura 55A)

17. (15:1) ♀ Asa posterior, comprimento relativo:

(0) não ultrapassando a margem posterior do metanoto. (Figura 83C,D)

(1) atingindo o tergito II. (Figuras 72C; 79C,D)

(2) atingindo o tergito V. (Figuras 82C,D; 88C,D)

(3) atingindo ou ultrapassando o tergito VII. (*e.g.* Figuras 12A–C; 76C,D; 77C,D)

Abdômen da fêmea

18. [*n.i.*] Tergito IX (*T9*), ângulos posterolaterais, forma:

(0) não se projetando posteriormente. (Figura 58A–C,E)

(1) projetando-se posteriormente. (Figura 58D: *T9p*)

19. Esternito VII, órgão pré-opercular (*OP*):

(0) ausente. (Figura 60A,D)

(1) presente. (Figuras 58A,B; 60B,C,E – embora a região do órgão pré-opercular seja indicada nas imagens, nem sempre é possível visualizá-lo com clareza)

20. (19:1) Esternito VII, órgão pré-opercular (*OP*), morfologia geral:

(0) região levemente inchada. (Figura 58B)

(1) sulco longitudinal. (Figura 60C)

(2) protuberância longitudinal. (*e.g.* Figuras 35F,G; 60E)

(3) expansão triangular projetando-se além da margem posterior do esternito VII. (Figura 58A)

21. Esternito VII (*E7*), margem posterior, forma:

(0) reta. (Figura 60A–C)

(1) com uma reentrância arredondada. (Figura 60D,E: setas)

22. Placa subgenital (*PS*), comprimento relativo:

(0) não ultrapassando a margem posterior do tergito IX. (Figuras 58A,C; 60B,C)

(1) atingindo a região anterior do tergito X. (Figura 58B)

(2) ultrapassando a metade do tergito X. (*e.g.* Figuras 35E–G; 58D; 59A)

23. Placa subgenital (*PS*), margens laterais, forma:

(0) aproximadamente paralelas. (Figura 60B)

(1) distintamente curvas (placa subgenital lanceolada ou elíptica). (*e.g.* Figuras 12E; 60D,E)

24. Placa subgenital (*PS*), face interna, ornamentação:

- (0) lisa. (Figura 58E)
- (1) carenada. (Figura 58D: seta)
- (2) sulcada. (Figura 59B: seta)

25. Cerco (*Ce*), comprimento relativo:

- (0) não ultrapassando a margem posterior do tergito X. (Figura 59A)
- (1) ultrapassando a margem posterior do tergito X por uma distância inferior à metade do comprimento deste. (*e.g.* Figuras 20E–G; 41E–G; 58D)
- (2) ultrapassando a margem posterior do tergito X por uma distância superior à metade do comprimento deste. (Figuras 58C; 59C,D)

26. [*n.i.*] Cerco (*Ce*), forma:

- (0) reto ou fracamente curvado. (*e.g.* Figuras 20E,F; 59C; 60A,C,E)
- (1) distintamente curvado para dentro. (Figura 59D)

Abdômen do macho

27. [*n.i.*] Tergito IX (*T9*), ângulos posterolaterais, forma:

- (0) não se projetando sob o tergito X. (*e.g.* Figuras 63B–E; 64)
- (1) projetando-se sob o tergito X. (Figuras 63A: *T9p*; 65A: *T9p*)

28. Tergito X (*T10*), largura em relação aos tergitos VIII e IX (*T8*, *T9*):

- (0) mais estreito. (*e.g.* Figuras 18A,B; 61A,C)
- (1) largura semelhante. (*e.g.* Figuras 48A,B; 62)

29. Tergito X (*T10*), margem posterior, forma:

- (0) em forma de V invertido em vista caudal; truncada, levemente emarginada ou levemente convexa em vista dorsal. (Figuras 69A,B; 61A,C)
- (1) fortemente bilobada. (Figuras 61B; 68A)
- (2) com região central côncava em vista dorsal. (Figuras 29A; 62C)
- (3) distintamente emarginada em vista dorsal. (*e.g.* Figuras 18A; 62A)
- (4) reta em vista caudal; truncada em vista dorsal (Figuras 68B,C; 62D)
- (5) em forma de U invertido em vista caudal; truncada ou levemente convexa em vista dorsal. (Figuras 48A,B,D; 62B; 67A)

30. Tergito X, placas dentadas (*PD*), grau de desenvolvimento:

- (0) pouco desenvolvidas, com dentes diminutos, às vezes vestigiais (nunca mais que 15 dentes, normalmente menos que 10). (Figuras 67D; 68C,D)
- (1) bem desenvolvidas, com ao menos 15 dentes robustos (frequentemente mais que 20) distribuídos por uma área ampla. (Figuras 68A; 69)

31. Tergito X, placas dentadas (*PD*), tamanho relativo dos dentes:

- (0) dentes de tamanho semelhante entre si. (Figuras 68A; 69B)
- (1) dentes com evidente gradiente de tamanho, aumentando em direção à região anteroventral. (Figura 69D,E: setas indicam sentido do gradiente)

32. [*n.i.*] Tergito X (*T10*), par de projeções espiniformes:

- (0) ausente. (*e.g.* Figuras 10A–E; 67; 68)
- (1) presente. (Figura 48B–D: setas)

33. Tergito X, vômer (*Vo*):

- (0) ausente. (Figuras 68A; 69)
- (1) presente. (*e.g.* Figuras 66B–D; 67D; 68B–C)

34. (33:1) Tergito X, vômer, proporção:

(0) distintamente mais longo que largo. (*e.g.* Figuras 4E; 44E; 70A,B)

(1) mais largo que longo ou aproximadamente tão longo quanto largo na base. (*e.g.* Figuras 33F; 48E; 70C,D)

35. (33:1) Tergito X, vômer, simetria:

(0) simétrico ou muito fracamente assimétrico. (*e.g.* Figuras 4E; 44E; 70A,D)

(1) distintamente assimétrico, com ápice deslocado para a direita. (Figuras 29E; 70B,C)

36. (33:1) [*n.i.*] Tergito X, vômer, forma do ápice:

(0) simples. (*e.g.* Figuras 4E; 44E; 70B–D)

(1) bifurcado. (Figura 70A)

37. Placa subgenital, morfologia geral:

(0) sem divisão clara entre uma região anterior e outra posterior. (Figuras 63B–D: *PS*; 65B–D: *PS*)

(1) distintamente dividida em uma região anterior (*PSa*) e outra posterior (*PSp*), sendo a posterior fortemente convexa. (*e.g.* Figuras 64; 66)

38. (37:1) Placa subgenital, região anterior (*PSa*), morfologia geral:

(0) aproximadamente tão larga quanto longa; localizada sob a interface entre os tergitos VIII e IX; posteriormente apresentando o exosqueleto com certa maleabilidade. (*e.g.* Figuras 64B; 65A; 66C)

(1) ligeiramente mais larga do que longa; localizada sob a interface entre os tergitos VIII e IX, mas majoritariamente sob o tergito IX; fortemente convexa. (Figuras 64C–E; 66A)

(2) bastante reduzida, distintamente mais larga que longa; localizada inteiramente sob o tergito VIII. (Figuras 63E; 64A; 66B,D)

39. Placa subgenital (*PS* ou *PSa*), projeções laterais:

(0) ausentes. (*e.g.* Figuras 10B–D; 63A,E; 66B–D)

(1) presentes (um par ou somente uma). (Figuras 29B,D; 33E; 64C,E; 65D; 66A; 67C – setas)

40. (39:1) Placa subgenital (*PS* ou *PSa*), projeções laterais, número:

(0) um par (uma em cada lado da placa subgenital). (Figuras 65D; 67C – setas)

(1) apenas uma (do lado direito da placa subgenital). (Figuras 64D–E; 66A – setas)

41. (39:1) Placa subgenital (*PS* ou *PSa*), projeções laterais, grau de desenvolvimento:

(0) pouco desenvolvidas (encobertas pelo tergito IX e não ultrapassando a margem posterior deste). (Figuras 33E; 65D – setas)

(1) bem desenvolvidas (não encobertas pelo tergito IX e ultrapassando a margem posterior deste). (Figuras 29B,D; 64C,E; 66A; 67C – setas)

42. Placa subgenital (*PS* ou *PSp*), margem posterior, forma:

(0) reta ou levemente convexa, com um par de expansões laterais. (*e.g.* Figuras 25B–D; 39B–D – setas indicam as expansões)

(1) truncada, em forma de V em vista caudal. (Figura 33B,D,E)

(2) acuminada. (Figuras 29B–D; 48B,C; 67B)

(3) arredondada. (*e.g.* Figuras 65B; 67A; 68B,C)

(4) emarginada. (Figuras 65A; 69A)

43. Cerco (*Ce*), comprimento relativo:

(0) no máximo tão longo quanto o tergito IX. (*e.g.* Figuras 4A–C; 10A–C; 64)

(1) distintamente mais longo que o tergito IX. (*e.g.* Figuras 62C; 63B; 65C; 67B)

44. Cerco (*Ce*), espessura:

(0) relativamente constante da base ao ápice. (*e.g.* Figuras 25A–C; 63B–E; 64)

(1) afinando em direção ao ápice. (*e.g.* Figuras 33B–E; 63A; 69A,B)

45. Cerco (*Ce*), forma:

(0) reto ou fracamente curvado. (*e.g.* Figuras 25A–D; 61B; 66B,C)

(1) distintamente curvado para dentro. (*e.g.* Figuras 62C; 67B; 68B,C)

46. Cerco (*Ce*), forma do ápice:

(0) arredondado. (*e.g.* Figuras 33B–E; 63C–E; 68B,C)

(1) acuminado. (*e.g.* Figuras 63A; 68A; 69A,B)

(2) espatulado. (*e.g.* Figuras 10B–E; 25B; 39B)

47. Cerco (*Ce*), região apical, aspecto da face interna:

(0) sem concavidade. (*e.g.* Figuras 25B; 65; 68)

(1) com uma concavidade distinta. (Figuras 10E; 39A–C)

48. [*n.i.*] Cerco (*Ce*), par de projeções espiniformes:

(0) ausente. (*e.g.* Figuras 10A–E; 63; 68)

(1) presente. (Figuras 62C; 67B – setas)

Órgão fállico

49. Órgão fállico, grau de achatamento dorsoventral:

(0) não achatado. (*e.g.* Figuras 5D,E; 89B; 90B)

(1) fortemente achatado. (Figuras 94B; 100B; 101B)

50. Órgão fállico, grau de curvatura:

- (0) aproximadamente reto. (*e.g.* Figuras 5; 89; 90)
- (1) fortemente curvado para a direita. (Figuras 100; 101)

51. Base, bolsa basal esquerda (*be*):

- (0) ausente. (*e.g.* Figuras 5; 90; 91)
- (1) presente. (Figuras 89; 96; 97)

52. Base, bolsa basal direita (*bd*):

- (0) ausente. (*e.g.* Figuras 91; 92; 100)
- (1) presente. (*e.g.* Figuras 5; 89; 98)

53. (52:1) Base, bolsa basal direita (*bd*), grau de desenvolvimento:

- (0) pouco desenvolvida, correspondendo a uma pequena expansão lamelar ou cilíndrica. (*e.g.* Figuras 5A,C,E; 93A,C; 98)
- (1) grande e conspícua, ao menos tão longa quanto a base. (Figuras 89; 90; 95)

54. Esclerito dorsal (*em vermelho*), posição:

- (0) Aproximadamente centralizado em vista dorsal. (*e.g.* Figuras 5A,C; 89A,C; 98A,C)
- (1) Distintamente deslocado para a lateral direita. (Figuras 34C–E; 91B–C)

55. Esclerito dorsal (*em vermelho*), proporção:

- (0) aproximadamente tão longo quanto largo. (*e.g.* Figuras 34A; 92A; 98A)
- (1) distintamente mais longo que largo. (*e.g.* Figuras 89A; 90A; 93A)
- (2) distintamente mais largo que longo. (*e.g.* Figuras 11A; 19A)

56. Esclerito dorsal (*em vermelho*), grau de dobramento dorsal:

- (0) não ou levemente dobrado. (*e.g.* Figuras 5D,E; 91C; 98B)
- (1) dobrado em ângulo de aproximadamente 90°. (*e.g.* Figuras 89B; 94B; 95B)

57. Esclerito dorsal (*em vermelho*), margem anterior, forma:

- (0) reta (Figura 92A)
- (1) levemente côncava ou em forma de V suave. (*e.g.* Figuras 5A; 98A; 100A)
- (2) distintamente em forma de V. (*e.g.* Figuras 89C; 94C; 96B)

58. Esclerito dorsal (*em vermelho*), processo distal (*ped*):

- (0) ausente. (Figuras 90; 100; 101)
- (1) presente. (*e.g.* Figuras 5A,C,D; 89; 98A,C)

59. (58:1) Esclerito dorsal (*em vermelho*), processo distal (*ped*), forma:

- (0) curto (às vezes praticamente reduzido a uma protuberância) e relativamente largo, direcionado para a esquerda, aproximadamente em ângulo de 90° com o eixo longitudinal do órgão. (*e.g.* Figuras 5A,C,D; 11A,C,D)
- (1) relativamente alongado e estreito, direcionado posteriormente e para a esquerda, aproximadamente em ângulo de 45° com o eixo longitudinal do órgão. (*e.g.* Figuras 34A,C–E; 91A,C; 102)
- (2) curto e largo, direcionado posteriormente. (Figuras 92; 99)
- (3) alongado e sinuoso, direcionado posteriormente, estendendo-se pelo menos até a metade do comprimento do órgão. (*e.g.* Figuras 89A,B; 94A,B; 96A,C)

60. [n.i.] Lobo dorsal (*LD*):

- (0) ausente. (Figura 101)
- (1) presente. (*e.g.* Figuras 5A,C–E; 89; 90)

61. (60:1) Lobo dorsal (*LD*), grau de desenvolvimento:

- (0) reduzido, distintamente mais curto que a base. (Figuras 91A,C; 100)
- (1) grande e conspícuo, ao menos tão longo quanto a base. (*e.g.* Figuras 5A,C–E; 89A,B; 90A,B)

62. (60:1) Lobo dorsal (*LD*), modo de subdivisão:

- (0) não subdividido. (*e.g.* Figuras 34D,E; 91; 92B,C)
- (1) dividido em duas bolsas grandes, sendo uma dorsal e uma ventral. (*e.g.* Figuras 89B,C; 95B,C; 96C)
- (2) dividido em um tronco principal, à direita, e uma bolsa menor, dorsalmente à esquerda. (*e.g.* Figuras 5A,C,D; 11A,C,D; 19A,C,D – asteriscos indicam a bolsa menor)
- (3) dividido em três bolsas, sendo uma direita, uma mediana e uma esquerda. (Figuras 99C; 100)
- (4) dividido em uma bolsa maior, à esquerda e mais dorsal, e uma menor, à direita e mais ventral. (Figura 49A,C,E – asteriscos indicam a bolsa menor)

63. (60:1) Lobo dorsal (*LD*), face interna, grau e modo de esclerotização:

- (0) sem regiões esclerotizadas. (*e.g.* Figuras 5C–E; 34C–E; 89B,C)
- (1) com uma pequena região, aproximadamente retangular, levemente esclerotizada (*eld*). (Figuras 11C–E; 40C)
- (2) com dois grandes escleritos lamelares (*em cinza escuro*). (Figura 92)

64. (60:1) Lobos dorsal e ventral (*LD*, *LV*), grau de separação:

- (0) distintamente separados em ambos os lados do órgão, e com o mesmo grau de separação dos dois lados. (*e.g.* Figuras 89B,C; 93B,C; 95B,C)
- (1) distintamente separados em ambos os lados do órgão, mas com menor grau de separação do lado esquerdo. (*e.g.* Figuras 19D,E; 98A,B)
- (2) distintamente separados do lado direito e quase inteiramente unidos do lado esquerdo. (Figura 34D,E)

65. Lobo ventral (*LV*), grau de desenvolvimento:

- (0) reduzido, distintamente mais curto que a base. (Figuras 91A,C; 94A,B; 101A,C)
- (1) grande e conspícuo, ao menos tão longo quanto a base. (*e.g.* Figuras 5D,E; 89; 98B)

66. [n.i.] Lobo ventral (*LV*), modo de subdivisão:

(0) não subdividido. (*e.g.* Figuras 5C–E; 89; 91)

(1) dividido em uma bolsa dorsal e uma ventral. (Figura 93B,C)

(2) dividido em uma bolsa direita pequena e uma esquerda muito alongada. (Figura 95B,C)

67. Lobo ventral, esclerito do lobo ventral (*em verde*):

(0) ausente. (*e.g.* Figuras 89; 91; 94)

(1) presente. (*e.g.* Figuras 5; 92B,C; 98)

68. (67:1) Lobo ventral, esclerito do lobo ventral (*em verde*), morfologia geral:

(0) estendendo-se igualmente nas faces externa e interna do lobo ventral, ou predominantemente na face externa; região mais fortemente esclerotizada correspondendo à margem posterior do lobo ventral; protuberâncias de encaixe ausentes. (Figuras 92B,C; 98; 102)

(1) estendendo-se exclusivamente ou predominantemente na face interna do lobo ventral; região mais fortemente esclerotizada correspondendo à face interna do lobo ventral, onde estão presentes uma ou mais protuberâncias conspícuas (denominado esclerito do lobo ventral “de encaixe”). (*e.g.* Figuras 5; 34; 49)

69. (68:1) Lobo ventral, esclerito do lobo ventral “de encaixe” (*em verde*), morfologia geral:

(0) tipo grande: bastante extenso, cobrindo toda a face interna do lobo ventral e estendendo-se levemente para a face externa; formato grosseiramente triangular ou semicircular. (Figuras 5; 19; 26; 45)

(1) tipo pequeno-simples: pouco extenso, restrito à face interna do lobo ventral e não atingindo as margens deste; formato aproximadamente oval ou oblongo. (Figuras 11; 34; 40)

(2) tipo pequeno-duplo: dividido em duas regiões pequenas, ambas restritas à face interna do lobo ventral e não atingindo as margens deste. (Figura 49)

- 70. (69:0) [*n.i.*]** Lobo ventral, esclerito do lobo ventral “de encaixe” do tipo grande (*em verde*), protuberância apical (*pa*):
- (0) ausente. (Figura 45)
 - (1) presente. (Figuras 5B–E; 19B–E; 26B–E)
- 71. (69:0)** Lobo ventral, esclerito do lobo ventral “de encaixe” do tipo grande (*em verde*), protuberância basal direita (*pbd*):
- (0) ausente. (Figuras 5; 45)
 - (1) presente. (Figuras 19B,C; 26B,C,E)
- 72. (69:0) [*n.i.*]** Lobo ventral, esclerito do lobo ventral “de encaixe” do tipo grande (*em verde*), protuberância basal esquerda (*pbe*), grau de subdivisão:
- (0) não subdividida. (Figuras 19B–E; 26B–D)
 - (1) parcialmente dividida em duas. (Figura 5D)
 - (2) distintamente dividida em duas. (Figura 45B–E)
- 73. (69:1) [*n.i.*]** Lobo ventral, esclerito do lobo ventral “de encaixe” do tipo pequeno-simples (*em verde*), disposição das protuberâncias:
- (0) duas protuberâncias distintamente separadas, uma posicionada centralmente e outra à esquerda. (Figuras 11B,C; 40B,C)
 - (1) duas protuberâncias próximas entre si, parcialmente unidas por uma carena, posicionadas centralmente. (Figura 34B,C)
- 74.** Base e lobo ventral, projeções digitiformes (*pd*):
- (0) ausentes. (*e.g.* Figuras 5; 91; 92)
 - (1) presentes. (*e.g.* Figuras 89; 95; 96B,C)
- 75. (74:1)** Base e lobo ventral, projeções digitiformes (*pd*), localização:
- (0) lateral direita da base e do lobo ventral. (Figuras 90B,C; 95)
 - (1) lateral esquerda da base e do lobo ventral. (Figuras 89; 96B,C; 97B,C)

76. Base, apódema(s) da base (*em azul*):

(0) ausente. (*e.g.* Figuras 89; 94; 100)

(1) presente(s). (*e.g.* Figuras 5A,C–E; 91; 93)

77. (76:1) Base, apódemas da base (*em azul*), expansões espatuladas:

(0) ausentes. (*e.g.* Figuras 92; 98B,C; 99)

(1) presentes (ao menos uma). (*e.g.* Figuras 5D,E; 11D,E; 34D,E)

78. (77:1) Base, apódemas da base (*em azul*), expansões espatuladas, número:

(0) uma. (*e.g.* Figuras 5D,E; 11D,E; 19D)

(1) duas. (Figuras 34A,D,E; 49D)

79. Lobo ventral, apódema basal do lobo ventral (*em amarelo*):

(0) ausente. (*e.g.* Figuras 5; 89; 91)

(1) presente. (Figuras 98; 102B)

80. [n.i.] Lobo ventral, apódema apical do lobo ventral (*em roxo*):

(0) ausente. (*e.g.* Figuras 5; 89; 91)

(1) presente. (Figura 100)

Tabela 31. Matriz de terminais e caracteres. As espécies em negrito correspondem aos terminais do grupo-interno. As duas espécies utilizadas para enraizamento são indicadas por asterisco. “-” indica caráter inaplicável; “?” indica que não foi possível verificar o estado do caráter; dois números separados por “/” indicam polimorfismo para o terminal em questão.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
<i>Paraphasma amabile</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	2	0	0	-	0	2	1	1	1	0	0	1	3	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Paraphasma cognatum</i>	1	?	1	1	0	0	0	1	?	0	1	0	0	1	1	0	3	0	0	-	1	2	1	1	2	0	0	1	3	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0
<i>Paraphasma conspersum</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	3	0	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-
<i>Paraphasma marginale</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	3	0	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-
<i>Paraphasma minus</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0/1	3	0	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-
<i>Paraphasma paulense</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	3	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	-	-	-	0	-	1	0
<i>Paraphasma umbretta</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	3	0	1	2	0	2	1	1	1	0	0	1	3	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0/1	3	0	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	3	0	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 3	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0/1	3	0	1	2	0	2	1	1	1	0	0	1	5	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	-
<i>Agrostia flavimaculata</i>	1	?	1	1	1	0	0	1	0	?	1	1	1	1	1	0	3	?	?	?	?	0	?	?	1	0	1	0	0	1	0	0	0	-	-	-	1	0	0	-
<i>Anisa flavomaculatus</i>	?	?	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	3	0	0	0	?	1	0	0	0	0	1	0	0	0	-	-	-	0	-	1	0
<i>Brizoides nigricornis</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	0	-	0	2	1	1	1	0	0	1	5	0	0	0	1	1	0	0	1	2	0	-
<i>Ceroys spinosus</i> *	1	0	0	-	-	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	-	0	1	1	1	2	1	2	0	0	0	1	3	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	-	
<i>Cesaphasma modestum</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	?	?	1	2	1	1	2	0	0	1	3	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-
<i>Eucles intermedius</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	1	0	-	1	2	1	1	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Malacomorpha cancellata</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	0	1	1	1	1	2	0	0	1	4	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	-
<i>Oestrophora triangulifera</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	3	0	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Parastratocles lugubris</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	-	0	2	1	1	1	0	0	1	5	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	-
<i>Perliodes sexmaculatus</i>	0	0	0	-	-	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	3	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	1	1	1	0	0	0	-	-	-	0	-	0	-
<i>Planudes melzeri</i> *	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	3	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	-	-	-	0	-	0	-
<i>Prexaspes lateralis</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0/1	1	0	0	1	1	0/1	3	0	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-
<i>Prexaspes pholcus</i>	1	?	1	1	0	0	0	1	1	?	1	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	?	0	0	-	-	-	0	-	1	0
<i>Prexaspes</i> sp.	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	-	-	-	0	-	1	0
<i>Pseudophasma cambridgei</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	3	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Stratocles forcipatus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	0	-	0	2	1	1	2	1	0	1	2	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	-
<i>Stratocles tessulatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	-
<i>Tithonophasma tithonus</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	3	0	1	0	1	2	1	1	2	0	0	1	4	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	-

Tabela 31. (Continuação)

	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
<i>Paraphasma amabile</i>	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	-	-	-	-	-	0	-	1	0	-	1	0
<i>Paraphasma cognatum</i>	0	?	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paraphasma conspersum</i>	-	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	2	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	-	0	-	1	1	0	0	0
<i>Paraphasma marginale</i>	-	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	2	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	-	0	-	1	1	0	0	0
<i>Paraphasma minus</i>	-	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	2	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	-	0	-	1	1	0	0	0
<i>Paraphasma paulense</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1	3	1	1	1	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	1	1	0	-	-	0	0
<i>Paraphasma umbretta</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	1	1	1	-	-	-	1	0	-	1	1	1	0	0
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 1	-	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	-	-	-	0	0	-	1	1	0	0	0
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 2	-	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	2	0	1	1	0	1	1	0	0	0	2	-	0	-	1	1	0	0	0
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 3	-	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	1	1	1	4	0	1	1	0	1	1	2	-	-	-	-	0	-	1	1	1	0	0
<i>Agrostia flavimaculata</i>	-	4	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	2	1	3	1	1	1	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	1	1	0	-	-	0	0
<i>Anisa flavomaculatus</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Brizoides nigricornis</i>	-	3	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ceroys spinosus</i> *	-	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	1	1	0	0	1	1	0	0	-	-	-	-	-	-	1	0	1	0	-	0	0
<i>Cesaphasma modestum</i>	-	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	0	-	1	0	-	0	0
<i>Eucles intermedius</i>	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	2	1	1	0	2	2	1	0	1	0	-	-	-	-	-	0	-	1	0	-	0	0
<i>Malacomorpha cancellata</i>	-	3	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	0	1	0	1	0	-	1	0	3	0	-	1	0	0	-	-	-	-	-	-	0	-	0	-	-	0	1
<i>Oestrophora triangulifera</i>	1	2	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Parastratocles lugubris</i>	-	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	3	1	1	0	0	0	1	1	0	-	-	-	-	-	-	0	-	1	0	-	0	0
<i>Periodes sexmaculatus</i>	-	3	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	-	0	1	1	2	1	3	1	1	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	0	-	0	-	-	0	0
<i>Planudes melzeri</i> *	-	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	2	1	3	1	1	1	0	0	1	2	0	-	-	-	-	-	-	1	0	0	-	-	0	0
<i>Prexaspes lateralis</i>	-	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	-	-	-	0	0	-	1	1	0	0	0
<i>Prexaspes pholcus</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Prexaspes</i> sp.	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1	3	1	1	1	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	1	1	0	-	-	0	0
<i>Pseudophasma cambridgei</i>	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	-	-	-	-	-	0	-	1	0	-	1	0
<i>Stratocles forcipatus</i>	-	2	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	2	1	1	3	0	2	1	0	0	-	-	-	-	-	-	0	-	1	0	-	0	0
<i>Stratocles tessulatus</i>	-	3	0	1	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tithonophasma tithonus</i>	-	3	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	0	1	0	1	0	-	0	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	0	-	0	-	-	0	0

Hipóteses filogenéticas: considerações gerais

A análise filogenética incluindo *Ceroys spinosus* (ou seja, com a totalidade dos terminais analisados), quando realizada com pesos iguais para os caracteres, resultou em 111 árvores mais parcimoniosas (comprimento = 192). O consenso estrito dessas árvores (Figura 103) corresponde a uma árvore fortemente politômica. Uma possível explicação para esse baixo nível de resolução é o fato de *C. spinosus* (pertencente à família Heteronemiidae) provavelmente ser bastante distante filogeneticamente de todos os demais terminais (todos representantes de Pseudophasmatidae), aumentando a probabilidade de que hipóteses de homologia primária assumidas entre *C. spinosus* e as demais espécies correspondam a homoplasias.

Tendo em vista esse resultado, optou-se por realizar outras duas análises: (1) utilizar pesagem implícita, por meio do método de Mirande (2009), para fazer uma nova busca com a totalidade dos terminais; (2) excluir *Ceroys spinosus* da matriz e realizar uma nova busca somente com representantes de Pseudophasmatidae (com enraizamento em *Planudes melzeri* e pesos iguais para os caracteres).

Na primeira análise (Tabela 32), os conjuntos de árvores considerados mais estáveis foram os obtidos para os intervalos de *fit* 9, 10 e 11, correspondendo respectivamente a $K = 3,543$, $K = 4,778$ e $K = 7,000$. A busca com cada um desses valores de K resultou em seis árvores mais parcimoniosas (comprimento = 192), e os três conjuntos de árvores geraram a mesma árvore de consenso estrito (Figura 104). Essa árvore não possui nenhum clado conflitante em relação à árvore obtida anteriormente (sem pesagem implícita – Figura 103), mas possui um nível de resolução consideravelmente melhor.

A segunda análise, excluindo-se *Ceroys spinosus* e com pesos iguais para os caracteres, resultou em três árvores mais parcimoniosas (comprimento = 181). O consenso estrito dessas árvores (Figura 105) apresenta uma topologia com boa resolução (com somente uma politomia, no clado formado por *Paraphasma conspersum*, *P. marginale*, *P. minus* e *Paraphasma* sp. nov. 2), o que corrobora a hipótese de que a inclusão de um táxon filogeneticamente distante de todos os demais pode ser responsável pela baixa resolução da árvore, devido a um maior número de homoplasias. Ainda assim, é importante notar que grande parte dos clados presentes no cladograma dessa análise (Figura 105) estão também presentes no consenso estrito resultante das buscas realizadas com enraizamento em *Ceroys spinosus* e pesagem implícita (Figura 104) – as únicas diferenças significativas dizem respeito ao posicionamento de *Perliodes sexmaculatus* e à posição relativa dos três grandes clados 8,

12 e 16 (numeração da Figura 105), que mantiveram suas relações internas idênticas nos dois cladogramas. Merece destaque o fato de que o posicionamento filogenético das espécies do grupo-interno manteve-se essencialmente o mesmo nas duas topologias.

Dessa forma, a hipótese filogenética incluindo somente representantes de Pseudophasmatidae (Figura 105), que apresenta boa resolução e poucos agrupamentos conflitantes em relação aos cladogramas enraizados em *Ceroys spinosus*, foi utilizada para a otimização dos caracteres e para a tomada de decisões taxonômicas. Essa árvore possui índice de consistência = 57 e índice de retenção = 72. Os números de passos e índices de consistência e de retenção dos caracteres estão disponíveis na Tabela 33.

Tabela 32. Resultados da análise filogenética pelo método de Mirande (2009), utilizando pesagem implícita com diferentes valores de K. São destacados em negrito os dados dos intervalos que resultaram nos conjuntos de árvores considerados mais estáveis. Intervalo = número do intervalo de *fit*; Árvores = número de árvores mais parcimoniosas obtidas para cada intervalo; Comprimento = número de passos da(s) árvore(s) mais parcimoniosa(s); *Fit* = valor de *fit* total da(s) árvore(s) mais parcimoniosa(s); SPR = distância SPR média das árvores de cada intervalo em relação a todas as demais árvores mais parcimoniosas.

Intervalo	K	Árvores	Comprimento	<i>Fit</i>	SPR
1	0,778	1	195	27,713	0,796
2	0,913	1	195	26,393	0,796
3	1,074	1	195	24,995	0,807
4	1,269	1	195	23,507	0,781
5	1,51	1	195	21,919	0,781
6	1,815	1	195	20,213	0,803
7	2,214	1	195	18,369	0,804
8	2,758	6	194	16,363	0,863
9	3,543	6	192	14,127	0,876
10	4,778	6	192	11,625	0,876
11	7	6	192	8,841	0,876

Tabela 33. Número de passos (**P**), índice de consistência (**I.C.**) e índice de retenção (**I.R.**) dos caracteres para a árvore filogenética da Figura 105. Caracteres não-informativos não são listados.

Caráter	P	I.C.	I.R.	Caráter	P	I.C.	I.R.
2	2	50	0	42	5	80	85
4	3	33	60	43	2	50	0
5	2	50	66	44	5	20	0
6	1	100	100	45	4	25	25
7	1	100	100	46	6	33	60
8	1	100	100	47	1	100	100
9	3	33	50	49	2	50	50
10	4	25	70	50	1	100	100
11	2	50	85	51	2	50	50
12	3	33	77	52	3	33	50
13	3	33	50	53	1	100	100
16	3	33	66	54	2	50	0
17	4	75	50	55	5	40	70
19	4	25	40	56	1	100	100
20	3	100	100	57	4	50	66
21	4	25	70	58	1	100	100
22	2	100	100	59	4	75	90
23	1	100	100	61	1	100	100
24	2	50	50	62	5	80	88
25	3	33	71	63	2	100	100
28	4	25	70	64	3	66	83
29	8	62	70	65	3	33	0
30	1	100	100	67	2	50	88
31	1	100	100	68	1	100	100
33	1	100	100	69	2	100	100
34	3	33	71	71	2	50	0
35	3	33	33	74	1	100	100
37	2	50	80	76	2	50	83
38	4	50	60	77	1	100	100
39	7	14	33	78	1	100	100
40	1	100	100	79	1	100	100
41	2	50	66	–	–	–	–

Otimização dos caracteres

Dos 21 caracteres ambíguos para a topologia da Figura 105, 15 foram otimizados pelo método DELTRAN e 6 por ACCTRAN (Tabela 34). Muitas das situações de ambiguidade resultaram da ocorrência relativamente frequente de dados ausentes ou inaplicáveis na matriz de caracteres (Tabela 31); assim, para 11 caracteres a otimização do tipo DELTRAN foi considerada a mais adequada por evitar a inclusão de um ou mais terminais sem dados para o caráter em um clado sustentado por aquele caráter. Esse tipo de situação ocorreu, por exemplo, com o caráter 31, cujo estado 1 (placas dentadas com evidente gradiente de tamanho entre os dentes) trata-se de uma possível sinapomorfia do subgênero *Prexaspes* (*Elasia*), mas não foi plotado como tal (ver Figura 105, clados 4 e 5) porque não foi possível verificar o estado desse caráter em *Prexaspes pholcus*. Assim, o estado foi plotado como uma sinapomorfia do clado formado apenas por *Prexaspes paulensis* e *Prexaspes* sp.

Outra justificativa relativamente comum para a escolha do modo de otimização, que levou à preferência por ACCTRAN em quatro casos e por DELTRAN em dois, foi o favorecimento da perda de determinada estrutura ao invés de surgimentos independentes (ou seja, optou-se pela otimização mais consistente com a hipótese de homologia primária – ver De Pinna 1991). Embora em uma situação diferente, o mesmo tipo de raciocínio serviu como base para a escolha de ACCTRAN para a otimização do caráter 16, no qual a ambiguidade foi causada pela existência de polimorfismo (tégmina com protuberância espiniforme e não-espiniforme) em *Paraphasma* sp. nov. 3. A plotagem desse caráter no clado 18 (Figura 105), ao invés de no 19, é mais consistente com a hipótese de homologia primária – caso contrário, o espinho da tégmina presente em parte dos exemplares dessa espécie seria considerado não-homólogo ao espinho das demais espécies de *Paraphasma*.

No caso do caráter 17, que diz respeito ao grau de desenvolvimento da asa posterior da fêmea, a otimização do tipo DELTRAN foi escolhida por representar a sequência mais lógica de transformações: ao invés de a asa passar sequencialmente do grau mais desenvolvido (atingindo ao menos o tergito VII) para um grau muito reduzido (não ultrapassando o metanoto) e então para um grau intermediário (atingindo o tergito V), é mais plausível assumir reduções independentes a partir do estado mais desenvolvido para os dois estados menos desenvolvidos (ou seja, como autapomorfias de “*Aus*” *amabilis* e de *Pseudophasma cambridgei*). Por fim, no caso de três caracteres ambíguos (2, 29 e 65) para os quais nenhuma das justificativas mencionadas acima pôde ser aplicada, optou-se simplesmente pela sequência

de transformações que incluísse mais autapomorfias, reduzindo assim a importância de caracteres homoplásticos na sustentação dos clados.

Tabela 34. Tipo e justificativa da otimização escolhida para os caracteres ambíguos da topologia da Figura 105.

Caráter	Tipo de otimização	Justificativa
2	ACCTRAN	Favorecer autapomorfias ao invés de sinapomorfias
9	ACCTRAN	Favorecer perdas ao invés de surgimentos independentes
13	DELTRAN	Favorecer perdas ao invés de surgimentos independentes
16	ACCTRAN	Incluir no clado sustentado um terminal com polimorfismo para o caráter
17	DELTRAN	Sequência mais lógica de transformações em relação ao grau de desenvolvimento da asa da fêmea
20	DELTRAN	Evitar sustentar clados que incluam terminais sem dados para o caráter
29	DELTRAN	Favorecer autapomorfias ao invés de sinapomorfias
31	DELTRAN	Evitar sustentar clados que incluam terminais sem dados para o caráter
39	ACCTRAN	Favorecer perdas ao invés de surgimentos independentes
51	ACCTRAN	Favorecer perdas ao invés de surgimentos independentes
52	DELTRAN	Favorecer perdas ao invés de surgimentos independentes / Evitar sustentar clados que incluam terminais sem dados para o caráter
57	DELTRAN	Evitar sustentar clados que incluam terminais sem dados para o caráter
59	DELTRAN	Evitar sustentar clados que incluam terminais sem dados para o caráter
61	DELTRAN	Evitar sustentar clados que incluam terminais sem dados para o caráter
62	DELTRAN	Evitar sustentar clados que incluam terminais sem dados para o caráter
63	DELTRAN	Evitar sustentar clados que incluam terminais sem dados para o caráter
65	DELTRAN	Favorecer autapomorfias ao invés de sinapomorfias
67	DELTRAN	Evitar sustentar clados que incluam terminais sem dados para o caráter
75	DELTRAN	Evitar sustentar clados que incluam terminais sem dados para o caráter
76	ACCTRAN	Favorecer perdas ao invés de surgimentos independentes
78	DELTRAN	Evitar sustentar clados que incluam terminais sem dados para o caráter

***Paraphasma*: sinapomorfias e relações internas**

Nas três análises filogenéticas realizadas, *Paraphasma* foi recuperado como um grupo monofilético (Figura 103: clado 8; Figura 104: clado 17; Figura 105: clado 18) incluindo sete das 11 espécies que compunham o grupo-interno (*Paraphasma conspersum*, *P. marginale*, *P. minus*, *P. umbretta*, *Paraphasma* sp. nov. 1, *Paraphasma* sp. nov. 2 e *Paraphasma* sp. nov. 3), além de *Oestrophora triangulifera* e *Prexaspes lateralis*, para as quais são estabelecidas as novas combinações *Paraphasma trianguliferum* (Redtenbacher, 1906) e *Paraphasma laterale* (Fabricius, 1775). O clado (suporte de Bremer = 2) é sustentado por três sinapomorfias exclusivas, relacionadas ao órgão fállico (não examinado em *Paraphasma trianguliferum*), e duas homoplásticas, de morfologia externa.

Das três sinapomorfias do órgão fállico, duas (68:1, presença do esclerito do lobo ventral “de encaixe”; e 77:1, apódemas da base formando expansões espatuladas) merecem destaque por estarem presentes nas oito espécies de *Paraphasma* das quais o órgão fállico foi examinado. Já a terceira (55:2, esclerito dorsal distintamente mais largo que longo) não está presente em *Paraphasma umbretta*, que apresenta uma transformação autapomórfica para o estado “esclerito dorsal aproximadamente tão longo quanto largo” (55:0). As duas sinapomorfias relacionadas à morfologia externa são: (16:1) presença de protuberância espiniforme na tégmina [característica convergente com o clado formado pelos representantes de *Prexaspes* (*Elasia*), além de ser polimórfica em quatro espécies de *Paraphasma* e perdida em *Paraphasma marginale*]; e (42:2) placa subgenital do macho com margem posterior acuminada (característica convergente com *Stratocles forcipatus* e presente em apenas duas espécies de *Paraphasma*, sendo perdida nas demais).

Já os cladogramas 19 e 20 (Figura 105), dentro de *Paraphasma*, são menos robustos, ambos com suporte de Bremer = 1 e sustentados somente por sinapomorfias homoplásticas; nenhum dos dois foi recuperado na análise sem pesagem implícita com enraizamento em *Ceroys spinosus* (Figura 103). O clado 19 (Figura 105), que inclui todos os *Paraphasma* exceto *Paraphasma* sp. nov. 3, é sustentado somente pelo profêmur da fêmea com carena anterodorsal distintamente elevada na região mediana (10:1), que se trata de uma reversão para o estado plesiomórfico da árvore. O clado 20, que corresponde ao grupo-irmão de *Paraphasma umbretta*, é sustentado por: (21:1) esternito VII da fêmea com uma reentrância arredondada na margem posterior (característica com quatro surgimentos independentes ao longo da árvore); e (28:0) tergito X mais estreito que os tergitos VIII e IX (também uma

reversão para o estado plesiomórfico, e que apresenta ainda dois outros surgimentos independentes no cladograma).

O clado 21 (Figura 105), por sua vez, é um dos mais robustos de toda a árvore, com suporte de Bremer = 3 e cinco sinapomorfias exclusivas, presentes em todas as espécies (o que está relacionado ao fato de o clado incluir seis espécies morfologicamente muito semelhantes). Essas cinco sinapomorfias, das quais duas estão relacionadas à morfologia externa e três ao órgão fállico, são: (42:0) placa subgenital do macho com margem posterior reta e com um par de expansões laterais; (46:2) cerco do macho com ápice espatulado; (59:0) processo distal do esclerito dorsal do órgão fállico muito curto e relativamente largo, direcionado para a esquerda aproximadamente em ângulo reto em relação ao eixo longitudinal do órgão; (62:2) lobo dorsal do órgão fállico dividido em um tronco principal à direita e uma bolsa menor à esquerda; e (78:0) apódemas da base do órgão fállico formando somente uma expansão espatulada. Além disso, mais duas sinapomorfias homoplásticas dão suporte ao clado: (34:0) vômere distintamente mais longo que largo (apresentando outros dois surgimentos independentes no cladograma); e (39:0) região anterior da placa subgenital do macho sem projeções laterais (que corresponde a uma reversão para o estado plesiomórfico da árvore).

Como já mencionado acima, o clado 21 (Figura 105) é morfologicamente muito homogêneo, com apenas um pequeno número de caracteres determinando as relações filogenéticas entre as seis espécies que o compõem. Ainda assim, duas dessas espécies (*Paraphasma laterale* e *Paraphasma* sp. nov. 1) formam um clado (número 22) relativamente bem sustentado, com suporte de Bremer = 2 e duas sinapomorfias exclusivas: (47:1) cerco do macho com a face interna da região apical côncava; e (63:1) lobo dorsal do órgão fállico com uma pequena região esclerotizada na face interna. Merece menção o fato de que o clado 22 reúne as duas únicas espécies de *Paraphasma* conhecidas da Mata Atlântica.

Já as outras quatro espécies do clado 21 (*P. conspersum*, *P. marginale*, *P. minus* e *Paraphasma* sp. nov. 2) formam um grupo (clado 23; suporte de Bremer = 1) sustentado por uma sinapomorfia exclusiva (69:0, órgão fállico com esclerito do lobo ventral “de encaixe” do tipo grande) e cujas relações internas não foram resolvidas. Essas quatro espécies diferem entre si em somente cinco caracteres, sendo um deles relacionado ao grau de desenvolvimento da carena anterodorsal do profêmur da fêmea (caráter 10), outro à presença ou ausência de protuberância espiniforme na tégmina (caráter 16), e os outros três relacionados à morfologia das protuberâncias de encaixe do esclerito do lobo ventral do órgão fállico (caracteres 70–72). Embora diferenças na carena anterodorsal do profêmur da fêmea, na morfologia da tégmina e,

principalmente, na morfologia do esclerito do lobo ventral (comparar Figuras 5, 19, 26, 45) tenham possibilitado uma diferenciação segura entre essas espécies, tais diferenças, quando traduzidas em caracteres filogenéticos, não permitiram a resolução das relações filogenéticas entre as quatro espécies.

Importância filogenética do órgão fállico

Desconsiderando-se autapomorfias, a árvore filogenética da Figura 105 inclui 43 sinapomorfias exclusivas, das quais 21 são relacionadas à morfologia externa e 22 ao órgão fállico. Dos 23 clados da árvore, 14 ($\cong 61\%$) são sustentados por sinapomorfias do órgão fállico (ainda que não exclusivamente por estas). Vale notar, ainda, que cinco clados (Figura 105: clados 9, 14, 16, 18 e 23) só possuem sinapomorfias não-homoplásticas relacionadas ao órgão fállico. Esses dados chamam atenção para a importância dos caracteres de órgão fállico na sustentação dos clados da árvore filogenética obtida, especialmente levando-se em conta que esses caracteres representam menos da metade (40%) do conjunto total de caracteres filogenéticos.

Como outra forma de se verificar a importância relativa dos caracteres de morfologia externa e dos de órgão fállico para a obtenção da topologia da Figura 105, os índices de consistência e de retenção desse cladograma foram recalculados utilizando-se separadamente cada um dos dois conjuntos de dados. Com base apenas nos caracteres de morfologia externa (caracteres 1–48), a árvore apresenta índice de consistência = 50 e índice de retenção = 68, valores inferiores aos obtidos para o conjunto completo de dados (índices de 57 e 72, respectivamente). Já com base exclusivamente nos caracteres de órgão fállico (caracteres 49–80), a árvore possui índice de consistência = 70 e índice de retenção = 80, valores consideravelmente superiores aos obtidos para o conjunto completo de dados e, sobretudo, para o conjunto apenas com os caracteres de morfologia externa. Esses resultados mostram que os caracteres de órgão fállico apresentaram maior concordância entre si, sendo mais determinantes para a obtenção da topologia final e menos homoplásticos no cladograma resultante.

Como seria esperado por essa maior compatibilidade entre o conjunto de caracteres de órgão fállico e a árvore filogenética obtida (Figura 105), é possível traçar uma tendência razoavelmente bem definida de transformações na morfologia geral do órgão ao longo do cladograma. Das seis espécies posicionadas mais basalmente, as quatro cuja genitália masculina foi estudada (*Planudes melzeri*, *Agrostia flavimaculata*, *Prexaspes paulensis* e

Prexaspes sp. – Figuras 89, 95–97) apresentam a arquitetura geral dessa estrutura bastante semelhante, com o órgão fállico distintamente membranoso (a única estrutura esclerotizada é o esclerito dorsal), alongado (com destaque para o processo distal do esclerito dorsal longo e sinuoso), e com a base e os lobos dorsal e ventral exibindo padrões complexos de dobras, subdivisões e expansões (todas essas espécies compartilham o método de dobramento do órgão através do encaixe entre projeções digitiformes membranosas). *Perliodes sexmaculatus* (Figura 94) corresponde a um estágio de transição na árvore filogenética, apresentando ainda o esclerito dorsal estreito e alongado, típico das espécies em posição mais basal no cladograma, mas já com uma morfologia geral do órgão fállico mais simples, com menos bolsas, dobras e expansões, como observado nas espécies dos clados 8 e 12. Tais espécies (Figuras 91, 93, 99, 100, 101) apresentam o órgão ainda muito membranoso, com esclerito dorsal mais curto, e em sua maioria com um apódema basal; *Eucles intermedius* (Figura 92), porém, corresponde a uma exceção entre essas espécies, com um órgão fállico mais esclerotizado, dotado de esclerito do lobo ventral e de regiões esclerotizadas na face interna do lobo dorsal. Por fim, as espécies do clado 16, que inclui *Paraphasma*, apresentam o órgão fállico bastante esclerotizado, com esclerito do lobo ventral e apódemas, e muitas vezes com o esclerito dorsal aproximadamente trapezoidal ou em forma de “X”.

Autores como Whiting *et al.* (2003), Buckley *et al.* (2009), Kômoto *et al.* (2011), Bradler *et al.* (2015) e Robertson *et al.* (2018) mencionaram ou discutiram a ideia de que a morfologia altamente adaptada para camuflagem de Phasmatodea seria muito propensa a convergências evolutivas e, portanto, pouco confiável para reconstruções filogenéticas. O conjunto de caracteres de morfologia externa do presente estudo, que se mostrou bastante homoplástico para a topologia obtida, parece corroborar essa hipótese. As características morfológicas da genitália masculina, no entanto, por serem presumivelmente menos sujeitas a pressões evolutivas relacionadas à camuflagem e ao modo de vida críptico, possivelmente permitem uma reconstrução mais fiel da história evolutiva do grupo, como sugerido pelo menor número de homoplasias verificado para os caracteres de órgão fállico na análise filogenética aqui realizada. Além disso, como demonstrado pelos resultados do presente estudo e por Heleodoro & Rafael (2019), a genitália masculina de Phasmatodea apresenta considerável grau de variação entre gêneros ou espécies próximas, o que a torna especialmente interessante para estudos filogenéticos com enfoque intrafamiliar ou intragenérico. Apesar dessas possíveis vantagens da utilização de caracteres do órgão fállico, somente Dominguez *et al.* (2009), entre os poucos autores que estudaram essa estrutura

em Phasmatodea, incluíram caracteres da genitália masculina (apenas três) em uma análise filogenética.

Relações entre as subfamílias de Pseudophasmatidae

Dados os objetivos da presente análise filogenética (*i.e.*, testar o monofiletismo de *Paraphasma* e investigar as relações entre as espécies desse gênero), não foram incluídos na análise muitos gêneros e espécies pertencentes às subfamílias Pseudophasmatinae e Xerosomatinae (ver Tabela 4), e, no caso do cladograma apresentado como resultado principal (Figura 105), o enraizamento foi realizado dentro da família Pseudophasmatidae. Ainda assim, alguns comentários podem ser feitos sobre aspectos filogenéticos das subfamílias de Pseudophasmatidae.

A árvore filogenética da Figura 105 mostra as três subfamílias de Pseudophasmatidae (Xerosomatinae, Pseudophasmatinae e Stratocleinae) como grupos polifiléticos. O fato de o enraizamento ter sido realizado dentro de Xerosomatinae impede maiores conclusões sobre esse grupo, mas o posicionamento de representantes de dois gêneros de Stratocleinae (*Agrostia* e *Anisa*, sendo este último monotípico) entre as espécies de Xerosomatinae indica fortemente que alguns gêneros atualmente não pertencentes a essa subfamília deverão ser transferidos para ela. Essa suposição é corroborada pelos resultados das análises com enraizamento fora de Pseudophasmatidae, que recuperaram um grupo monofilético incluindo todos os representantes de Xerosomatinae juntamente com *Agrostia flavimaculata* e *Anisa flavomaculatus* (Figuras 103 e 104, clado 2).

Já os representantes de Pseudophasmatinae e Stratocleinae (excluindo-se as duas espécies mencionadas acima) ocuparam posição mais derivada no cladograma, distribuídos nos grandes clados 8 e 16 (Figura 105), com o clado 12 (grupo-irmão de 16) incluindo apenas espécies de Stratocleinae. Esse resultado é um indicativo da necessidade de mudanças expressivas na classificação dessas duas subfamílias, sendo provavelmente necessária a criação de uma nova subfamília ou o rebaixamento de Stratocleinae ao nível de tribo, dentro de Pseudophasmatinae. Além disso, a hipótese filogenética aqui apresentada sugere: (1) que *Paraphasma* seja mais proximamente relacionado a *Pseudophasma* e ao gênero novo “*Aus*” (e, muito provavelmente, a outros representantes de Pseudophasmatinae) do que aos demais Stratocleinae; e (2) que *Tithonophasma* (gênero que até o início deste estudo incluía somente *T. tithonus*) não possua uma relação filogenética muito próxima com os demais Pseudophasmatinae, devendo ser transferido para outra subfamília (ou para outra tribo, no

caso de uma possível expansão de Pseudophasmatinae para englobar os gêneros atualmente incluídos em Stratocleinae).

Até hoje nenhum estudo filogenético teve como foco as relações internas de Pseudophasmatidae, mas alguns autores incluíram espécies dessa família (frequentemente referida no nível de subfamília, como Pseudophasmatinae ou Pseudophasmatinae *sensu stricto* – ver “Introdução”) em análises mais abrangentes na ordem Phasmatodea (ver Bradler 2009; Buckley *et al.* 2009; Bradler *et al.* 2015; Goldberg *et al.* 2015; Büscher *et al.* 2018; Robertson *et al.* 2018). Com exceção de Büscher *et al.* (*op. cit.*), em cuja hipótese filogenética Pseudophasmatidae resultou como parafilético em relação a *Melophasma antillarum* (Prisopodidae), em todos esses trabalhos a família foi recuperada como um grupo monofilético (ou potencialmente monofilético, em um clado politômico – ver Bradler 2009). Dos estudos citados acima, Bradler *et al.* (2015) e Robertson *et al.* (2018), ambos baseados em dados moleculares, incluíram um número maior de espécies de Pseudophasmatidae (10 e 19, respectivamente). Ambos os estudos recuperaram as subfamílias Xerosomatinae e Pseudophasmatinae como grupos monofiléticos, mas esses resultados são pouco conclusivos, uma vez que nenhum Stratocleinae foi incluído nas análises (à exceção de *Paraphasma amabile*, no caso de Robertson *et al.*, *op. cit.* – mas essa espécie é aqui transferida para Pseudophasmatinae, no gênero novo “*Aus*”).

Pelo fato de, no presente estudo, a maioria dos gêneros de Stratocleinae do grupo-externo e do gênero *Pseudophasma* não estarem representados pela espécie-tipo (somente *Anisa flavomaculatus* e *Brizoides nigricornis* são espécies-tipo de seus gêneros), bem como pelo fato de os clados 8 e 12 (Figura 105) estarem fracamente sustentados (ambos com suporte de Bremer = 1 e nenhuma sinapomorfia exclusiva), as possíveis alterações taxonômicas mencionadas nesta seção não serão feitas aqui. Uma avaliação completa e mais bem embasada dos rearranjos necessários na classificação interna de Pseudophasmatidae pode ser realizada por meio de uma nova análise filogenética, focada nas relações entre as suas subfamílias e tribos e preferencialmente incluindo a espécie-tipo de todos ou da grande maioria dos gêneros. Além disso, a exploração de outras fontes de evidência filogenética, como sequências genéticas ou a morfologia da genitália interna feminina (até hoje muito pobremente estudada em Phasmatodea – ver “Introdução”), poderia auxiliar no entendimento das relações internas da família.

Novas combinações em outros gêneros

São apresentadas a seguir novas combinações fora de *Paraphasma*, propostas com base na hipótese filogenética obtida (Figura 105). Em um dos casos, a nova combinação é feita através da descrição do gênero novo “*Bus*”.

***Tithonophasma cancellatum* (Redtenbacher, 1906) comb. nov.**

(Figuras 86, 100)

Olcyphides cancellatus Redtenbacher, 1906: 108 [comentário: localidade-tipo errada]; Zompro 2002a: 192.

Pseudolcyphides cancellatus, Weidner 1966: 231; Otte & Brock 2005: 287; Hennemann *et al.* 2008: 42 [confirmação: localidade-tipo errada → espécie neotropical].

Malacomorpha cancellata, Heleodoro *et al.* 2017a: 1–10, figs. 1–30 (♂, ♀: *habitus*, detalhes morfológicos, terminália; órgão fállico).

>> **HT, ♀ (ZMUH):** China, Cantão [localidade errada – ver Redtenbacher 1906, Hennemann *et al.* 2008 e Heleodoro *et al.* 2017a] [fotografia examinada].

Comentários:

Em sua revisão de *Malacomorpha* Rehn, Conle *et al.* (2008) transferiram *Phasma spinicolle* Burmeister, 1838, espécie-tipo de *Pseudolcyphides* Karny, para *Malacomorpha*, consequentemente sinonimizando *Pseudolcyphides* com esse gênero. Os autores caracterizaram *Malacomorpha* como endêmico das Grandes Antilhas e Bahamas, e não fizeram nenhuma menção à outra espécie então incluída em *Pseudolcyphides*, *P. cancellatus* (conhecida do Rio Grande do Norte, Brasil – ver Heleodoro *et al.* 2017a). Assim, considerando-se a distribuição restrita de *Malacomorpha*, a sinonímia de *Pseudolcyphides* com esse gênero por Conle *et al.* (*op. cit.*), e a não-menção de *P. cancellatus* por esses autores, a classificação genérica dessa espécie permaneceu incerta até que Heleodoro *et al.* (*op. cit.*) propuseram formalmente a combinação *Malacomorpha cancellata* (ainda que incompatível com a distribuição geográfica de *Malacomorpha* mencionada por Conle *et al.* *op. cit.*).

Fazia-se necessária, portanto, uma reavaliação da classificação genérica dessa espécie. A análise filogenética aqui realizada indicou uma relação próxima entre *Malacomorpha cancellata* e *Tithonophasma tithonus* (único representante do gênero *Tithonophasma* Zompro), que já era suspeitada pelas notáveis semelhanças morfológicas entre as duas

espécies, tanto em relação à morfologia externa quanto ao órgão fálco (ver Figuras 86, 87, 100, 101). O clado unindo as duas espécies (Figura 105: clado 10) é fortemente sustentado, com suporte de Bremer = 5, três sinapomorfias exclusivas (29:4, tergito X do macho com margem posterior reta em vista caudal e truncada em vista dorsal; 50:1, órgão fálco fortemente curvado para a direita; e 58:0, esclerito dorsal do órgão fálco sem processo distal) e quatro homoplásticas [relacionadas à morfologia da placa subgenital do macho (38:2), ao grau de curvatura dos cercos (45:1), ao achatamento do órgão fálco (49:1) e à ausência de apódemas da base nesse órgão (76:0)]. Dessa forma, ainda que não se tratando de uma questão diretamente relacionada ao gênero *Paraphasma*, tema deste trabalho, as evidências robustas obtidas a favor da proximidade filogenética entre *M. cancellata* e *T. tithonus* levaram à proposição da nova combinação *Tithonophasma cancellatum* (Redtenbacher, 1906) (o epíteto específico foi flexionado para o gênero neutro de forma a concordar com o nome genérico).

Heleodoro *et al.* (2017a) forneceram uma descrição do órgão fálco de *Tithonophasma cancellatum*, que também foi examinado e ilustrado no presente estudo (Figura 100). Esses autores, no entanto, parecem ter se enganado em relação à orientação espacial da genitália, uma vez que imagens em vista ventral e dorsal do órgão fálco são apresentadas, respectivamente, como vistas dorsolateral esquerda e dorsolateral direita. Como consequência, a maioria dos nomes dados por Heleodoro *et al.* (*op. cit.*) para elementos do órgão fálco de *T. cancellatum* são inconsistentes com o modo como a morfologia desse órgão foi interpretada aqui: “*dorsal lobe*” desses autores corresponde à região esquerda da base, “*ventral lobe*” ao lobo dorsal (tripartido nessa espécie), e “*right process of phallic complex*” à região direita do esclerito dorsal (a região esquerda desse esclerito parece ter sido ignorada pelos autores).

Material examinado (6♂, 13♀):

BRASIL:

Rio Grande do Norte. 5♂, 5♀ (UFRN): Natal, Parque das Dunas, Rota Interdunal, 3.vi.1984, A. A. Freire col., col[*eta*] man[*ual*] em ubaia (planta); 1♀ (UFRN): Natal, Vila de Ponta Negra, 11.vi.2011, A. M. Bezerra col.; 2♀ (UFRN): Parnamirim, 28.iv.2010, C. A. S. Oliveira col.; 1♀ (UFRN): Parnamirim, 2.v.2010, G. R. R. Lima col.; 2♀ (UFRN): Parnamirim, Barreira do Inferno, 30.iv.2009, D. V. Oliveira col.; 1♂, 1♀ (UFRN): Parnamirim, Barreira do Inferno, 11.vi.2009, Damião Valdenor de Oliveira col.; 1♀ (UFRN): Parnamirim, Barreira do Inferno, 4.vii.2014, A. G. N. Medeiros col., coleta manual.

***Prexaspes (Elasia) paulensis* (Rehn, 1918) comb. nov.**

(Figuras 80, 96)

Paraphasma paulense Rehn, 1918: 191–192, pr. X, figs. 4–5 (♂: detalhes morfológicos); Otte 1978: 78; Zompro 2004b: 159; Otte & Brock 2005: 252; Falaschi *et al.* 2014: 381, figs. 4–6 (♀: hospedeira de *Forcipomyia paulista*); Chiquetto-Machado & Albertoni 2017: 91–101, figs. 1–28 (♀: *habitus*, detalhes morfológicos; ovo: morfologia, ultraestrutura; embrião; ninfa de primeiro ínstar).

>> HT, ♂ (ANSP # 5347): Brasil, São Paulo, Cantareira [fotografia examinada].

Comentários:

A morfologia dessa espécie é típica de *Prexaspes (Elasia)*, com exemplares de ambos os sexos pequenos e delgados, coloração normalmente em tons crípticos de verde ou marrom, tégminas relativamente alongadas e dotadas de um espinho fino, e placa subgenital do macho fracamente côncava e com um par de projeções laterais pequenas e finas, encobertas pelo tergito IX (Figuras 63C, 65D, 80–82). As duas espécies de *Prexaspes (Elasia)* incluídas no grupo-externo da análise filogenética [*Prexaspes (Elasia) pholcus* e *Prexaspes (Elasia) sp.*] formaram, juntamente com *Paraphasma paulense*, um grupo monofilético (Figura 105: clado 4), embasando a criação da nova combinação *Prexaspes (Elasia) paulensis* (Rehn, 1918). Esse grupo (suporte de Bremer = 2) é sustentado por três sinapomorfias homoplásticas: (13:0) ausência de carena ventromediana no meso- e metafêmur (convergente com o clado 7); (16:1) tégmina com protuberância espiniforme (convergente com a maioria das espécies de *Paraphasma*); e (39:1) presença de projeções laterais na placa subgenital do macho (característica com cinco surgimentos independentes ao longo da árvore). Para a formação da nova combinação em *Prexaspes*, o epíteto específico foi flexionado para o gênero masculino de forma a concordar com o nome genérico.

A inclusão de *Prexaspes paulensis* em *Paraphasma* por Rehn (1918) provavelmente se deveu a certas semelhanças entre os dois gêneros, tais como a ausência de carena ventromediana no meso- e metafêmur, a presença de espinho na tégmina e o aspecto delicado da maioria das espécies. A terminália de ambos os sexos e o órgão fático, no entanto, apresentam morfologia fortemente divergente entre esses gêneros.

Material examinado (6♂, 4♀):**BRASIL:**

São Paulo. 1♂ (MZUSP # 155): Salesópolis, Estação Biológica de Boracéia, 23°39'14"S, 45°53'25"W, 24–28.iii.2011, Expedição MZUSP/FFCLRP col.; 1♀ (MZUSP # 176): Salesópolis, Estação Biológica de Boracéia, Luz Castelinho, 23°39'15,63"S, 45°53'22,38"W, 20–21.iv.2012, F. F. Albertoni col.; 1♂ (MZUSP # 178): Salesópolis, Estação Biológica de Boracéia, Luz Castelinho, 23°39'15,63"S, 45°53'22,38"W, 19–23.vi.2012, F. F. Albertoni col.; 1♀ (MZUSP # 175): Salesópolis, Estação Biológica de Boracéia, Luz Castelinho, 23°39'15,63"S, 45°53'22,38"W, 19–23.x.2012, F. F. Albertoni, M. A. Ulysséa col.; 1♂ (MZUSP # 177): Salesópolis, Estação Biológica de Boracéia, Luz Castelinho, 23°39'15,63"S, 45°53'22,38"W, 14–18.i.2013, F. F. Albertoni col.; 1♀ (MZUSP # 375): Salesópolis, Estação Biológica de Boracéia, Luz Castelinho, 23°39'15,63"S, 45°53'22,38"W, 15–20.ii.2013, F. F. Albertoni col.; 2♂ (MZUSP # 174, 179), 1♀ (MZUSP # 374): Salesópolis, Estação Biológica de Boracéia, Luz Castelinho, 23°39'15,63"S, 45°53'22,38"W, 8–12.iii.2013, F. F. Albertoni col.; 1♂ (MZUSP # 180): Salesópolis, Estação Biológica de Boracéia, Luz Castelinho, 23°39'15,63"S, 45°53'22,38"W, 8–12.iii.2013, F. F. Albertoni, M. A. Ulysséa col.

“Aus” amabilis (Redtenbacher, 1906) comb. nov.

(Figuras 88, 102)

Paraphasma amabile Redtenbacher, 1906: 115; Weidner 1966: 231; Brock 1998a: 13; Zompro 2002a: 181; Zompro 2004b: 159; Otte & Brock 2005: 251; Delfosse *et al.* 2019: 189.

>> ST, 1♂, 1♀ (NHMW): Peru, Marcapata [examinados – Figura 88]; ST, 2♂, 1♀ (ZMUH): Peru, Marcapata [fotografia examinada]; ST, 1♂, 1♀ (ZMUH): Bolívia, Yungas de La Paz [fotografia examinada]; ST, 1♂ (MNHN): Bolívia, Yungas de La Paz [não examinado].

Comentários:

A análise filogenética resultou no posicionamento de *Paraphasma amabile* como grupo-irmão de *Pseudophasma cambridgei* (Figura 105: clado 17), formando um clado robusto (suporte de Bremer = 5, com duas sinapomorfias exclusivas e quatro homoplásticas) que por sua vez é grupo-irmão de *Paraphasma* (clado 18). As sinapomorfias exclusivas que dão suporte ao clado 17 são: (40:1) placa subgenital do macho com apenas uma projeção

lateral (do lado direito); e (79:1) presença de um apódema basal no lobo ventral do órgão fállico. Já as sinapomorfias homoplásticas dizem respeito ao grau de desenvolvimento dos ocelos (4:0) e de carenas do meso- e metafêmur (12:1), à assimetria do vômer (35:1) e à morfologia da placa subgenital do macho (38:1).

Apesar dessas e de diversas outras semelhanças observadas entre *Pseudophasma cambridgei* e *Paraphasma amabile* (ver matriz de caracteres – Tabela 31), uma decisão a respeito do gênero para o qual essa espécie deve ser transferida seria melhor embasa com uma análise filogenética incluindo outros representantes de *Pseudophasma* e outros gêneros de Pseudophasmatinae (e.g. *Peruphasma*, *Urucumania*, *Decidia*). De qualquer forma, a descrição de um novo gênero, para o qual *Paraphasma amabile* será transferida, é parte de um trabalho taxonômico atualmente em preparação por Oskar Conle (comunicação pessoal), e a espécie é aqui provisoriamente colocada na nova combinação “*Aus*” *amabilis* (Redtenbacher, 1906), na subfamília Pseudophasmatinae.

“*Bus*” gen. nov.

(Tabelas 35, 36; Figuras 106–109)

Paraphasma Redtenbacher, 1906: 117 (em parte); Zompro 2004b: 159 (em parte); Otte & Brock 2005: 251 (em parte).

>> **Espécie-tipo:** *Paraphasma cognatum* Redtenbacher, 1906, por designação presente.

Comentários:

A análise filogenética resultou no posicionamento de *Paraphasma cognatum* na posição mais basal de um clado que inclui também representantes de outros dois gêneros de Pseudophasmatidae (Figura 105: clado 8). Esse posicionamento baseia-se somente na morfologia externa da espécie, cujo órgão fállico não foi examinado, e o clado em questão apresenta baixo suporte de Bremer (= 1) e é sustentado apenas por uma sinapomorfia bastante homoplástica (21:1, esternito VII da fêmea com uma reentrância arredondada na margem posterior), que apresenta outros três surgimentos independentes no cladograma. Apesar disso, a hipótese filogenética indica claramente que *P. cognatum* não apresenta uma relação próxima com os verdadeiros *Paraphasma* (clado 18).

Dessa forma, e levando-se em conta a singularidade morfológica de *P. cognatum* em relação a todos os demais representantes de Pseudophasmatidae estudados, a descrição de um

gênero novo para a inclusão dessa espécie foi considerada a melhor opção. A seguir é apresentada a diagnose de “*Bus*” gen. nov., seguida da redescrição de sua única espécie.

Diagnose:

Bichos-paus alados, pequenos e delicados (Figuras 106, 109), com dimorfismo sexual moderado (fêmeas com aspecto e dimensões razoavelmente semelhantes às dos machos, superando o comprimento destes por volta de 20%). “*Bus*” gen. nov. pode ser diferenciado dos demais Stratocleinae pelo seguinte conjunto de caracteres: tégminas relativamente alongadas (região anal ao menos 3,5x mais longa que larga), acuminada na região de transição entre as margens apical e posterior, e com protuberância não-espiniforme (Figuras 106D, 109D); asas posteriores do macho relativamente curtas, não ultrapassando o segmento abdominal VI (Figura 106A–C); profêmur da fêmea curvado e achatado basalmente, com carena anterodorsal distinta mas não fortemente elevada (perna anterior do macho não examinada); macho com tergito X emarginado na margem posterior (Figura 107B) e cercos aproximadamente retos, afinando distalmente e com ápice arredondado (Figura 107B–D); vômer aproximadamente simétrico, com ápice simples e região basal bastante larga e curta (Figura 107E); placa subgenital do macho distintamente dividida em uma região anterior e outra posterior (Figura 107B–D: *PSa*, *PSp*), com a região anterior apresentando um par simétrico de expansões laterais delgadas, relativamente discretas (Figura 107B: seta); esternito VII da fêmea com uma reentrância arredondada na margem posterior, mas sem órgão pré-opercular distinto (Figura 108B).

“*Bus*” *cognatus* (Redtenbacher, 1906) comb. nov.

(Tabelas 35, 36; Figuras 106–109)

Paraphasma cognatum Redtenbacher, 1906: 117; Brock 1998a: 22; Zompro 2004b: 159; Otte & Brock 2005: 251.

>> **ST, 1♂ (NHMW #25.052):** Equador, Cachabi [examinado – Figura 106]; **ST, 1♀:** Equador, Cachabi [examinado – Figura 109].

Diagnose:

Ver diagnose de “*Bus*” gen. nov.

Redescrição do macho (Tabelas 35, 36; Figuras 106, 107):

Coloração [*baseada em um único exemplar, bastante desbotado*] (Figura 106). Corpo em tons variáveis de castanho amarelado, bastante manchado de preto. Par de faixas dorsolaterais amarelo-esverdeadas, bastante desbotadas, estendendo-se pela região costal das tégminas e das asas posteriores (Figura 106B,D). Tégminas com região anal preta e venação castanho amarelada; esverdeadas na metade posterior (Figura 106D – coloração esverdeada possivelmente adquirida artificialmente, com exemplar já fixado). Asa posterior com faixa clara amarelada lateralmente, e dorsalmente marrom escuro com manchas cinza claro. Meso- e metepisterno predominantemente pretos; abdômen castanho amarelado.

Cabeça (Figura 106D). Lisa; levemente alongada, subretangular em vista dorsal; vértice muito fracamente convexo. Olho composto muito proeminente, com 0,4x o comprimento da cabeça; circular em vista lateral. Ocelos bem desenvolvidos, distintamente separados entre si; ocelo anterior mais distante do par posterior. Antena (incompleta no exemplar analisado) filiforme e muito longa, ultrapassando a extremidade posterior do abdômen (Figura 106A–C), com aproximadamente 80 flagelômeros; escapo achatado dorsoventralmente; pedicelo cilíndrico, de comprimento semelhante ao escapo; primeiro flagelômero aproximadamente 4x mais longo que o pedicelo.

Tórax (Figura 106D; ver também imagem da fêmea, que possui tórax com morfologia semelhante: Figura 109D). Protórax liso; de comprimento semelhante à cabeça e distintamente mais estreito que esta; fracamente convexo dorsalmente, chato lateralmente, distintamente convexo ventralmente. Pronoto retangular, com uma constrição discreta no terço anterior; regiões anterolaterais com reentrâncias arredondadas, contornando as aberturas do par de glândulas de defesa; margem posterior convexa. Mesotórax levemente rugoso; 1,7x mais longo que o protórax. Subretangular em corte transversal e com largura semelhante à do protórax na metade anterior; na metade posterior aproximadamente cilíndrico, alargando levemente e com leve soerguimento do mesonoto. Mesonoto com uma carena longitudinal acompanhando cada margem lateral; mesepisterno com carena longitudinal acompanhando a margem ventral. Metatórax e segmento mediano lisos; largura dos dois relativamente constante ao longo de todo o comprimento, semelhante à da região posterior do mesotórax; metatórax quase 3x mais longo que o segmento mediano; somatória do comprimento dos dois correspondendo a 1.7x o comprimento do mesotórax; ambos subretangulares em corte transversal, fracamente convexos lateralmente e chatos ventralmente.

Asas. Tégmina curta (Figura 106D), não atingindo a metade do metanoto; em vista dorsal aproximadamente subretangular e 4x mais longa que larga; margem posterior

levemente arredondada; margem apical aproximadamente truncada, porém relativamente acuminada na região de transição com a margem posterior; protuberância romba, não-espiniforme; região anal com venação reticulada, mas delimitando células relativamente grandes. Asa posterior relativamente curta, estendendo-se até a região posterior do tergito VI (Figura 106A–C).

Pernas [*pernas anteriores ausentes no macho examinado*]. Relativamente longas e delgadas, mas perna mediana distintamente mais curta que a posterior (Figura 106A–C). Mesofêmur ligeiramente mais longo que pro- e mesotórax combinados e com aproximadamente metade do comprimento do metafêmur. Meso- e metafêmur subretangulares em corte transversal, com as faces dorsal e ventral fracamente convexas; arestas levemente carenadas; sem carena ventromediana. Meso- e metatíbia com *area apicalis* distinta; aproximadamente tão longas quanto o fêmur correspondente; aproximadamente trapezoidais em corte transversal, mas com a face ventral levemente convexa; sem carena ventromediana. Meso- e metabasitarso mais longos que os três tarsômeros medianos combinados.

Abdômen. Aproximadamente 1,8x mais longo que cabeça, tórax e segmento mediano combinados. Tergitos e esternitos lisos, mas região posterior do tergito IX levemente carenada medianamente. Segmentos II e III os mais longos; segmentos IV–VI diminuindo gradativamente de comprimento, cada um ligeiramente mais curto que o anterior; segmento VI quase 2x mais longo que o VII. Tergitos VIII–X distintamente mais curtos que os anteriores; tergito VIII com menos da metade do comprimento do VII. Tergito IX aproximadamente tão longo quanto o VIII e ligeiramente mais curto que o X. Segmentos II–VII com largura semelhante. Tergito VIII com região anterior de largura semelhante ao VII e alargando-se posteriormente; tergitos IX com largura semelhante à região posterior do VIII. Tergito X anteriormente tão largo quanto o IX, mas estreitando-se em direção à margem posterior; convexo; um pouco mais longo que largo; margem posterior distintamente emarginada (Figura 107B). Placas dentadas pouco desenvolvidas, cada uma com 8-10 dentes diminutos, dispostos aproximadamente em fileiras. Cercos um pouco mais longos que tergito X; aproximadamente retos, mas com região apical levemente curvada para dentro; cilíndricos, afinando em direção ao ápice arredondado (Figura 107B–D: *Ce*). Vômer grosseiramente triangular, aproximadamente simétrico, distintamente mais largo que longo; expansões basais bastante longas e estreitas; margem anterior distintamente côncava; região apical estreita e levemente sinuosa; ápice simples (Figura 107E). Epiprocto oculto sob o tergito X. Esternito VIII mais curto que o tergito correspondente. Placa subgenital mais longa que tergitos IX e X combinados; aproximadamente 2x mais longa que o esternito VIII; distintamente dividida em

uma região anterior e outra posterior (Figura 107B–D: *PSa*, *PSp*). Região anterior da placa subgenital com um par simétrico de expansões laterais alongadas e finas, estendendo-se aproximadamente até a margem posterior do tergito IX (Figura 107B: seta). Região posterior da placa subgenital fortemente convexa; distintamente mais longa que a região anterior (Figura 107B,D: *PSp*).

Órgão fállico não examinado.

Redescrição da fêmea (Tabelas 35–36; Figuras 108–109):

Coloração. [*baseada em um único exemplar, bastante desbotado*] (Figura 109). Como no macho, mas com tonalidades mais escuras e mais regiões pretas, e sem a faixa clara lateral nas tégminas e asas posteriores.

Cabeça [*antenas com pedicelo e flagelo ausentes na fêmea examinada*] (Figura 109D). Como no macho, mas olhos compostos levemente alongados em vista lateral.

Tórax (Figura 109D). Como no macho.

Asas. Como no macho, exceto pela asa posterior ligeiramente mais longa em relação ao corpo (atingindo o tergito VIII – Figura 109A–C).

Pernas [*pernas medianas ausentes na fêmea examinada*] (Figura 106A–C). Profêmur quase tão longo quanto mesotórax, metatórax e segmento mediano combinados; curvado e achatado basalmente; aproximadamente trapezoidal em corte transversal, com bordas carenadas; carena anterodorsal distinta. Protíbia aproximadamente tão longa quanto profêmur e 4,5x mais longa que probasitarso; aproximadamente trapezoidal em corte transversal, mas com a face ventral levemente convexa; bordas carenadas. Perna posterior como no macho.

Abdômen. 1,6x mais longo que cabeça, tórax e segmento mediano combinados. Tergitos e esternitos lisos, mas tergito X levemente carenado medianamente. Segmentos II e III os mais longos, com comprimento semelhante entre si; segmentos IV e V com comprimento semelhante entre si, ligeiramente mais curtos que os anteriores; segmento VI ligeiramente mais curto que V; segmento VII com aproximadamente dois terços do comprimento do VI. Tergitos VIII–X distintamente mais curtos que os anteriores; tergito VIII com 0,4x o comprimento do VII. Tergito IX ligeiramente mais curto que VIII e mais longo que X. Segmentos II–VII com largura semelhante entre si; VIII–X ligeiramente mais estreitos que os anteriores e de largura semelhante entre si. Tergito X ligeiramente mais longo que largo; tectiforme; margem posterior levemente emarginada (Figura 108A,C). Cercos retos, cilíndricos e curtos; com 1,4x o comprimento do tergito X; afinando ligeiramente em direção ao ápice; ápice arredondado (Figura 108C: *Ce*). Epiprocto com margem posterior

arredondada. Esternito VII com uma reentrância arredondada na margem posterior; órgão pré-opercular ausente. Placa subgenital aproximadamente lanceolada, estendendo-se aproximadamente até a margem posterior do tergito X (Figura 108B,C: *PS*); ápice suavemente acuminado; carena longitudinal interna presente.

Ovo não examinado.

Distribuição:

Essa espécie equatoriana é conhecida somente da localidade-tipo, “Equador, Cachabi”, que possivelmente corresponde à região do Rio Cachabi, localizada no extremo norte do país, na província Esmeraldas. Por tratar-se de um local próximo à fronteira com a Colômbia, é provável que “*Bus*” *cognatus* ocorra também nesse país.

Comentários:

“*Bus*” *cognatus* é conhecida somente por um macho e uma fêmea (síntipos) do NHMW. Dessa forma, não foi possível realizar a dissecação e estudo do órgão fállico, o que talvez fornecesse outra perspectiva a respeito das relações filogenéticas dessa espécie, cuja morfologia externa não permitiu uma associação clara com nenhum outro gênero de Pseudophasmatidae.

Não foram examinados outros exemplares além do material tipo.

Tabela 35. “*Bus*” *cognatus*, medidas (comprimento em mm) dos síntipos.

	♂ ST (n=1)	♀ ST (n=1)
Corpo	48,3	58,9
Antena	> 67,2	–
Cabeça	2,5	3
Pronoto	2,6	3,5
Mesonoto	4,3	5,5
Metanoto	5,5	7,7
Segmento mediano	2	2,5
Tégmina	3,4	5
Asa posterior	30,5	42,4
Profêmur	–	14,6
Protíbia	–	14,4
Mesofêmur	7,4	–
Mesotíbia	7,5	–
Metafêmur	13,6	13,7
Metatíbia	14,4	13,8
Abdômen (excluindo segmento mediano)	31,2	36,2
Tergito IX	0,5	1,3
Tergito X	0,9	1,2
Cerco	1,3	1,7
Vômer	0,6	–
Placa subgenital	2,4	3,8

Tabela 36. “*Bus*” *cognatus*, proporções corpóreas dos síntipos.

	♂ ST (n=1)	♀ ST (n=1)
Cabeça: comprimento/largura	1,2	1,1
Pronoto: comprimento/largura	1,8	1,8
Mesonoto: comprimento/largura	2,9	2,8
Tégmina (região anal): comprimento/largura	4,2	3,5
Comprimento protíbia/protarso	–	–
Comprimento mesotíbia/mesotarso	–	–
Comprimento metatíbia/metatarso	2,6	2,4
Tergito X: comprimento/largura	1,3	1,1
Vômer: comprimento/largura	0,5	–

CONCLUSÕES

As decisões taxonômicas propostas neste trabalho incluem sete novas combinações, seis novas sinonímias de espécie, uma nova sinonímia de gênero (*Oestrophora* sinônimo júnior de *Paraphasma*), três designações de lectótipo, uma espécie revalidada e um nome de espécie considerado *nomen dubium*. Como resultado da revisão taxonômica e da análise filogenética, *Paraphasma* passa a ter uma configuração bastante distinta da que apresentava ao início do estudo, reunindo as nove espécies a seguir: *P. conspersum*; *P. laterale*; *P. marginale*; *P. minus*; *P. trianguliferum*; *P. umbretta*; *Paraphasma* sp. nov. 1; *Paraphasma* sp. nov. 2; *Paraphasma* sp. nov. 3.

Foi apresentada uma redescrição detalhada de *Paraphasma*, baseada em morfologia externa, da genitália interna masculina (= órgão fático) e do ovo. Foram também descritas três espécies novas de *Paraphasma* e redescritas as demais espécies, incluindo a primeira descrição do macho de *P. minus*, do ovo de *P. conspersum*, *P. laterale*, *P. marginale*, *P. umbretta*, *Paraphasma* sp. nov. 1 e *Paraphasma* sp. nov. 3, e do órgão fático de todas as espécies exceto *P. trianguliferum*. Os resultados da análise filogenética indicaram a criação de dois novos gêneros para duas espécies previamente incluídas em *Paraphasma*; um desses gêneros (“*Bus*” gen. nov.) foi descrito no presente estudo.

O órgão fático foi examinado e ilustrado para 22 espécies de bichos-paus (21 da família Pseudophasmatidae e uma de Heteronemiidae). Apesar da grande variação morfológica observada, para diversos elementos do órgão fático foi possível verificar prováveis homologias entre as espécies, tendo sido propostos nomes para as várias regiões e estruturas desse órgão.

A morfologia do órgão fático correspondeu à principal fonte de informações para delimitação das espécies de *Paraphasma*, mostrando-se o único critério morfológico confiável para diferenciação entre algumas espécies com morfologia externa muito semelhante. Também vale notar que, dos 80 caracteres definidos para a análise filogenética, 32 (= 40%) dizem respeito à genitália masculina. Esse conjunto de caracteres do órgão fático foi, de forma geral, mais consistente com a hipótese filogenética obtida do que os caracteres de morfologia externa, que se mostraram bastante homoplásticos. Além disso, 60% dos agrupamentos recuperados na análise filogenética foram sustentados por ao menos uma sinapomorfia relacionada ao órgão fático. Esses resultados evidenciam o potencial

taxonômico, já apontado por Helm *et al.* (2011) e Heleodoro & Rafael (2019), do órgão fático de Phasmatodea, e espera-se que sirvam de estímulo para a disseminação de estudos na ordem utilizando a genitália masculina como uma nova fonte de evidências taxonômicas e filogenéticas.

Na análise filogenética, com enraizamento dentro de Pseudophasmatidae e pesos iguais para os caracteres, foram obtidas três árvores mais parcimoniosas, cujo cladograma de consenso estrito teve bom grau de resolução, apresentando uma hipótese de relacionamento para os representantes de *Paraphasma* e mais 18 espécies de outros gêneros e subfamílias de Pseudophasmatidae (com apenas uma politomia entre quatro espécies de *Paraphasma*). O cladograma mostra *Paraphasma* como um grupo monofilético sustentado por três sinapomorfias exclusivas, relacionadas à morfologia do órgão fático, e duas homoplásticas, de morfologia externa. Os resultados também trazem fortes indícios do polifiletismo das três subfamílias de Pseudophasmatidae (Pseudophasmatinae, Stratoctleinae e Xerosomatinae). Recomenda-se, assim, a realização de uma análise filogenética mais abrangente nessa família, preferencialmente incluindo a espécie-tipo de todos ou da maioria de seus gêneros, para que possam ser tomadas decisões taxonômicas seguras em relação às subfamílias e tribos.

REFERÊNCIAS

- Agnarsson, I. & Miller, J.A. 2008. Is ACCTRAN better than DELTRAN? **Cladistics**, 24: 1032–1038.
- Allred, M.L.; Stark, B.P. & Lentz, D.L. 1986. Egg capsule morphology of *Anisomorpha buprestoides* (Phasmatodea: Pseudophasmatidae). **Entomological News**, 97: 169–174.
- Araujo, F.F. & Garraffoni, A.R.S. 2012. Diversidade de Phasmida (Insecta) na Serra do Espinhaço, Chapada Diamantina (MG). **EntomoBrasilis**, 5: 137–145.
- Bates, H.W. 1865. Descriptions of fifty-two new species of Phasmidae from the collection of Mr. W. Wilson Saunders, with remarks on the family. **Transactions of the Linnean Society of London**, 25: 321–359.
- Bedford, G.O. 1978. Biology and ecology of the Phasmatodea. **Annual Review of Entomology**, 23: 125–149.
- Beutel, R.G. & Gorb, S.N. 2001. Ultrastructure of attachment specializations of hexapods (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, 39: 177–207.
- Blackith, R.E. & Blackith, R.M. 1968. A numerical taxonomy of orthopteroid insects. **Australian Journal of Zoology**, 16: 111–131.
- Bolívar, I. 1896. Ortópteros recogidos por el Sr. Uraz en la cuenca del río Atalapo. **Actas de la Sociedad Española de Historia Natural**, 25: 11–18.
- Boudreaux, H.B. 1979. **Arthropod phylogeny with special reference to insects**. New York, John Wiley & Sons. 320p.
- Bradler, S. 2009. Die Phylogenie der Stab- und Gespenstschrecken (Insecta: Phasmatodea). **Species, Phylogeny and Evolution**, 2: 3–139.

- Bradler, S.; Robertson, J.A. & Whiting, M.F. 2014. A molecular phylogeny of Phasmatodea with emphasis on Necrosiinae, the most species-rich subfamily of stick insects. **Systematic Entomology**, 39: 205–222.
- Bradler, S.; Cliquennois, N. & Buckley, T.R. 2015. Single origin of the Mascarene stick insects: ancient radiation on sunken islands? **BMC Evolutionary Biology**, 15: 196.
- Bradley, J.C. & Galil, B.S. 1977. The taxonomic arrangement of the Phasmatodea with keys to the subfamilies and tribes. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, 79: 176–208.
- Bragg, P.E. 1995. Comments on the species of Phasmida described by Stoll in 1788 and named by Olivier in 1792. **Phasmid Studies**, 4: 24–25.
- Bragg, P.E. 1997. A glossary of terms used to describe phasmids. **Phasmid Studies**, 6: 24–33.
- Bragg, P.E. 2001. **Phasmids of Borneo**. Borneo, Natural History Publications. 771p.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics**, 10: 295–304.
- Bresseel, J. & J. Constant. 2018. Two new stick insect genera from Vietnam, *Nuichua* gen. nov. and *Pterohirasea* gen. nov. with two new species (Phasmida: Diapheromeridae: Necrosiinae). **Belgian Journal of Entomology**, 70: 1–29.
- Brock, P.D. 1998a. Catalogue of type specimens of stick- and leaf-Insects in the Naturhistorisches Museum Wien (Insecta: Phasmida). In: **Kataloge der wissenschaftlichen Sammlungen des Naturhistorischen Museums in Wien**. Wien, Naturhistorisches Museum Wien. Band 13, p. 5–72.
- Brock, P.D. 1998b. Type material of stick-insects (Insecta: Phasmida) in the Zoological Museum, University of Copenhagen. **Steenstrupia**, 24: 23–35.
- Brock, P.D. 2007. The types of Phasmida in the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg (ZMAS). **Zootaxa**, 1398: 45–56.

- Brock, P.D.; Marshall, J.A.; Beccaloni, G.W. & Harman, A.J.E. 2016. The types of Phasmida in the Natural History Museum, London, UK. **Zootaxa**, 4179: 151–208.
- Brock, P.D.; Büscher, T. & Baker, E. 2019. **Phasmida Species File Online**. Version 5.0/5.0. Disponível em: <http://phasmida.speciesfile.org> [acessado em 4 de junho de 2019].
- Brunner von Wattenwyl, K. 1893. **Révision du système des orthoptères et description des espèces rapportées par M. Leonardo Fea de Birmanie**. Genova, Tipografia del R. Istituto Sordo-Muti. 230p.
- Brunner von Wattenwyl, K. 1907. IX. Tribus Clitumnini, X. Tribus Lonchodini, XI. Tribus Bacunculini. *In*: Brunner von Wattenwyl, K. & Redtenbacher, J. (Eds.). 1906–1908. **Die Insektenfamilie der Phasmiden**. Leipzig, Wilhelm Engelmann. p. 181–338, Tafel VII–XV.
- Buckley, T.R.; Attanayake, D. & Bradler, S. 2009. Extreme convergence in stick insect evolution: phylogenetic placement of the Lord Howe Island tree lobster. **Proceedings of the Royal Society B**, 276: 1055–1062.
- Burmeister, H. 1838. **Handbuch der Entomologie, Zweiter Band**. Berlin, Theod. Chr. Friedr. Enslin. p. 397–756.
- Büscher, T.H.; Buckley, T.R.; Grohmann, C.; Gorb, S.N. & Bradler, S. 2018. The evolution of tarsal adhesive microstructures in stick and leaf insects (Phasmatodea). **Frontiers in Ecology and Evolution**, 6: 69.
- Camousseight, A. 1995. Revisión taxonómica del género *Agathemera* Stål, 1875 (Phasmatodea, Pseudophasmatidae). **Revista Chilena de Entomología**, 31: 13–20.
- Camousseight, A. 2005. Redefinición del género *Agathemera* (Phasmatodea: Pseudophasmatidae) en Chile. **Revista Chilena de Entomología**, 22: 35–53.
- Camousseight, A. 2010. *Prisopus apteros* n. sp. (Phasmatodae: Pseudophasmatidae) de Chile. **Revista Chilena de Entomología**, 35: 5–13.

- Captain Cook Society. 2019. **The Captain Cook Society**. Disponível em: <https://captaincookociety.com> [acessado em 6 de junho de 2019].
- Caputo, M.V. 1984. **Stratigraphy, Tectonics, Paleoclimatology and Paleogeography of Northern Basins of Brazil**. University of California (Ph.D. Dissertation). 583p.
- Caudell, A.N. 1904. On a collection of non-saltatorial Orthoptera from Paraguay. **Journal of the New York Entomological Society**, 12: 179–188.
- Chiquetto-Machado, P.I. 2018. Redescription of the Brazilian stick insect *Pseudophasma cambridgei* Kirby (Phasmatodea: Pseudophasmatidae), with first description of the female and egg. **Austral Entomology**, 57: 392–402.
- Chiquetto-Machado, P.I. & Albertoni, F.F. 2017. Description of the female, egg and first instar nymph of the stick insect *Paraphasma paulense* (Phasmatodea: Pseudophasmatidae) from Southeast Brazil. **Journal of Orthoptera Research**, 26: 91–101.
- Chiquetto-Machado, P.I.; Hennemann, F.H. & Conle, O.V. 2018. Description of the female and egg of *Phantasca phantasma* (Westwood, 1859) (Phasmatodea: Diapheromeridae: Diapheromerinae). **Zootaxa**, 4486: 89–92.
- Chopard, L. 1911. Contribution a la faune des Orthoptères de la Guyane Française. **Annales de la Société Entomologique de France**, 80: 315–350.
- Chopard, L. 1920. **Recherches sur la conformation et le développement des derniers segments abdominaux chez les Orthoptères**. Rennes, Imprimerie Oberthur. 352p.
- Clark, J.T. 1976. The eggs of stick insects (Phasmida): a review with descriptions of the eggs of eleven species. **Systematic Entomology**, 1: 95–105.
- Clark Sellick, J.T. 1988. The capitula of phasmid eggs: an update with a review of the current state of phasmid ootaxonomy. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 93: 273–282.
- Clark Sellick, J.T. 1994. Phasmida (stick insect) eggs from the Eocene of Oregon. **Paleontology**, 37: 913–921.

- Clark Sellick, J.T. 1997. Descriptive terminology of the phasmid egg capsule, with an extended key to the phasmid genera based on egg structure. **Systematic Entomology**, 22: 97–122.
- Clark Sellick, J.T. 1998. The micropylar plate of the eggs of Phasmida, with a survey of the range of plate form within the order. **Systematic Entomology**, 23: 203–228.
- Conle, O.V.; Hennemann, F.H. & Perez-Gelabert, D.E. 2008. Studies on neotropical Phasmatodea II: revision of the genus *Malacomorpha* Rehn, 1906, with the descriptions of seven new species (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Pseudophasmatinae). **Zootaxa**, 1748: 1–64.
- Conle, O.V.; Hennemann, F.H. & Gutiérrez, Y. 2011. **The stick insects of Colombia: A catalogue and bibliography with the descriptions of four new genera and 74 new species**. Norderstedt, Books on Demand. 406p.
- Costa Lima, A.M. da. 1938. **Insetos do Brasil. 1º Tomo**. Rio de Janeiro, Escola Nacional de Agronomia. 470p.
- De Haan, W. 1842. Bijdragen tot de Kennis der Orthoptera. In: Temminck, C.J. (Ed.). **Verhandelingen over de natuurlijke geschiedenis der Nederlandsche overzeesche bezittingen**. Leiden, In Commissie Bij S. En J. Luchtmans En C. C. Van Der Hoek. v. 3, p. 45–243.
- De Pinna, M.G.G. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, 7: 367–394.
- Delfosse, E.; Cliquennois, N.; Depraetere, M. & Robillard, T. 2019. Catalogue des types de la collection de phasmes du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (Insecta, Phasmatodea). **Zoosystema**, 41: 181–235.
- Dominguez, M.C.; Blas, G.S.; Agrain, F.; Roig-Juñent, S.A.; Scollo, A.M. & Debandi, G.O. 2009. Cladistic, biogeographic and environmental niche analysis of the species of *Agathemera* Stål (Phasmatida, Agathemeridae). **Zootaxa**, 2308: 43–57.

- Dossey, A.T. 2010. Insects and their chemical weaponry: New potential for drug discovery. **Natural Product Reports**, 27: 1737–1757.
- Dossey, A.T.; Walse, S.S.; Rocca, J.R. & Edison, A.S. 2006. Single-insect NMR: a new tool to probe chemical biodiversity. *ACS Chemical Biology*, 1: 511–514.
- Dossey, A.T.; Walse, S.S. & Edison, A.S. 2008. Developmental and geographical variation in the chemical defense of the walkingstick insect *Anisomorpha buprestoides*. **Journal of Chemical Ecology**, 34: 584–590.
- Drury, D. 1770. **Illustrations of natural history. Wherein are exhibited upwards of two hundred and forty figures of exotic insects, according to their different genera; very few of which have hitherto been figured by any author, being engraved and coloured from nature, with the greatest accuracy, and under the author's own inspection, on fifty copper-plates. With a particular description of each insect: interspersed with remarks and reflections on the nature and properties of many of them.** London, Horace's Head. 130p., pl. I–L.
- Fabricius, J.C. 1775. **Systema Entomologiae, sistens insectorum, classes, ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, descriptionibus, observationibus.** Flensburg & Leipzig, Officina Libraria Kortii. 832p.
- Fabricius, J.C. 1787. **Mantissa insectorum sistens eorum species nuper detectas adiectis characteribus genericis, differentiis specificis, emendationibus, observationibus. Tom. I.** Copenhagen, Christ. Gottl. Proft. 348p.
- Fabricius, J.C. 1793. **Entomologia Systematica emendata et aucta. Secundum classes, ordines, genera, species adiectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus. Tom. II.** Copenhagen, Christ. Gottl. Proft. 519p.
- Fabricius, J.C. 1798. **Supplementum Entomologiae Systematicae.** Copenhagen, Proft et Storch. 572p.
- Falaschi, R.L.; Albertoni, F.F. & Fusari, L.M. 2014. A new species of *Forcipomyia* (*Microhelea*) Meigen (Insecta: Diptera: Ceratopogonidae) from the Neotropical region. **Zootaxa**, 3878: 379–389.

- Folmer, O.; Black M.; Hoeh, W.; Lutz, R. & Vrijenhoek, R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. **Molecular Marine Biology and Biotechnology**, 3: 294–299.
- Friedemann, K.; Wipfler, B.; Bradler, S. & Beutel, R.G. 2012. On the head morphology of Phyllium and the phylogenetic relationships of Phasmatodea (Insecta). **Acta Zoologica**, 93: 184–199.
- Giglio-Tos, E. 1895. Ortotteri del Paraguay, raccolti dal Dr. J. Bohls. **Zoologische Jahrbücher**, 8: 804–818.
- Giglio-Tos, E. 1910. Fasmidi esotici del R. Museo zoologico di Torino e del Museo civico di Storia naturale di Genova. **Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della Royal Università di Torino**, 25: 1–57.
- Glaw, F.; Hawlitschek, O.; Dunz, A.; Goldberg, J. & Bradler, S. 2019. When giant stick insects play with colors: molecular phylogeny of the Achriopterini and description of two new splendid species (Phasmatodea: *Achrioptera*) from Madagascar. **Frontiers in Ecology and Evolution**, 7: 105.
- Gmelin, J.F. 1789. **Caroli A Linné, Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima tertia, aucta, reformata. Tom. I, Pars IV.** Leipzig, Georg Emanuel Beer. p. 1517–2224.
- Goldberg, J.; Bresseel, J.; Constant, J.; Kneubühler, B.; Leubner, F.; Michalik, P. & Bradler, S. 2015. Extreme convergence in egg-laying strategy across insect orders. **Scientific Reports**, 5: 7825.
- Goloboff, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. **Cladistics**, 9: 83–91.
- Goloboff, P.A. 2008. Calculating SPR distances between trees. **Cladistics**, 24: 591–597.
- Goloboff, P.A. & Catalano, S. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, 32: 221–238.

- Goloboff, P.A.; Carpenter, J.M.; Arias, J.S. & Esquivel, D.R.M. 2008a. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics**, 24: 758–773.
- Goloboff, P.A.; Farris, J.S. & Nixon, K.C. 2008b. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, 24: 774–786.
- Gottardo, M. & Vallotto, D. 2014. External macro- and micromorphology of the male of the stick insect *Hermarchus leytensis* (Insecta: Phasmatodea) with phylogenetic considerations. **Comptes Rendus Biologies**, 337: 258–268.
- Gray, G.R. 1835. **Synopsis of the species of insects belonging to the family of Phasmidae**. London. 48p.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2005. **Evolution of the Insects**. New York, Cambridge University Press. 755p.
- Günther, K. 1953. Über die taxonomische Gliederung und die geographische Verbreitung der Insektenordnung der Phasmatodea. **Beiträge zur Entomologie**, 3: 541–563.
- Günther, K. 1970. 12. Cheleutoptera (Phasmoidea). *In*: Tuxen, S.L. (Ed.). **Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects**. Copenhagen, J. Jørgensen & Co. p. 58–61.
- Handlirsch, A. 1903. Zur Phylogenie der Hexapoden. **Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abt. 1**, 112: 716–738, Tafel I.
- Handlirsch, A. 1930. Ordnung der Pteryogonea: Phasmida (Gespenst- oder Stabheuschrecken). *In*: Kükenthal, W. & Krumbach, T. (Eds.). **Handbuch der Zoologie**. Berlin & Leipzig, Walter de Gruyter. v. 4, p. 751–765.
- Heleodoro, R.A. & Rafael, J.A. 2018. Description of a new species of *Isagoras* Stål (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Xerosomatinae: Prexaspini) from the State of Minas Gerais, Brasil. **Zootaxa**, 4378: 595–600.

- Heleodoro, R.A. & Rafael, J.A. 2019. Is the Phasmatodea male genitalia useful for systematics? A case study in *Creoxylus* and *Prexaspes* (Insecta: Phasmatodea) from the Brazilian Amazon Basin. **Zoologischer Anzeiger**, 278: 66–79.
- Heleodoro, R.A.; Andreazze, R. & Rafael, J.A. 2017a. Redescription of *Malacomorpha cancellata* (Phasmatodea: Pseudophasmatidae): a geographically misplaced neotropical species. **Zoologia**, 34: e20476.
- Heleodoro, R.A.; Mendes, D.M.M. & Rafael, J.A. 2017b. Studies on Brazilian Pseudophasmatidae (Phasmatodea) with the description of a new species of *Agrostia* Redtenbacher and new records for *Metriophasma* Uvarov and *Parastratocles* Redtenbacher. **Revista Brasileira de Entomologia**, 61: 170–177.
- Helm, C.; Treulieb, S.; Werler, K.; Bradler, S. & Klass, K.-D. 2011. The male genitalia of *Oxyartes lamellatus* – phasmatodeans do have complex phallic organs (Insect: Phasmatodea). **Zoologischer Anzeiger**, 250: 223–245.
- Hennemann, F.H. & Conle, O.V. 2003. Catalogue of type specimens of Phasmatodea (Insecta) deposited in the Staatliche Museum für Naturkunde in Stuttgart. **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A**, 651: 1–8.
- Hennemann, F.H. & Conle, O.V. 2012. Studies on neotropical Phasmatodea XIV: revisions of the Central American genera *Hypocyrthus* Redtenbacher, 1908 and *Rhynchacris* Redtenbacher, 1908 (Phasmatodea: “Anareolatae”: Xerosomatinae: Hesperophasmatini). **Journal of Orthoptera Research**, 21: 65–89.
- Hennemann, F.H. & Conle, O.V. 2018. Studies on neotropical Phasmatodea XVIII: Four new species of *Lobolibethra* Hennemann & Conle, 2007 from Peru and Ecuador (Phasmatodea: “Anareolatae”: Diapheromeridae). **European Journal of Taxonomy**, 449: 1–33.
- Hennemann, F.H.; Gehler, A.S. & Conle, O. V. 1995. Katalog des im Museum für Naturkunde in Stuttgart vorhandenen Typusmaterials der Insektenordnung Phasmatodea. **Entomologische Zeitschrift**, 105: 435–439.

- Hennemann, F.H.; Conle, O.V. & Zhang, W. 2003. Catalogue of the stick and leaf-insects (Phasmatodea) of China, with a faunistic analysis, review of recent ecological and biological studies and bibliography (Insecta: Orthoptera: Phasmatodea). **Zootaxa**, 1735: 1–77.
- Hennemann, F.H.; Conle, O.V. & Perez-Gelabert, D.E. 2016. Studies on neotropical Phasmatodea XVI: Revision of Haplopodini Günther, 1953 (rev. stat.), with notes on the subfamily Cladomorphinae Bradley & Galil, 1977 and the descriptions of a new tribe, four new genera and nine new species (Phasmatodea: “Anareolatae”: Phasmatidae: Cladomorphinae). **Zootaxa**, 4128: 1–211.
- Hennemann, F.H.; Conle, O.V.; Bellanger, Y.; Lelong, P. & Jourdan, T. 2018. Studies on neotropical Phasmatodea XVII: Revision of *Phantasca* Redtenbacher, 1906, with the descriptions of six new species (Phasmatodea: Diapheromeridae: Diapheromerinae). **European Journal of Taxonomy**, 435: 1–62.
- Hennig, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Urbana, University of Illinois Press. 263p.
- ICZN. 1999. **International Code of Zoological Nomenclature**. 4.ed. London, The International Trust for Zoological Nomenclature.
- Jourdan, T.; Lelong, P. & Bellanger, Y. 2014. Contribution à l’inventaire des Phasmatodea de Saül, Guyane. **Bulletin de la Société Entomologique de France**, 119: 487–498.
- Kaup, J.J. 1871. Ueber die Eier der Phasmiden. **Berliner Entomologische Zeitschrift**, 15: 17–24.
- Kerzhner, I.M. 1994. Case 2862. A.A.H. Lichtenstein’s (1796, 1797) *Catalogus musei zoologici ... Sectio tertia. Continens Insecta* and D.H. Schneider’s (1800) *Verzeichniss einer Parthei Insekten ...* : proposed suppression, with conservation of some Lichtenstein (1796) names (Insecta and Arachnida). **Bulletin of Zoological Nomenclature**, 51: 108–115.
- Kirby, W.F. 1904a. **A synonymic catalogue of Orthoptera. Vol. I. Orthoptera Euplexoptera, Cursoria, et Gressoria. (Forficulidae, Hemimeridae, Blattidae, Mantidae, Phasmidae)**. London, Taylor & Francis. 501p.

- Kirby, W.F. 1904b. Notes on Phasmidae in the collection of the British Museum (Natural History), South Kensington, with descriptions of new species – No. I. **The Annals and Magazine of Natural History**, ser. 7, 13: 372–377.
- Kirby, W.F. 1904c. Notes on Phasmidae in the collection of the British Museum (Natural History), South Kensington, with descriptions of new genera and species – No. II. **The Annals and Magazine of Natural History**, ser. 7, 13: 429–449.
- Kjer, K.M. 2004. Aligned 18S and insect phylogeny. **Systematic Biology**, 53: 506–514.
- Klante, H. 1960. Stabheuschrecken (Insecta, Phasmatodea) aus dem Naturkundemuseum Görlitz. **Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz**, 36: 89–101.
- Kômoto, N.; Yukuhiro, K.; Ueda, K. & Tomita, S. 2011. Exploring the molecular phylogeny of phasmids with whole mitochondrial genome sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 58: 43–52.
- Kristensen, N.P. 1975. The phylogeny of hexapod “orders”. A critical review of recent accounts. **Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung**, 13: 1–44.
- Kumagai, A.F. & Fonseca, N.G. 2009. Uma nova espécie de *Cladomorphus* Gray, 1835 (Phasmatidae, Cladomorphinae) de Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, 53: 41–44.
- Kumar, S.; Stecher, G.; Li, M.; Knyaz, C. & Tamura, K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. **Molecular Biology and Evolution**, 35: 1547–1549.
- Latreille, P.A. 1807. **Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata. Tomus tertius**. Paris & Strasbourg, Amand Koenig. 258p.

- Le Peletier de Saint Fargeau, L.M. & Serville, J.G.A. 1825. **Histoire Naturelle. Entomologie, ou histoire naturelle des crustacés, des arachnides e des insectes. Tome dixième.** Paris, Chez Mme veuve Agasse. 828p. [Latreille e Guérin também são mencionados como autores na página de rosto, mas a obra é atribuída a Le Peletier de Saint Fargeau & Serville por serem estes os verdadeiros autores, como explicado no “*Avertissement de L’Éditeur*”]
- Letsch, H. & Simon, S. 2013. Insect phylogenomics: new insights on the relationships of lower neopteran orders (Polyneoptera). **Systematic Entomology**, 38: 783–793.
- Lichtenstein, A.A.H. 1796. **Catalogus musei zoologici ditissimi Hamburgi, d III Februar 1796, Auctionis lege distrahendi, Sectio Tertia, Continens Insecta.** Hamburg, Gottl. Friedr. Schniebes. 222p.
- Lichtenstein, A.A.H. 1802. A dissertation on two natural genera hitherto confounded under the name of *Mantis*. **Transactions of the Linnean Society**, 6: 1–39; pl. I–II.
- Lima, A.R.; Kumagai, A.F. & Neto, F.C.C. 2013. Morphological and biological observations on the stick insect *Tithonophasma tithonus* (Gray, 1835) (Phasmida: Pseudophasmatidae: Pseudophasmatinae). **Zootaxa**, 3700: 588–592.
- Lohmann, L.G. 2006. Untangling the phylogeny of Neotropical lianas (Bignoniaceae, Bignoniaceae). **American Journal of Botany**, 93: 304–318.
- Mazzini, M.; Carcupino, M. & Fausto, A.M. 1993. Egg chorion architecture in stick insects (Phasmatodea). **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, 22: 391–415.
- Mirande, J.M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). **Cladistics**, 25: 574–613.

Misof, B.; Liu, S.; Meusemann, K.; Peters, R.S.; Donath, A.; Mayer, C.; Frandsen, P.B.; Ware, J.; Flouri, T.; Beutel, R.G.; Niehuis, O.; Petersen, M.; Izquierdo-Carrasco, F.; Wappler, T.; Rust, J.; Aberer, A.J.; Aspöck, U.; Aspöck, H.; Bartel, D.; Blanke, A.; Berger, S.; Böhm, A.; Buckley, T.R.; Calcott, B.; Chen, J.; Friedrich, F.; Fukui, M.; Fujita, M.; Greve, C.; Grobe, P.; Gu, S.; Huang, Y.; Jermiin, L.S.; Kawahara, A.Y.; Krogmann, L.; Kubiak, M.; Lanfear, R.; Letsch, H.; Li, Y.; Li, Z.; Li, J.; Lu, H.; Machida, R.; Mashimo, Y.; Kapli, P.; McKenna, D.D.; Meng, G.; Nakagaki, Y.; Navarrete-Heredia, J.L.; Ott, M.; Ou, Y.; Pass, G.; Podsiadlowski, L.; Pohl, H.; von Reumont, B.M.; Schütte, K.; Sekiya, K.; Shimizu, S.; Slipinski, A.; Stamatakis, A.; Song, W.; Su, X.; Szucsich, N.U.; Tan, M.; Tan, X.; Tang, M.; Tang, J.; Timelthaler, G.; Tomizuka, S.; Trautwein, M.; Tong, X.; Uchifune, T.; Walz, M.G.; Wiegmann, B.M.; Wilbrandt, J.; Wipfler, B.; Wong, T.K.; Wu, Q.; Wu, G.; Xie, Y.; Yang, S.; Yang, Q.; Yeates, D.K.; Yoshizawa, K.; Zhang, Q.; Zhang, R.; Zhang, W.; Zhang, Y.; Zhao, J.; Zhou, C.; Zhou, L.; Ziesmann, T.; Zou, S.; Li, Y.; Xu, X.; Zhang, Y.; Yang, H.; Wang, J.; Wang, J.; Kjer, K.M. & Zhou, X. 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. **Science**, 346: 763–767.

Moscona, A. 1950. Studies on the egg of *Bacillus libanicus* (Orthoptera, Phasmidae). I. The egg envelopes. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, 91: 183–193.

NHM. 2019. **Natural History Museum, historical collections**. Disponível em: <https://nhm.ac.uk/our-science/collections/entomology-collections/historical-collections.html> [acessado em 6 de junho de 2019].

Olivier, M. 1792. **Encyclopédie Méthodique. Histoire Naturelle. Insectes. Tome Septième**. Paris, Chez Panckoucke. 827p.

Otte, D. 1978. The primary types of Orthoptera (Saltatoria, Mantodea, Phasmatodea and Blattodea) at the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 130: 26–87.

Otte, D. & Brock, P.D. 2005. **Phasmida Species File. Catalog of stick and leaf insects of the world**. Philadelphia, Insect Diversity Association. 414p.

- Pantel, J. 1915. Notes orthoptérologiques. VI. Le “vomer sous-anal” n'est pas le “titillateur”; étude des segments abdominaux et principalement du segment terminal des mâles, chez les Phasmides. **Annales de la Société Entomologique de France**, 84: 173–243.
- Redtenbacher, J. 1906. I. Tribus Bacillini, II. Tribus Obrimini, III. Tribus Pygirhynchini, IV. Tribus Ascepasmini, V. Tribus Anisomorphini, VI. Tribus Phasmini, VII. Tribus Heteropterygini, VIII. Tribus Phyllini. In: Brunner von Wattenwyl, K. & Redtenbacher, J. (Eds.). 1906–1908. **Die Insektenfamilie der Phasmiden**. Leipzig, Wilhelm Engelmann. p. 1–180, Tafel I–VI.
- Redtenbacher, J. 1908. XII. Tribus Phibalosomini, XIII. Tribus Acrophyllini, XIV. Tribus Necrosiini. In: Brunner von Wattenwyl, K. & Redtenbacher, J. (Eds.). 1906–1908. **Die Insektenfamilie der Phasmiden**. Leipzig, Wilhelm Engelmann. p. 339–572, Tafel XVI–XXVII.
- Rehn, J.A.G. 1906. Records and descriptions of non-saltatorial Orthoptera from British Guiana. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 58: 262–278.
- Rehn, J.A.G. 1907. Non-saltatorial and acridoid Orthoptera from Sapucay, Paraguay. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 59: 151–192.
- Rehn, J.A.G. 1918. On Dermaptera and Orthoptera from South-Eastern Brazil. **Transactions of the American Entomological Society**, 44: 181–222; pl. X.
- Robertson, J.A.; Bradler, S. & Whiting, M.F. 2018. Evolution of oviposition techniques in stick and leaf insects (Phasmatodea). **Frontiers in Ecology and Evolution**, 6: 216.
- Sellick, J. 1997. The range of egg capsule morphology within the Phasmatodea and its relevance to the taxonomy of the order. **Italian Journal of Zoology**, 64: 97–104.
- Sereno, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, 23: 565–587.
- Serville, J.G.A. 1831. Revue méthodique des insectes de l'ordre des Ortoptères. **Annales des Sciences Naturelles**, 22: 28–65.

- Serville, J.G.A. 1839. **Histoire Naturelle des Insectes. Orthoptères.** Paris, Librairie Encyclopédique de Roret. 776p.
- Silva, A.J.P. da; Lopes, R.C.; Vasconcelos, A.M. & Bahia, R.B.C. 2003. Bacias Sedimentares Paleozóicas e Meso-Cenozóicas Interiores. *In*: Bizzi, L.A.; Schobbenhaus, C.; Vidotti, R.M. & Gonçalves, J.H (Eds.). **Geologia, Tectônica e Recursos Minerais do Brasil.** Brasília, CPRM. p. 55–85.
- Snodgrass, R.E. 1937. The male genitalia of orthopteroid insects. **Smithsonian Miscellaneous Collection**, 96: 1–107.
- Stål, C. 1875. **Recensio orthopterorum. Revue critique des orthoptères décrits par Linné, De Geer et Thunberg.** Stockholm, P.A. Norstedt & Söner. 105p.
- Stoll, C. 1787–1813. **Representation exactement colorée d'après nature des spectres, des mantes, des sauterelles, des grillons, des criquets et des blattes. Qui se trouvent dans les quatre parties du monde, L'Europe, L'Asie, L'Afrique et L'Amérique; rassemblées et décrites.** Amsterdam, Chez J. C. Sepp. 79 p., pl. I–XXV. [Obra dividida em duas partes, tendo a primeira (p. 1–56, pl. I–XVIII) sido publicada em 1787 e a segunda, postumamente, em 1813. Apenas na segunda parte foram fornecidos nomes binomiais latinizados, para as espécies descritas em ambas as partes.]
- Tilgner, E.H.; Kiselyova, T.G. & McHugh, J.V. 1999. A morphological study of *Timema cristinae* Vickery with implications for the phylogenetics of Phasmida. **Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Deutsche Entomologische Zeitschrift**, 46: 149–162.
- Toledo Piza, S de. 1936a. Os Phasmidas do Museu Paulista. I. Phasmidae, Bacillinae. **Revista de Entomologia**, 6: 280–292.
- Toledo Piza, S de. 1936b. Um novo Phasmida do Brasil (Orth.). **Revista de Entomologia**, 6: 98–100.
- Toledo Piza, S de. 1937. Os Phasmidas do Museu Paulista. II. Phasmidae, Phasminae. **Revista de Entomologia**, 7: 1–8.

- Toledo Piza, S de. 1938a. Novos Phasmidas do Brasil e da Argentina (Orth.). **Revista de Entomologia**, 9: 1–11.
- Toledo Piza, S de. 1938b. Os Phasmidas do Museu Paulista. III. Phasmidae, Cladoxerinae. **Revista de Entomologia**, 8: 40–44.
- Toledo Piza, S de. 1939a. Dois novos Phasmidas do Brasil (Orth.). **Revista de Entomologia**, 10: 444–446.
- Toledo Piza, S de. 1939b. Phasmidas do Museu Argentino de Ciencias Naturales. **Physis**, 17: 113–116.
- Toledo Piza, S de. 1943. Um Proscopiida e um Phasmida novos do Brasil (Orth.). **Revista de Entomologia**, 14: 287–291.
- Toledo Piza, S de. 1944. Cinco novas espécies de Phásmidas do Brasil. **Anais da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**, 1: 43–58.
- Toledo Piza, S de. 1946. Um novo Phásmida Pachymorphinae do Brasil, emendas a chave para separação dos machos do gênero *Acanthoderus* e redistribuição por subfamílias das espécies descritas pelo autor. **Anais da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**, 3: 149–156.
- Toledo Piza, S de. 1977. Três novas espécies de *Pseudophasma* (Phasmatodea – Phyllidae). **Anais da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**, 34: 489–491.
- Toledo Piza, S de. 1985a. A segunda espécie do gên. *Oestrophora* (Phasmatodea–Phyllidae). **Revista de Agricultura**, 60: 1–2.
- Toledo Piza, S de. 1985b. Um novo *Stratocles* do Brasil (Phasmatodea–Phyllidae). **Revista de Agricultura**, 60: 101–102.
- Tomita, S.; Yukuhiro, K. & Kômoto N. 2011. The mitochondrial genome of a stick insect *Extatosoma tiaratum* (Phasmatodea) and the phylogeny of polyneopteran insets. **Journal of Insect Biotechnology and Sericology**, 80: 79–88.

- Uvarov, B.P. 1940. Twenty-four new generic names in Orthoptera. **Annals and Magazine of Natural History**, 6: 112–117.
- Vallotto, D.; Bresseel, J.; Heitzmann, T. & Gottardo, M. 2016. A black-and-red stick insect from the Philippines – observations on the external anatomy and natural history of a new species of *Orthomeria*. **Zookeys**, 559: 35–57.
- Vanschuytbroeck, P. & Cools, J. 1981. Catalogue et liste du material typique des Phasmatodea conserve dans les collections entomologiques de l’Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Orthopteroidea: Phasmatodea Jacobson & Bianchi, 1902 (= Cheleutoptera Crampton, 1915). **Bulletin de l’Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique**, 53: 1–26.
- Vera, A.; Pastenes, L.; Veloso, C. & Méndez, M.A. 2012. Phylogenetic relationships in the genus *Agathemera* (Insecta: Phasmatodea) inferred from the genes 16S, COI and H3. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 165: 63–72.
- Walker, E.M. 1922. The terminal structures of orthopteroid insects: a phylogenetic study (Part II). **Annals of the Entomological Society of America**, 15: 1–76.
- Weidner, H. 1966. Die entomologischen Sammlungen des Zoologischen Staatsinstituts und Zoologischen Museums Hamburg. VI. Teil. Insecta III. **Mitteilungen aus dem Hamburger Zoologischen Museum und Institut**, 63: 209–264.
- Westwood, J.O. 1859. **Catalogue of Orthopterous Insects in the Collection of the British Museum. Part I. Phasmidae**. London, British Museum. 195p, pl. I–XL.
- Wheeler, W.C.; Whiting, M.; Wheeler, Q.D. & Carpenter, J.M. 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. **Cladistics**, 17: 113–169.
- Whiting, M.F.; Bradler, S. & Maxwell, T. 2003. Loss and recovery of wings in stick insects. **Nature**, 421: 264–267.
- Zimsen, E. 1964. **The type material of I. C. Fabricius**. Copenhagen, Munksgaard. 656p.

- Zompro, O. 2000. Designation of type-species of 13 stick-insect genera described by J. Redtenbacher (Insecta: Orthoptera: Phasmatodea). **Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien**, 102 B: 93–96.
- Zompro, O. 2001. A generic revision of the insect order Phasmatodea: The New World genera of the stick insect subfamily Diapheromeridae: Diapheromerinae = Heteronemiidae: Heteronemiinae sensu Bradley & Galil, 1977. **Revue Suisse de Zoologie**, 108: 189–255.
- Zompro, O. 2002a. Catalogue of type material of the insect order Phasmatodea at the Zoologisches Museum der Universität Hamburg (Insecta: Orthoptera: Phasmatodea). **Mitteilungen des Hamburger Zoologischen Museums und Instituts**, 99: 179–201.
- Zompro, O. 2002b. Designation of type-species of several genera of Phasmatodea: Areolatae. **Arthropoda**, 10: 5–8.
- Zompro, O. 2003. Catalogue of type-material of the insect order Phasmatodea deposited in the Museum für Tierkunde, Dresden, Germany. **Phasmid Studies**, 11: 31–44.
- Zompro, O. 2004a. A key to the stick-insect genera of the ‘Anareolatae’ of the New World, with descriptions of several new taxa (Insecta: Phasmatodea). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 39: 133–144.
- Zompro, O. 2004b. Revision of the genera of the Areolatae, including the status of *Timema* and *Agathemera* (Insecta, Phasmatodea). **Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF)**, 37: 1–327.
- Zompro, O. 2012. Phasmatodea. In: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S.A. & Constantino, R. (Eds.). **Insetos do Brasil. Diversidade e Taxonomia**. Ribeirão Preto, Holos Editora. p. 289–295.
- Zompro, O. & Adis, J. 2001. A new species of Phasmatodea of the genus *Echethus* Stål. **Revista de Agricultura, Piracicaba**, 76: 291–297.

- Zompro, O. & Brock, P.D. 2003. Catalogue of type-material of stick-insects housed in the Muséum d'histoire naturelle, Geneva, with descriptions of some new taxa (Insecta: Phasmatodea). **Revue Suisse de Zoologie**, 110: 3–43.
- Zompro, O. & Domenico, F.C. 2005. Catalogue of the type material of Phasmatodea (Insecta) deposited in Brazilian Museums. **Iheringia, Série Zoologia**, 95: 255–259.

APÊNDICE I

É listado a seguir o material examinado das espécies do grupo-externo da análise filogenética para as quais não foram propostas mudanças taxonômicas.

Agrostia flavimaculata Heleodoro, Mendes & Rafael, 2017

Material não-tipo:

BRASIL:

Amazonas. 1♂ (INPA): Manaus, INPA – Campus I, Floresta, viii.2003, rede entomológica, S. G. M. Costa col.; 1♂ (INPA): Manaus, Reserva Ducke, 02°53'S, 59°58'W, iii.2009, E. Alvim col., rede entomológica.

Anisa flavomaculatus (Gray, 1835)

Material tipo:

HT, ♂ (NHMUK # 012502941): Brasil.

Material não-tipo:

1♀ (NHMUK # 012502941) [sem dados de localidade e coletor]; 1♀ (OUM): E Coll. (1830-73), W. W. Saunders, purchased and pres '73 by Mrs. F. W. Hope.

Brizoides nigricornis Redtenbacher, 1906

Material tipo:

LT, ♂ (NHMW # 21.082): Panama, Chiriqui, Staudinger, Coll. Br[unner] v[on] W[attenwyl]; **PLT**, 1♂ (NHMW # 23.850): Bugaba, 800-1500 ft., Champion, Collectio Br[unner] v[on] W[attenwyl]; **PLT**, 1♀ (NHMW # 25.367): Panama, Chiriqui, Staudinger; Coll. Br[unner] v[on] W[attenwyl].

Material não-tipo:

PANAMÁ:

3♀ (ESALQ): vi.[I]958, J. Lane col.

***Ceroys (Ceroys) spinosus* Zompro, 2004**

Material tipo:

HT, ♀ (MZUSP # 10): São Paulo, Alto da Serra, Schwebel col.

Material não-tipo:

BRASIL:

São Paulo. 5♂ (MZUSP # 128, 134, 135, 136, 137), 7♀ (MZUSP # 113, 114, 115, 116, 118, 119, 125): Boraceia, 14–20.iv.[19]84, A. Mesa, D. Cella, F. Mello, C. Fontanetti, J. Ramos col.; 6♂ (MZUSP # 592, 593, 594, 595, 612, 627), 4♀ (MZUSP # 596, 597, 598, 613): Salesópolis, Estação Biológica de Boraceia, 23°39'S, 45°53'W, 6–8.ii.2016, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.; 1♀ (MZUSP # 818): Salesópolis, Estação Biológica de Boraceia, 23°39'S, 45°53'W, 12–15.x.2016, P. I. Chiquetto-Machado col.

***Cesaphasma modestum* (Toledo Piza, 1985)**

Material tipo:

HT, 1♂ (ESALQ): Amapá, Serra do Navio, 10.xi.[19]57, Lenko col.

Material não-tipo:

BRASIL:

1♀ (NHMW # 13.323): Alto Amazonas, Staudinger, Coll. Br[unner] v[on] W[attenwyl].
Amazonas. 1♂ (INPA): Beruri, Rio Purus, 03°56'62"S, 61°21'02"W, x.2002, Felipe Xavier & U. C. Barbosa col., varredura.

***Eucles intermedius* Redtenbacher, 1906**

Material tipo:

HT, ♀ (NHMW # 22.079): Alto Amazonas, Peras, Staudinger, Coll. Br[unner] v[on] W[attenwyl].

Material não-tipo:**BRASIL:**

Amazonas. 1♂, 1♀ (INPA): Beruri, Rio Purus, 03°56'62"S, 61°21'02"W, 30.ix–9.x.2002, F. F. Felipe Filho & U. C. Barbosa col., arm[*adilha*] de luz mista; 1♀ (INPA): Beruri, Rio Purus, 03°56'62"S, 61°21'02"W, x.2002, Felipe Xavier & U. C. Barbosa col., varredura.

Parastratocles lugubris* (Redtenbacher, 1906)*Material tipo:**

ST, 1♂ (NHMW # 19.032): Bolívia, Staudinger, Coll. Br[unner] v[on] W[attenwyl].

Material não-tipo:**BRASIL:**

Amazonas. 1♀ (MZUSP # 158): Benj[amin] Constant, Rio Javary, Alto Amazonas, iv.1952, Dirings col.; 1♂ (MNRJ): Tiquié, vi.[19]49, J. C. M. Carvalho col.

Planudes melzeri* Toledo Piza, 1937*Material não-tipo:****BRASIL:**

São Paulo. 5♂ (MZUSP # 326, 340, 341, 342, 343), 2♀ (MZUSP # 324, 325): Peruíbe, Praia do Guaraú, 24°22'03"S, 47°01'12"W, 7–12.i.2015, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.; 2♂ (MZUSP # 413, 448), 1♀ (MZUSP # 436): Criado em cativeiro por P. I. Chiquetto-Machado, 2015, origem da cultura: Peruíbe, Praia do Guaraú, 24°22'03"S, 47°01'12"W, 7–12.i.2015.

Prexaspes (Elasia) sp.**Material não-tipo:****BRASIL:**

Minas Gerais. 1♂ (MZUSP # 844): Monte Verde, 22°52'08"S, 46°01'04"W, 7.i.2017, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.; 2♀ (MZUSP # 402, 403): Monte Verde, Trilha da

Pedra Partida, 22°53'09"S, 46°01'08"W, 31.x–1.xi.2015, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.

***Pseudophasma cambridgei* Kirby, 1904c**

Material não-tipo:

BRASIL:

Pará. 2♂ (MZUSP # 550, 551), 2♀ (MZUSP # 553, 554): Floresta Nacional do Tapajós, Base do km 117, 03°21'22"S, 54°56'59"W, 27–30.xii.2015, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.; 2♂ (MZUSP # 619, 630), 2♀ (MZUSP # 617, 620): Floresta Nacional do Tapajós, Comunidade Jamaraquá, 02°48'31"S, 55°01'58"W, 30.xii.2015–2.i.2016, P. I. Chiquetto-Machado, A. Z. Ramin col.

***Stratocles forcipatus* Bolívar, 1896**

Material não-tipo:

BRASIL:

Amazonas. 2♂, 1♀ (INPA): Fonte Boa, Estr[ada] Mamopina, 023227S–660408W, 21–24.ix.2005, J. A. Rafael & F. F. Xavier Fº col., coleta manual.

***Stratocles tessulatus* (Olivier, 1792)**

Material não-tipo:

BRASIL:

Amapá. 1♀ (ESALQ): Serra do Navio, 29.iii.[19]61, Dr Egler col.; 1♀ (ESALQ): Serra do Navio.; 1♀ (MNRJ): Serra do Navio, iii.[1]963, Roppa e Mielke col.; 1♀ (MNRJ): Serra do Navio, 25.ii.1964, Mielke col.; 1♀ (MNRJ): Serra do Navio, 29.ii.1964, Mielke col.

Pará. 1♀ (MZUSP # 162): Santarenzinho, Mun[icípio] de Itaituba, Rio Tapajós, viii.1954, Dirings col.

GUIANA FRANCESA:

1♂ (NHMW # 7425): Cayenne, Deyrolle, coll. Br[unner] v[on] W[attenwyl]; 1♀ (NHMW): Cayenne, Pareyss, 1831, Mus. Caes. Vind..

SURINAME:

1♀ (NHMW # 7652): Sommer, coll. Br[unner] v[on] W[attenwyl].

Tithonophasma tithonus (Gray, 1835)

Material não-tipo:**BRASIL:**

São Paulo. 1♀ (MZUSP # 69): Guarujá, Guiauba, 1.i.1965, L. Guimarães col.; 1♂ (MZUSP # 67), 1♀ (MZUSP # 68): Ilha S[ão] Sebastião, 9.ii.1957, Da. Urban col.; 1♂ (MZUSP # 940), 1♀ (MZUSP # 941): São Sebastião, Boiçucanga, 15.i.2018, C. Campaner col.; 1♂ (MZUSP # 161): Ubatuba, iv.2011.

APÊNDICE II

Contribuições à coleção de Phasmatodea do MZUSP

Em outubro de 2014, a coleção de Phasmatodea do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo possuía 291 exemplares alfinetados, incluindo 18 tipos, além de uma gaveta com material envelopado. Ao término do presente estudo, a coleção conta com 1.195 exemplares alfinetados, o que corresponde a um aumento de 310%. Esse crescimento expressivo da coleção durante os últimos cinco anos foi resultado da realização de expedições de coleta, da reprodução em cativeiro de espécies coletadas e da montagem de exemplares antigos envelopados. Nesse período, a coleção também foi inteiramente digitalizada e todos os exemplares receberam número de tombo.

Do total de exemplares da coleção, 474 pertencem à família Pseudophasmatidae, 311 a Heteronemiidae, 152 a Diapheromeridae, 146 a Phasmatidae, 45 a Prisopodidae, 16 a Agathemeridae, um a Aschiphasmatidae e um a Lonchodidae; os demais 49 exemplares permanecem não identificados no nível de família. Oitenta e oito por cento do acervo encontra-se identificado no mínimo até o nível de gênero, havendo ao menos 48 gêneros representados. Cinco gêneros destacam-se como os mais abundantes na coleção, juntos equivalendo a quase metade dos exemplares do acervo: *Canuleius* (131 exemplares), *Ceroys* (127), *Planudes* (116), *Paraphasma* (99) e *Pseudophasma* (94).

A coleção também conta atualmente com 80 lotes de ovos, armazenados em microtubos de plástico nas mesmas gavetas que os respectivos adultos. Os lotes correspondem a ovos de ao menos 45 espécies, distribuídas em 16 gêneros e 4 famílias (Pseudophasmatidae, Heteronemiidae, Diapheromeridae e Phasmatidae).

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
MUSEU DE ZOOLOGIA

Pedro Ivo Chiquetto Machado

**Revisão taxonômica e análise filogenética de *Paraphasma*
Redtenbacher, 1906 (Phasmatodea: Pseudophasmatidae:
Stratocleinae)**

**Taxonomic revision and phylogenetic analysis of *Paraphasma* Redtenbacher, 1906
(Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Stratocleinae)**

Volume II

São Paulo
2019

Pedro Ivo Chiquetto Machado

**Revisão taxonômica e análise filogenética de *Paraphasma*
Redtenbacher, 1906 (Phasmatodea: Pseudophasmatidae:
Stratocleinae)**

**Taxonomic revision and phylogenetic analysis of *Paraphasma* Redtenbacher, 1906
(Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Stratocleinae)**

Volume II

Versão Original

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Ciências, na Área de Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade.

Orientadora:

Profa. Dra. Eliana Marques Cancellato

São Paulo

2019

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

I authorize the reproduction and dissemination of this work in part or entirely by any electronic or conventional means, for study and research, provided the source is cited.

Catálogo na Publicação
Serviço de Biblioteca e Documentação
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Machado, Pedro Ivo Chiquetto

Revisão taxonômica e análise filogenética de *Paraphasma* Redtenbacher, 1906 (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Stratocleinae) = Taxonomic revision and phylogenetic analysis of *Paraphasma* Redtenbacher, 1906 (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Stratocleinae) – Pedro Ivo Chiquetto Machado; orientadora Eliana Marques Cancellato. São Paulo, 2019.

2v.

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Doutor em Ciências, na área de Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade.

Versão original

1. Phasmatodea – análise filogenética. 2. Stratocleinae. 3. Pseudophasmatidae.
I. Cancellato, Eliana Marques, orient. II. Título.

CDU 595.72

SUMÁRIO

VOLUME I

INTRODUÇÃO	13
Aspectos gerais da ordem Phasmatodea	13
A família Pseudophasmatidae e a subfamília Stratoctleinae	16
O gênero <i>Paraphasma</i> Redtenbacher, 1906	18
Motivação do estudo	19
Objetivos	21
MATERIAL E MÉTODOS	22
Coleta e manutenção em cativeiro	22
Material examinado e listas sinonímicas	24
Terminologia empregada	25
Estudo morfológico	26
Confecção de fotografias, ilustrações e mapas	28
Extração e sequenciamento de DNA	29
Análise filogenética	30
Abreviaturas e acrônimos	33
RESULTADOS E DISCUSSÃO	36
Considerações iniciais	36
Parte I: Estudo do órgão fálico	38
Morfologia geral	38
O órgão fálico de <i>Paraphasma</i>	41
Discussão	42
Parte II: Revisão taxonômica de <i>Paraphasma</i>	46
<i>Paraphasma</i> Redtenbacher, 1906	46
<i>Paraphasma conspersum</i>	54
<i>Paraphasma laterale</i> comb. nov.	61
<i>Paraphasma marginale</i>	69
<i>Paraphasma minus</i>	76
<i>Paraphasma trianguliferum</i> comb. nov.	80
<i>Paraphasma umbretta</i> comb. nov., sp. reval.	84

<i>Paraphasma</i> sp. nov. 1.....	93
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 2.....	98
<i>Paraphasma</i> sp. nov. 3.....	102
Distâncias genéticas: contribuições para a revisão taxonômica.....	108
Notas sobre a biologia de <i>Paraphasma</i>	111
Discussão.....	112
Outras decisões taxonômicas.....	116
<i>Stratocles xanthomela</i>	116
<i>Prexaspes (Elasia) pholcus</i>	117
<i>Perliodes sexmaculatus</i>	118
Parte III: Análise filogenética	120
Caracteres e matriz.....	120
Hipóteses filogenéticas: considerações gerais.....	138
Otimização dos caracteres.....	141
<i>Paraphasma</i> : sinapomorfias e relações internas.....	143
Importância filogenética do órgão fállico.....	145
Relações entre as subfamílias de Pseudophasmatidae.....	147
Novas combinações em outros gêneros.....	149
<i>Tithonophasma cancellatum</i> comb. nov.....	149
<i>Prexaspes (Elasia) paulensis</i> comb. nov.....	151
“ <i>Aus</i> ” <i>amabilis</i> comb. nov.....	152
“ <i>Bus</i> ” gen. nov.....	153
“ <i>Bus</i> ” <i>cognatus</i> comb. nov.....	154
CONCLUSÕES	160
REFERÊNCIAS	162
APÊNDICE I	181
APÊNDICE II	186

VOLUME II

FIGURAS	191
----------------------	-----

FIGURAS

Figura 1. **A.** Representação esquemática de uma terminália masculina de *Paraphasma* generalizada, em vista lateral esquerda. **B.** Idem, com a parede lateral da placa subgenital removida, mostrando o órgão fállico em posição de repouso (fechado – comparar com Figura 2), no interior da cavidade delimitada dorsalmente pelo tergito IX e ventralmente pela placa subgenital (área em cinza claro). Os escleritos do órgão fállico são representados em cinza escuro, e o duto ejaculatório é mostrado por transparência, com linhas tracejadas. T6–T10 = tergitos VI–X; E8 = esternito VIII; PS = placa subgenital (esternito IX); Ce = cerco.

Figura 2. Representação esquemática de um órgão fálico de *Paraphasma* generalizado, em vista lateral esquerda, em posição aberta (com os lobos dorsal e ventral não encaixados entre si). O ducto ejaculatório e os apódemas da base são representado por transparência. Vermelho = esclerito dorsal; verde = esclerito do lobo ventral; azul = apódemas da base; *Ba* = base; *LD* = lobo dorsal; *LV* = lobo ventral; *ped* = processo distal do esclerito dorsal.

Figura 3. *Paraphasma conspersum*, macho. A–C. *Habitus*, vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (C). D. Região anterior do corpo, vista dorsolateral. E. Síntipo, *habitus*, vista dorsolateral (imagem cedida por Oskar Conle). Barras de escala = 10 mm.

Figura 4. *Paraphasma conspersum*, macho. Terminália em vista dorsal (A), lateral (B), ventral (C) e caudal oblíqua (D), e ilustração do vômer (E). Ce = cerco; E8 = esternito VIII; PD = placas dentadas; PSa = região anterior da placa subgenital; PSp = região posterior da placa subgenital; T8 = tergito VIII; T9 = tergito IX; T10 = tergito X; Vo = vômer. Setas em B–D = expansões da margem posterior da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 5. *Paraphasma conspersum*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A), caudal (C), lateral esquerda (D) e lateral direita (E), e detalhe do esclerito do lobo ventral em vista dorsal (B). Em D e E a porção final do ducto ejacutório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; verde = esclerito do lobo ventral; azul = apódemas da base; Ba = base; bd = bolsa basal direita; LD = lobo dorsal; LV = lobo ventral; pa = protuberância apical; pbe = protuberância basal esquerda; ped = processo distal do esclerito dorsal; * = ramificação dorsal esquerda do lobo dorsal.

Figura 6. *Paraphasma conspersum*, fêmea, sintipo. **A–B.** *Habitus*, vista dorsal (A) e ventral (B). **C–D.** Região anterior do corpo em vista dorsolateral (C) e dorsal (D). **E–G.** Terminália em vista dorsal (E), ventral (F) e lateral (G). **H.** Etiquetas. *Ce* = cerco; *OP* = órgão pré-opercular; *PS* = placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Barras de escala = 10 mm, exceto onde outro valor é indicado.

Figura 7. *Paraphasma conspersum*, ovo, vista dorsal (A), lateral (B) e anterodorsal (C). *Ca* = cápsula; *Op* = opérculo; *PM* = placa micopilar. Seta em A = linha mediana externa. Barra de escala = 1 mm.

Figura 8. Tipos de *Paraphasma laterale* e de *Phasma hopii* syn. nov. **A–C.** Fêmea, holótipo de *Paraphasma laterale*, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (C), e etiquetas (B) (imagens adaptadas de Brock *et al.* 2019 – créditos: Kim Goodyer; direitos autorais: NHMUK). **D–F.** Macho, lectótipo de *Phasma hopii* syn. nov., região anterior do corpo em vista dorsal (D), *habitus* em vista dorsal (E) e etiquetas (F). **G–H.** Fêmea, paralectótipo de *Phasma hopii* syn. nov., etiquetas (G) e *habitus* em vista dorsal (H). Barras de escala = 10 mm.

Figura 9. *Paraphasma laterale*, macho, holótipo de *Stratocles dentatus* syn. nov. A–C. *Habitus*, vista dorsal (A), ventral (B) e lateral (C). D. Etiquetas. E. Região anterior do corpo, vista dorsolateral. Barras de escala = 10 mm.

Figura 10. *Paraphasma laterale*, macho. **A–D.** Terminália em vista dorsal (A), lateral (B), ventral (C) e caudal oblíqua (D). **E.** Cercos, vista lateral. **F.** Ilustrações do vômer, representando a variação na forma dessa estrutura em *P. laterale*. *Ce* = cerco; *E8* = esternito VIII; *PD* = placas dentadas; *PSa* = região anterior da placa subgenital; *PSp* = região posterior da placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Setas em B–D = expansões da margem posterior da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 11. *Paraphasma laterale*, ilustrações do órgão fâlico em vista dorsal (A), caudal (C), lateral esquerda (D) e lateral direita (E), e detalhe do esclerito do lobo ventral em vista dorsal (B). Em D e E a porção final do duto ejacutório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; verde = esclerito do lobo ventral; azul = apódemas da base; Ba = base; bd = bolsa basal direita; eld = esclerotização da face interna do lobo dorsal; LD = lobo dorsal; LV = lobo ventral; ped = processo distal do esclerito dorsal; * = ramificação dorsal esquerda do lobo dorsal.

Figura 12. (Legenda na próxima página)

Figura 12 (página anterior). *Paraphasma laterale*, fêmea. **A–C.** *Habitus*, vista dorsal (A), ventral (B) e lateral (C). **D–F.** Terminália em vista dorsal (D), ventral (E) e lateral (F). **G.** Região anterior do corpo em vista dorsolateral. *Ce* = cerco; *OP* = órgão pré-opercular; *PS* = placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Barras de escala = 10 mm, exceto onde outro valor é indicado.

Figura 13. *Paraphasma laterale*, ovo, vista dorsal (A), lateral (B) e anterodorsal (C), e ilustração da placa micopilar interna (D). *Ca* = cápsula; *Op* = opérculo; *PM* = placa micopilar. Seta em A = linha mediana externa. Seta em D = linha mediana interna. Figuras A–C na mesma escala (barra de 1 mm).

Figura 14. *Paraphasma laterale*, variação na coloração dos ovos. Barra de escala = 10 mm.

Figura 15. *Paraphasma laterale*, macho vivo. **A.** *Habitus*, vista lateral. **B–C.** Região anterior do corpo em vista dorsal (B) e lateral (C).

Figura 16. *Paraphasma laterale*, exemplares vivos. **A.** Fêmea adulta, *habitus* em vista dorsolateral. **B.** Macho, ninfa de último ínstar, *habitus* em vista lateral.

Figura 17. *Paraphasma marginale*, macho, paralectótipo. **A–C.** *Habitus*, vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (C). **D.** Região anterior do corpo em vista dorsolateral. **E.** Etiquetas. Barras de escala = 10 mm.

Figura 18. *Paraphasma marginale*, macho. Terminália em vista dorsal (A), lateral (B), ventral (C) e caudal oblíqua (D), e ilustração do vômer (E). *Ce* = cerco; *E8* = esternito VIII; *PD* = placas dentadas; *PSa* = região anterior da placa subgenital; *PSp* = região posterior da placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Setas em B e D = expansões da margem posterior da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 19. *Paraphasma marginale*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (**A**), caudal (**C**), lateral esquerda (**D**) e lateral direita (**E**), e detalhe do esclerito do lobo ventral em vista dorsal (**B**). Em D e E a porção final do ducto ejacutório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; verde = esclerito do lobo ventral; azul = apódemas da base; Ba = base; bd = bolsa basal direita; LD = lobo dorsal; LV = lobo ventral; pa = protuberância apical; pbd = protuberância basal direita; pbe = protuberância basal esquerda; ped = processo distal do esclerito dorsal; * = ramificação dorsal esquerda do lobo dorsal.

Figura 20. *Paraphasma marginale*, fêmea, paralectótipo. **A–C.** *Habitus*, vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (C). **D.** Região anterior do corpo em vista dorsolateral (seta = carena anterodorsal do profêmur). **E–G.** Terminália em vista dorsal (E), ventral (F) e lateral (G). **H.** Etiquetas. *Ce* = cerco; *OP* = órgão pré-opercular; *PS* = placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Barras de escala = 10 mm, exceto onde outro valor é indicado.

Figura 21. *Paraphasma marginale*, ovo, vista dorsal (A), lateral (B) e anterodorsal (C), e ilustração da placa micropilar interna (D). *Ca* = cápsula; *Op* = opérculo; *PM* = placa micropilar. Seta em A = linha mediana externa. Seta em D = linha mediana interna. Figuras A–C na mesma escala (barra de 1 mm).

Figura 22. *Paraphasma marginale*, macho vivo. **A.** *Habitus*, vista dorsolateral. **B.** Região anterior do corpo, vista dorsolateral.

Figura 23. *Paraphasma marginale*, fêmea viva. **A.** *Habitus*, vista lateral. **B–C.** Região anterior do corpo em vista dorsal (B) e dorsolateral (C).

Figura 24. *Paraphasma minus*, macho. A–C. *Habitus*, vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (C). D–E. Região anterior do corpo em vista dorsolateral (D) e dorsal (E). Barras de escala = 10 mm.

Figura 25. *Paraphasma minus*, macho. Terminália em vista dorsal (A), lateral (B), ventral (C) e caudal oblíqua (D), e ilustração do vômer (E). *Ce* = cerco; *E8* = esternito VIII; *PD* = placas dentadas; *PSa* = região anterior da placa subgenital; *PSp* = região posterior da placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Setas em B–D = expansões da margem posterior da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 26. *Paraphasma minus*, ilustrações do órgão fâlico em vista dorsal (**A**), caudal (**C**), lateral esquerda (**D**) e lateral direita (**E**), e detalhe do esclerito do lobo ventral em vista dorsal (**B**). Em D e E a porção final do ducto ejacutório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; verde = esclerito do lobo ventral; azul = apódemas da base; *Ba* = base; *bd* = bolsa basal direita; *LD* = lobo dorsal; *LV* = lobo ventral; *pa* = protuberância apical; *pbd* = protuberância basal direita; *pbe* = protuberância basal esquerda; *ped* = processo distal do esclerito dorsal; * = ramificação dorsal esquerda do lobo dorsal.

Figura 27. *Paraphasma minus*, fêmea, holótipo. **A–B.** *Habitus*, vista dorsal (A) e ventral (B). **C.** Região anterior do corpo em vista dorsolateral. **D.** Etiquetas. **E–G.** Terminália em vista dorsal (E), ventral (F) e lateral (G). *Ce* = cerco; *OP* = órgão pré-opercular; *PS* = placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Barras de escala = 10 mm, exceto onde outro valor é indicado.

Figura 28. *Paraphasma trianguliferum*, macho, lectótipo. **A–B.** *Habitus*, vista dorsal (A) e ventral (B). **C.** Região anterior do corpo, vista dorsal. **D.** Etiquetas. Barras de escala = 10 mm.

Figura 29. *Paraphasma trianguliferum*, macho. Terminália em vista dorsal (A), lateral (B), ventral (C) e caudal oblíqua (D), e ilustração do vômer (E). *Ce* = cerco; *E8* = esternito VIII; *PD* = placas dentadas; *PSa* = região anterior da placa subgenital; *PSp* = região posterior da placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Setas em B e D = projeções laterais da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 30. *Paraphasma trianguliferum*, fêmea, paralectótipo. **A–B.** *Habitus*, vista dorsal (A) e ventral (B). **C.** Região anterior do corpo, vista dorsal. **D.** Etiquetas. **E–G.** Terminália em vista dorsal (E), lateral (F) e ventral (G). *Ce* = cerco; *OP* = órgão pré-opercular; *PS* = placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Barras de escala = 10 mm, exceto onde outro valor é indicado.

Figura 31. *Paraphasma umbretta*, macho, holótipo do sinônimo *Phasma maculatum*. **A.** *Habitus*, vista dorsal. **B.** Região anterior do corpo em vista dorsal. **C.** Etiquetas. Barras de escala = 10 mm.

Figura 32 (próxima página). *Paraphasma umbretta*, macho. **A–C.** *Habitus*, vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (C). **D.** Região anterior do corpo em vista dorsolateral (seta vermelha = abertura da glândula de defesa). Barras de escala = 10 mm.

Figura 32. (Legenda na página anterior)

Figura 33. *Paraphasma umbretta*, macho. **A–D.** Terminália em vista dorsal (A), lateral (B), ventral (C) e caudal oblôqua (D). **E.** Detalhe da placa subgenital e cercos, vista ventrolateral. **F.** Ilustração do vômer. *Ce* = cerco; *E8* = esternito VIII; *PD* = placas dentadas; *PSa* = região anterior da placa subgenital; *PSp* = região posterior da placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Seta vermelha em E = projeção lateral da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 34. *Paraphasma umbretta*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A), caudal (C), lateral esquerda (D) e lateral direita (E), e detalhe do esclerito do lobo ventral em vista dorsal (B). Em D e E a porção final do duto ejaculatório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; verde = esclerito do lobo ventral; azul = apódemas da base; Ba = base; bd = bolsa basal direita; LD = lobo dorsal; LV = lobo ventral; ped = processo distal do esclerito dorsal.

Figura 35. (Legenda na próxima página)

Figura 35 (página anterior). *Paraphasma umbretta*, fêmea. **A–C.** *Habitus*, vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (C). **D.** Região anterior do corpo em vista dorsolateral. **E–G.** Terminália em vista dorsal (E), ventral (F) e lateral (G). *Ce* = cerco; *OP* = órgão pré-opercular; *PS* = placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Barras de escala = 10 mm, exceto onde outro valor é indicado.

Figura 36. *Paraphasma umbretta*, ovo, vista dorsal (A), lateral (B) e anterodorsal (C). *Ca* = cápsula; *Op* = opérculo; *PM* = placa micropilar. Seta em A = linha mediana externa. Barra de escala = 1 mm.

Figura 37. *Paraphasma umbretta*, macho vivo. **A.** *Habitus*, vista dorsolateral. **B.** Região anterior do corpo em vista dorsolateral. (imagens cedidas por Raphael Heleodoro)

Figura 38. *Paraphasma* sp. nov. 1, macho, holótipo. A–C. *Habitus*, vista dorsal (A), ventral (B) e lateral (C). D–E. Região anterior do corpo em vista dorsolateral (D) e dorsal (E). F. Etiquetas. Barras de escala = 10 mm.

Figura 39. *Paraphasma* sp. nov. 1, macho. Terminália em vista dorsal (A), lateral (B), ventral (C) e caudal oblíqua (D), e ilustração do vômer (E). *Ce* = cerco; *E8* = esternito VIII; *PD* = placas dentadas; *PSa* = região anterior da placa subgenital; *PSp* = região posterior da placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Setas em B–D = expansões da margem posterior da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 40. *Paraphasma* sp. nov. 1, ilustrações do órgão fâlico em vista dorsal (A), caudal (C), lateral esquerda (D) e lateral direita (E), e detalhe do esclerito do lobo ventral em vista dorsal (B). Em D e E a porção final do duto ejaculatório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; verde = esclerito do lobo ventral; azul = apódemas da base; Ba = base; bd = bolsa basal direita; eld = esclerotização da face interna do lobo dorsal; LD = lobo dorsal; LV = lobo ventral; ped = processo distal do esclerito dorsal; * = ramificação dorsal esquerda do lobo dorsal.

Figura 41. (Legenda na próxima página)

Figura 41 (página anterior). *Paraphasma* sp. nov. 1, fêmea, parátipo. **A–C.** *Habitus*, vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (C). **D.** Região anterior do corpo em vista dorsolateral (seta vermelha = abertura da glândula de defesa). **E–G.** Terminália em vista dorsal (E), lateral (F) e ventral (G). **H.** Etiquetas. *Ce* = cerco; *OP* = órgão pré-opercular; *PS* = placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Barras de escala = 10 mm, exceto onde outro valor é indicado.

Figura 42. *Paraphasma* sp. nov. 1, ovo, vista dorsal (A), lateral (B) e anterodorsal (C). *Ca* = cápsula; *Op* = opérculo; *PM* = placa micropilar. Seta em A = linha mediana externa. Barra de escala = 1 mm.

Figura 43. *Paraphasma* sp. nov. 2, macho, holótipo. A–C. *Habitus*, vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (C). D–E. Região anterior do corpo em vista dorsolateral (D) e dorsal (E). F. Etiquetas. Barras de escala = 10 mm.

Figura 44. *Paraphasma* sp. nov. 2, macho. Terminália em vista dorsal (A), lateral (B), ventral (C) e caudal oblíqua (D), e ilustração do vômer (E). *Ce* = cerco; *E8* = esternito VIII; *PD* = placas dentadas; *PSa* = região anterior da placa subgenital; *PSp* = região posterior da placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Setas em B–D = expansões da margem posterior da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 45. *Paraphasma* sp. nov. 2, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A), caudal (C), lateral esquerda (D) e lateral direita (E), e detalhe do esclerito do lobo ventral em vista dorsal (B). Em D e E a porção final do ducto ejacutório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; verde = esclerito do lobo ventral; azul = apódemas da base; *Ba* = base; *bd* = bolsa basal direita; *LD* = lobo dorsal; *LV* = lobo ventral; *pbe* = protuberância basal esquerda; *ped* = processo distal do esclerito dorsal; * = ramificação dorsal esquerda do lobo dorsal.

Figura 46. *Paraphasma* sp. nov. 2, fêmea, parátipo. A–C. *Habitus*, vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (C). D. Região anterior do corpo em vista dorsolateral. E. Etiquetas. F–H. Terminália em vista dorsal (F), ventral (G) e lateral (H). Ce = cerco; OP = órgão pré-opercular; PS = placa subgenital; T8 = tergito VIII; T9 = tergito IX; T10 = tergito X. Barras de escala = 10 mm, exceto onde outro valor é indicado.

Figura 47. *Paraphasma* sp. nov. 3, macho, holótipo. **A–C.** *Habitus*, vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (C). **D.** Região anterior do corpo em vista dorsolateral. **E.** Tégminas, vista dorsal. **F.** Etiquetas. Barras de escala = 10 mm, exceto onde outro valor é indicado.

Figura 48. *Paraphasma* sp. nov. 3, macho. Terminália em vista dorsal (A), lateral (B), ventral (C) e caudal oblôqua (D), e ilustração do vômer (E). *Ce* = cerco; *E8* = esternito VIII; *PD* = placas dentadas; *PSa* = região anterior da placa subgenital; *PSp* = região posterior da placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Setas em B–D = projeção espiniforme do tergito X. Barras de escala = 1 mm.

Figura 49. *Paraphasma* sp. nov. 3, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A), caudal (C), lateral esquerda (D) e lateral direita (E), e detalhe do esclerito do lobo ventral em vista dorsal (B). Em D e E a porção final do duto ejacutório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; verde = esclerito do lobo ventral; azul = apódemas da base; *Ba* = base; *bd* = bolsa basal direita; *LD* = lobo dorsal; *LV* = lobo ventral; *ped* = processo distal do esclerito dorsal; * = ramificação ventral direita do lobo dorsal.

Figura 50. (Legenda na próxima página)

Figura 50 (página anterior). *Paraphasma* sp. nov. 3, fêmea, parátipo. **A–C.** *Habitus*, vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (C). **D.** Região anterior do corpo em vista dorsolateral. **E.** Etiquetas. **F–H.** Terminália em vista dorsal (F), lateral (G) e ventral (H). *Ce* = cerco; *OP* = órgão pré-opercular; *PS* = placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Barras de escala = 10 mm, exceto onde outro valor é indicado.

Figura 51. *Paraphasma* sp. nov. 3, ovo, vista dorsal (A), lateral (B) e anterodorsal (C). *Ca* = cápsula; *Op* = opérculo; *PM* = placa micropilar. Barra de escala = 1 mm.

Figura 53. Mapa de distribuição de *Paraphasma conspersum*, *Paraphasma minus*, *Paraphasma trianguliferum*, *Paraphasma umbretta*, *Paraphasma* sp. nov. 2 e *Paraphasma* sp. nov. 3.

Figura 54. Vista dorsal da cabeça de *Perliodes sexmaculatus* (A), *Prexaspes paulensis* (B), *Eucles intermedius* (C), *Stratocles forcipatus* (D) e *Paraphasma* sp. nov. 1 (E). Setas em B = ocelos rudimentares. Barras de escala = 1 mm.

Figura 55. Vista lateral de cabeça, tórax e tégmina de *Paraphasma umbretta* (A), *Paraphasma marginale* (B) e *Stratocles tessulatus* (C). Seta em C = soerguimento da região posterior do mesonoto. Barras de escala = 5 mm.

Figura 56. Vista dorsal de cabeça e profêmures de *Paraphasma laterale* (A) e *Stratocles tessulatus* (B). Barras de escala = 5 mm.

Figura 57. Representações esquemáticas de artigos das pernas em corte transversal na região mediana. **A–C.** Profêmur, macho de *Paraphasma laterale* (A), fêmea de *Paraphasma umbretta* (B) e macho de *Eucles intermedius* (C). **D–F.** Mesofêmur, *Paraphasma laterale* (D), *Prexaspes paulensis* (E) e *Agrostia flavimaculata* (F). **G–H.** Mesotíbia, *Paraphasma laterale* (G) e *Parastratocles lugubris* (H). As faces da perna são indicadas por letras maiúsculas (*A* = anterior; *P* = posterior; *D* = dorsal; *V* = ventral) e as carenas por letras minúsculas (*ad* = anterodorsal; *av* = anteroventral; *pd* = posterodorsal; *pv* = posteroventral; *vm* = ventromediana).

Figura 58. Terminália da fêmea. **A–D.** Vista lateral de *Anisa flavomaculatus* (A), *Tithonophasma cancellatum* (B), *Perliodes sexmaculatus* (C) e *Eucles intermedius* (D). **E.** Vista caudal oblíqua de *Prexaspes paulensis*. Ce = cerco; OP = órgão pré-opercular; PS = placa subgenital; T8 = tergito VIII; T9 = tergito IX; T9p = projeção do ângulo posterolateral do tergito IX; T10 = tergito X. Seta em D = carena na face interna da placa subgenital. Barras de escala = 2 mm.

Figura 59. Terminália da fêmea. A–B. Vista lateral (A) e dorsolateral (B) de *Ceroys spinosus*. C–D. Vista dorsal de *Prexaspes paulensis* (C) e *Stratocles forcipatus* (D). Ce = cerco; PS = placa subgenital; T8 = tergito VIII; T9 = tergito IX; T10 = tergito X. Seta em B = sulco na face interna da placa subgenital. Barras de escala = 2 mm.

Figura 60. Terminália da fêmea, vista ventral de “*Aus*” *amabilis* (A), *Prexaspes paulensis* (B), *Perliodes sexmaculatus* (C), *Eucles intermedius* (D) e *Pseudophasma cambridgei* (E). *Ce* = cerco; *E7* = esternito VII; *OP* = órgão pré-opercular; *PS* = placa subgenital. Setas = reentrância na margem posterior do esternito VII. Barras de escala = 2 mm.

Figura 61. Terminália do macho, vista dorsal de *Anisa flavomaculatus* (A), *Perliodes sexmaculatus* (B) e *Prexaspes* sp. (C). Ce = cerco; PD = placas dentadas; T8 = tergito VIII; T9 = tergito IX; T10 = tergito X. Barras de escala = 1 mm.

Figura 62. Terminália do macho, vista dorsal de “*Aus*” *amabilis* (A), *Brizoides nigricornis* (B), *Stratocles forcipatus* (C) e *Tithonophasma tithonus* (D). Ce = cerco; T8 = tergito VIII; T9 = tergito IX; T10 = tergito X. Seta em C = projeção espiniforme do cerco. Barras de escala = 1 mm.

Figura 63. Terminália do macho, vista lateral de *Agrostia flavimaculata* (A), *Perliodes sexmaculatus* (B), *Prexaspes* sp. (C), *Anisa flavomaculatus* (D) e *Tithonophasma tithonus* (E). Ce = cerco; E8 = esternito VIII; PS = placa subgenital (quando não subdividida); PSa = região anterior da placa subgenital; PSp = região posterior da placa subgenital; T8 = tergito VIII; T9 = tergito IX; T9p = projeção do ângulo posterolateral do tergito IX; T10 = tergito X. Barras de escala = 1 mm.

Figura 64. Terminália do macho, vista lateral de *Brizoides nigricornis* (A), *Cesaphasma modestum* (B), *Eucles intermedius* (C) e “*Aus*” *amabilis* (D, lateral esquerda; E, lateral direita). *Ce* = cerco; *E8* = esternito VIII; *PSa* = região anterior da placa subgenital; *PSp* = região posterior da placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Setas em C e E = projeção lateral da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 65. Terminália do macho, vista ventral de *Agrostia flavimaculata* (A), *Anisa flavomaculatus* (B), *Perlodes sexmaculatus* (C) e *Prexaspes* sp. (D). Ce = cerco; E8 = esternito VIII; PD = placas dentadas; PS = placa subgenital (quando não subdividida); PSa = região anterior da placa subgenital; PSp = região posterior da placa subgenital; T9p = projeção do ângulo posterolateral do tergito IX. Setas em D = projeções laterais da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 66. Terminália do macho, vista ventral de “*Aus*” *amabilis* (A), *Brizoides nigricornis* (B), *Cesaphasma modestum* (C) e *Tithonophasma tithonus* (D). Ce = cerco; E8 = esternito VIII; PSa = região anterior da placa subgenital; PSp = região posterior da placa subgenital; Vo = vômer. Seta em A = projeção lateral da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 67. Terminália do macho. A–C. Vista caudal oblôqua de *Parastratocles lugubris* (A), *Stratocles forcipatus* (B) e *Eucles intermedius* (C). D. Detalhe de tergito X e cercos de *Eucles intermedius* em vista caudal. Ce = cerco; PD = placas dentadas; PSa = região anterior da placa subgenital; PSp = região posterior da placa subgenital; T8 = tergito VIII; T9 = tergito IX; T10 = tergito X; Vo = vômer. Seta preta em B = projeção espiniforme do cerco; setas vermelhas em C = projeções laterais da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 68. Terminália do macho. **A.** Vista caudal de *Perliodes sexmaculatus*. **B–C.** Vista laterocaudal (B) e caudal (C) de *Tithonophasma tithonus*. **D.** Detalhe de tergito X e cercos de *Cesaphasma modestum* em vista dorsocaudal. *Ce* = cerco; *PD* = placas dentadas; *PS* = placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X; *Vo* = vômer. Barras de escala = 0,5 mm.

Figura 69. Terminália do macho. **A–B.** *Agrostia flavimaculata*, vista caudal oblíqua da terminália (A) e detalhe de placas dentadas e cerco (B). **C–E.** *Prexaspes paulensis*, vista caudal oblíqua da terminália (C) e detalhe de placas dentadas e cercos (D e E) (as setas em E indicam o gradiente de aumento de tamanho dos dentes das placas dentadas). *Ce* = cerco; *PD* = placas dentadas; *PS* = placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Barras de escala = 0,5 mm.

Figura 70. Ilustrações do vômere de *Eucles intermedius* (A), *Stratocles forcipatus* (B), “*Aus*” *amabilis* (C) e *Brizoides nigricornis* (D). Barras de escala = 0,5 mm.

Figura 71. *Agrostia flavimaculata*, macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). Barra de escala = 10 mm.

Figura 72. *Anisa flavomaculatus*. A–B. Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e ventral (B). C–D. Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e ventral (D). Barra de escala = 10 mm.

Figura 73. *Brizoides nigricornis*. **A–B.** Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). **C–D.** Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barra de escala = 10 mm.

Figura 74. *Ceroys (Ceroys) spinosus*. **A–B.** Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). **C–D.** Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barra de escala = 10 mm.

Figura 75. *Cesaphasma modestum*. A–B. Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). C–D. Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barra de escala = 10 mm.

Figura 76. *Eucles intermedius*. **A–B.** Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). **C–D.** Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barra de escala = 10 mm.

Figura 77. *Parastratocles lugubris*. A–B. Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). C–D. Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barra de escala = 10 mm.

Figura 78. *Perliodes sexmaculatus*. A–B. Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). C–D. Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barras de escala = 10 mm.

Figura 79. *Planudes melzeri*. **A–B.** Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). **C–D.** Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barras de escala = 10 mm.

Figura 80. *Prexaspes (Elasia) paulensis*. **A–B.** Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). **C–D.** Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barra de escala = 10 mm.

Figura 81. *Prexaspes (Elasia) pholcus*, macho, *habitus* em vista dorsal (A) e ventral (B). Barra de escala = 10 mm.

Figura 82. *Prexaspes (Elasia)* sp. **A–B.** Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). **C–D.** Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barra de escala = 10 mm.

Figura 83. *Pseudophasma cambridgei*. A–B. Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). C–D. Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barra de escala = 10 mm.

Figura 84. *Stratocles forcipatus*. A–B. Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). C–D. Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barra de escala = 10 mm.

Figura 85. *Stratoctes tessulatus*. A–B. Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). C–D. Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barras de escala = 10 mm.

Figura 86. *Tithonophasma cancellatum*. A–B. Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). C–D. Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barras de escala = 10 mm.

Figura 87. *Tithonophasma tithonus*. A–B. Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). C–D. Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barras de escala = 10 mm.

Figura 88. “*Aus*” *amabilis*.
A–B. Macho, *habitus* em vista dorsal (A) e lateral (B). **C–D.** Fêmea, *habitus* em vista dorsal (C) e lateral (D). Barra de escala = 10 mm.

Figura 89. *Agrostia flavimaculata*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (**A**), lateral esquerda (**B**) e caudal (**C**). Em B a porção final do duto ejaculatório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; *Ba* = base; *bd* = bolsa basal direita; *be* = bolsa basal esquerda; *LD* = lobo dorsal; *LV* = lobo ventral; *pd* = projeções digitiformes; *ped* = processo distal do esclerito dorsal.

Figura 90. *Ceroys (Ceroys) spinosus*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A), lateral direita (B) e caudal (C). Vermelho = esclerito dorsal; rosa = esclerito do gonóporo; azul = apódema da base; *Ba* = base; *bd* = bolsa basal direita; *LD* = lobo dorsal; *LV* = lobo ventral; *pd* = projeções digitiformes.

Figura 91. *Cesaphasma modestum*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A), caudal (B) e lateral direita (C). Em C a porção final do duto ejaculatório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; azul = apódema da base; Ba = base; LD = lobo dorsal; LV = lobo ventral; ped = processo distal do esclerito dorsal.

Figura 92. *Eucles intermedius*, ilustrações do órgão fállico em vista dorsal (A), caudal (B) e lateral direita (C). Em C a porção final do duto ejaculatório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; verde = esclerito do lobo ventral; cinza-escuro = esclerotização da face interna do lobo dorsal; azul = apódema da base; Ba = base; LD = lobo dorsal; LV = lobo ventral; ped = processo distal do esclerito dorsal.

Figura 93. *Parastratocles lugubris*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A), lateral esquerda (B) e caudal (C). Em B a porção final do ducto ejaculatório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; azul = apódema da base; Ba = base; bd = bolsa basal direita; LD = lobo dorsal; LV = lobo ventral; ped = processo distal do esclerito dorsal.

Figura 94. *Perliodes sexmaculatus*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A), lateral esquerda (B) e caudal (C). Em B a porção final do duto ejaculatório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; *Ba* = base; *LD* = lobo dorsal; *LV* = lobo ventral; *ped* = processo distal do esclerito dorsal. “(t)” indica que a região apontada é representada por transparência.

Figura 95. *Planudes melzeri*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A), lateral direita (B) e caudal (C). Em B a porção final do ducto ejaculatório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; Ba = base; bd = bolsa basal direita; LD = lobo dorsal; LV = lobo ventral; pd = projeções digitiformes; ped = processo distal do esclerito dorsal. “(t)” indica que a região apontada é representada por transparência.

Figura 96. *Prexaspes (Elasia) paulensis*, ilustrações do órgão fálco em vista dorsal (A), caudal (B) e lateral esquerda (C). Em C a porção final do ducto ejacutório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; *Ba* = base; *bd* = bolsa basal direita; *be* = bolsa basal esquerda; *LD* = lobo dorsal; *LV* = lobo ventral; *pd* = projeções digitiformes; *ped* = processo distal do esclerito dorsal. “(t)” indica que a região apontada é representada por transparência.

Figura 97. *Prexaspes (Elasia)* sp., ilustrações do órgão fálco em vista dorsal (A), lateral esquerda (B) e caudal (C). Vermelho = esclerito dorsal; *Ba* = base; *bd* = bolsa basal direita; *be* = bolsa basal esquerda; *LD* = lobo dorsal; *LV* = lobo ventral; *pd* = projeções digitiformes; *ped* = processo distal do esclerito dorsal. "(t)" indica que a região apontada é representada por transparência.

Figura 98. *Pseudophasma cambridgei*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A), lateral direita (B) e caudal (C). Em B a porção final do ducto ejaculatório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; verde = esclerito do lobo ventral; rosa = esclerito do gonóporo; amarelo = apódema basal do lobo ventral; azul = apódema da base; *Ba* = base; *bd* = bolsa basal direita; *LD* = lobo dorsal; *LV* = lobo ventral; *ped* = processo distal do esclerito dorsal. “(t)” indica que a região apontada é representada por transparência.

Figura 99. *Stratocles forcipatus*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A), lateral direita (B) e caudal (C). Em B a porção final do duto ejacutório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; azul = apódema da base; *Ba* = base; *bd* = bolsa basal direita; *LD* = lobo dorsal; *LV* = lobo ventral; *ped* = processo distal do esclerito dorsal.

Figura 100. *Tithonophasma cancellatum*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A) e lateral direita (B). Vermelho = esclerito dorsal; roxo = apódema apical do lobo ventral; Ba = base; LD = lobo dorsal; LV = lobo ventral.

Figura 101. *Tithonophasma tithonus*, ilustrações do órgão fático em vista dorsal (A), caudal (B) e ventral (C). Vermelho = esclerito dorsal; Ba = base; LV = lobo ventral. As setas em A e C indicam o ângulo em que o órgão fático é visto em B.

Figura 102. “*Aus*” *amabilis*, ilustrações do órgão fâlico em vista dorsal (A), lateral esquerda (B) e caudal (C). Em B a porção final do ducto ejacutório é representada por transparência com linhas pontilhadas. Vermelho = esclerito dorsal; verde = esclerito do lobo ventral; amarelo = apódema basal do lobo ventral; azul = apódema da base; Ba = base; bd = bolsa basal direita; LD = lobo dorsal; LV = lobo ventral; ped = processo distal do esclerito dorsal.

Figura 103. Consenso estrito das 111 árvores mais parcimoniosas (comprimento = 192) obtidas na análise com enraizamento em *Ceroys spinosus* e pesos iguais para os caracteres. Os clados foram numerados.

Figura 104. Consenso estrito das seis árvores mais parcimoniosas (comprimento = 192) obtidas na análise com enraizamento em *Ceroy's spinosus* e com pesagem implícita (topologia obtida para $K = 3,543$, $K = 4,778$ e $K = 7,000$). Os clados foram numerados.

Figura 105 (próxima página). Consenso estrito das três árvores mais parcimoniosas (comprimento = 181) obtidas na análise somente com representantes de Pseudophasmatidae (enraizamento em *Planudes melzeri*) e com pesos iguais para os caracteres. Os clados foram numerados (números em negrito) e o valor do suporte de Bremer é mostrado entre parênteses para cada clado. As mudanças de estado foram plotadas no cladograma: círculos brancos = transformações homoplásticas; círculos pretos = transformações exclusivas. O número acima de cada círculo corresponde ao número do caráter, e o número abaixo ao estado para o qual ocorre a transformação. As cores dos terminais indicam a subfamília a que pertencem: verde = Stratocleinae; vermelho = Pseudophasmatinae; azul = Xerosomatinae. Os nomes entre parênteses correspondem às combinações em que as espécies se encontravam anteriormente a este estudo.

Figura 105. (Legenda na página anterior)

Figura 106. “*Bus*” *cognatus*, macho, sítipo. A–C. *Habitus*, vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (C). D. Região anterior do corpo, vista lateral. E. Etiquetas. Barras de escala = 10 mm.

Figura 107. “*Bus*” *cognatus*, macho. Terminália em vista dorsal (A), lateral (B), ventral (C) e caudal oblôqua (D), e ilustração do vômer (E). *Ce* = cerco; *E8* = esternito VIII; *PSa* = região anterior da placa subgenital; *PSp* = região posterior da placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Seta vermelha em B = projeção lateral da placa subgenital. Barras de escala = 1 mm.

Figura 108. “*Bus*” *cognatus*, fêmea. Terminália em vista dorsal (A), ventral (B) e lateral (C). *Ce* = cerco; *PS* = placa subgenital; *T8* = tergito VIII; *T9* = tergito IX; *T10* = tergito X. Barra de escala = 1 mm.

Figura 109. “*Bus*” *cognatus*, fêmea, sítipo. **A–B.** *Habitus*, vista dorsal (A), ventral (B) e lateral (C). **D.** Região anterior do corpo, vista dorsolateral. **E.** Etiquetas. Barras de escala = 10 mm.