



VICTOR MORAIS
GHIROTTTO

**Morfologia, biologia e revisão
taxonômica de *Exocnophila* Zompro,
2001 (Insecta: Phasmatodea:
Diapheromeridae)**

Morphology, biology and taxonomic revision of
Exocnophila Zompro, 2001 (Insecta: Phasmatodea:
Diapheromeridae)

v.1

SÃO PAULO

2023

VICTOR MORAIS GHIROTTTO

**Morfologia, biologia e revisão
taxonômica de *Exocnophila* Zompro,
2001 (Insecta: Phasmatodea:
Diapheromeridae)**

**Morphology, biology and taxonomic revision of *Exocnophila*
Zompro, 2001 (Insecta: Phasmatodea: Diapheromeridae)**

v.1

Versão original

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo em cumprimento parcial aos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências (Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade).

Orientadora: Profa. Dra. Eliana Marques Canello

SÃO PAULO

2023

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.

Serviço de Biblioteca e Documentação
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Catologação na Publicação

Ghirotto, Victor Morais

Morfologia, biologia e revisão taxônomica de *Exocnophila Zompro*, 2001 (Insecta: Phasmatodea: Diapheromeridae). = Morphology, biology and taxonomic of *Exocnophila Zompro* 2001 (Insecta: Phasmatodea: Diapheromeridae). / Victor Morais Ghirotto; orientadora Eliana Marques Cancellato. São Paulo, 2023.
2v.

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, em cumprimento parcial aos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências (Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade).

Versão original

1. Phasmatodea. 2. Phasmatodea - *Exocnophila* - revisão taxonômica. I.Cancellato, Eliana Marques orient.; I. Título.

595.724

CRB-8 3805

GHIROTTTO, Victor Morais

Morphology, biology and taxonomic revision of *Exocnophila* Zompro, 2001 (Insecta: Phasmatodea: Diapheromeridae)

Morfologia, biologia e revisão taxonômica de *Exocnophila* Zompro, 2001 (Insecta: Phasmatodea: Diapheromeridae)

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo em cumprimento parcial aos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências (Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade).

Data de aprovação: ____/____/____

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Decisão: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Decisão: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Decisão: _____ Assinatura: _____

AGRADECIMENTOS

À minha mãe, Nórica Morais Ghirotto, e minha falecida avó, Vitória Claret Morais Ghirotto por sempre me apoiarem, desde que me descobri naturalista antes de que me descobri gente.

À minha orientadora, Profa. Dra. Eliana Marques Canello, por toda a orientação e compartilhamento de tantos conhecimentos científicos, e por ter abraçado não somente a mim mas também meus colegas, nesta empreitada de estudar bichos-pau, ainda tornando o MZUSP referência mundial no estudo da ordem.

Aos meus outros mentores, que me ajudaram de diversas formas, também incluindo uso de equipamentos, acompanhamento em campos e coleta de material, Prof. Dr. José Paulo Leite Guadanucci, Dr. Rafael Prezzi Indicatti, Dr. Márcio Bolfarini.

Aos amigos e colegas que contribuíram de formas diversas durante o andamento do projeto, Laryssa Paloma Lemes Barthmann, pelo carinho e o companheirismo em várias fases deste projeto, Dr. Mauricio Martins da Rocha pela parceria no laboratório, discussões e ensinamentos, Marcos Fianco pela companhia e ajuda em Viena, Raphael Heleodoro por trocas de conhecimento e discussões, Prof. Dr. Guilherme Cunha Ribeiro pela ajuda em campo e discussões.

Aos amigos e colegas que contribuíram em campo direta e indiretamente, Arthur Monteiro Gomes, Silvia Harumi Kamazuka, Junior Travassos, Ian Meireles, Jane Costa, Guilherme Cunha Ribeiro, João Felipe Herculano, Bernardo Ferraz, entre outros já citados aqui. Agradecimentos especiais ao Golinha – Carlos Antonio Geraldo de Oliveira, que descobriu uma espécie no Ceará ao fotografá-la perto de sua casa, me recebeu em sua vizinhança e juntamente com o grande conservacionista Sanjay Veiga, me acompanharam em campo em Maranguape.

Valem também agradecimentos especiais aos meus colegas aracnólogos, que contribuíram muito, Dr. Arthur Galleti Lima, Hector Manuel Osório Gonzalez Filho, Dr. Rafael Fonseca Ferreira, Pedro Henrique Martins e Leandro Malta Borges (e o Indicatti entra aqui também), principalmente pela ajuda em campo e obtenção de material que de outro modo não teriam sido obtidos.

Ao Prof. Dr. Pedro Guilherme Barrios de Souza Dias pelo empréstimo de material do MNRJ.

Às minhas colegas de laboratório Karina Lima e Isabela Dias que me aturaram com maior frequência, também a todos os professores, funcionários e colegas do MZUSP que tive a oportunidade de conviver, Profa. Gabriela Camacho, Profa. Maria Isabel Landim, Prof. Marcelo Duarte, Prof. Marcelo Fukuda, Prof. Carlos Lamas, Prof. Pedro Gnaspini, Prof. Mario César Cardoso de Pinna, Prof. Cristiano Schwertner, Antonio Santos Silva, Talita Roell, Juan Botero, Carlos Campaner, Manuela Merlo, Jonatas Pereira, Thalita Alves, Fernanda

Santos, Alvaro Doria, Beatriz Coelho, Letizia Migliore, Carlos Moreno, Rafael Sousa, Thiago Loboda, Renato Silva, Laura Donin, Simone Lira, Joyce Prado, Guilherme Lopéz, Karolina Reis, Lazare Elbaz, André Braga, Michel Gianeti, Osvaldo Oyakawa, Tiago Carrijo, Marta Grobel, Selma Shibuya, Eliseu Pereira, entre tantos outros.

Ao pessoal de Taubaté, especialmente à Júlia Santos Pereira de Oliveira, que encontrou o primeiro *Exocnophila* que se tem notícia para o estado de São Paulo, e seu orientador, Júlio Cesar Voltolini, que recebeu eu e meus colegas e ajudou imensamente no trabalho de campo, ainda estabelecendo uma parceria muito proveitosa no estudo dos bichos-pau. Ao pessoal de Viçosa, que me permitiram analisar a coleção entomológica e me acompanharam em campo, Prof. Dr. Frederico Falcão Salles, Verônica Saraiva Fialho, Mellis Rippel, Isabel Cortez e Fatima Jabeen, entre outros que lá me receberam.

Ao grande Rodrigo Souza por me receber em seu Serpentário Núcleo Serra Grande.

Aos administradores e funcionários da Eventos e Hospedagem Sagrada Família da Rede Santa Paulina, entre eles Irmã Luciana, Silvana, Oscar, Sérgio, Leonardo, que me receberam de braços abertos e me ajudaram imensamente com alojamento em São Paulo.

A todas as pessoas envolvidas no meu maravilhoso estágio na Europa: à María Marta Cigliano que ajudou muito principalmente em aquisição de equipamentos; ao meu supervisor do estágio Dr. Sven Bradler, sua aluna Dr. Sarah Bank Aubin e a técnica de laboratório Katharina Henze; à Dr. Thies Büscher por também supervisionar, pelo auxílio e colaboração e pela ajuda na aquisição de imagens de MEV; à Dr. Randolph Susanne e Dr. Harald Bruckner por me receberem no NWM; à Dr. Lionel Monod, Dr. John Hollier e Christina Lehmann-Graber por me receberem em MHNG; à Dr. Birgit Jaenicke por me receber no MfN; à Oskar Conle, Frank Hennemann e Pablo Valero por me receberem em seu laboratório e permitirem a análise de material tipo em empréstimo. Da mesma forma, para todas as pessoas que calorosamente me acolheram na minha primeira viagem fora do Brasil, Ali Cillov, Gisel Mattar, Bruno Aeschbacher, Markus Bringold, Valérie Chérix-Butinof e família, Mara B, Helge Georg Brunswig e Deborah. Também a todos os outros que fizeram minha estadia tão boa.

Ao Paul D. Brock por me receber na comunidade internacional de entusiastas sobre bichos-pau e diversas discussões e sugestões.

Aos meus grandes amigos do Projeto Phasma, por mais de oito anos de paixão mútua por bichos-pau que resultou em muita pesquisa, estudo, trabalhos de campo, trocas de conhecimentos e experiências, e no primeiro grupo científico no Brasil dedicado aos Phasmatodea: Pedro Alvaro Barbosa Aguiar Neves, Phillip Watzke Engelking, Dr. Pedro Ivo Chiquetto Machado e Edgar Blois Crispino.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pelo apoio financeiro a este trabalho através da Bolsa de Mestrado (Processo FAPESP 2021/03458-4) e Bolsa Estágio de Pesquisa no Exterior (Processo FAPESP 2022/06273-8), e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pelo apoio financeiro no início do projeto através da concessão de bolsa de mestrado CAPES.

But it is we that choose to divide animals up into discontinuous species. On the evolutionary view of life there must have been intermediates, even though, conveniently for our naming rituals, they are today usually extinct. They are not always extinct.

– Richard Dawkins

RESUMO

Os insetos da ordem Phasmatodea são ainda pouco amostrados, pouco conhecidos e pouco estudados no Brasil, e apenas recentemente este cenário está começando a mudar. Existem poucos especialistas em Phasmatodea no geral, especialmente no Brasil. A situação retrata a necessidade de amostragem e estudos taxonômicos com bichos-pau brasileiros. O gênero *Exocnophila* Zompro, 2001 compreende bichos-pau ápteros brasileiros, de tamanho médio e corpo bem alongado, com apenas uma espécie válida, do Espírito Santo, conhecida apenas pela fêmea e ovos. Embora recentemente descrito, devido ao pouco material disponível, falta de machos, e a omissão de algumas características na descrição original, o gênero não se encontra taxonomicamente bem definido. Este trabalho revisa taxonomicamente o gênero *Exocnophila*, propondo uma nova diagnose, redescrição, descrição macho, e notas sobre sua biologia. A redescrição inclui características até então desconhecidas para o gênero, além do macho e também de sua genitália interna, que é pouco explorada em Phasmatodea. Uma caracterização por *barcoding* de algumas espécies do gênero também é apresentada, ainda auxiliando na separação das espécies. Cinco espécies previamente alocadas em outros gêneros são transferidas para *Exocnophila*: *Bacteria hastata* Burmeister, 1838 = *Exocnophila hastata* **comb. nov.**; *Dyme brevitarsata* Brunner von Wattenwyl, 1907 = *Exocnophila brevitarsata* **comb. nov.**; *Dyme atropurpurea* Carl, 1913 = *Exocnophila atropurpurea* **comb. nov.**; *Ocnophila cornuta* Brunner von Wattenwyl, 1907 = *Exocnophila cornuta*; *Ocnophila tuberculata* Brunner von Wattenwyl, 1907 = *Exocnophila tuberculata*. A espécie-tipo do gênero, *Exocnophila exintegra* Zompro, 2001 **syn. nov.** é sinonimizada sob *Exocnophila brevitarsata* **comb. nov.** Nove espécies novas são descritas. Do total de 14 espécies, onze são conhecidas por ambos os sexos, uma apenas pelo macho e duas apenas por fêmeas. A genitália masculina foi analisada para doze espécies, todas para as quais se conhecem machos; ovos foram analisados para onze espécies. Algumas espécies de *Exocnophila* são muito similares entre si, e uma combinação de características se mostrou útil para separação das espécies, como presença ou ausência de grandes cerdas distintas cobrindo o corpo, formato da cabeça, proporções do tórax, presença ou ausência de grânulos no tórax, formato dos últimos tergitos, formato do cerco, genitália masculina e ovo. Notavelmente, a genitália masculina por si só não permitiu a separação clara entre algumas espécies, tendo uma variação intraespecífica considerável e portando diversas características conservadas. O gênero *Exocnophila* foi registrado, além do Espírito Santo, também para os estados do Ceará, Pernambuco, Alagoas, Bahia, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo, aparentemente com

limite sul da distribuição em São Paulo. Como consequência do trabalho com bichos-pau, a coleção de Phasmatodea do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo foi aumentada em mais de mil exemplares, e notas sobre a curadoria de bichos-pau são apresentadas. Finalmente, os resultados da pesquisa assim como informações em geral sobre bichos-pau e a importância de pesquisá-los foram divulgados em eventos de extensão, divulgação científica e congresso científico.

Palavras-chave: Oreophoetini. Ocnophilini. Libethrini. Phasmida. Bichos-pau. Mata Atlântica.

ABSTRACT

Insects of the order Phasmatodea are still poorly sampled, little known, and poorly studied in Brazil, and only recently has this scenario begun to change. There are only few experts in Phasmatodea in general, especially in Brazil. The situation reflects the need for sampling and taxonomic studies with Brazilian stick insects. The genus *Exocnophila* Zompro, 2001 comprises Brazilian wingless stick insects, of medium size and elongated body, with only one valid species from Espírito Santo, known only from the female and eggs. Although recently described, due to the limited available material, lack of males, and omission of some characteristics in the original description, the genus is not taxonomically well-defined. This work taxonomically revises the genus *Exocnophila*, proposing a new diagnosis, redescription, male description, and notes on its biology. The redescription includes previously unknown characteristics for the genus, including the male and its internal genitalia, which are poorly explored in Phasmatodea. A barcoding characterization of some species of the genus is also presented, further aiding in species separation. Five species previously allocated to other genera are transferred to *Exocnophila*: *Bacteria hastata* Burmeister, 1838 = *Exocnophila hastata* **comb. nov.**; *Dyme brevitarsata* Brunner von Wattenwyl, 1907 = *Exocnophila brevitarsata* **comb. nov.**; *Dyme atropurpurea* Carl, 1913 = *Exocnophila atropurpurea* **comb. nov.**; *Ocnophila cornuta* Brunner von Wattenwyl, 1907 = *Exocnophila cornuta*; *Ocnophila tuberculata* Brunner von Wattenwyl, 1907 = *Exocnophila tuberculata*. The type species of the genus, *Exocnophila exintegra* Zompro, 2001 **syn. nov.** is synonymized under *Exocnophila brevitarsata* **comb. nov.** Nine new species are described. Out of a total of 14 species, eleven are known from both sexes, one only from the male, and two only from females. Male genitalia were analyzed for twelve species, all of which have known males; eggs were analyzed for eleven species. Some *Exocnophila* species are very similar to each other, and a combination of characteristics has proven useful for species separation, such as the presence or absence of large distinct setae covering the body, head shape, thorax proportions, presence or absence of granules on the thorax, shape of the last tergites, shape of the cerci, male genitalia, and eggs. Notably, male genitalia alone did not allow for clear separation between some species, showing considerable intraspecific variation and various conserved characteristics. The genus *Exocnophila* has been recorded, in addition to Espírito Santo, also in the states of Ceará, Pernambuco, Alagoas, Bahia, Minas Gerais, Rio de Janeiro, and São Paulo, apparently with the southern distribution limit in São Paulo. As a result of the work

with stick insects, the Phasmatodea collection of the Zoology Museum of the University of São Paulo has been increased by over a thousand specimens, and notes on the curation of stick insects are presented. Finally, the research results, as well as general information about stick insects and the importance of studying them, were disseminated in outreach events, scientific dissemination, and scientific congress.

Keywords: Oreophoetini. Ocnophilini. Libethrini. Phasmida. Stick insects. Atlantic Forest.

INTRODUÇÃO

Dentre os insetos hemimetábolos, a ordem Phasmatodea se destaca por conter insetos frequentemente noturnos, obrigatoriamente herbívoros, e de grande porte, compreendendo uns dos mais pesados e os mais compridos insetos do planeta atualmente (Bradler & Buckley 2018). Além disso, possuem hábitos crípticos e morfologia muito especializada, com corpos alongados, levando a uma excepcional camuflagem, sendo estes insetos facilmente confundidos com galhos, folhas ou troncos no ambiente em que vivem (Bedford 1978). Sua morfologia especializada é a razão de seu nome popular, bichos-pau, pela maioria dos representantes lembrarem galhos. Também são insetos carismáticos para humanos, devido às características já mencionadas, e também por serem prognatos, com uma cabeça bem demarcada e móvel, chamando a atenção das pessoas.

Presentes em quase todos os ecossistemas terrestres temperados e tropicais, apresentam maior diversidade em florestas úmidas tropicais ou equatoriais (Günther 1953; Brock *et al.* 2023). Diferentes espécies podem ter diferentes hábitos, alguns arborícolas, se concentrando na copa das árvores, mas com a maioria das espécies habitando o sub-bosque, ou próximo ao chão de florestas, ou numa altura mediana até próximo ao chão, em ambientes não florestais (Bedford 1978). Algumas espécies são generalistas enquanto outras são especialistas em um grupo específico de plantas, consumindo principalmente folhas (Bedford 1978).

Com seus corpos alongados, possuem um protórax relativamente curto, de um comprimento mais similar ao da cabeça, um mesotórax bem alongado, e um metatórax alongado até um pouco robusto. No protórax, encontra-se um par de glândulas que frequentemente se abre perto da cabeça possibilitando ao bicho-pau excretar uma substância que varia de um aroma leve até um jato direcionado de substância repugnatória. As pernas são simples, alongadas, tarsos alongados e de espessura pouco distinta do que o resto da perna, dotados de micro- e ultraestruturas diversas de adesão sendo adaptativas ao tipo de ambiente em que vivem (Büscher *et al.* 2018). O abdômen é também alongado e cilíndrico.

O dimorfismo sexual neste grupo é muito acentuado, sendo os machos menores, menos robustos que as fêmeas, tendo os últimos segmentos abdominais com especializações diferentes em cada sexo e por vezes apresentando diferenças marcantes na coloração e grau de ornamentação do corpo (Bedford 1978). Ambos os sexos possuem o primeiro segmento

abdominal fusionado ao tórax e chamado de segmento mediano, e além deste mais nove tergitos (tergitos II–X). Os machos possuem nove esternitos abdominais, o último dividido em parte anterior e posterior, portando a genitália e com a parte posterior geralmente aumentada, abaulada em formas diversas, quando assim chamado de *poculum*. A fêmea possui oito esternitos sendo o último alongado, por vezes extendendo-se muito além do ápice do abdômen, cobrindo as valvas genitais (ou ovipositores) e servindo para segurar e dispersar ovos, em formato aproximado ao de uma colher ou canoa. Frequentemente, o macho possui estruturas diversas para fixar o ápice de seu abdômen ao da fêmea antes, durante e após a cópula, estruturas estas com especializações em diversos níveis. As estruturas de encaixe do macho incluem cercos, placas dentadas que contêm espinhos grossos esclerotizados, e projeções posteriores ou abas laterais do tergito X (Bradler 2009; Ghirotto *et al.* 2022b). Ainda, o esternito VII da fêmea pode possuir o órgão préopercular, estrutura rugosa e lobada onde o macho encaixa as placas dentadas.

A genitália da fêmea é composta pelas valvas (gonapófises VIII e IX, gonoplaca e gonângulo), estruturas alongadas, em pares simétricos, que seguram o ovo durante a passagem pelo oviduto quando ocorre a fecundação, até a sua oviposição efetiva ao ambiente (Vallotto *et al.* 2016; Ghirotto 2021). Internamente, a fêmea possui estruturas membranosas pouco estudadas, constituindo espermateca, a bursa copulatrix e glândulas acessórias (Ghirotto 2021). Já a genitália do macho é assimétrica e única (não dividida), diferindo da maioria dos insetos que possuem genitálias masculinas ou simétricas, e/ou divididas em duas metades. A genitália masculina, ou órgão fálico, é no geral membranosa, contando com um ou mais escleritos, e diversas bolsas membranosas, podendo portar estruturas como flagelos, cerdas, grânulos, pequenos escleritos e dobras membranosas (Helm *et al.* 2011; Chiquetto-Machado & Canello 2021; Ghirotto 2021).

As fêmeas ovipõem uma quantidade grande de ovos, que são de tamanho relativamente grande para insetos, e os quais são frequentemente muito ornamentados (Sellick 1997). O ovo possui um opérculo, anterior, destacável para saída do embrião, e uma placa micropilar, dorsal, por onde ocorrem trocas gasosas e a fecundação (Clark Sellick 1994). Os ovos são únicos por apresentarem uma camada de oxalato de cálcio, conferindo resistência, e pela diversidade de formas e ornamentações que os torna importantes para taxonomia, sendo úteis para separação de grupos ou mesmo espécies (Kaup 1871; Clark 1976; Allred *et al.* 1986; Clark Sellick 1994; 1997; 1998; Mazzini *et al.* 1993; Sellick 1997, Zompro 2001a, 2004a). A diversidade de formas também é ligada ao método de oviposição, no qual o ovo pode ser

simplesmente solto pela fêmea, lançado com ajuda da placa subgenital com grande força, enterrado, escondido em frestas, colado à substratos, perfurados em folhas, ou até, raramente, colocados em ooteca (Robertson *et al.* 2018). Na realidade, Phasmatodea é um dos grupos de animais com maior diversidade em morfologia do ovo, e é possível que nenhum outro grupo se compare nesta diversidade (Bradler & Buckley 2018; Robertson *et al.* 2018; Observação pessoal). Como exemplo, há ovos extremamente alongados em forma de bastão, achatados, redondos, cilíndricos, retangulares ou de formas variadas irregulares, com cápsula lisa, rugosa, áspera, granulada, com retículos, bolsas membranosas, cerdas, espinhos ou franjas, com placa micropilar em posições distintas, tamanhos distintos e formatos diversos, e com opérculo ornamentado de diversas formas, notadamente em alguns grupos ainda possuindo o capítulo, uma estrutura proeminente de formato muito variado que atrai formigas a carregarem e dispersarem os ovos (Stanton *et al.* 2015; Robertson *et al.* 2018). Os ovos demoram geralmente de dois a nove meses para eclodirem, podendo enfrentar condições mais hostis como temperaturas adversas ou secas (Bradler & Buckley 2018). Dos ovos nascem ninfas com corpo já muito alongado, também capazes de excelente camuflagem, em algumas linhagens até o mimetismo com formigas (Bedford 1978).

Entre os insetos, Phasmatodea pertence ao clado Polyneoptera (Grimaldi & Engel 2005), e muito provavelmente é grupo irmão de Embioptera (Whiting *et al.* 2003; Bradler 2009; Friedemann *et al.* 2012; Tihelka *et al.* 2021), embora alguns estudos apresentem hipóteses distintas porém com pouca confiabilidade ou por metodologias preliminares (e.g., Song *et al.* 2020). O monofiletismo do grupo é extensivamente confirmado, tanto por dados moleculares (Whiting *et al.* 2003; Tomita *et al.* 2011; Bradler *et al.* 2014; Simon *et al.* 2019; Song *et al.* 2020; Tihelka *et al.* 2021; Bank *et al.* 2021a; Bank & Bradler 2022), quanto por características morfológicas (Kristensen 1975; Clark Sellick 1998; Tilgner *et al.* 1999; Grimaldi & Engel 2005; Bradler 2009; Friedemann *et al.* 2012), com as seguintes sinapomorfias: um par de glândulas protorácicas de defesa, tubos piriformes que se projetam do intestino médio, músculos dorso-ventrais divididos em feixes nas paredes laterais do abdômen, presença de apódemas ventrais nos braços posteriores do tentório, presença de dois ou três dentes na lacínia da maxila, alongamento da região frontal da cabeça, e presença de vômer no macho (Bradler 2009; Friedemann *et al.* 2012).

Até o início do século XX, os bichos-pau eram tratados como pertencendo à Ordem Orthoptera e classificados como ‘Phasmidae’ (e.g., Gray 1835; Westwood 1859; Brunner von Wattenwyl 1893; Kirby 1904), apenas mais tarde foram reconhecidos como um grupo à

parte e classificados em famílias, subfamílias e tribos distintas. Historicamente, autores que contribuíram notavelmente para a descrição e classificação das espécies, inclusive para a região Neotropical, foram Gray (1835), Stål (1875), Westwood (1859), Kirby (1904), Redtenbacher (1906; 1908), Brunner Von Wattenwyl (1907), Günther (1953) e Bradley & Galil (1977). Embora grandes revisões já tenham sido realizadas (e.g., Bradley & Galil 1977; Zompro 2001a; 2004a; 2004b), sua classificação, especialmente a nível familiar, ainda não é resolvida (Robertson *et al.* 2018). Classificações tradicionais ainda são mantidas para vários níveis taxonômicos em Phasmatodea, mesmo sendo em sua maioria artificiais como vem mostrando estudos filogenéticos, tanto morfológicos (Bradler 2009) quanto moleculares (Whiting *et al.* 2003; Buckley *et al.* 2009; 2010; Kômoto *et al.* 2011; Bradler *et al.* 2014; Robertson *et al.* 2018; Simon *et al.* 2019; Forni *et al.* 2021; Bank *et al.* 2021a; Bank & Bradler 2022). Até recentemente, isso incluía a divisão clássica da ordem em dois subgrupos parafiléticos baseada na presença ou ausência de uma estrutura tibial denominada *area apicalis* (Simon *et al.* 2019), mas que vem sendo abandonada inclusive pela base de dados *online* referência para o grupo (Brock *et al.* 2023). Atualmente, quatro grandes divisões em grupos naturais têm sido reconhecidas: Timematidae, Aschiphasmatidae, Occidophasmata e Oriophasmata. Timematidae é o grupo-irmão de todos os outros bichos-pau compreendendo insetos pequenos, pouco alongados e com morfologia mais generalizada, representados por um único gênero vivente, *Timema*, habitando apenas a Califórnia nos Estados Unidos da América e noroeste do México. Seu grupo irmão, Euphasmatodea, se divide em Aschiphasmatidae, bichos-pau mais característicos, porém com tégmina reduzida e restritos à Ásia, e Neophasmatodea, compreendendo todos os outros bichos-pau. Neophasmatodea por sua vez possui dois grandes clados cada um abrigando grupos diversos, Occidophasmata exclusivo das Américas, e Oriophasmata majoritariamente do Velho Mundo mas também com um grupo que se dispersou para as Américas (Simon *et al.* 2018). Apesar da recente resolução dos grandes grupos, muitas famílias são ainda em sua conformação atual parafiléticas (Bank & Bradler 2022) e por isso é mais frequente o uso das classificações de subfamílias, que tendem a ser majoritariamente monofiléticas (Simon *et al.* 2019; Forni *et al.* 2021; Bank *et al.* 2021a; Bank & Bradler 2022). Cliquennois (2021) em um capítulo de livro, informalmente propôs uma reorganização da ordem reconhecendo grupos naturais, em geral elevando classificações menos inclusivas, como tribos ou subfamílias, a nível de família.

Complicando um pouco mais a situação taxonômica e de classificação dos fásmidos, para muitas espécies, gêneros e tribos, as descrições disponíveis são antigas, desatualizadas e

incompletas, inclusive para a fauna neotropical. Poucos autores trabalham na taxonomia geral dos bichos-pau, principalmente nas Américas, e ainda que um bom número de publicações abrangentes tenham sido realizadas nos tempos recentes por alguns poucos pesquisadores estrangeiros (e.g., Zompro 2001a; 2004a; 2004b; Conle 2005; Conle *et al.* 2006; 2007; 2020a; 2020b; Hennemann *et al.* 2007; 2016; 2018; 2020; 2022a; 2022b; Hennemann & Conle 2007a; 2007b; 2007c; Conle *et al.* 2008; 2014; 2020; Conle *et al.* 2009a; 2009b; 2009c; Hennemann & Conle 2010; 2012a; 2012b; 2018; 2021; Conle & Hennemann 2012; Bellanger & Conle 2013; Lelong *et al.* 2013; 2022; Gutiérrez & Bacca 2014; Jourdan *et al.* 2014; 2021; Delfosse 2015; Bellanger 2016; Bellanger *et al.* 2017; 2018; 2021; 2023; Gutiérrez-Valencia *et al.* 2017; López-Mora & Llorente-Bousquets 2018; López-Mora & Martínez-Cervantes 2021; Liu 2021; de Luna 2022; Mora & Llorente-Bousquets 2023), muitos grupos ainda carecem de revisão (Chiquetto-Machado *et al.* 2022). Quase todos os estudos taxonômicos até hoje se baseiam em caracteres morfológicos externos, e alguns também em caracteres do ovo (ver, por exemplo, Hennemann *et al.* 2016; 2018, Vallotto *et al.* 2016, Bresseel & Constant 2018, Hennemann & Conle 2018). Poucos trabalhos, a maioria recente, ressaltam a importância de caracteres da genitália dos bichos-pau. Boa parte destes trabalhos recentes tem sido realizado por pesquisadores brasileiros (e.g., Heleodoro *et al.* 2017a; Heleodoro & Rafael 2019; Chiquetto-Machado 2019; Chiquetto-Machado & Canello 2021; Ghirotto 2021; Chiquetto-Machado *et al.* 2022; Ghirotto *et al.* 2022b). A genitália feminina, principalmente a espermateca, foi pouco estudada e considerada como taxonomicamente útil para um gênero, *Agathemera* Stål, 1875 (Camousseight 1995; 2005; 2010; Tilgner *et al.* 1999), e há indícios de que seja diferente entre grupos próximos da mesma linhagem (Ghirotto 2021). A genitália masculina, constituída pelo órgão fálco, foi analisada em mais detalhe e alguns estudos demonstraram sua importância taxonômica para alguns gêneros (Chopard 1920; Walker 1922; Snodgrass 1937; Camousseight 1995; 2005; 2010; Dominguez *et al.* 2009; Helm *et al.* 2011; Heleodoro *et al.* 2017a; Heleodoro & Rafael 2019; Chiquetto-Machado 2019; Chiquetto-Machado & Canello 2021; Ghirotto 2021; Bresseel & Constant 2022; Chiquetto-Machado *et al.* 2022; Ghirotto *et al.* 2022b). Destacam-se os trabalhos de Helm *et al.* (2011), apresentando o primeiro estudo com alto nível de detalhe da genitália masculina de Phasmatodea, ainda hoje o mais aprofundado, revelando uma grande complexidade do órgão fálco, de Ghirotto (2021) mostrando a complexidade do órgão fálco em vida e a baixa variação intrapopulacional em uma espécie, e de Chiquetto-Machado & Canello (2021) e Chiquetto-Machado *et al.* (2022), mostrando a grande importância da genitália masculina para filogenia e taxonomia do grupo.

Há para Phasmatodea um banco de dados on-line (Phasmida Species File Online [PSFO, tratado assim daqui em diante] – Brock *et al.* 2023: phasmida.speciesfile.org) que apresenta de forma prática a taxonomia da ordem, com um catálogo de espécies incluindo diversas informações importantes sobre as espécies, como área de ocorrência, citações bibliográficas, sinônimas, localização de tipos e, em alguns casos, fotografias de tipos ou de exemplares vivos. Esse banco de dados reflete as cinco famílias que ocorrem no Brasil: Diapheromeridae (apenas Diapheromerinae), Heteronemiidae, Phasmatidae (apenas Cladomorphinae), Prisopodidae e Pseudophasmatidae.

Histórico do estudo de Phasmatodea no Brasil

No Brasil, até recentemente existia uma grande escassez de estudos referentes à Ordem Phasmatodea, e mesmo com os recentes avanços, relativamente ainda poucos estudos são realizados (Madeira-Ott *et al.* 2020). O país possui pouco mais de 200 espécies descritas das mais de 3500 conhecidas (Araujo & Garraffoni 2012b; Brock *et al.* 2023), mas é muito provável que existam muitas mais a serem descritas, com estimativas de 600 espécies (Rafael *et al.* 2009; Zompro 2012; Madeira-Ott *et al.* 2020). Até poucos anos atrás, apenas um pesquisador brasileiro havia trabalhado sistematicamente com a ordem, Salvador de Toledo Piza, descrevendo diversas espécies de bichos-pau (Toledo Piza 1936a,b; 1937; 1938a,b; 1939a,b; 1977; 1985a,b.). Apenas muito recentemente as publicações científicas com bichos-pau no Brasil deixaram de se limitar apenas a estudos esporádicos por parte de pesquisadores que não trabalham diretamente com a ordem (Kumagai & Fonseca 2009; Araujo & Garraffoni 2012a,b; Lima *et al.* 2013; Monteiro *et al.* 2014; Alvarenga *et al.* 2018; Costa *et al.* 2022) e passaram a envolver estudos taxonômicos e morfológicos mais completos (Chiquetto-Machado & Albertoni 2017; Heleodoro *et al.* 2017a,b; Chiquetto-Machado 2018; Chiquetto-Machado *et al.* 2018; Heleodoro & Rafael 2018; Crispino *et al.* 2020; Chiquetto-Machado & Canello 2021; Ghirotto 2021; Chiquetto-Machado *et al.* 2022; Crispino *et al.* 2022; Ghirotto *et al.* 2022b), até incluindo fósseis brasileiros com morfologia moderna e relevantes para a evolução do grupo (Ghirotto *et al.* 2022a). Neste século, uma boa parte do esforço taxonômico ainda vem de pesquisadores estrangeiros, em trabalhos bastante abrangentes que envolveram táxons brasileiros (Zompro & Adis 2001; Zompro 2001a; 2004a,b; Hennemann & Conle 2007b; Conle *et al.* 2008; Hennemann *et al.* 2016; 2018; Madeira-Ott *et al.* 2020). Mesmo com o aumento recente de publicações, a fauna do país permanece pouco estudada, com vazios de amostragem, escassez de material em coleções científicas, e muitos gêneros e

espécies taxonomicamente mal definidos (Madeira-Ott *et al.* 2020; Chiquetto-Machado *et al.* 2022). O pouco material disponível em coleções científicas brasileiras encontra-se em sua maioria desorganizado, refletindo a falta de especialistas. O Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) é uma notável exceção, possuindo um acervo organizado com milhares de exemplares, fruto principalmente do trabalho do Dr. Pedro Ivo Chiquetto Machado, que desenvolveu seu doutorado na instituição sob orientação da Dra. Eliana M. Canello (Chiquetto-Machado 2019), e também sofrendo incrementos recentes (de cerca de 30%) com o presente trabalho.

Diapheromeridae, Diapheromerinae e *Exocnophila*

Diapheromeridae foi proposta como Diapheromerinae por Kirby (1904) no nível de subfamília, com todos os bichos-pau incluídos em Phasmatidae e ainda subordinados à Orthoptera. Posteriormente, este táxon foi tratado como família, Diapheromeridae, por Zompro (2001b), ainda mantendo em Diapheromeridae diversas linhagens hoje sabidamente distantes entre si (Robertson *et al.* 2018), sendo elas Diapheromerinae (Occidophasmata) ocorrendo nas Américas e Palophinae, Pachymorphinae, Necrosciinae e Lonchodinae (Oriophasmata) ocorrendo no velho mundo. Destas, atualmente Pachymorphinae se encontra subordinada à Phasmatidae, e Necrosciinae e Lonchodinae à Lonchodidae. As subfamílias Palophinae e Diapheromerinae, embora sejam também distantes (Whiting *et al.* 2003; Buckley *et al.* 2009; Bradler *et al.* 2014; Robertson *et al.* 2018; Simon *et al.* 2019), ainda estão classificadas juntas em Diapheromeridae. Por isso, como destacado anteriormente, adota-se também neste trabalho o foco em Diapheromerinae, ignorando a configuração atual a nível familiar de “Diapheromeridae”.

A subfamília Diapheromerinae foi dividida por Zompro (2001b) nas tribos Diapheromerini, Oreophoetini e Ocnophilini, com base na presença ou ausência de curvatura no profêmur e no formato em seção transversal dos fêmures médios e posteriores. Em um estudo mais recente de filogenia molecular, Robertson *et al.* (2018) redefiniram a subfamília Diapheromerinae, tendo informalmente invalidado Ocnophilini (mas deixando vários gêneros, incluindo o gênero-tipo *Ocnophila* como *incertae sedis*) e reconhecendo apenas Oreophoetini e Diapheromerini. Ghirotto *et al.* (2023) incluíram os gêneros *incertae sedis* em Oreophoetini. Robertson *et al.* (2018) também ressaltam que não se conhece apomorfias morfológicas conspícuas para delimitar as duas tribos, embora os ovos de Oreophoetini tendam a ser achatados dorsoventralmente e terem opérculo simples, sem ornamentações, e os ovos de

Diapheromerinae tendam a ser menos ou pouco achatados, e a possuírem ornamentações no opérculo, chamadas de pseudo-capítulo ou capítulo, sem haste, em forma de matriz. A falta de características morfológicas apomórficas não significa que elas não existam, mas é reflexo da falta de estudos, da pobre caracterização de diversos gêneros, e da omissão de características mais discretas ou menos tradicionais no estudo de Phasmatodea (como detalhes do tarso, valvas da fêmea, órgão fático do macho), o que é ainda mantido na maioria dos trabalhos taxonômicos atuais (Gutiérrez-Valencia *et al.* 2017; Ghirotto 2021; Chiquetto-Machado *et al.* 2022).

A tribo Ocnophilini foi proposta para alocar o gênero *Ocnophila* Brunner von Wattenwyl, 1907 e mais quatro gêneros descritos no mesmo trabalho (Zompro 2001b). Mesmo com as recentes mudanças acima citadas, os gêneros anteriormente pertencentes à Ocnophilini de fato compartilham características morfológicas entre si, contrastantes com outros Diapheromerinae, como o basitarso muito encurtado, ambos os sexos com tamanho corpóreo similar (geralmente machos são notadamente menores que as fêmeas em Phasmatodea, incluindo outros Diapheromerinae), diversas carenas bem marcadas no abdômen da fêmea, *poculum* proeminente, e ovo com placa micropilar dotada de margem espessa (Zompro 2001b; Brock *et al.* 2023; Ghirotto *et al.* 2023). Notavelmente, *Ocnophila*, *Exocnophila* Zompro, 2001 e *Ocnophiloidea* Zompro, 2001 compartilham um inchaço na base dos fêmures posteriores que os diferencia de todos os outros Diapheromerinae (Ghirotto *et al.* 2023). Zompro (2001a) também destaca que os gêneros anteriormente pertencentes à Ocnophilini ainda precisam ser revisados para resoluções de problemas taxonômicos e melhor delimitação dos grupos e espécies. *Exocnophila* Zompro, 2001, objeto de estudo do presente projeto, foi proposto com base apenas na morfologia do ovo e de segmentos abdominais da fêmea, com machos ainda desconhecidos. O gênero até antes deste projeto incluía somente *Exocnophila exintegra* Zompro, 2001, com registro apenas para o Espírito Santo, na Mata Atlântica (Zompro 2001a; Brock *et al.* 2023). Como parte do resultado já publicado deste projeto (Ghirotto *et al.* 2023), duas espécies de *Ocnophila* foram recentemente transferidas para *Exocnophila*: *Exocnophila cornuta* (Brunner von Wattenwyl, 1907) e *Exocnophila tuberculata* (Brunner von Wattenwyl, 1907).

É interessante ressaltar que o gênero *Exocnophila* é o único representante de Oreophoetini que ocorre na Mata Atlântica, os outros representantes ocorrendo majoritariamente na Amazônia ou ao norte desta, fato verificado através da literatura disponível sobre os gêneros de Diapheromerinae (Brock *et al.* 2023). A Mata Atlântica (MA)

é uma das maiores florestas tropicais e conseqüentemente um dos cinco maiores hotspots de biodiversidade globais apresentando altíssimas taxas de endemismo (Carnaval *et al.* 2009). Também é um dos ambientes mais ameaçados, principalmente pelo histórico desmatamento sofrido até hoje ocasionando severa fragmentação, sendo atualmente reduzida a 10–28% de sua área original (Brooks *et al.* 1999; Rezende *et al.* 2018). A MA originalmente ocupava 1.345.300 km² na América do Sul representando 7.5% da área do continente. Noventa e dois por cento (92%) da MA está no Brasil, enquanto 6% está no Paraguai e 2% na Argentina (WWF 2017). A MA apresenta considerável heterogeneidade, com diferentes fitofisionomias e se estendendo em vasta amplitude latitudinal (3S até 30S), longitudinal (35W até 60W), altitudinal (0–2.900 m de altitude), entre distintos tipos de solos, e gradientes climáticos (e.g., 1.000–4.200 mm de precipitação anual; 13–25°C de temperatura anual média). A MA é sujeita aos climas tropical úmido, tropical úmido costeiro, tropical de altitude e úmido subtropical, com algumas áreas, principalmente de interior, apresentando épocas mais secas (Marques & Grelle 2021). Com base em padrões biogeográficos, o bioma MA pode ainda ser classificado como Domínio do Paraná e assim dividido nas províncias Atlântica, Floresta do Paraná e Floresta de Araucária (Morrone 2017). Ainda, a MA pode ser dividida nas ecorregiões: florestas do interior do Pernambuco, florestas costeiras de Pernambuco, florestas do interior da Bahia, florestas costeiras da Bahia, florestas do Alto Paraná, florestas costeiras da Serra do Mar, e florestas de Araucárias (Olson *et al.* 2001; Vasconcelos *et al.* 2014). A dinâmica história evolutiva em ação na MA produziu uma biota muito peculiar, com a presença de distintas linhagens de vários grupos (Ribeiro *et al.* 2011), por exemplo, muitos grupos apresentam um padrão de distribuição disjunto entre a Amazônia e a parte norte da MA, alguns tendo se originado na Amazônia e chegado à MA posteriormente (e.g., Dal Vechio *et al.* 2018). Além disso, alguns milhões de anos atrás estas florestas tropicais eram unidas, antes de mudanças climáticas drásticas formarem áreas áridas separando a Amazônia da MA (Morley 2000; Sobral-Souza *et al.* 2015). A Amazônia e a MA também se conectaram mais recentemente, através de braços atravessando a Caatinga e o Cerrado, cerca de dezenas de milhares de anos atrás (Sobral-Souza *et al.* 2015).

Motivação e escopo do estudo

Na coleção de Phasmatodea do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), antes do início deste estudo, foi notada a existência de exemplares identificados como *Exocnophila* por mim e pelo Dr. P. Chiquetto-Machado de localidades diversas e

apresentando morfologias distintas. Também tive outras experiências prévias com o gênero, tendo coletado, desde 2017, espécimes identificados como *Exocnophila* em alguns pontos da Mata Atlântica, e tendo tido contato com a variação morfológica das populações e seus hábitos de vida. O gênero *Exocnophila* é um dos gêneros que sofre de problemas comuns em grupos da ordem Phasmatodea – a descrição do gênero e da espécie tipo, apesar de recente, não são completas, já que se conhece apenas um sexo, não contemplam grande número de exemplares para constatação de possíveis variações morfológicas intraespecíficas, e não considera características mais discretas ou não utilizadas tradicionalmente na taxonomia da ordem (Gutiérrez-Valencia *et al.* 2017; Ghirotto 2021; Chiquetto-Machado *et al.* 2022). Em outras palavras, muitas das chaves de identificação e descrições de espécies ou são incompletas, ou baseiam-se em características pouco ou não específicas.

Além disso, com base em fotos de materiais-tipo e informações sobre localidades-tipo disponíveis no PSFO, e comparação com material em mãos do MZUSP e recém coletado, foi possível verificar preliminarmente que algumas espécies atualmente incluídas em *Ocnophila* ou em gêneros de outras tribos de Diapheromerinae pertenceriam à *Exocnophila*, as quais: *Bacteria hastata* Burmeister, 1838; *Bacteria brevitarsata* (Brunner von Wattenwyl, 1907); *Dyme atropurpurea* Carl, 1913; *Ocnophila cornuta* Brunner von Wattenwyl, 1907; *Ocnophila tuberculata* Brunner von Wattenwyl, 1907.

O presente estudo apresenta um aprofundamento na morfologia externa, de genitália masculina, e do ovo de *Exocnophila*, analisando diversos exemplares de diversas localidades, e explorando uma gama maior de estruturas para delimitação do gênero e de suas espécies, além da coleta de dados moleculares para futuro uso em análises filogenéticas e auxílio na delimitação de espécies através de comparações entre sequências genéticas de indivíduos de várias populações. O estudo inclui a primeira descrição de macho de *Exocnophila* e as primeiras descrições de aspectos de biologia ou história natural do gênero, algo pouco frequente nos estudos publicados sobre bichos-pau, contribuindo para o conhecimento de história natural de Phasmatodea como um todo. O estudo também trouxe contribuições para o aumento e organização da coleção de Phasmatodea do MZUSP. Finalmente, este trabalho também incluiu atividades de extensão e de divulgação científica, algo natural dentro da Instituição.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Proponho que *Exocnophila*, antes deste trabalho um gênero monotípico, contenha 14 espécies, sendo 9 descritas neste trabalho, e 4 transferidas de outros gêneros e aqui redescritas, duas delas com designações de lectótipo. Além disso, a espécie-tipo *Exocnophila exintegra* é tida como sinônimo júnior da espécie *Exocnophila brevitarsata* **comb. nov.** A distribuição do gênero é consideravelmente ampliada para grande parte da Mata Atlântica do Sudeste e Nordeste do país, incluindo área de brejo no Ceará e área de Caatinga na Bahia. Também é apresentada uma redescrição detalhada do gênero, tendo pela primeira vez a descrição de machos para o gênero, e também incluindo uma diagnose atualizada para *Exocnophila* principalmente em relação à gêneros mais próximos.

Diversas características antes desconhecidas para o gênero, como por exemplo padrão de espinhos das pernas, foram descritas. Os ovos foram descritos para 11 espécies e a genitália interna masculina para 12, ou seja, para todas as quais os machos são conhecidos. A delimitação de espécies de *Exocnophila* foi alcançada através de uma combinação de características morfológicas como das cerdas de cobertura e espinhos das pernas, formato da cabeça e do corpo, formato dos últimos segmentos abdominais, morfologia do ovo e da genitália interna masculina. A genitália interna masculina não foi o único critério confiável para separação de espécies como pode ocorrer para outros grupos de bichos-pau. Uma análise genética confirmou as hipóteses de espécies baseadas na morfologia, principalmente para espécies similares.

O gênero *Exocnophila* agora conta com descrições e diagnoses mais satisfatórias, principalmente considerando o padrão da taxonomia atual em Phasmatodea, servindo como base para estudos comparativos, taxonômicos e sistemáticos futuros.

Os bichos-pau ainda não foram suficientemente amostrados em diversas áreas do Brasil, e espera-se que sejam encontradas mais espécies novas de *Exocnophila* conforme mais coletas sejam efetuadas, visto que muitas espécies conhecidas são aparentemente endêmicas de áreas restritas. Pontos interessantes para verificação da ocorrência de representantes do gênero são a Mata Atlântica do norte de Minas Gerais, do meio e norte da Bahia e ao norte do Pernambuco, onde é esperado a ocorrência do gênero. Ainda, não se sabe se o gênero pode ocorrer nas regiões de floresta no Piauí e Maranhão, sendo regiões relativamente próximas da área de brejo no Ceará onde ocorrem representantes do gênero e que são desconhecidas quanto à fauna de bichos-pau.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allegrucci, G., B. Massa, A. Trasatti & V. Sbordoni. 2014. A taxonomic revision of western *Eupholidoptera* bush crickets (Orthoptera: Tettigoniidae): testing the discrimination power of DNA barcode. **Systematic Entomology**, 39: 7–23
- Allred, M. L., Stark, B. P. & Lentz, D. L. 1986. Egg capsule morphology of *Anisomorpha buprestoides* (Phasmatodea: Pseudophasmatidae). **Entomological News**, 97: 169–174.
- Alvarenga, C. D., Souza, H. R., Giustolin, T. A., Matrangolo, C. A. R. & Silva, J. F. 2018. Biologia de *Cladomorpha phyllinus* Gray (Phasmatodea: Phasmatidae) em folhas de goiabeira (*Psidium guajava*). **EntomoBrasilis**, 11: 65–69.
- Araujo, F. F. & Garraffoni, A. R. S. 2012a. Diversidade de Phasmida (Insecta) na Serra do Espinhaço, Chapada Diamantina (MG). **EntomoBrasilis**, 5: 137–145.
- Araujo, F. F. & Garraffoni, A. R. S. 2012b. Sinopse dos Phasmatodea (Insecta) descritos para o Brasil. **EntomoBrasilis**, 5: 232–237.
- Arnqvist, G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. **Nature**, 393: 784–786.
- Bank, S. & Bradler, S. 2022. A second view on the evolution of flight in stick and leaf insects (Phasmatodea). **BMC Ecology and Evolution**, 22: 62.
- Bank, S., Buckley, T. R., Büscher, T. H., Bresseel, J., Constant, J., De Haan, M., Dittmar, D., Dräger, H., Kahar, R. S., Kang, A., Kneubühler, B., Langton-Myers, S. S. & Bradler, S. 2021a. Reconstructing the nonadaptive radiation of an ancient lineage of ground-dwelling stick insects (Phasmatodea: Heteropterygidae). **Systematic Entomology**, 46: 487–507.
- Bank, S., Cumming, R. T., Li, Y., Henze, K., Le Tirant, S., & Bradler, S. 2021b. A tree of leaves: Phylogeny and historical biogeography of the leaf insects (Phasmatodea: Phylliidae). **Communications Biology**, 4: 932.
- Bedford, G. O. 1978. Biology and ecology of the Phasmatodea. **Annual Review of Entomology**, 23: 125–149.

- Bellanger, Y. 2016. A new stick insect of the genus *Oncotophasma* from Costa Rica (Phasmatodea, Diapheromeridae, Diapheromerinae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, 121: 141–148.
- Bellanger, Y. & Conle, O. 2013. A new stick insect from Costa Rica (Phasmatodea, Pseudophasmatidae, Xerosomatinae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, 118: 503–508.
- Bellanger, Y., Lelong, P. & Jourdan, T. 2018. A new Phasmatodea for French Guiana, *Creoxylus paradoxus* (Kirby, 1904), and notes on the stick-insects of Réserve Naturelle Nationale de la Trinité. **Bulletin de la Société Entomologique de France**, 123: 273–281.
- Bellanger, Y., Jourdan, T., Lelong, P. & Penet, L. 2021. Phasmatodea of Jamaica, part I: a new species of *Diapherodes* Gray, 1835 (Phasmatodea, Phasmatidae, Cladomorphae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, 126: 79–91.
- Bellanger, Y., Jourdan, T., Lelong, P. & Penet, L. 2023. Phasmatodea of Jamaica, part II: a new genus of the Diapheromerini tribe (Phasmatodea, Occidophasmata, Diapheromeridae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, 128: 23–56.
- Bellanger, Y., Phillips, A., Lelong, P., Jourdan, T. & Rutherford, M. G. 2017. Complement to the inventory of Phasmatodea of Trinidad (Phasmatodea, Prisopodidae, Prisopodinae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, 122: 239–243.
- Bradler, S. 2009. Die Phylogenie der Stab- und Gespenstschrecken (Insecta: Phasmatodea). **Species, Phylogeny and Evolution**, 2: 3–139.
- Bradler, S. & Buckley, T. R. 2018. Biodiversity of Phasmatodea. **Insect Biodiversity: Science & Society**, 2: 281–313.
- 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.
- 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.

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: Necroschiinae). **Belgian Journal of Entomology**, 70: 1–29.

Bresseel, J. & Constant, J. 2022. Extension of the phasmid genus *Presbistus* to Cambodia with a new species and notes on genitalia and captive breeding (Phasmida, Aschiphasmatidae, Aschiphasmatinae). **Journal of Orthoptera Research**, 31: 105–117.

Brock, P. D. & Büscher, T. H. 2022. **Stick and leaf-insects of the world, Phasmids**. NAP Editions, 610 pp.

Brock, P. D., Buscher, T. H. & Baker, E. 2023. **Phasmida Species File Online**. Version 5.0/5.0. Disponível em <http://phasmida.speciesfile.org/> [acessado em 15 de Março de 2023].

Brooks, T., Tobias, J. & Balmford, A. 1999. **Deforestation and bird extinctions in the Atlantic Forest**. In Animal Conservation forum, 2: 211–222. Cambridge University Press.

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.

Buckley, T. R., Attanayake, D., Nylander, J. A. & Bradler, S. 2010. The phylogenetic placement and biogeographical origins of the New Zealand stick insects (Phasmatodea). **Systematic Entomology**, 35: 207–225.

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.
- Carl, J. 1913. Phasmides nouveaux ou peu connus du Muséum de Genève. **Revue suisse de Zoologie**, 21: 1–55.
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F., Rodrigues, M. T. & Moritz, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. **Science**, 323: 785–789.
- 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. 2019. **Revisão taxonômica e análise filogenética de *Paraphasma Redtenbacher, 1906* (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Stratocleinae)**. Tese de Doutorado. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo. 296p. Disponível em: <<http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/38/38131/tde-16092019-153303/>>. Acesso em: 2019-10-29.
- 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. & Canello, E. M. 2021. Cladistic analysis of *Paraphasma* (Phasmatodea: Pseudophasmatidae) highlights the importance of the phallic organ for phasmid systematics. **Zoological Journal of the Linnean Society**, zlab004.
- 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.
- Chiquetto-Machado, P. I., Morales, A. C. & Canello, E. M. 2022. Taxonomic revision of *Paraphasma* Redtenbacher, 1906 (Phasmatodea, Pseudophasmatidae) based on phallic and external morphology. **Zootaxa**, 5122: 1–80.

Chopard, L. 1920. **Recherches sur la conformation et le developpement des derniers segments abdominaux chez les Orthopteres**. 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. 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.

Cliquennois, N. 2020. **Chapitre 18 Ordre des Phasmatodea (Phasmes)**. In Aberlenc, Henri-Pierre [Ed.]. *Les Insectes du Monde Biodiversité, classification, clés de détermination des familles*. 1: 403–437.

Conle, O. V. 2005. Studies on neotropical Phasmatodea I: a remarkable new species of *Peruphasma* Conle & Hennemann, 2002 from northern Peru (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Pseudophasmatinae). **Zootaxa**, 1068: 59–68.

Conle, O. V. & Hennemann, F. H. 2012. Studies of Neotropical Phasmatodea XII: *Pseudophasma lakini* sp. n.-a new stick insect from eastern Ecuador (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Pseudophasmatinae). **Polish Journal of Entomology**, 81: 3.

Conle, O. V., Hennemann, F. H., Bellanger, Y., Lelong, P., Jourdan, T. & Valero, P. 2020a. Studies on neotropical Phasmatodea XX: A new genus and 16 new species from French Guiana. **Zootaxa**, 4814: 1–136.

Conle, O. V., Hennemann, F. H. & Fontana, P. 2007. Studies on Neotropical Phasmatodea V: Notes on certain species of *Pseudosermyle* Caudell, 1903, with the descriptions of three new species from Mexico (Phasmatodea: Diapheromeridae: Diapheromerinae: Diapheromerini). **Zootaxa**, 1496: 31–51.

Conle, O. V., Hennemann, F. H., Käch, H. & Kneubühler, B. 2009a. Studies on neotropical Phasmatodea IX: *Oreophoetes topoense* n. sp.—a new colorful walking-stick from central

- Ecuador (Phasmatodea: Diapheromeridae: Diapheromerinae: Oreophoetini). **Journal of Orthoptera Research**, 18: 145–152.
- Conle, O. V., Hennemann, F. H. & Perez-Gelabert, D. E. 2006. Studies on Neotropical Phasmatodea III: A new species of the genus *Anisomorpha* Gray, 1835 (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Pseudophasmatinae) from Hispaniola. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, 108: 885–891.
- 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. & Perez-Gelabert, D. E. 2014. Studies on Neotropical Phasmatodea XV: A remarkable new stick insect from highly montane habitats of Hispaniola (Pseudophasmatidae: Xerosomatinae: Hesperophasmatini). **Novitates Caribaea**, 7: 28–36.
- Conle, O. V., Hennemann, F. H., Ramírez-Moram, M. A. & Quiróz, J. A. 2009b. Studies on neotropical Phasmatodea VIII: Revision of the genus *Decidia* Stål, 1875 with the description of a new species from Colombia (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Pseudophasmatinae: Anisomorphini). **Zootaxa**, 2089: 33–51.
- Conle, O. V., Hennemann, F. H. & Valero, P. 2020b. Studies on neotropical Phasmatodea XXII: Two new species of *Taraxippus* (Phasmatodea: Cladomorphinae: Hesperophasmatini) and the first record of the genus from Central America. **Journal of Orthoptera Research**, 29: 101–114.
- Costa, J., Mallet, J. R. & Takiya, D. M. 2022. *Cladomorphus petropolisensis*, a New Species of Stick Insect from the Atlantic Forest, Rio de Janeiro, Brazil. **Animals**, 12: 2871.
- Cracraft, J. & Prum, R. O. 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. **Evolution**, 42: 603–620.
- Crispino, E. B., Chiquetto-Machado, P. I., Engelking, P. W. & Canello, E. M. 2020. Contributions to the knowledge of *Canuleius* Stål (Phasmatodea: Heteronemiidae): taxonomy, morphology and notes on the biology of two species. **Zootaxa**, 4743: 511–535.

- Crispino, E. B., Ghirotto, V. M. & Engelking, P. W. 2022. Contributions to the knowledge of *Ceroys* (*Miroceroys*) Piza, 1936 (Phasmatodea: Heteronemiidae): two new mossy stick insects from the Atlantic Forest of Brazil. **Zootaxa**, 5134: 34–60.
- Cumming, R. T., Bank, S., Le Tirant, S., & Bradler, S. 2020. Notes on the leaf insects of the genus *Phyllium* of Sumatra and Java, Indonesia, including the description of two new species with purple coxae (Phasmatodea, Phylliidae). **ZooKeys**, 913: 89.
- Dal Vechio, F., Prates, I., Grazziotin, F. G., Zaher, H. & Rodrigues, M. T. 2018. Phylogeography and historical demography of the arboreal pit viper *Bothrops bilineatus* (Serpentes, Crotalinae) reveal multiple connections between Amazonian and Atlantic rain forests. **Journal of Biogeography**, 45: 2415–2426.
- Delfosse, E. 2015. A new stick-insect species from Ecuador in the genus *Decidia* Stål, 1875 (Insecta: Phasmatodea: Pseudophasmatidae). **Revista Iberica de Aracnologia**, 26: 25–34.
- Dominguez, M. C., Blas, G. S., Agrain, F., Roig-Junent, 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.
- Eberhard, W. G. 1985. **Sexual Selection and Animal Genitalia**. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Eberhard, W. G. 2004. Male-female conflict and genitalia: failure to confirm predictions in insects and spiders. **Biological Reviews**, 79: 121–186.
- Forni, G., Plazzi, F., Cussigh, A., Conle, O., Hennemann, F., Luchetti, A. & Mantovani, B. 2021. Phylomitogenomics provides new perspectives on the Euphasmatodea radiation (Insecta: Phasmatodea). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 155, 106983.
- 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.
- Ghirotto, V. M. 2021. Unmasking a master of camouflage: the rich morphology, taxonomy, and biology of the Brazilian stick insect *Canuleius similis* (Phasmatodea: Heteronemiidae), with general considerations on phasmid genitalia. **Zoologischer Anzeiger**, 292: 30–57.
- Ghirotto, V. M., Crispino, E. B., Chiquetto-Machado, P. I., Neves, P. A., Engelking, P. W. & Ribeiro, G. C. 2022a. The oldest Euphasmatodea (Insecta, Phasmatodea): modern

morphology in an Early Cretaceous stick insect fossil from the Crato Formation of Brazil. **Papers in Palaeontology**, 81: e1437.

Ghirotto, V. M., Crispino, E. B. & Engelking, P. W. No prelo. Revision of the Neotropical stick insect genus *Ocnophila* (Phasmatodea: Diapheromeridae) with a new species from Colombia. **Zootaxa**.

Ghirotto, V. M., Crispino, E. B., Engelking, P. W., Neves, P. A. B. A., De Góis, J. & Chiquetto-Machado, P. I. 2022b. *Arumatia*, a new genus of Diapheromerinae stick insects (Insecta, Phasmatodea) from Brazil, with description of five new species and reassessment of species misplaced in Australian genera. **European Journal of Taxonomy**, 827: 1–85.

Ghirotto, V. M., Sarah, B. & Canello, E. M. 2022c. A monotypic genus? Revision of *Exocnophila* stick insects (Phasmatodea) unveils 17 species. **Abstract Book of the 114th Annual Meeting of the German Zoological Society (DZG)**, 194. Bonn.

Ghirotto, V. M., Engelking, P. W. & Crispino, E. B. 2023. Revision of the Neotropical stick insect genus *Ocnophila* (Phasmatodea: Diapheromeridae) with a new species from Colombia. **Zootaxa**, 5296: 179–209.

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.

Gutiérrez, Y. & Bacca, T. 2014. Phasmatodea (Insecta) of the Ñambí Natural River Reservation, Nariño, Colombia. **Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural**, 18: 210–221.

Gutiérrez-Valencia, J., Gutiérrez, Y. & Dias, L. G. 2017. Species delimitation in the cryptic-defended and polymorphic stick insects of the genus *Libethra* (Phasmatodea, Diapheromeridae). **Zoologica Scripta**, 46, 693–705.

Hajibabaei, M., Singer, G. A., Hebert, P. D., & Hickey, D. A. 2007. DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. **Trends in Genetics**, 23: 167–172.

- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L. & deWaard, J. R. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 270: 313–321.
- 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. 170
- 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. 2007a. Studies on Neotropical Phasmatodea IV. *Jeremiodes*, gen. nov., a new genus of the subfamily Cladomorphinae, and the description of two new species (Insecta, Phasmatodea, Cladomorphinae, Cladomorphini). **Spixiana**, 30: 1.
- Hennemann, F. H. & Conle, O. V. 2007b. Studies on Neotropical Phasmatodea VI, The genus *Cranidium* Westwood, 1843 (Phasmatodea, Phasmatidae, Cladomorphinae). **Bulletin de la Société entomologique de France**, 112: 357–368.
- Hennemann, F. H. & Conle, O. V. 2007c. Studies on neotropical Phasmatodea VII. Descriptions of a new genus and four new species of Diapheromerinae from Peru and Bolivia. **Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft**, 97: 89–112.
- Hennemann, F. H. & Conle, O. V. 2010. Studies on Neotropical Phasmatodea X: Redescriptions of *Aplopocranidium* Zompro, 2004 and *Jeremia* Redtenbacher, 1908, with a Survey of the Tribe Cladomorphini Brunner v. Wattenwyl, 1893 and Keys to the Genera

(Insecta: Phasmatodea: “Anareolatae”: Cladomorphinae). **Journal of Orthoptera Research**, 19: 101–113.

Hennemann, F. H. & Conle, O. V. 2012a. Studies on Neotropical Phasmatodea XIII: the genus *Paracalynda* Zompro, 2001 with notes on *Eusermyleformia* Bradler, 2009 (Insecta: Phasmatodea: Diapheromerinae: Diapheromerini). **Journal of Orthoptera Research**, 21: 57–64.

Hennemann, F. H. & Conle, O. V. 2012b. Studies on Neotropical Phasmatodea XIV: revisions of the Central American genera *Hypocyrtus* 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. & Conle, O. V. 2020. Studies on Neotropical Phasmatodea XXIV: *Andeocalynda* n. gen., a new genus of Andean stick insects, with the descriptions of nine new species from Colombia and Ecuador (Phasmatodea: “Anareolatae”: Diapheromeridae: Diapheromerinae). **Zootaxa**, 4896: 301–341.

Hennemann, F. H. & Conle, O. V. 2021. Studies on Neotropical Phasmatodea XIX: The enigmatic genus *Laciphorus* Redtenbacher, 1908 from Coastal Peru (Phasmatodea: Diapheromeridae: Diapheromerinae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 56: 83–92.

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.

Hennemann, F. H., Conle, O. & Delfosse, E. 2007. Studies on Neotropical Phasmatodea VI, The genus *Cranidium* Westwood, 1843 (Phasmatodea, Phasmatidae, Cladomorphinae). **Bulletin de la Société entomologique de France**, 112: 357–368.

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 (Phasmatoidea: “Anareolatae”: Phasmatidae: Cladomorphinae). **Zootaxa**, 4128: 1–211.

Hennemann, F. H., Conle, O. V., Perez-Gelabert, D. E. & Valero, P. 2020. Studies on neotropical Phasmatoidea XXI: *Sigaruphasma*, a new genus of Hesperophasmatini Bradley & Galil, 1977, from Hispaniola with the descriptions of two new species (Phasmatoidea: Cladomorphinae). **Novitates Caribaea**, 16: 58–79.

Hennemann, F. H., Conle, O. V. & Valero, P. 2022a. Studies on Neotropical Phasmatoidea XXIII: *Bostriana* n. gen., a new genus of Diapheromerinae from Bolivia (Phasmatoidea: Occidophasmata: Diapheromeridae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 57: 273–282.

Hennemann, F. H., Conle, O. V., Valero, P. & Nishida, K. 2022b. Studies on Neotropical Phasmatoidea XXV: Revision of *Pterinoxylus* Serville, 1838, with the descriptions of two new species from Costa Rica (Phasmatoidea: Oriophasmata: Cladomorphinae: Pterinoxylini). **Zootaxa**, 5208: 1–72.

Hennig, W. 1966. **Phylogenetic systematics**. University of Illinois Press, Urbana.

Huber, B. A., Sinclair, B. J., & Schmitt, M. 2007. The evolution of asymmetric genitalia in spiders and insects. **Biological Reviews**, 82: 647–698.

Jourdan, T., Bellanger, Y., Lelong, P. & Penet, L. 2021. New taxonomic and ecological data for *Paraprisopus apterus*, the smallest stick insect from French Guiana (Phasmatoidea, Pseudophasmatidae, Paraprisopodini). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, 126: 455–462.

Jourdan, T., Lelong, P. & Bellanger, Y. 2014. Contribution à l’inventaire des Phasmatoidea 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.

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.
- Kirby, W. F. 1904. **A synonymic catalogue of Orthoptera. Vol. I. Orthoptera Euplexoptera, Cursoria, et Gressoria. (Forficulidae, Hemimeridae, Blattidae, Mantidae, Phasmidae)**. London, Taylor & Francis. 501p.
- 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.
- Lelong, P., Bellanger, Y., Jourdan, T., Hennemann, F. & Conle, O. 2022. Supplements to the knowledge of *Phantasca* Redtenbacher, 1906, with the descriptions of four new species from French Guiana (Phasmatodea, Diapheromeridae, Diapheromerinae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, 127: 125–164.
- Lelong, P., Jourdan, T. & Bellanger, Y. 2013. Comparaison de *Caribbiopheromera trinitatis* et *Caribbiopheromera jamaicana* (Phasmatodea, Diapheromeridae, Diapheromerinae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, 118: 539–544.
- 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.
- Lindsey, A. W. 1939. Variations of insect genitalia. **Annals of the Entomological Society of America**, 32: 173–176.
- Liu, H. 2021. Biology and ecology of the Northern walkingstick, *Diapheromera femorata* (Say)(Phasmatodea: Diapheromerinae): A review. **Journal of Applied Entomology**, 145: 635–647.
- López-Mora, U. & Llorente-Bousquets, J. 2018. Checklist and illustrated key of the Phasmatodea (Insecta) genera from Mexico. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, 89(1), 46–78.

- López-Mora, U. & Martínez-Cervantes, A. C. 2021. Egg morphology among the genus *Pseudosermyle* Caudell, 1903 (Phasmatodea). **Metaleptea**, 41: 12–15.
- Lourenço, W. R. 2010. The disrupted pattern of distribution of the genus *Hadrurochactas* Pocock, evidence of past connections between Amazon and the Brazilian Atlantic forest. **Comptes Rendus Biologies**, 333: 41–47.
- de Luna, M. 2022. Checklist of stick insects (Insecta: Phasmatodea) of North America, with three new records for Nuevo León, México. **Phasmid Studies**, 21: 90–105.
- Madeira-Ott, T., Thyssen, P. J. & Costa, J. 2020. Phasmatodea (Arthropoda, Insecta) in Brazil: Status, New Record, and Proposal for Using Molecular Tools to Assist in Species Identification. **Neotropical Entomology**, 49(6), 916–922.
- Marques, M. C. M. & Grelle, C. E. V. 2021. **The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest**. Springer International Publishing, Cham. 517 pp.
- 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.
- Monteiro, E. C., Tamaki, F. K., Terra, W. R. & Ribeiro, A. F. 2014. The digestive system of the “stick bug” *Cladomorphus phyllinus* (Phasmida, Phasmatidae): a morphological, physiological and biochemical analysis. **Arthropod Structure & Development**, 43: 123–134.
- Mora, U. L. & Llorente-Bousquets, J. 2023. *Nooxapty* gen. nov. con dos especies nuevas (Phasmatodea: Diapheromeridae) de Oaxaca, México. **Dugesiana**, 30: 11–33.
- Morley, R. L. 2000. **Origin and evolution of tropical Rainforests**. Wiley, New York. 378 pp.
- Morrone, J. J. 2017. **Neotropical biogeography: regionalization and evolution**. Boca Raton, FL. CRC Press.
- Morrone, J. J. 2023. When phylogenetics met biogeography: Willi Hennig, Lars Brundin and the roots of phylogenetic and cladistic biogeography. **Cladistics**, 39: 58–69.
- Morrone, J. J. & Coscarón, M. del C. 1996. Distributional patterns of the American Peiratinae (Heteroptera: Reduviidae). **Zoologische Medelingen Leiden**, 70: 1–15.

Olson D. M., Dinerstein E., Wikramanayake E. D., Burgess N. D., Powell G. V., Underwood E. C., D'Amico J. A., Itoua I., Strand H. E., Morrison J. C. & Loucks C. J. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth: a new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. **BioScience**, 51: 933–938.

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

Peres, E. A., Benedetti, A. R., Hiruma, S. T., Sobral-Souza, T. & Pinto-da-Rocha, R. (2019). Phylogeography of Sodreaninae harvestmen (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae): insights into the biogeography of the southern Brazilian Atlantic Forest. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 138: 1–16.

Peres, E. A., DaSilva, M. B., Antunes, M. & Pinto-Da-Rocha, R. 2018. A short-range endemic species from south-eastern Atlantic Rain Forest shows deep signature of historical events: phylogeography of harvestmen *Acutisoma longipes* (Arachnida: Opiliones). **Systematics and Biodiversity**, 16: 171–187.

Pôrto, K. C., Cabral, J. J. & Tabarelli, M. 2004. **Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba**. História Natural, Ecologia e Conservação. Brasília, MMA.

Rafael, J. A., Aguiar, A. P. & Amorim, D. D. S. 2009. Knowledge of insect diversity in Brazil: challenges and advances. **Neotropical Entomology**, 38: 565–570.

Ratnasingham, S. & Hebert, P. D. 2007. BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). **Molecular Ecology Notes**, 7: 355–364.

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.

- Rezende, C. L., Scarano, F. R., Assad, E. D., Joly, C. A., Metzger, J. P., Strassburg, B. B. N., Tabarelli, G. A., Fonseca, R. A. & Mittermeier, R. A. 2018. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in ecology and conservation**, 16: 208–214.
- Ribeiro, M. C., Martensen, A. C., Metzger, J. P., Tabarelli, M., Scarano, F. & Fortin, M. J. 2011. **The Brazilian Atlantic Forest: a shrinking biodiversity hotspot**. In Biodiversity hotspots, pp. 405–434. Springer, Berlin, Heidelberg.
- 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.
- Rodrigues, M. T. 2005. The conservation of Brazilian reptiles: challenges for a megadiverse country. **Conservation biology**, 19: 659–664.
- Rougerie, R., Kitching, I. J., Haxaire, J., Miller, S. E., Hausmann, A. & Hebert, P.D.N. 2014. Australian Spingidae – DNA barcodes challenge current species boundaries and distributions. **PLoS ONE**, 9: e101108.
- Shapiro, A. M., & Porter, A. H. 1989. The lock-and-key hypothesis: evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. **Annual Review of Entomology**, 34: 231–245.
- 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.
- Simon, S., Letsch, H., Bank, S., Buckley, T., Donath, A., Liu, S., Machida, R., Meusemann, K., Misof, B., Podsiadlowski, L., Zhou, X., Wipfler, B. & Bradler, S. 2019. Old World and New World Phasmatodea: Phylogenomics Resolve the Evolutionary History of Stick and Leaf Insects. **Frontiers in Ecology and Evolution**, 7: 345.
- Snodgrass, R. E. 1937. The male genitalia of orthopteroid insects. **Smithsonian Miscellaneous Collection**, 96: 1–107.
- Snodgrass, R. E. 1957. A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. **Smithsonian Miscellaneous Collections**, 135: 1–60.
- Sobral-Souza, T., Lima-Ribeiro, M. S. & Solferini, V. N. 2015. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. **Evolutionary Ecology**, 29: 643–655.

- Song, H., & Bucheli, S. R. 2010. Comparison of phylogenetic signal between male genitalia and non-genital characters in insect systematics. **Cladistics**, 26: 23–35.
- Song, N., Li, X. & Na, R. 2020. Mitochondrial genomes of stick insects (Phasmatodea) and phylogenetic considerations. **PLoS One**, 15: e0240186.
- Stål, C. 1875. **Recensio orthopterorum. Revue critique des orthoptères décrits par Linné, De Geer et Thunberg.** Stockholm, P.A. Norstedt & Söner. 105p.
- Stanton, A. O., Dias, D. A. & O’Hanlon, J. C. 2015. Egg Dispersal in the Phasmatodea: Convergence in Chemical Signaling Strategies Between Plants and Animals? **Journal of Chemical Ecology** 41: 689–695.
- Tihelka, E., Engel, M. S., Lozano-Fernandez, J., Giacomelli, M., Yin, Z., Rota-Stabelli, O., Huang, D., Pisani, D., Donoghue, P. C. & Cai, C. 2021. Compositional phylogenomic modelling resolves the ‘Zoraptera problem’: Zoraptera are sister to all other polyneopteran insects. **bioRxiv**
- 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. 177
- 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. 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 gen. *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. & Komoto N. 2011. The mitochondrial genome of a stick insect *Extatosoma tiaratum* (Phasmatodea) and the phylogeny of polyneopteran insects. **Journal of Insect Biotechnology and Sericology**, 80: 79–88.
- Vallotto, D., Bresseel, J., Constant, J. & Gottardo, M. 2016. Morphology of the terminalia of the stick insect *Dajaca napolovi* from Vietnam (Insecta: Phasmatodea). **Entomological Science**, 19: 376–382.
- 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.
- Vasconcelos, T. S., Prado, V. H., da Silva, F. R. & Haddad, C. F. 2014. Biogeographic distribution patterns and their correlates in the diverse frog fauna of the Atlantic Forest hotspot. **PLOS One**, 9: e104130.
- 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.
- 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.
- Whiting, M. F., Bradler, S. & Maxwell, T. 2003. Loss and recovery of wings in stick insects. **Nature**, 421: 264–267.
- WWF, Fundación Vida Silvestre Argentina. 2017. **State of the Atlantic Forest: Three countries, 148 million people, one of the richest forests on Earth**. Puerto Iguazú, Argentina.

Zompro, O. 2001a. 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. 2001b. Redescription and new synonymies of *Heteronemia* Gray, 1835 (Insecta: Phasmatodea) transferred to the suborder Areolatae. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 36: 221-225.

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 *Echetlus* Stål. **Revista de Agricultura, Piracicaba**, 76: 291–297. 180.

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.