Pedro Guilherme Barrios de Souza Dias

**Análise cladística e morfologia do complexo fálico de Phalangopsidae,
com ênfase em Luzarinae (Orthoptera, Ensifera, Grylloidea)**

*Cladistic analysis and morphology of phallic complex of Phalangopsidae,
with emphasis in Luzarinae (Orthoptera, Ensifera, Grylloidea)*

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de
São Paulo, para a obtenção do
título de Doutor em Ciências
Biológicas, na área de Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Silvio
Shiguelo Nihei

São Paulo

2015

Ficha Catalográfica

Souza-Dias, Pedro Guilherme Barrios de

Sistemática das espécies brasileiras de
Phalangopsidae, com ênfase em Luzarinae
(Orthoptera, Ensifera, Grylloidea)

X + 170p.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo. Departamento de
Zoologia.

1. Orthoptera . 2. Grylloidea. 3. Grilo. 4.
Taxonomia. 5. Complexo fálico

I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Silvio Shigueo Nihei
Orientador

Às minhas mulheres,

Mãe, avó e irmã

*Mama told me when I was young
Come sit beside me, my only son
And listen closely to what I say.
And if you do this
It will help you some sunny day.
Take your time... Don't live too fast,
Troubles will come and they will pass.
Go find a woman and you'll find love,
And don't forget son,
There is someone up above.*

***And be a simple kind of man.
Be something you love and understand.***

*Forget your lust for the rich man's gold
All that you need is in your soul,
And you can do this if you try.
All that I want for you my son,
Is to be satisfied.*

*Boy, don't you worry... you'll find yourself.
Follow you heart and nothing else.
And you can do this if you try.
All that I want for you my son,
Is to be satisfied.*

Lynyrd Skynyrd

Agradecimentos

Ao Dr. Silvio Shigueo Nihei, sou muito grato por confiar em meu trabalho e me aceitar como aluno de seu laboratório, mesmo estudando um grupo distinto. Obrigado pela confiança, pelos conselhos, pelo auxílio em campo, pela compreensão e pela amizade, pois o considero, além de orientador, um amigo. Este trabalho não seria possível sem todo o seu apoio material e pessoal. Muito obrigado!

Ao Dr. Andrej Gorochoy, pela recepção em São Petersburgo e toda a atenção para que o aluno brasileiro não passasse frio, pelas ótimas conversas regadas a café, pela paciência nas explicações e pelos grilos e livros cedidos;

À Dra. Laure Desutter-Grandcolas, por ter me recebido tão bem em Paris (como na China), por estar sempre aberta a discussões, ouvindo e respeitando minhas opiniões, e por ter aberto as portas de seu laboratório e da coleção de grilos do MNHN;

Ao Dr. Francisco de Assis Ganezo de Mello (Chico), por ter me ensinado taxonomia, pelas discussões, pelo empréstimo de material e por deixar sempre as portas de seu laboratório abertas;

Ao Dr. Edison Zefa, pelas ótimas conversas e conselhos, por ter me apresentado os grilos há 12 anos e pelo empréstimo de material;

À Profa. Dra. Eliana Marques Cancellato, pelo empréstimo dos tipos do MZSP;

Ao Dr. Márcio Bolfarini, querido amigo sempre presente, pela amizade, pelos casos, e todas as nossas discussões e conversas nestes últimos anos, além da parceria inestimável;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida, além da bolsa PDSE para a realização de meus estudos em São Petersburgo;

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, em especial ao prof. Dr. Marcelo Rodrigues de Carvalho, por todo o apoio financeiro durante meu doutoramento, financiando expedições de coleta e participação em congressos;

À Pro-Reitoria de Pós-Graduação da Universidade de São Paulo pelo auxílio concedido para participar do congresso de orthopterologia na China;

À Secretaria de Pós-Graduação, especialmente a Lilian Parpinelli por toda a ajuda durante o doutoramento, principalmente nos últimos meses;

Ao Dr. Marcelo Ribeiro Pereira, pelo empréstimo de material de Viçosa;

Aos pesquisadores do projeto “Biota de Orthoptera do Brasil” MCT/CNPq/MMA/MEC/CAPES/FNDCT—Ação Transversal/FAPs No. 47/2010—, em especial ao Dr. Carlos Frankl Sperber, por ter me inserido no projeto e pela disponibilização de material;

Aos amigos do laboratório, em especial o “Anderson” Tama, “Rodrigo” Primo, “Mayra” Bala, “Lucas” Tropeço, “Filipe” Mutreta e Daniel Máximo;

Aos amigos do Departamento de Zoologia, em especial a Julia Benetti, Renato Nagata, Orlemir Carrerete, Thiago Loboda, João Paulo “Mamilo”, Jorge Audino, Karla e Alípio pela convivência e amizade nos últimos anos;

À Mariane Targino, pela paciência, companhia, revisão crítica dos textos e imprescindível ajuda. Seu apoio foi fundamental para a conclusão deste estudo. Muito obrigado!

Ao querido amigo Domingos Garrone Neto (Netão), pelo suporte e, principalmente, pela grande amizade;

Ao meu grande amigo Ícaro Nunes, há 15 anos sempre presente;

À minha família de São Paulo: Douglas Rodrigues, mais que um amigo, um irmão, e ao Carlos Roberto Guinossi, um grande primo-irmão. O apoio destes dois figuras foi fundamental para o término deste estudo;

Por fim, mas não menos importante, à minha família: à minha mãe, avó e irmã, por me transformarem no que eu sou hoje. Sou ainda eternamente grato às minhas tias, especialmente as tias Bela, Gringa, Enir e Inês pelo suporte nesses tempos de turbulência.

Sumário

Resumo	vi
<i>Abstract</i>	vii
Introdução Geral	1
Referências Bibliográficas	4
Objetivos	6
Capítulo 1 – Terminologia genital e propostas de homologias para o complexo fálico de Phalangopsidae	
1. Introdução	8
1.1 A primeira terminologia de Chopard	8
1.2 A terminologia de Walker	9
1.3 A terminologia de Snodgrass	10
1.4 A segunda terminologia de Chopard	12
1.5 A terminologia de Randell	14
1.6 A terminologia de Alexander & Otte	14
1.7 A terminologia de Ander	15
1.8 A terminologia de Alejo Mesa	16
1.9 A terminologia de Andrej Gorochov	20
1.9.1 Evolução do complexo fálico	21
1.9.2. Estruturas genitais presentes em Grylloidea	24
1.10 A terminologia de Laure Desutter-Grandcolas	27
1.10.1 Evolução do complexo fálico em Ensifera	28
1.10.2 Evolução do complexo fálico em Grylloidea	29
2. Material e Métodos.	37
2.1 Material examinado	37
2.2 Armazenamento, dissecação e exame do material	38
3. Resultados e Discussão	40
3.1 Evolução do pseudoepífalo em Phalangopsidae	43
3.1.1 <i>Lophi</i> medianos	44
3.1.2 <i>Lophi</i> laterais e baços pseudoepifálicos	46
3.1.3 Apódemas pseudoepifálicos e rami	53

3.1.4 Parâmeros pseudoepifálicos	53
3.1 Evolução da invaginação ectofálica em Phalangopsidae	56
3.1.1 Apódemas ectofálicos ventrais	56
3.1.2 Arco ectofálico	57
3.1.3 Projeções ectofálicas dorsais	57
3.2.4 Projeções ectofálicas ventrais	57
3.2.5 Dobra ectofálica	58
3.3 Evolução do endofalo em Phalangopsidae	61
Conclusão	65
Referências Bibliográficas	67

Capítulo 2 – Análise cladística de Phalangopsidae, com ênfase em Luzarinae

1. Introdução	73
1.1 Histórico taxonômico de Grylloidea	73
1.2 A família Phalangopsidae Blanchard, 1845	77
1.3 Histórico taxonômico de Phalangopsidae	78
1.4 A subfamília Luzarinae Hebard, 1928	81
2. Material e Métodos	83
2.1 Material analisado	83
2.2 Terminologia adotada	83
2.3 Seleção do grupo interno	84
2.4 Seleção dos táxons do grupo externo e enraizamento	84
2.5 Levantamento dos caracteres e construção da matriz de dados	85
2.6 Análises filogenéticas	86
3. Resultados e Discussão	88
3.1 Matrix de táxons e caracteres	88
3.2 Cladogramas obtidos	129
3.3 A família Phalangopsidae	139
3.4 Considerações sobre a análise cladística de Phalangopsinae	140
3.5 A subfamília Luzarinae e seus clados principais	142
3.6 Filogenia de Luzarinae baseada em caracteres do complexo fálico	145
3.7 Propostas taxonômicas	147
Conclusões	155
Referências Bibliográficas	156

Resumo

A família Phalangopsidae, de distribuição tropical, constitui um dos maiores grupos de grilos, sendo a maior linhagem na região Neotropical. Nesta região, a subfamília Luzarinae apresenta a maior diversidade em número de espécies e adaptações ecológicas. Suas relações evolutivas, entretanto, em virtude da falta de hipóteses filogenéticas propostas para o grupo, são desconhecidas. Além disso, a terminologia empregada para a caracterização do complexo fálico é amplamente debatida. Baseando-se nesses problemas, o presente estudo teve como objetivo realizar a primeira análise cladística de Phalangopsidae utilizando caracteres morfológicos e genitais, com o objetivo de propor uma classificação supragenérica para este grupo. Uma vez que a terminologia para o complexo fálico dos grilos é debatida, foi necessário um estudo morfológico do complexo fálico com o objetivo de adequar a terminologia e propor algumas correções. Este estudo analisou o complexo fálico de grilos falangopsídeos e propôs as seguintes adequações para a terminologia genital: a presença de projeções ectofálicas ventrais em alguns táxons de Luzarinae, além da presença de uma projeção adicional em alguns grupos, como em *Lerneca* e gêneros próximos; a divisão da invaginação ectofálica em cinco partes: apódemas ectofálicos ventrais, arco ectofálico, projeções ectofálicas dorsais, projeções ectofálicas ventrais e dobra ectofálica; a descrição do esclerito endofálico deve considerar as projeções endofálicas medial e laterais. O estudo do complexo fálico permitiu levantar 83 caracteres genitais, os quais somados aos 59 caracteres de morfologia totalizaram 142 caracteres. A análise foi realizada com 60 espécies, sendo 5 no grupo externo e foram conduzidas buscas com pesagem igual e pesagem implicada, dos caracteres morfológicos e genitais e apenas dos caracteres genitais. As análises revelaram que Phalangopsidae e Luzarinae são monofiléticas. Além disso, baseado nos resultados de uma das análises conduzidas neste estudo, as seguintes alterações taxonômicas foram propostas para Luzarinae: o gênero *Endophallusia* de Mello, 1990 é considerado sinônimo júnior de *Eidmanacris* Chopard, 1956; a espécie *Strinatia teresopolis* não foi agrupada junto às demais espécies de *Strinatia* e recomenda-se sua transferência para um novo gênero, a ser descrito; o gênero *Endecous* passa a agrupar apenas dois gêneros, *Endecous* e *Notendecous*; propõe-se a criação de uma nova tribo, Aracambini **trib. nov.**; propõe-se a elevação do status de subtribo Lernecina para tribo Lernecini **status nov.**; e propõe-se o resgate da tribo Luzarini **status nov.**

Abstract

The Family Phalangopsidae occurs in tropical areas of the world and stands as one of the major lineages of crickets. It is considered the largest taxon of crickets in the Neotropical Region. In the Neotropics, Luzarinae comprises the most diverse taxon in number of species and ecological adaptations. However, the evolutionary relationships between its clades, due to the lack of phylogenetic hypothesis proposed, are unknown. Furthermore, the terminology employed for characterization of male phallic complex is still debated and a revision of its terms is needed. Based in these issues, this study aims to perform the first cladistic analysis of Phalangopsidae using morphological and genital characters, in order to propose a suprageneric classification for this group. Since the terminology for phallic complex is still debated, it was necessary a morphological study of the male phallic complex, improving the terminology and proposing some corrections. Thus, the following corrections are proposed: the presence of ventral pseudepiphallic projections in some Luzarinae taxa, and the presence of an additional projection in some genera, as *Lerneca* and its related genera; the description of the ectophallic invagination must consider its five parts: ventral ectophallic apodemes, ectophallic arc, dorsal ectophallic projections, ventral ectophallic projections and the ectophallic fold; the description of the endophallic sclerite must consider its median and lateral projections. The study of the male phallic complex allowed the proposition of 83 genital characters. The cladistic analysis was performed using 142 characters (83 genital + 59 morphology) and 60 species, five species were used as outgroups. The analysis were performed using both equal weights and implied weights for the morphological + genital characters and only genital characters. The following taxonomic alterations were made based in one of the analysis: the genus *Endophallusia* de Mello, 1990 is considered a junior synonym of *Eidmanacris* Chopard, 1956; the species *Strinatia teresopolis* Mesa, 1999 was not grouped with the other species of *Strinatia* and it is transferred to a new genus, to be defined; the genus *Endecous* now comprises two subgenera, *Endecous* and *Notendecous*; a new tribe Aracambini **trib. nov.** is proposed; the elevation of status of subtribe Lernecina to tribe Lernecini **status nov.** is proposed; and is proposed the tribe Luzarini **status nov.**

Introdução Geral

Orthoptera, com pouco mais de 26.000 espécies descritas representa a maior ordem de Polyneoptera. Filogenias recentes posicionam-na como grupo-irmão de Phasmatodea e suas duas tradicionais subordens Caelifera (gafanhotos, pouco mais de 11.000 espécies) e Ensifera (grilos e esperanças, mais de 14.000 espécies) são reconhecidas como táxos monofiléticos (Flook *et al.*, 1999; Wheeler *et al.*, 2001; Jost & Shaw, 2006; Eades *et al.*, 2015) (Figura 1).

Figura 1. Filogenia de Orthoptera, mostrando a monofilia de Caelifera e Ensifera, e o posicionamento de suas linhagens principais. Esta é a representação mais tradicional da ordem; o relacionamento entre os grupos apontados como superfamílias ainda é bastante debatido. Retirado de Flook *et al.*, 1999

Ensifera, a maior linhagem de Orthoptera, inclui desde insetos pouco comuns como *wetas* e seus semelhantes, tradicionalmente agrupados nas superfamílias Rhaphidophoroidea, Hagloidea, Schizodactyloidea e Stenopelmatoidea, a insetos conspícuos e familiares como esperanças (Tettigonioidea) e grilos (Grylloidea) (Eades *et al.*, 2014).

Ensíferos também são conhecidos pela sua ampla diversidade morfológica, ecológica e comportamental. Sua característica mais notável talvez seja a capacidade de emitir sinais acústicos através de estridulação, ou seja, atritando partes específicas do corpo, e de receber estes sinais através de órgãos timpânicos situados nas tíbias

anteriores; embora a sinalização acústica ocorra em alguns Caelifera, sua origem é independente (Alexander, 1960; Otte, 1992; Gwynne, 1995). Ensíferos também são considerados importantes modelos em estudo de biologia evolutiva (Alexander & Otte, 1967; Gwynne & Morris, 1983; Huber *et al.*, 1989; Legendre *et al.*, 2010).

As filogenias recentes propostas para Ensifera agrupam Grylloidea em um clado monofilético estável, composto por Gryllidae (grilos) e Gryllotalpidae (paquinhas) (Gwynne, 1995; Desutter-Grandcolas, 2003; Jost & Shaw, 2006). Esta é a classificação adotada pelo catálogo Orthoptera Species File (Eades *et al.*, 2014); a classificação proposta por Desutter-Grandcolas (2003) considera Gryllidea subdividido em Grylloidea e Gryllotalpoidea. Independente de seu nível taxonômico, o clado Grylloidea + Gryllotalpoidea (*sensu* Desutter-Grandcolas, 2003) ou Grylloidea (Gryllidae + Gryllotalpidae) (*sensu* OSF) mostrou-se um grupo natural em todas as análises, compartilhando caracteres relacionados à venação alar, abdominais, espinhos tibiais e anatomia sexual.

As atuais 6.045 espécies nominais de Grylloidea e 339 subespécies distribuídas em 914 gêneros compõem o segundo maior táxon de Ensifera (Tettigonioidea, por enquanto é o maior, com 8.154 espécies) (Eades *et al.*, 2014).

Os grilos verdadeiros (*true crickets*), como são referidos os insetos pertencentes à família Gryllidae (*sensu* OSF – Orthoptera Species File), possuem como características principais o corpo achatado dorsoventralmente, tarsos tri-segmentados, tímpano auditivo localizado na tíbia anterior, ovipositor em forma de lança e as asas anteriores dos machos, quando presentes, podendo ser modificadas para a produção e propagação de sinais acústicos (Rentz, 1996; Grimaldi & Engel, 2005). As sinapomorfias que definiram este clado, nas filogenias de Gwynne (1995) e Desutter-Grandcolas (2003) são o desenvolvimento de um *median fan* na asa anterior, *fan* entre a veia MP e a CuA, a fusão do gânglio abdominal 8, 9 e 10 com o 7 e a posição, em descanso, da asa direita sobre a asa esquerda.

O número de famílias e/ou subfamílias incluídas em Grylloidea é amplamente debatido. Historicamente, diversas escolas taxonômicas estudaram o grupo adotando classificações taxonômicas distintas e interpretações morfológicas incongruentes, sobretudo a respeito de caracteres de genitália masculina, os quais são bastante informativos para a construção de hipóteses de homologia e análises filogenéticas (Song & Bucheli, 2010).

Essa instabilidade é refletida na ausência de análises filogenéticas propostas para grandes grupos de grilos e no grande debate sobre a morfologia do complexo fálico, tornando a taxonomia de Grylloidea bastante confusa.. Isso se torna evidente ao observar trabalhos taxonômicos recentes, que utilizam classificações taxonômicas e terminologias distintas para as estruturas genitais (Zefa *et al.*, 2010; Desutter-Grandcolas, 2013; Gorochoy, 2014; Souza-Dias *et al.*, 2014.).

Considerando que o estudo do complexo fálico é fundamental para estudos filogenéticos baseados em dados morfológicos, uma vez que constitui a principal fonte de informação para o levantamento de caracteres, desenvolveu-se o presente estudo com Phalangopsidae com ênfase em Luzarinae, sua principal linhagem na região Neotropical. Esta família carece de um estudo sistemático, baseado na metodologia cladística, sendo necessário também uma revisão e adequação da terminologia utilizada para as estruturas genitais, permitindo a formulação de hipóteses de homologia para estes caracteres.

Desta forma, o presente estudo foi dividido em duas partes. No capítulo 1 é apresentada uma ampla revisão das terminologias propostas para o complexo fálico dos grilos, com uma adequação de termos, visando uma padronização conceitual e melhor fundamentação das homologias do complexo fálico. No capítulo 2, foi realizado um estudo cladístico de Phalangopsidae, com ênfase na subfamília Luzarinae, baseada em caracteres morfológicos externos e genitais. Nesta análise, foi empregada a terminologia do complexo fálico discutida e proposta no capítulo 1.

Referências Bibliográficas

- Desutter-Grandcolas, L. 2003. Phylogeny and evolution of acoustic communication in extant Ensifera (Insecta, Orthoptera). *Zoologica Scripta*, 32: 525-561.
- Desutter-Grandcolas, L. 2013. *Stalacris* Desutter-Grandcolas n. gen., an amazing cricket from South Africa (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae). *Zootaxa*, 3613 (2): 195-200.
- Eades, D. C.; Otte, D.; Cigliano, M. M. & Braun, H. 2014. *Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0*. Disponível em <http://orthoptera.speciesfile.org>. Acessado em 27 de agosto de 2014.
- Flook, P. K.; Klee, S. & Rowell, C. H. F. 1999. Combined molecular phylogenetic analysis of the Orthoptera (Arthropoda, Insecta) and implications for their higher systematics. *Systematic Biology* 48(2):233-253.
- Gorochoy, A. V. 2014. Classification of the Phalangopsinae subfamily group, and new taxa from the subfamilies Phalangopsinae and Phaloriinae. *Zoosystematica Rossica*, 23 (1): 7-88.
- Grimaldi, D. & Engel, M. S. 2005. *Evolution of the Insects*. New York: Cambridge University Press, 755 pp.
- Gwynne, D. T. & Morris, G. K. 1983. *Orthopteran Mating Systems*. Boulder, Colorado: Westview Press, 375 pp.
- Gwynne, D. T. 1995. Phylogeny of the Ensifera (Orthoptera): a hypothesis supporting multiple origins of acoustical signaling, complex spermatophores and maternal care in crickets, katydids and weta. *Journal of Orthoptera Research*, 4: 203-218.
- Huber, F.; Moore, T. E. & Loher, W. (Eds.). 1989. *Cricket Behavior and Neurobiology*. Ithaca, NY: Cornell University Press, 536 pp.
- Jost, M. C. & Shaw, K. L. 2006. Phylogeny of Ensifera (Hexapoda: Orthoptera) using three ribosomal loci, with implications for the evolution of acoustic communication. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 510-530.

- Judd, W. W. 1948. A comparative study of the proventriculus of orthopteroid insects with reference to its use in taxonomy. *Canadian Journal of Research*, 26: 93-161.
- Legendre, F.; Robillard, T.; Song, H.; Whiting, M. F. & Desutter-Grandcolas, L. 2010. One hundred years of instability in ensiferan relationships. *Systematic Entomology*, 35: 475-488.
- Otte, D. 1992. Evolution of cricket songs. *Journal of Orthoptera Research*, 1: 25-49.
- Rentz, D. C. F. 1996. *Grasshopper Country – The Abundant Orthopteroid Insects of Australia*. Sydney: University of New South Wales Press, 284 pp.
- Song, H. & Bucheli, S. R. 2010. Comparison of phylogenetic signal between male genitalia and non-genital characters in insect systematics. *Cladistics* 26: 23-35.
- Souza-Dias, P. G. B.; Bolfarini, M. P.; Nihei, S. S. & de Mello; F. A. G. 2014. *Endecous apterus*: a new species of cave cricket from northeast Brazil, with comments on the use of subterranean habitats by Luzarinae crickets (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae: Luzarinae). *Zootaxa*, 3784 (2): 120-130.
- Wheeler, W. C., Whiting, M., Wheeler, Q. D. & Carpenter, J. M. 2001. The Phylogeny of the Extant Hexapod Orders. *Cladistics* 17(2):113-169.
- Zefa, E.; Mesa, A. & Martins, L. P. 2010. New Brazilian species of *Endecous* Saussure, 1878: phallic sclerites, calling song and tegmen morphometry (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsinae). *Entomological Science*, 13: 150-155.

Objetivos

Os objetivos desta tese são:

- Realizar um estudo morfológico do complexo fálico de Phalangopsidae, com ênfase em Luzarinae;
- Propor hipóteses de homologia para a estrutura do complexo fálico de Phalangopsidae;
- Propor hipóteses de relacionamento filogenético entre as espécies neotropicais de Phalangopsidae, com ênfase em Luzarinae, baseadas em caracteres morfológicos externos e genitais utilizando a metodologia cladística;
- Testar a monofilia de Luzarinae e suas subdivisões;
- Apresentar uma classificação taxonômica supraespecífica para Luzarinae, baseada nos resultados das análises filogenéticas.

Capítulo 1

Terminologia genital e propostas de homologia para o complexo fálico de Phalangopsidae

*A ciência pode classificar e nomear os órgãos de um sabiá
Mas não pode medir seus encantos.
A ciência não pode calcular quantos cavalos de força existem
Nos encantos de um sabiá.*

*Quem acumula muita informação perde o condão de adivinhar:
Divinare*

Os sabiás divinam.

Manoel de Barros (1916 – 2014)

1. Introdução

Grilo faz a noite menor pra ele caber.

Manoel de Barros

As estruturas que compõem os segmentos abdominais terminais (terminália) e o complexo fállico de Ensifera são altamente variáveis, apresentando diferentes graus de complexidade entre suas principais linhagens, e são estudadas por diversos especialistas na tentativa de compreender a morfologia básica e estabelecer homologias. Entretanto, a terminologia de estruturas fállicas para os táxons superiores de Ensifera, sobretudo Grylloidea, é amplamente debatida.

Embora algumas estruturas da genitália de grilos tenham sido apontadas em trabalhos taxonômicos desde a segunda metade do século XIX, foi com os trabalhos de Chopard (1917, 1918, 1920) e Walker (1922) que um estudo morfológico mais detalhado a respeito da terminália e da genitália de insetos ortopteróides foi apresentado. Trabalhos subsequentes, como os de Snodgrass (1937), Chopard (1949, 1961), Randell (1964), Alexander & Otte (1967) e Ander (1970) formaram o arcabouço teórico para a formulação das duas terminologias atuais propostas para a genitália masculina de Grylloidea: a terminologia de Andrej Gorochoy (1984, 1986a, b, 1995a, b, 2002, 2013) e a terminologia de Laure Desutter-Grandcolas (1987, 1988, 1990, 2003).

Tendo em vista o grande debate atual acerca da terminologia das estruturas do complexo fállico dos grilos, é necessária uma revisão conceitual das ideias dos autores supracitados e uma análise das propostas terminológicas mais utilizadas atualmente. Neste tópico, pretende-se apresentar o histórico da construção destas terminologias, com o objetivo de se resgatar as informações propostas pelos primeiros estudiosos de morfologia genital de Grylloidea.

1.1 A primeira terminologia de Chopard

O entomólogo francês Lucien Chopard publicou três importantes trabalhos sobre a morfologia da terminália e genitália de insetos ortopteróides: *Notes préliminaires sur la conformation de l'extrémité abdominale des Orthoptères* (1917), *Note préliminaire sur la conformation de l'organe copulateur des Orthoptères* (1918) e *Recherches sur la conformation et le développement des derniers segments abdominaux chez les Orthoptères* (1920). Este último foi pioneiro ao desenvolver um estudo comparativo

aprofundado da morfologia da terminália e genitálias masculina e feminina de insetos ortopteróides, definir as homologias entre os escleritos fálcos e propor termos para estruturas genitais de Ensifera utilizados até hoje.

No que concerne os Ensifera, Chopard (1978, 1918, 1920) comparou a estrutura genital masculina e feminina de Phasgonuridae (Tettigoniidae) e Gryllidae, descrevendo a região perianal e a genital. De acordo com o autor, o plano básico da estrutura genital dos ensíferos compreende quatro valvas genitais (duas dorsais e duas ventrais), as quais podem ser inteiramente membranosas ou parcialmente esclerotizadas. No primeiro caso, além das valvas membranosas, destaca-se uma peça esclerotizada de forma bastante variável, o epífalo, localizado entre as valvas superiores e as valvas genitais inferiores, podendo ser único ou pareado, neste caso formando o *titilator* dos tetigoniídeos.

O plano básico da genitália de Grylloidea foi descrito pelo autor baseando-se na espécie *Gryllomorpha dalmatina* (Ocskay) (Gryllidae) e compreende a placa subgenital, formada pelo nono esternito; as valvas genitais e o pseudoepífalo. De acordo com Chopard (*op. cit.*), em grilos são encontradas apenas as valvas genitais ventrais, membranosas, que se moldam sobre o espermatóforo, possibilitando sua projeção, e complementadas pela membrana interna da placa subgenital, formando um vestíbulo genital. O pseudoepífalo corresponde às valvas genitais dorsais parcialmente esclerotizadas e fundidas. Segundo o autor, o pseudoepífalo dos grilos é homólogo ao epífalo/*titilators* dos Phasgonuridae (Tettigoniidae). Na parte ventral do pseudoepífalo, originam-se os parâmeros, os quais, não são homólogos aos parâmeros dos tetigoniídeos.

1.2 A terminologia de Walker

Em 1922, Walker publicou seu importante estudo “*The terminal structures of orthopteroid insects: a phylogenetic study*”. Seu trabalho, publicado quase concomitante aos trabalhos de Chopard, destaca-se por, além de elaborar um detalhado estudo morfológico comparativo e definir homologias para as partes da genitália, também propõe uma filogenia para as ordens ortopteróides (Fig. 2).

Figura 2. Filogenia dos ortopteróides, retirado de Walker (1922).

Para Walker, o plano básico da genitália de Ensifera compreende um saco do espermatóforo, onde se abre o canal ejaculatório e os parâmeros formados na membrana do saco. Este conjunto é coberto por um pseudoesternito, o qual pode ser esclerotizado ou membranoso, prolongado lateralmente por escleritos alongados, o *rami*; e ventralmente existe um par de valvas membranosas (lobos ventrais), eventualmente fundidas.

Walker discordou de Chopard ao identificar as homologias entre as peças: Chopard considerou o pseudoepífalo homólogo aos *titilators* (epífalo) dos Tettigoniidae, enquanto que para Walker os *titilators* de Tettigoniidae e Rhaphidophoridae são homólogos aos parâmeros (parâmeros pseudoepifálicos na terminologia atual).

1.3 A terminologia de Snodgrass

Em 1937, Snodgrass publicou um extenso estudo morfológico, “*The male genitalia of orthopteroid insects*”. Nesta publicação, o autor subdividiu a ordem Orthoptera em Mantoidea, Blattoidea, Tettigonoidea (onde ele incluiu os grilos) e Acridoidea e apresentou um estudo comparativo da terminália e genitália masculina dos grupos de Orthoptera e ordens relacionadas. O autor descreveu genitálias de *Gryllus assimilis* Fabr., *Gryllodes sigillatus* (Walker,) e *Nemobius fasciatus* (De Geer,) e incluiu além da descrição do complexo fálico, descrição dos espermatóforos (Fig. 3, 4 e 5).

De acordo com Snodgrass, a estrutura básica da genitália masculina compreende vários lobos membranosos ao redor do gonóporo: um lobo ventral geralmente subdividido em vários lobos menores, um lobo lateral em cada lado do gonóporo e um lobo dorsal. O lobo dorsal é caracterizado por apresentar margens diferenciadas, sobretudo a superior, onde ocorre uma peça esclerotizada, a qual ele denominou epífalo.

O lobo dorsal também é modificado pela presença de uma depressão em sua superfície dorsal, abaixo do epífalo, a cavidade dorsal. Em grilos, a cavidade dorsal tem a forma de uma bolsa interna, onde se localizam estruturas que formam e seguram o espermatóforo e auxiliam na inserção do ducto do espermatóforo, como a placa de anexação. Estes lobos delimitam uma cavidade, próxima ao lobo ventral, chamada cavidade endofálica, onde abre-se o ducto ejaculatório.

Para Snodgrass a genitália de Gryllidae é derivada da genitália de Tettigoniidae, diferindo no desenvolvimento do epífalo e na formação de uma cavidade dorsal, em

forma de bolsa, que abriga o saco do espermatóforo; esta estrutura foi chamada apenas de saco do espermatóforo por Walker (1922). Usando esse esquema estrutural, Snodgrass propôs homologias para os vários escleritos genitais, em todos os Ensífera.

Figura 3. Complexo fálico de *Gryllus assimilis*. em vista lateral, segundo Snodgrass (1937). A figura e suas legendas foram mantidas como no original. 1,2, músculos associados à bolsa dorsal (k); dc, cavidade dorsal; dej, ducto ejaculatório; dl, lobo dorsal; e, epífalo; k, bolsa dorsal; p, braço lateral do epífalo; q, processo mediano do epífalo; t, esclerito na parede dorsal da bolsa dorsal; vl, lobo ventral; x, limite da parede anterior da câmara genital (o autor considera a estrutura a direita do limite x-x como sendo o ectofalo (*ectophallus*); IXS, nono esternito (placa subgenital).

Figura 4. Espermatóforo de *Gryllus assimilis*. A figura e suas legendas foram mantidas como no original. a, cápsula de esperma do espermatóforo; d, câmara de esperma; dct, ducto do espermatóforo; y, placa de anexação do espermatóforo.

Figura 5. Esquema do complexo fálico de *Gryllus assimilis*. em vista lateral, com espermatóforo, segundo Snodgrass (1937). A figura e suas legendas foram mantidas como no original. a, cápsula de esperma do espermatóforo; dct, ducto do espermatóforo; dej, ducto ejaculatório; g, margem posterior do piso da cavidade dorsal; k, bolsa dorsal; q, processo mediano do epífalo; sphr, espermatóforo; t, esclerito na parede dorsal da bolsa dorsal; v, haste sulcada ou lobo que serve para guiar o ducto do espermatóforo; y, placa de anexação do espermatóforo; z, bolsa da parede ventral da câmara genital; IXS, nono esternito (placa subgenital).

1.4 A segunda terminologia de Chopard

Segundo Chopard (1949), o complexo fálico de Grylloidea é mais evoluído e complexo que de Tettigoniidae, com o desenvolvimento de uma bolsa destinada a conter o espermatóforo, formado antes da cópula. O autor destacou a presença de uma grande peça esclerotizada, lembrando o epífalo dos tetigonídeos, mas formada pelas valvas superiores esclerotizadas, o pseudoepífalo (proposto pelo autor em 1920). Atrás desta peça encontra-se uma grande bolsa arredondada, o saco do espermatóforo, suportado por um longo estilete mediano (Fig. 6).

Figura 6. Esquema do complexo fálico de *Gryllulus leucostumus* Serv., adaptado de Chopard (1949). a post, arco posterior; bl, hastes laterais; cej, canal ejacutório; ps, pseudoepífalo; p sg, placa subgenital; ssp, saco do espermatóforo; st, estilete; v inf, valvas genitais inferiores.

Chopard, ao falar do pseudoepífalo, destaca sua grande variação, proporcionando bons caracteres específicos, bem como sua eventual divisão em duas peças sobrepostas, uma ventral e outra dorsal.

Em 1961, Chopard publicou “*Les divisions du genre Gryllus basées sur l'étude de l'appareil copulateur*”, considerado o primeiro trabalho sobre a morfologia do complexo fálico dos Grylloidea a apresentar uma abordagem comparada, destacando sua complexidade, as variações morfológicas do pseudoepífalo e sua importância na taxonomia. Segundo o autor, o complexo fálico é formado por três partes, a primeira composta por uma parte membranosa inferior, constituída por duas valvas que se moldam sobre o espermatóforo após sua formação. A segunda, uma bolsa membranosa em forma de saco (saco do espermatóforo) que forma o espermatóforo e é sustentada por um estilete membranoso, e a terceira, fortemente esclerotizada, é ressaltada por apresentar caracteres relevantes e facilmente observáveis. Ela é formada por uma grande peça dorsal, o pseudoepífalo. Logo abaixo estão duas peças pares, os ectoparâmeros (*sensu* Walker, 1922). Na base do pseudoepífalo articulam-se duas peças igualmente pares, os endoparâmeros, que se dirigem a porção interna da genitália, auxiliando no

suporte do espermatóforo e, por fim, um par de hastes esclerotizadas, articuladas aos ectoparâmeros, direcionadas para baixo (Fig. 7).

Figura 7. Esquema do complexo fállico de Gryllidae, segundo Chopard (1961). A figura e suas legendas foram mantidas como no original. ect, ectoparâmeros; end, endoparâmeros; ps, pseudoepífalo; r, rami; sac, saco do espermatóforo; st, estilete; v, valvas ventrais.

1.5 A terminologia de Randell

Randell (1964) apresentou o segundo grande estudo de morfologia genital dos Grylloidea, “*The male genitalia in Gryllinae (Orthoptera: Gryllidae) and a tribal revision*”. O autor baseou sua interpretação nos trabalhos de Walker (1922) e, principalmente Chopard (1961), com algumas modificações e adições.

Para Randell (*op. cit.*) as estruturas envolvidas na formação do espermatóforo localizam-se na porção ventral do complexo fállico e incluem o saco do espermatóforo, os lobos ventrais e o *virga* (estilete *sensu* Chopard); o espermatóforo sendo formado na cavidade do saco do espermatóforo.

As estruturas envolvidas na transferência do espermatóforo situam-se na porção dorsal da genitália, com destaque para uma estrutura dorsal esclerotizada, o epífalo. De acordo com Randell (*op. cit.*) o epífalo tem como função deprimir a placa subgenital feminina, expondo o poro genital feminino. Com sua superfície ventral articulam-se um par simétrico de estruturas geralmente modificadas, as quais podem apresentar espinhos, tubérculos ou depressões, de forma a sugerir uma função de clássper, os ectoparâmeros. Uma vez que a porção apical do *virga* situa-se entre os ectoparâmeros na linha mediana, o autor sugere que os mesmos funcionem de forma a guiar, firmar ou apoiar o *virga* durante a inserção do ducto do espermatóforo no poro genital feminino. Outra possível função dos ectoparâmeros pode ser a de segurar o anel esclerotizado que rodeia o ducto da espermateca da fêmea (papila copulatória). Randell resume que a porções basais dos ectoparâmeros podem apoiar o *virga*, enquanto as porções apicais atuam na detenção da genitália feminina.

Figura 8. Complexo fálco de *Afrogyllopsis amplipennis* (Chopard, 1934) (A) em vista lateral e complexo fálco de *Turanogryllus lateralis* (Fieber, 1853) (B) em vista dorsal, retirado de Randell (1964). Abreviações: *dp* – cavidade dorsal; *pmi* – inserção do músculo parameral; *epi* – epífalo; *end* – endoparâmeros; *sps* – saco do espermatóforo; *ram* – rami; *ect* – ectoparâmeros; *aa* – apódema interno anterior do epífalo.

O *rami* foi descrito como sendo um par de hastes que se articulam dorsalmente com os cantos anterolaterais do epífalo e curvam-se ventralmente para encontrar, e em alguns casos fundirem-se, abaixo dos lobos ventrais.

Ao não detectar inserções musculares nos ectoparâmeros, Randell (*op. cit.*) afirmou que seus movimentos parecem ser controlados por um par adicional de escleritos, geralmente grandes como os ectoparâmeros e denominados endoparâmeros. Estes são estruturas largamente internas, situadas em cada lado do saco do espermatóforo e suas porções basais são fundidas, com terminações apicais articulando-se com as porções basais dos ectoparâmeros. Os endoparâmeros geralmente apresentam grandes áreas especializadas para inserção de dois pares de músculos (Fig. 8).

1.6 A terminologia de Alexander & Otte

O trabalho de Alexander & Otte, “*The evolution of genitalia and mating behavior in crickets (Gryllidae) and other Orthoptera*” (1967) foi o primeiro a discutir de forma integrada a morfologia genital e o comportamento reprodutivo dos grilos, agrupados pelos autores em uma única família, Gryllidae. Os autores apresentaram uma descrição do repertório comportamental de pelo menos um gênero de cada família de Gryllidae considerada por eles e incluíram descrições da genitália masculina e feminina, uma abordagem inédita até então.

Os autores basearam sua interpretação dos caracteres genitais nos trabalhos de Walker (1922), Snodgrass (1937) e, principalmente Randell (1964), com pequenas modificações. Os termos epífalo, endoparâmeros, ectoparâmeros e *rami* foram mantidos, enquanto o termo *virga* foi substituído por *guiding rod* (pode ser traduzido como haste-guia – por não haver um termo em português, será mantido o nome

original). Este novo termo foi proposto, pois de acordo com os autores o *guiding rod* é a estrutura responsável por conduzir e enfiar o tubo do espermatóforo na abertura da espermateca da fêmea. O termo papila copulatória, sendo a papila parcialmente esclerotizada e projetável que rodeia a abertura do ducto da espermateca, também foi proposto neste trabalho. Os autores destacam que a papila copulatória, por ser parcialmente esclerotizada, é a única estrutura dura na genitália feminina.

1.7 A terminologia de Ander

Os trabalhos do entomólogo sueco Kjell Ander (1970), embora pouco citados, também foram importantes para a compreensão da morfologia genital de Ensifera. O autor publicou suas conclusões em um livro, “*Vergleichend Anatomische und Phylogenetische Studien Über die Ensifera (Saltatoria)*” (1939). Posteriormente, o autor apresentou uma atualização de seus estudos no livro *Taxonomist’s Glossary of Genitalia in Insects* (1970).

Segundo Ander (1970), a genitália masculina de Ensifera é formada pelos lobos genitais e estruturas associadas, sendo um par de lobos dorsais, um par lateral (podendo estar ausente) e um par ventral. Estes lobos podem estar divididos em lobos secundários. Os lobos ventrais geralmente permanecem macios e todos os lobos podem estar cobertos por cerdas ou pubescências.

Em Grylloidea, os lobos dorsais são muito especializados e formam um esclerito apical ou dorsal, o pseudoepífalo (*pseudepiphallus*), com suas apófises e escleritos contíguos menores, e a cavidade dorsal, onde formam-se o espermatóforo e sua placa de anexação (Fig. 9).

Figura 9. Esquema do complexo fálico de Gryllidae, adaptado de Ander (1970). A figura e suas legendas foram mantidas como no trabalho original. d.cav., cavidade dorsal; d.ph.lo., lobo genital dorsal; du.ej., ducto ejacutório; ejv, vesículas ejacutórias; gpo, gonóporo; pp, paraprocto; psep., pseudoepífalo; sgpl., placa subgenital; v.ph.lo., lobo fálico ventral.

1.8 A terminologia de Alejo Mesa

No Brasil, o pesquisador Alejo Mesa propôs uma terminologia independente para as estruturas do complexo fálico, por discordar das interpretações tradicionais propostas por autores prévios. Embora sua terminologia tenha sido empregada em descrições taxonômicas desde 1997 (Mesa *et al.*, 1997), suas conclusões e discussões foram sendo apresentadas em diversos trabalhos subsequentes (Mesa & Garcia-Novo, 1997; Mesa *et al.*, 1998; Mesa & Garcia, 1999; Mesa *et al.*, 1999).

De acordo com Mesa, as estruturas fállicas dos grilos derivam de um lobo dorsal e um ventral (*sensu* Snodgrass), este último permanecendo praticamente membranoso no adulto enquanto o dorsal apresenta diversos escleritos. A partir deste esquema, Mesa propôs uma nomenclatura relativamente simples e intuitiva, desmembrando os escleritos genitais e dividindo-os em componentes ectofálico e endofálico, cada um deles podendo aparecer como uma peça única ou dividida em dois escleritos. Os escleritos ectofálicos ocupam a porção dorsal e, em algumas espécies, também as partes laterais do lobo dorsal, enquanto os escleritos endofálicos localizam-se ventralmente em relação aos escleritos ectofálicos e situam-se dentro do lobo dorsal.

O nome de cada esclerito corresponde a sua posição no complexo fálico. Desta forma, o componente ectofálico pode apresentar o esclerito ectofálico proximal (*proximal ectophallic sclerite* – PECS) e o esclerito ectofálico distal (*distal ectophallic sclerite* – DECS); estes escleritos foram referidos como epífalo por Snodgrass (1937) e Randell (1964) e pseudoepífalo por Chopard (1961), Ander (1970) e Desutter-Grandcolas (2003). O componente endofálico, por sua vez, pode ser dividido em esclerito endofálico proximal (*proximal endophallic sclerite* – PENS), situado dentro do lobo dorsal e com musculatura associada e o esclerito endofálico distal (*distal endophallic sclerite* – DENS). Um quinto esclerito, único e ventralmente sulcado, ocupa a linha mediana ventral do lobo dorsal e atua no suporte do espermatóforo e em sua formação. Este esclerito, presente nos grilos e ausente nos Acrididae, foi referido como *virga* por Snodgrass (1937) e estilete por Chopard (1961). Nas primeiras publicações a apresentar sua terminologia (Mesa & Garcia-Novo, 1997; Mesa *et al.*, 1998), Mesa utilizou o termo *dorsal spermatophoric chamber sclerite* (dscs), propondo uma atualização para o termo estilete (*sensu* Chopard) posteriormente (Mesa & Garcia, 1999).

A figura 10 mostra como são as representações do complexo fálico nas descrições de Alejo Mesa. Seu método de interpretação da genitália masculina envolve seu desmembramento e análise apenas das partes esclerotizadas, nos cinco escleritos principais descritos anteriormente. Em suas descrições, Mesa geralmente apresenta o componente ectofálico (Figs. 10 A, B, C) separado do componente endofálico (Figs. 10 E, F, G) e do estilete (Figs. 10 D, H).

Mesa discorreu brevemente a respeito da similaridade do complexo fálico de grilos e acridídeos, provavelmente baseando-se nas ideias de Snodgrass (1937), Roberts (1941) e Randell (1964). O autor propõe que os *rami* (PECS, em alguns grupos) seriam homólogos ao cingulo dos acridídeos, enquanto os ectoparâmeros (DECS) e endoparâmeros (PENS) seriam homólogos às valvas ventrais aedegais e as placas endofálicas dos acridídeos, respectivamente. Segundo Mesa, se estas homologias sugeridas existirem seria inapropriado designar os escleritos ectofálicos distais (DECS) como epífalo, uma vez que nos acridídeos o epífalo tem uma posição basal em relação ao cingulo, o qual seria homólogo aos DECS. Mesa utiliza a definição de epífalo de Snodgrass (*op cit.*) e Roberts (*op cit.*), como sendo um esclerito localizado no assoalho da câmara genital de alguns Orthoptera, próximo a base do complexo fálico; assim, o termo epífalo deveria ser evitado para Grylloidea, uma vez que, de acordo com sua posição no complexo fálico, o termo remete a uma estrutura que não permitiria estabelecer homologias entre grilos e gafanhotos. A estrutura apontada como epífalo nos grilos por diversos autores (*e.g.* Snodgrass, Randell, Alexander & Otte), seria homóloga ao arco do cingulo e ao par de valvas aedegais nos acridídeos, de acordo com Mesa.

Figura 10. Representações do complexo fálico (vista dorsal) de *Eidmanacris alboannulata* (Piza, 1960) (A, D, E), *Eidmanacris bidentata* Sperber, 1998 (B, F, H), *Eidmanacris corumbatai* Garcia-Novo, 1998 (C, G) (Phalangopsidae) e *Neometrypus badius* Mesa & Garcia-Novo, 2001 (I, J – vistas dorsal e ventral, respectivamente) (Eneopteridae), retirado de Mesa *et al.* (1998) e Mesa & Garcia-Novo (2001). Abreviações: ecps = PECS (esclerito ectofálico proximal), ecds = DECS (esclerito ectofálico distal), enps = PENS (esclerito endofálico proximal), ends = ENDS (esclerito endofálico distal), s estilete. A seta indica a conexão do PECS com o DECS.

Mesa argumenta que é difícil decidir quais são os escleritos ectofálicos proximais e quais os distais e que em Gryllidae, Eneopteridae, Podoscirtidae, Pteroplistidae e Pentacentridae, o DECS (esclerito ectofálico distal) é um esclerito único e o principal esclerito ectofálico enquanto o PECS (esclerito ectofálico proximal) é formado por duas hastes proximais laterais, comumente referidas como *rami* (Mesa *et al.*, 1999) (Fig. 11F); em Phalangopsidae, esse mesmo padrão foi descrito para *Endecous* Saussure, 1878 (Mesa & Garcia-Novo, 1997) (Fig. 11E – neste gênero, o PECS é ausente) e *Adelosgryllus* Mesa & Zefa, 2004 (Mesa & Zefa, 2004) (Fig. 11D), enquanto em *Eidmanacris* Chopard, 1956 e *Strinatia* Chopard, 1970, ocorre o inverso, ou seja, o PECS representa um esclerito proximal bem desenvolvido (atualmente referido como a parte mediana do pseudoepífalo, *sensu* Desutter-Grandcolas) enquanto o DECS é formado por dois escleritos proximais independentes (atualmente referidos como parâmeros pseudoepifálicos, *sensu* Desutter-Grandcolas) (Mesa *et al.*, 1996; Mesa

& Garcia-Novo, 1997) (Figs. 11 A-C). Em *Phoremia* (Trigonidiidae, Nemobiinae), o rami é referido como DECS enquanto o restante da esclerotização dorsal é o PECS (Figs. 11 G, H).

Figura 11. Escleritos ectofálicos em vista dorsal de *Eidmanacris alboannulata* (Phalangopsidae) (A); *Strinatia brevipennis* Chopard, 1970 (vista dorsal (B) e ventral (C)) (Phalangopsidae); *Adelosgryllus rubricephalus* Mesa & Zefa, 2004 (Phalangopsidae) (D); *Endecous onthophagus* (Berg, 1891) (Phalangopsidae) (E); *Neometrypus badius* (Eneopteridae) (F); e *Phoremia nigrofasciata* Mesa & Garcia, 1999 (vista dorsal (G) e lateral (H)) (Trigonidiidae); retirado de Mesa *et al.* (1999a), Mesa & Garcia-Novo (1997), Mesa *et al.* (1998), Mesa *et al.* (1999b) e Mesa & Zefa (2004).

Analisando sua terminologia, nota-se que esta diferença na interpretação do complexo fálico entre grupos próximos, como os gêneros *Endecous* e *Eidmanacris*, impossibilita a proposição de hipóteses de homologia para as estruturas genitais. Outra crítica que se pode fazer à sua interpretação diz respeito aos escleritos endofálicos distais (DENS) (Figs. 10 E-G). A função destas estruturas é conhecida e documentada, sendo a principal o agarramento à papila copulatória feminina, sendo referidas comumente como ectoparâmeros (*sensu* Gorochov) ou parâmeros pseudoepifálicos (*sensu* Desutter-Grandcolas). Independente da terminologia, verifica-se que estes escleritos distais são diretamente conectados com a parte distal do PENS *sensu* Mesa (correspondendo ao ectofalo *sensu* Desutter-Grandcolas), o qual apresenta-se como um par de projeções distais que garantem movimentação a estas estruturas apicais (DENS). Portanto, os DENS (*sensu* Mesa) não são de natureza endofálica, sendo originados e relacionados com a parte dorsal esclerotizada do complexo fálico, ou seja, a

esclerotização epifálica (*sensu* Gorochov) ou pseudoepifálica (*sensu* Desutter-Grandcolas).

A terminologia proposta por Mesa não foi empregada por pesquisadores estrangeiros e, mesmo no Brasil, excetuando-se as publicações do próprio autor, foi utilizada em descrições apenas por Zefa *et al.* (2010). A falta de robustez teórica para fundamentar sua interpretação, além da imprecisão em se determinar estruturas genitais, os quais dificultam a elaboração de hipóteses de homologia primária, pode ser a principal razão pela qual sua terminologia não tenha sido analisada e discutida pelos demais especialistas.

1.9 A terminologia de Andrej Gorochov

O pesquisador russo Andrej Gorochov propôs o primeiro esquema de relacionamento filogenético para famílias e subfamílias de Ensifera e elaborou um sistema terminológico para as estruturas genitais a partir de seus estudos de evolução do complexo fálico dos ensíferos (1984, 1986a, b). Seus trabalhos foram originalmente publicados em russo e apresentados e discutidos por Desutter posteriormente (1987, 1990).

Posteriormente, o autor publicou outro extenso volume sobre evolução de Ensifera intitulado “*System and evolution of the suborder Ensifera*” (Gorochov, 1995a, b), propondo atualizações e correções em seu esquema filogenético para linhagens superiores e em sua interpretação acerca da evolução do complexo fálico. Estes volumes também foram publicados em russo e não traduzidos. A versão em inglês de sua nomenclatura para as estruturas genitais de Grylloidea foi publicada pelo autor em 2002 e discussões e correções pontuais foram sendo discutidas pelo autor em trabalhos subsequentes (Gorochov, 2007, 2009, 2010 a, b, c, 2011, 2014).

Fundamentalmente, o sistema terminológico proposto por Gorochov baseia-se nas propostas de Randell (1964) e Alexander & Otte (1967), com alterações originais.

Serão apresentadas aqui suas ideias a respeito da evolução do complexo fálico e sua terminologia, obtidas a partir de seus estudos supracitados e apresentações de congressos, além de estudo de parte de suas publicações originais traduzidas e discussões pessoais.

1.9.1 Evolução do complexo fálico

Segundo Gorochov, as principais tendências na evolução do aparato copulatório dos grilos estiveram provavelmente associadas com a transformação de um complexo fálico simples membranoso (denominado “tipo haglóide”), característico de grupos ancestrais de Ensifera e preservado em vários representantes recentes da infraordem Tettigoniidea (Hagloidea, Tettigonioidea e Stenopelmatoidea), em um complexo órgão com escleritos altamente especializados para a fixação da fêmea durante a cópula. Possivelmente esse processo evolutivo foi acompanhado da redução e desaparecimento de ganchos ou outros processos abdominais masculinos, os quais podem ser usados por estes grupos ancestrais para a fixação da fêmea. Entretanto, a conservação da tendência para formação destas últimas estruturas copulatórias pode ser observada em vários grupos de Orthoptera.

Os escleritos do complexo fálico de Grylloidea provavelmente apareceram independentemente não menos que 4 vezes: em Gryllotalpidae, Myrmecophilidae, Gryllidae e Mogoplistidae. Esta hipótese foi uma das razões pela qual o autor dividiu os Grylloidea recentes em 4 famílias (Gorochov, 1984). Cada uma das três primeiras famílias adquiriu os escleritos uma vez, enquanto Mogoplistidae os adquiriu provavelmente mais de uma vez.

De acordo com Gorochov, os escleritos que compõem o complexo fálico de Ensifera surgiram provavelmente de dois modos (Fig. 12):

(1) aparecimento de um ou vários escleritos em uma pequena área da dobra ou lobo dorsal (“*plica dorsalis*”) do falo haglóide ou de um tipo próximo - este tipo de genitália masculina é denominada tetigonióide, comum em esperanças, mas raros em outros ensíferos;

(2) desenvolvimento de uma esclerotização na maior parte da *plica dorsalis* geralmente acompanhada de um aumento simultâneo desta dobra - tal tipo de genitália é denominado grilóide, por ser característica da maioria dos Grylloidea, embora possa estar desenvolvida em outros Ensifera. Na genitália grilóide, a superfície ventral da *plica dorsalis* forma um processo mediano adicional chamado *rachis* (*guiding rod sensu* Alexander & Otte, 1967), o qual provavelmente permite a inserção do ápice do espermatóforo (com a abertura do espermatóforo) na abertura da espermateca da fêmea durante a cópula.

O complexo fálico de Gryllidae (tipo grilóide) é o mais diverso e provavelmente se originou independentemente a partir de um ancestral do tipo haglóide (Fig. 13). Gorochov divide o complexo fálico grilóide em dois padrões: um padrão mais complexo, presente em todas as subfamílias dos grupos Trigonidiinae, Eneopterinae e Phalangopsinae, assim como em Pentacentrinae, Podoscirtinae, Gryllomiminae e Gryllomorphinae, o qual geralmente possui uma *rachis* diversa, *semitubus* curto, *formula* pequena, e um par de endoparâmeros (cada um com um grande apódema) conectados com a base da *rachis* e/ou bases do par de ectoparâmeros. Nas subfamílias mencionadas acima, tal genitália pode ter modificações convergentes únicas ou bastante diversas como o aparecimento dos ectoparâmeros a partir de processos pares do epífalo e/ou *rachis*; forte aumento ou desaparecimento da *rachis*; aparecimento de sua mobilidade; desenvolvimento de diversos lobos e processos no epífalo; divisão do epífalo em poucas placas separadas ou escleritos em forma de gancho; alongamento ou fusão dos endoparâmeros; fusão da *rachis* com *semitubus* e *formula* (formação de um grande esclerito destas estruturas); desenvolvimento de um grande apódema na *formula*; aparecimento de escleritos adicionais; entre outras.

Gorochov considera o segundo padrão genital como o que apresenta as mais importantes modificações no complexo fálico de Gryllidae, relacionadas com o desenvolvimento de um grande *sacculus*, possuindo um longo *semitubus* (para formação do longo tubo do espermatóforo) e o posicionamento parcialmente reverso do espermatóforo no complexo fálico (Fig. 14). Este padrão genital está presente em todas as espécies de Gryllinae e Itarinae, em vários representantes de Gryllomorphinae, Oecanthinae e Euscyrtinae e em alguns táxons de Podoscirtinae (Aphonoidini e Hapithini) e Phalangopsinae (Luzaropsini). Em alguns táxons, o *sacculus* pode ser enrolado, tal estrutura permite a eles formarem um longo *semitubus* para um longo tubo do espermatóforo (algumas espécies de Gryllinae e Gryllomorphinae). Durante a cópula, os Gryllidae podem usar os fortes e móveis ectoparâmeros para agarrar a papila copulatória da fêmea (muitos dos Gryllinae) ou para se fixar (ancoragem) na câmara genital feminina (maioria dos Podoscirtinae e alguns Pentacentrinae); para este último tipo de fixação, processos ou ganchos em algumas outras estruturas, incluindo *rachis*, podem ser usados. Mas geralmente, o tipo da fixação do complexo fálico nesta câmara não é evidente, e estas estruturas (geralmente não muito fortes) possivelmente auxiliam na orientação das partes fálicas dentro da câmara, ou possuem função desconhecida.

Figura 12. Representação da genitália em vista superior (esquerda) e sagital (direita), representando a evolução do complexo fálico em Grylloidea (*sensu* Gorochov). Segundo Gorochov, o complexo fálico de Grylloidea é derivado de uma genitália ancestral do tipo haglóide (1) e os escleritos fálcos surgiram independentemente pelo menos 4 vezes, formando os três tipos de complexo fálico reconhecidos pelo autor (em sentido horário): tipo grilóide, em Gryllidae (2 – genitália hipotética primitiva) e Myrmecophilidae (3 – genitália hipotética primitiva); tipo haglóide, em Mogoplistidae (4) e tipo tetigonióide, em Gryllotalpidae (5 – genitália hipotética primitiva). Legenda: vermelho, espermatóforo; cinza, epífalo ou esclerito epifálico. Adaptado de Gorochov (2013).

Figura 13. Origem do padrão 1 de complexo fálico de Gryllidae (tipo grilóide). Legendas: cinza, epífalo; vermelho, espermatóforo; verde, *formula*; laranjado, *rachis*. Adaptado de Gorochov (2013).

Figura 14. Origem do padrão mais complexo do complexo fálico de Gryllidae (tipo grilóide). Legendas: cinza, epífalo; vermelho, espermatóforo; verde, *formula*; roxo, *virga*; azul, endoparâmeros. Adaptado de Gorochov (2013).

1.9.2 Estruturas genitais presentes em Grylloidea

Gorochov apresentou sua terminologia para as estruturas genitais em inglês apenas em 2002, baseando-se em estudos prévios (Gorochov 1995a, b). Posteriormente, o autor apresentou discussões pontuais (Gorochov, 2007, 2009, 2010a, b, c, 2011) e recentemente propôs modificações, incluindo novos termos (Gorochov, 2013, 2014).

A seguir, apresenta-se uma tabela descritiva das estruturas genitais presentes nos três tipos de complexo fálcos propostos por Gorochov para Ensifera (tipo haglóide, tetigonióide e grilóide) e no espermatóforo, com ênfase no complexo fálco de Grylloidea (falo do tipo grilóide) (Fig. 15).

Figura 15. Espermatóforo de Podoscirtinae (esquerda) e Gryllinae (direita), adaptado de Gorochov (2013). Abreviações: ca, cápsula; am, *ampulla*; c, *collum*; a, *ancora*; t, tubo.

Tabela 1. Estruturas presentes no espermatóforo de Grylloidea

Estrutura	Definição
Ampulla (Gorochov, 2002) <i>Ampola</i>	Grande porção globular ou quase cilíndrica do corpo do espermatóforo.
Ancora (Gorochov, 2013) <i>Attachment plate</i> (Gorochov, 2002) <i>Placa de anexação</i>	Porção alargada do espermatóforo, usada para anexá-lo na genitália feminina.
Collum (Gorochov, 2013) <i>Neck</i> (Gorochov, 2002) <i>Pescoço</i>	Estreita parte do espermatóforo entre a <i>ampulla</i> e a <i>ancora</i> . Esta estrutura pode estar reduzida em vários grupos.
Tubus (Gorochov, 2002) <i>Tube</i> <i>Tubo</i>	Parte distal do espermatóforo, fino e geralmente longo, ou curto e largo, a qual é inserida no ducto espermatecal da fêmea durante a cópula.

Capsula	Câmara preenchida por esperma, localizada dentro da <i>ampulla</i> .
----------------	--

A tabela abaixo apresenta as estruturas que compõem o complexo fálco de Grylloidea, de acordo com a terminologia de Gorochoy.

Tabela 2. Estruturas presentes no complexo fálco de Grylloidea. A referência para cada estrutura refere-se ao ano em que a mesma foi referida por Gorochoy e não ao ano em que foi originalmente proposta.

Estrutura	Definição
<i>Plica dorsalis e plica ventralis</i> (Gorochoy, 2013) <i>Dorsal e ventral folds / lobes</i> (lobos / dobras dorsais e ventrais) (Gorochoy, 1995, 2002)	Correspondem às duas principais dobras membranosas ao redor do gonóforo (dobra dorsal localizada acima do gonóforo e a dobra ventral localizada abaixo) no complexo fálco do tipo haglóide, o tipo mais primitivo para os Ensifera recentes. Está presente em todos os recentes Hagloidea, maior parte de Stenopelmatoidea, em vários Tettigonioidea, e em Mogoplistini nos Grylloidea. Estas dobras são divididas em diferentes lobos e todas as estruturas do espermatóforo são formadas na cavidade especial entre estas dobras.
<i>Epiphallus</i> (Gorochoy, 1995, 2002) Epífalo	No complexo fálco do tipo grilóide, o epífalo apresenta-se como um esclerito largo e achatado cobrindo a maior parte da superfície dorsal da <i>plica dorsalis</i> .
<i>Apodema epiphallicum</i> (Gorochoy, 2013) <i>Epiphallic apodeme</i> Apódema epifálco	Grande apódema pareado situado no canto anterolateral do epífalo ou ao longo da margem anterior do epífalo na maioria dos Gryllidae, embora algumas vezes encontra-se ausente ou formando apenas um apódema.
<i>Scleritum epiphallicum</i> (Gorochoy, 2013) <i>Epiphallic sclerite</i> Esclerito epifálco	Gorochoy (2002) relata que no complexo fálco do tipo tettigonióide, o epífalo é representado por escleritos pequenos ou grandes, pareados ou não, na superfície superior da dobra dorsal, os <i>titillators</i> ; o autor então destaca que a terminologia para Tettigonioidea não tinha sido proposta até aquele momento. Após, Desutter-Grandcolas (2003) afirma que por considerar o epífalo como sendo a esclerotização da dobra dorsal, Gorochoy considerou que os escleritos dorsais de Gryllidae, Tettigoniidae e Rhaphidophoridae seriam homólogos. Posteriormente, Gorochoy (2007) argumentou que as esclerotizações dorsais da dobra dorsal em Ensifera originaram-se de forma independente e não são homólogas. Recentemente, Gorochoy (2013) propôs o termo <i>scleritum epiphallicum</i> para o pequeno esclerito localizado na superfície dorsal da <i>plica dorsalis</i> no falo do tipo tettigonióide, ocorrendo frequentemente em Tettigonioidea e algumas vezes em

	Grylloidea e Stenopelmatoidea.
Ramus (Gorochov, 1995, 2002)	Projeção anterolateral do epífalo, alongada e pareada. Os <i>rami</i> são frequentemente separados do epífalo por uma pequena área membranosa, embora algumas vezes estejam completamente desaparecidos (apenas em Gryllidae); eventualmente também podem formar um esclerito sólido ao redor da base da dobra ventral.
Rachis (Gorochov, 2013) Guiding rod (Gorochov, 1995, 2002)	Gorochov propôs o termo <i>rachis</i> recentemente, como correção às estruturas anteriormente referidas como <i>guiding rod</i> e <i>virga</i> . <i>Rachis</i> foi definido como o processo membranoso ou esclerotizado, não pareado, da superfície ventral da <i>plica dorsalis</i> , direcionado para frente ou para baixo e adaptado para inserção do tubo do espermatóforo no ducto espermatecal da fêmea, embora algumas vezes também atue na fixação do complexo fálico na câmara genital feminina. Está presente em Grylloidea e algumas vezes em Tettigonioidea, apenas nos complexos fálicos do tipo grilóide ou tetigonióide.
Virga (Gorochov, 1995, 2002)	<i>Rachis</i> esclerotizada em forma de espinho (fino e longo) com ápice agudo ou quase agudo; geralmente presente em Gryllidae e Mogoplistidae e algumas vezes em Myrmecophilidae. Gorochov considerava o <i>virga</i> como uma modificação especial do <i>guiding rod</i> (substituído agora pelo termo <i>rachis</i>).
Ectoparameron (Gorochov, 2013) Ectoparameres (Gorochov, 1995, 2002) Ectoparámeros	Processos pareados esclerotizados e distintamente articulados das partes laterais da <i>plica dorsalis</i> , epífalo, ou <i>guiding rod</i> ; estas estruturas podem estar ausentes ou serem mais numerosas. Os ectoparámeros, juntamente com o epífalo, geralmente participam no agarramento da esclerotizada papila copulatória feminina e atuam em um tipo especial de fixação de ancoragem (<i>anchor-like</i>) do complexo fálico na câmara genital feminina, ou na orientação do complexo fálico nesta câmara. É frequente em Gryllidae e Myrmecophilidae, sendo geralmente mais de um par de ectoparámeros desenvolvidos.
Endoparameres (Gorochov, 1995, 2002) Endoparámeros	Correspondem às partes pareadas esclerotizadas da membrana inferior da base da <i>plica dorsalis</i> provida com apódemas especiais. Os endoparámeros podem ser curtos ou longos, conectados por uma faixa esclerotizada ou isolados. Eles garantem conexões móveis entre os apódemas supracitados (e seus músculos) e a <i>rachis</i> , ectoparámeros, ou outras estruturas.
Apodema principale (Gorochov, 2013) Endoparameral apodeme (Gorochov, 1995, 2002)	Maior apódema pareado presente no complexo fálico de quase todos os Ensifera recentes e conectado com a superfície membranosa ventral da <i>plica dorsalis</i> , na maioria dos

Apódema endoparameral	Grylloidea, através dos endoparamêros. Provavelmente, estes apódemas são sempre homólogos e geralmente bastante longos, embora às vezes levemente ou fortemente reduzidos.
<i>Formula</i> (Gorochoy, 2013) <i>Mold of spermatophore attachment plate</i> (Gorochoy, 1995, 2002) Molde da placa de anexação do espermatóforo	Placa distinta ou fracamente esclerotizada (ou ainda algumas poucas placas situadas próximas) na membrana inferior da base da plica dorsalis, situada próxima à base da <i>rachis</i> . É adaptada para a formação da âncora (ou placa de anexação) do espermatóforo, na maioria dos Gryllidae, e frequentemente possuindo um apódema não pareado.
<i>Semitubus</i> (Gorochoy, 2013)	Sulco único (não pareado) esclerotizado ou membranoso entre a <i>rachis</i> e a <i>formula</i> , adaptado para a formação de um curto ou longo tubo do espermatóforo (na maioria dos Grylloidea), podendo apresentar um pequeno ou relativamente grande apódema, ou ligamento semi-esclerotizado conectando o semitubo perto da base da <i>rachis</i> com a parte mediana dos endoparâmeros fundidos.
<i>Sacculus</i> (Gorochoy, 2013) <i>Spermatophore sac</i> (Gorochoy, 1995, 2002) Saco do espermatóforo	Grande invaginação única (não pareada) da superfície ventral membranosa da <i>plica dorsalis</i> na região da <i>rachis</i> frequentemente para acomodar o longo <i>semitubus</i> necessário para formar o longo tubo do espermatóforo (alguns Gryllidae e Mogoplistidae).
<i>Valva</i> (Gorochoy, 1995, 2002)	Lobo membranoso pareado da <i>plica ventralis</i> no falo de Grylloidea. As valvas direita e esquerda juntas formam a ampola do espermatóforo ou parte dela.

1.10 A terminologia de Laure Desutter-Grandcolas

Os primeiros estudos de Desutter (1987, 1988, 1990) podem ser considerados os mais importantes para a compreensão da fauna neotropical de grilos, tendo grande influência nos estudos de pesquisadores brasileiros. A autora realizou um extenso estudo morfológico e taxonômico sobre os Grylloidea neotropicais, revisou e reinterpretou os caracteres do complexo fálico masculino, apresentou uma nova terminologia para as estruturas genitais e propôs hipóteses de homologia. Além disso, Desutter (1987) publicou a primeira e única hipótese filogenética para as linhagens superiores de Grylloidea até o momento, elaborada a partir de caracteres morfológicos.

Os estudos apresentados pela autora, “*Structure et évolution du complexe phallique des Gryllidea (Orthoptères) et classification des genres Néotropicaux de Grylloidea*”, dividido em duas partes (1987 e 1988, respectivamente), apresentaram suas ideias iniciais a respeito da morfologia do complexo fálico e sua aplicação na

taxonomia de grilos neotropicais. Logo após estas publicações, a autora apresentou, como tese de doutorado (Desutter, 1990), um extenso estudo morfológico e sistemático sobre os Grylloidea neotropicais, onde incluiu correções na interpretação de alguns escleritos fálcos e, conseqüentemente, alterações em seu sistema de classificação taxonômica. Neste estudo, a autora apresentou uma segunda filogenia, com topologia distinta da publicada anteriormente (Desutter, 1988), porém não publicada (Cap. 2, Tópico 2.1). Ao longo das últimas décadas, a autora publicou diversos trabalhos taxonômicos e sistemáticos utilizando sua classificação e aplicando sua terminologia na descrição do complexo fálco. Embora a autora não tenha publicado um estudo detalhado de morfologia genital de Grylloidea, ela apresentou discussões adicionais a respeito da morfologia do complexo fálco em vários estudos subsequentes (Desutter-Grandcolas, 1992, 1993a, b, 1995).

Mais recentemente, a autora publicou um importante estudo sistemático abrangendo as linhagens superiores de Ensifera e utilizando a metodologia cladística para a reconstrução de filogenias do grupo, a partir de caracteres morfológicos e genitais. Neste trabalho (Desutter-Grandcolas, 2003), a autora atualizou sua interpretação da evolução do complexo fálco em Ensifera e de sua terminologia, propondo a correção de alguns termos propostos em trabalhos anteriores.

Neste tópico será apresentada a terminologia de Desutter-Grandcolas para os escleritos que compõem o complexo fálco dos grilos e sua terminologia, a partir de sua última reinterpretação (Desutter-Grandcolas, 2003). Embora a autora tenha descrito o complexo fálco de outras linhagens superiores de ensíferos, como Mogoplistidae, Gryllotalpidae e Myrmecophilidae (*sensu* OSF), a morfologia genital destes grupos não será discutida neste estudo.

1.10.1 Evolução do complexo fálco em Ensifera

Os trabalhos iniciais da autora (Desutter 1987, 1988, 1990) focaram na evolução e estrutura do complexo fálco de Grylloidea. Suas considerações a respeito da morfologia genital de Ensifera foram apresentadas posteriormente (Desutter-Grandcolas, 2003).

Segundo a autora (*op. cit.*), a genitália masculina de Ensifera é formada por três estruturas principais, distintamente desenvolvidas e modificadas em suas diferentes linhagens superiores. São elas:

1) Um anel membranoso circundando o gonóporo, correspondendo ao ectofalo (*ectophallus*) de Snodgrass (Snodgrass, 1937 – Fig. 8, neste estudo), o qual é subdividido em lobos dorsais, laterais e ventrais. Esta estrutura encontra-se geralmente modificada dorsalmente e diversas estruturas notáveis da genitália masculina de *Ensifera* derivam de modificações do anel ectofálico. Dentre estas, as mais significantes são o pseudoepífalo, o qual origina-se da esclerotização e diferenciação de grande parte da porção dorsal do ectofalo, e uma invaginação em forma de T que aparece na metade inferior da parte dorsal do ectofalo, a invaginação ectofálica;

2) Uma dobra dorsal entre o ectofalo e os paraproctos, a qual pode estar expandida lateralmente. Esta estrutura corresponde ao epífalo de Chopard;

3) Uma invaginação separando a dobra epifálica do anel ectofálico. Esta invaginação epi-ectofálica está sempre presente dorsalmente, embora diversamente desenvolvida; ela pode ser completamente circular ao redor do ectofalo, embora sua parte ventral seja sempre bastante estreita. Dorsalmente, ela também pode ser longa e plana, às vezes prolongada em um saco tubular mediano, fino e estreito, ou bastante limitada.

Em vários táxons, um espaço peculiar é observado posterior e dorsal à abertura do ducto ejaculatório. Considerando sua localização no complexo fálico, este espaço corresponde ao endofalo. O endofalo apresenta sua maior complexidade nos grilos (*Grylloidea*), onde estão presentes uma cavidade e diversos escleritos e apódemas. Desutter-Grandcolas propõe nomear estas estruturas como cavidade endofálica, esclerito endofálico e apódema endofálico. Este desenvolvimento do endofalo em grilos pode estar associado à assimetria dorso-ventral da genitália masculina, predominante neste clado.

1.10.2 Evolução do complexo fálico em *Grylloidea*

De acordo com Desutter-Grandcolas, a estrutura básica da genitália masculina dos *Grylloidea* pode ser interpretada como um conjunto de três camadas concêntricas, denominadas pseudoepífalo, ectofalo e endofalo, separadas por três zonas de invaginações dorsais: invaginações pseudoepifálicas, entre os paraproctos e o pseudoepífalo; ectofálica, entre o pseudoepífalo e o ectofalo; e endofálica, que porta a esclerotização endofálica e seus apódemas. Elas são dorsoventralmente assimétricas, a parte ventral extremamente reduzida e a dorsal desenvolvida, esclerotizada e projetável.

Recentemente, ao discutir a evolução do complexo fálico de Ensifera, a autora (Desutter-Grandcolas, 2003) propôs algumas modificações na interpretação do plano básico da genitália de Grylloidea. Nos grilos, a invaginação ectofálica é bem desenvolvida dorsalmente e a parte superior do ectofalo é esclerotizada e forma um pseudoepífalo, complexo e dorsoventralmente assimétrico. Abaixo dele, a invaginação ectofálica, fechada e portando dois apódemas (apódemas ectofálicos), conectados por uma parte medial (arco ectofálico) e responsáveis pela movimentação de algumas estruturas apicais (parâmeros). Abaixo do pseudoepífalo e da invaginação pseudoepifálica, uma longa dobra ectofálica e uma cavidade endofálica, sustentada pelo esclerito endofálico e seus apódemas.

1) Evolução do pseudoepífalo – retirado de Desutter (1990).

De uma maneira geral, a esclerotização pseudoepifálica permanece essencialmente dorsal. Em Grylloidea, as estruturas apicais são diferenciadas e importantes na caracterização de subfamílias e/ou tribos. A invaginação pseudoepifálica, entre os paraproctos e o pseudoepífalo é indiferenciada em Grylloidea e Mogoplistoidea, e mais ou menos diferenciada nos Malgasiidae, Mogoplistidae e Myrmecophilidae.

O pseudoepífalo dos Grylloidea possui as seguintes estruturas apicais individualizadas: parâmeros pseudoepifálicos, *lophi* medianos, *lophi* laterais e lobo ventral (facultativos). A evolução deste esclerito nos grilos foi acompanhada dos seguintes eventos:

- a) O desenvolvimento da esclerotização pseudoepifálica sobre as estruturas apicais e, conseqüentemente, o alongamento do pseudoepífalo e o aumento de sua assimetria dorsoventral;
- b) Tendência à individualização dos parâmeros pseudoepifálicos em relação ao restante da esclerotização pseudoepifálica;
- c) O desenvolvimento do *rami*, escleritos que delimitam lateral e ventralmente o complexo fálico, estendendo a esclerotização pseudoepifálica dorsal. Na junção *rami*-pseudoepífalo pode se formar apódemas (apódemas pseudoepifálicos) por invaginação.

2) Evolução do “ectofalo” – retirado de Desutter (1990).

O “ectofalo” é composto por 2 subconjuntos simétricos, um dorsal e um ventral, cada um incluindo 2 valvas laterais e 1 lobo mediano, os quais podem ser distinguidos

da seguinte forma: a dobra ectofálica (*repli*), correspondendo ao lobo mediano dorsal, as valvas dorsais, as valvas ventrais e o lobo mediano ventral. Este último é bastante reduzido e frequentemente desaparecido em Grylloidea.

Para Desutter-Grandcolas, a invaginação ectofálica evoluiu em 3 direções diferentes em Gryllidea, tendo desenvolvimentos desiguais em Mogoplistoidea (Myrmecophilidae, Mogoplistidae), Gryllotalpoidea e Grylloidea.

Em Grylloidea, a invaginação ectofálica é fechada sobre si mesma, semi-circular e termina em um (raramente dois) par(es) de apódemas laterais. Em sua máxima complexidade, a esclerotização compreende: o arco ectofálico, esclerotização dorsal do fundo da invaginação, o qual conecta o par de apódemas ventrais; os apódemas laterais dorsais, raramente desenvolvidos; os apódemas laterais ventrais, presentes na maioria dos Grylloidea e compostos por um ramo externo, junto aos parâmeros pseudoepifálicos, e um ramo interno passando sobre a dobra ectofálica. Estas estruturas aparecem em diferentes graus de desenvolvimento e esclerotização nas famílias de Grylloidea.

Phalangopsidae e Gryllidae apresentam uma invaginação ectofálica completa e bem esclerotizada. No entanto, apenas os apódemas laterais ventrais estão presentes nos Phalangopsidae. Os Gryllidae possuem sempre os apódemas laterais dorsais, os quais formam geralmente duas grandes placas alongadas que cobrem a cavidade endofálica e o apódema endofálico, bem como os apódemas laterais ventrais, bastante regredidos e às vezes ausentes.

Em Podoscirtidae (exceto Neomorphini), a invaginação se desclerotiza dorsalmente e no plano mediano. Ao extremo, ela não apresenta mais que os apódemas laterais ventrais, com a perda do arco e dos apódemas dorsais, mais ou menos hiperdesenvolvidos, de onde partem os ramos externos (em direção aos parâmeros pseudoepifálicos) e os ramos internos (em direção aos parâmeros ectofálicos, quando presentes).

Em Oecanthidae observa-se uma desclerotização análoga, em que a invaginação é ainda mais esticada pela formação de uma cavidade endofálica. Em ambos os lados desta cavidade, os apódemas ventrais formam ainda duas lâminas membranosas conectadas em toda sua extensão à cavidade e esclerotizadas sobre seu trecho interno (em direção aos parâmeros pseudoepifálicos).

Estruturas ectofálicas:

- *Valvas dorsais*: geralmente encontram-se regredidas ou reduzidas a lobos membranosos na maioria dos Grylloidea. É observada em alguns Phalangopsidae (Strogulomorphini) em forma de placas sob o pseudoepífalo e seu desenvolvimento parece corresponder a uma modificação geral da estrutura do complexo fálico, correspondendo certamente a uma mudança do seu modo de funcionamento.
- *Dobra ectofálica (repli)*: bem desenvolvida em Grylloidea, a dobra ectofálica é ladeada de 2 lobos laterais complementares, membranosos, como em Oecanthidae, ou esclerotizados, como em alguns Podoscirtidae (Podoscirtinae) e Phalangopsidae. A dobra pode ainda tornar-se bastante alongada e delgada, formando um estilete (*stylet*) (*sensu* Chopard), presente em Gryllidae e Hapithinae (Podoscirtidae).

Desutter-Grandcolas relata que, na porção superior da dobra e sem causar seu desaparecimento, podem se formar parâmeros de natureza ectofálica, os quais são distintos dos parâmeros ectofálicos verdadeiros (Podoscirtidae, Hapithinae). Segundo a autora, em Aphonomorphini (Podoscirtidae), observa-se uma esclerotização da dobra ectofálica, a qual se encontra modificada em um par de escleritos horizontais comparáveis aos parâmeros ectofálicos.

- *Valvas ventrais*: situadas em ambos os lados do gonóporo, as valvas ventrais são sempre presentes, bem desenvolvida nos Grylloidea. Elas constituem a região onde é formada a ampola do espermatóforo (*sensu* Chopard, 1961; Alexander & Otte, 1967).

3) Evolução do endofalo – retirado de Desutter (1990).

A diferenciação do endofalo é característica de Grylloidea. Em Gryllotalpoidea e Mogoplistoidea o endofalo é simples e membranoso.

Segundo a autora, existem dois pontos a se considerar sobre a evolução do endofalo nos grilos:

- a) A formação de um esclerito e um apódema sobre a membrana endofálica dorsal;
- b) O desenvolvimento de uma cavidade endofálica, referida como cavidade dorsal por Desutter (1987).

O esclerito e o apódema endofálico oferecem caracteres importantes para delimitação de grandes linhagens, como famílias. Estas estruturas aparecem distintamente desenvolvidas em Grylloidea, de maneira que podem ser distinguidos três padrões estruturais: um observado em Phalangopsidae (Fig. 16, linha 1), um nos

Podoscirtidae e Trigonidiidae (Fig. 16, linha 2a) e outro nos Eneopteridae e Gryllidae (Fig. 16, 2b).

Figura 16. Evolução do endofalo em Grylloidea - esquemas em vista ventral e sagital; adaptado de Desutter (1987). Abreviações: arco, arco ectofálico; cav., cavidade endofálica; cr., crista médio-dorsal do apódema endofálico; dobra ect., dobra ectofálica; esc. end., esclerito endofálico; G, gonópore; lam., lamela basal do apódema endofálico.

- 1) Em Phalangopsidae, o esclerito endofálico estende-se entre o gonópore e o ápice da dobra ectofálica. O apódema endofálico comporta, em sua máxima complexidade, uma crista médio-dorsal longitudinal e uma lamela basal, típicos deste grupo (Figs. 16, 17). Nos outros Grylloidea (exceto Paragryllidae), somente a crista dorsal é bem desenvolvida e a lamela basal, raramente presente, encontra-se bastante reduzida.

Em Neoacolini e Strogulomorphini (Phalangopsidae, Phalangopsinae) e no grupo A de Luzarinae (*sensu* Desutter-Grandcolas, 1990 – ver capítulo 2), a

crista e/ou lamela podem desaparecer e a regressão da crista pode, às vezes, estar acompanhada do desenvolvimento lateral da lamela.

As poucas cavidades endofálicas observadas nos Phalangopsidae são estruturas hiperdesenvolvidas, formadas posteriormente ao esclerito endofálico.

Figura 17. Esquema estrutural do endofalo nos Phalangopsidae – esquemas em vista ventral, em corte sagital e corte transversal; adaptado de Desutter (1987). Abreviações: ap. end. cr., crista médio-dorsal do apódema endofálico; ap. end. lam., lamela basal do apódema endofálico; CS, corte sagital; CT, corte transversal; dobra ect., dobra ectofálica; esc. end., esclerito endofálico; G, gonópodo; v.v., valva ventral.

- 2) Em Podoscirtidae e Trigonidiidae, o esclerito e o apódema endofálico situam-se próximos a saída do canal ejacutório. Quando existir, a cavidade endofálica forma-se posteriormente ao esclerito ectofálico, ou seja, entre o esclerito ectofálico e o ápice da dobra ectofálica (Fig. 17 – 2a).

Reduzido no plano mediano, o esclerito endofálico tende a se desenvolver pelas laterais, ao longo da cavidade endofálica e tendo um formato de U característico. Podem ser encontradas rupturas entre as partes laterais e a porção mediana (que porta o apódema endofálico) do esclerito endofálico.

Nos Hapithinae (Podoscirtidae), o esclerito endofálico conserva seu formato inicial e pode se tornar hiperdesenvolvido (Aphonormophini); em Hapithini e Neomorphini, o esclerito tende a desaparecer.

Nos Trigonidiidae, houve ruptura do esclerito endofálico e a porção mediana geralmente é mais desenvolvida nos Nemobiinae.

Os Oecanthidae apresentam, igualmente, uma cavidade endofálica posterior ao esclerito endofálico e, neste caso, assemelham-se aos Podoscirtidae e Trigonidiidae. Seu esclerito endofálico, muitas vezes regredido, não compreende mais do que duas hastes alongadas dispostas verticalmente na parte traseira da cavidade endofálica e não de ambos os lados da mesma.

- 3) Nos Eneopteridae e Gryllidae, o esclerito e o apódema endofálico vão em direção ao ápice da dobra ectofálica, próximos a parte inferior da invaginação pseudoepifálica (mais ou menos esclerotizada), com a qual o apódema, variavelmente desenvolvido, pode estar fusionado. A cavidade endofálica, geralmente presente, forma-se anteriormente ao esclerito endofálico, isto é, entre o canal ejaculatório e o esclerito endofálico.

O esclerito e o apódema são bem desenvolvidos nos Gryllidae e menos nos Eneopteridae. Em Tafaliscinae (Eneopteridae), eles tendem a se modificar consideravelmente (Paroecanthini: regressão destas estruturas; Dyatripini: cavidade endofálica hiperdesenvolvida, dobra ectofálica curta e esclerotizada, em forma de tromba).

Segundo Desutter-Grandcolas, o esclerito endofálico de Phalangopsidae bem desenvolvido entre o gonóporo e a dobra ectofálica, pode ser considerado plesiomórfico. A formação de uma cavidade endofálica, esteja ela localizada anterior ou posteriormente ao esclerito endofálico pode indicar duas vias evolutivas, uma abrangendo Gryllidae-Eneopteridae e outra Podoscirtidae-Trigonidiidae.

Talvez a maior contribuição da terminologia de Desutter-Grandcolas seja a interpretação do endofalo e da invaginação endofálica, assim como de suas estruturas associadas. Em seus primeiros estudos (Desutter, 1987, 1988), a autora destacou dois tipos de endofalo, os quais possibilitaram a separação dos Grylloidea em dois grupos: os diplosclerófalos, correspondendo aos Oecanthidae e Neoacridae (atualmente agrupados como Neoacridini (Phalangopsidae, Phalangopsinae) e os monosclerófalos, correspondendo aos demais táxons, exceto Pteroplistidae (os quais apresentam outra configuração). Após, em sua tese de doutorado (Desutter, 1990), a autora voltou atrás em sua divisão, afirmando que os diplosclerófalos apresentam similaridades convergentes entre uma estrutura endofálica hiperdesenvolvida (Neoacridini e Strogulomorphini, Phalangopsidae) e uma estrutura ectofálica bastante modificada em relação ao plano básico do complexo fálico de Grylloidea, como é observado em Oecanthidae.

Abaixo, quadro comparativo resumido dos principais termos definidos para as estruturas do complexo fálco dos grilos.

Tabela 3. Estruturas presentes no complexo fálco de Grylloidea

Walker	Chopard	Randell	Alexander & Otte	Mesa	Gorochov	Desutter-Grandcolas
Pseudoesternito	Pseudoepífalo	Epífalo	Epífalo	DECS	Epífalo	Pseudoepífalo
Rami	Rami	Rami	Rami	PECS	Rami	Rami
Ectoparâmeros	Ectoparâmeros	Ectoparâmeros	Ectoparâmeros	DENS	Ectoparâmeros	Parâmeros pseudoepifálcos
	Estilete	<i>Virga</i>	<i>Guiding rod</i>	Estilete	<i>Rachis</i>	Dobra ectofálca
Endoparâmeros	Endoparâmeros	Endoparâmeros	Endoparâmeros	PENS	Endoparâmeros <i>Apodema principale</i> <i>Median bridge</i>	Invaginação ectofálca Apódemas ectofálcos Arco ectofálco
			Molde da placa de anexação do espermatóforo		<i>Formula</i> Apódema da formula	Esclerito endofálco Apódema endofálco
Saco do espermatóforo	Saco do espermatóforo	Saco do espermatóforo	Saco do espermatóforo		<i>Sacculus</i>	Cavidade endofálca
Lobos ventrais	Valvas membranosas ventrais	Lobos ventrais	Valvas ventrais		Valva	Valvas ventrais

2. Material e Métodos

*Eles cantam a noite inteira! Não
sabias? Os grilos são os poetas
mortos.*

Mário Quintana

2.1 Material examinado

A maior parte do material examinado neste estudo está depositada na coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP), sob curadoria da Dra. Eliana Marques Cancellato. Esta coleção abriga quase a totalidade dos táxons de Grylloidea descritos por pesquisadores brasileiros, sendo nossa principal instituição repositória.

Este estudo baseou-se também no exame de material depositado nas seguintes instituições:

- Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, *Campus* de Botucatu (UBTU), Botucatu-SP;
- Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista *campus* Rio Claro, Rio Claro-SP;
- Departamento de Biologia Geral, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa-MG;
- Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), Paris, França;
- Zoological Institute, Russian Academy of Sciences (ZIN), São Petersburgo, Rússia.

Além da análise de material de outras instituições, foram realizadas diversas coletas durante o período de realização deste trabalho, com o intuito de ampliar a representatividade taxonômica, amostrar localidades-tipo e áreas não amostradas, além de permitir a descrição de eventuais novos táxons. Além disso, também se obteve material coletado e cedido por colegas.

Todo o material coletado está mantido provisoriamente na coleção do Laboratório de Sistemática e Biogeografia de Insetos, sob responsabilidade do Prof. Dr. Silvio Shigueo Nihei (Instituto de Biociências – Universidade de São Paulo). Posteriormente, serão depositados na coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP).

As localidades amostradas durante este estudo estão listadas na tabela abaixo.

Tabela 4. Lista de localidades com coletas realizadas, por estado.

Estado	Município	Localidade
Santa Catarina	Concórdia	Parque Estadual Fritz Plaumann Arredores do município
	Seara / Nova Teutônia	Arredores do município
	Corupá	RPPN Emilio Battistella
	Urubici	Parque Nacional São Joaquim
	Imbituba	Arredores da Praia de Itapirubá
	Itapoá	Arredores do município
Paraná	Foz do Iguaçu	Parque Nacional do Iguaçu
	Céu Azul	
São Paulo	Teodoro Sampaio	Parque Estadual Morro do Diabo
	Ribeirão Grande	Parque Estadual Intervales
	Jundiaí	Reserva Biológica da Serra do Japi
	São Paulo	Parque Estadual do Jaraguá (material coletado por Rafael Indicatti)
	Salesópolis	Estação Biológica de Boracéia
Minas Gerais	Viçosa	Mata da Biologia (material coletado por Marcelo Ribeiro Pereira e colaboradores)
Rio de Janeiro	Divisa entre RJ e MG	Parque Nacional do Itatiaia
Espírito Santo	Linhares	Reserva Natural Vale (material coletado pelos pesquisadores do projeto “Biota de Orthoptera do Brasil”)
Bahia	Una	Reserva Biológica de Una
	Itamaraju	Parque Nacional Monte Pascoal
Alagoas	Murici	Estação Ecológica de Murici
	Satuba	APA do Catolé

Todas as coletas realizadas em unidades de conservação federais (APAs (áreas de proteção ambiental), ParNas (parques nacionais), RPPNs (reservas particulares do patrimônio natural), Esec (estação ecológica) e Rebio (reserva biológica)) tiveram autorização Sisbio do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio). As coletas realizadas em unidades de conservação estaduais tiveram licenças expedidas pelos órgãos ambientais estaduais.

2.2 Armazenamento, dissecação e exame do material

Todos os espécimes coletados foram individualizados e conservados em via úmida, em solução de etanol 85% e armazenados em potes separados por táxon/localidade. O material obtido por empréstimo das instituições listadas acima estão armazenados da mesma forma.

Foram dissecados indivíduos machos e fêmeas pertencentes a todos os táxons utilizados na filogenia (capítulo 2), além de indivíduos de outras famílias, como Gryllidae, Eneopteridae e Podoscirtidae. Para a dissecação, as genitálias foram retiradas sob estereomicroscópio, com auxílio de tesoura e pinça entomológica.

O complexo fálco, após ser dissecado, era submetido a uma limpeza prévia, onde eram retiradas algumas membranas aderidas e musculatura, analisados e eventualmente fotografados. Após, foram mantidos em solução de KOH 10% por 24 horas em estufa a $\pm 40^{\circ}\text{C}$. Então, o complexo fálco era novamente observado no estereomicroscópio e as membranas (não correspondentes a estruturas genitais) e musculatura aderidas eram retiradas cuidadosamente com auxílio de pinças. Subsequentemente, eram transferidos para tubos de ensaio com água e lavados cuidadosamente, com o tubo sendo agitado e a água trocada diversas vezes. Após este processo, foram submetidos a uma breve série alcoólica, com o intuito de eliminar o KOH e endurecer a genitália, uma vez que o KOH pode enfraquecê-la e danificar sua estrutura. Para a série alcoólica, as genitálias masculinas foram mantidas por alguns minutos em tubos de ensaio com solução de etanol com concentrações de 20%, 50%, 70%, 85%, 100% e, após este processo, armazenadas em álcool 85% e mantidas juntas ao espécime de que foi retirada.

Os estudos de morfologia externa e do complexo fálco foram conduzidos sob estereomicroscópio Leica MZ 9.5. Os desenhos foram feitos neste equipamento, com a utilização da câmara clara. As fotografias foram feitas no estereomicroscópio Leica MZ-16 acoplado com câmera DFC-420, com auxílio do software Leica Application Suite LAS v4.0.

Para a obtenção das fotografias do complexo fálco, os mesmos foram dispostos em uma pequena placa de petri com fundo de micro bolinhas de vidro transparentes e imersas em etanol 85%, ou depositadas em uma lâmina escavada transparente, imersas em solução oleosa a base d'água. A iluminação consistiu em luz incidente e refletida, dependendo da ocasião.

As fotografias de morfologia externa foram tiradas com os espécimes imersos em etanol 85% em uma placa de isopor com fundo de massa de modelar cinza. Após as fotografias, utilizou-se o software Helicon Focus 5.3 para combiná-las. Subsequentemente, as imagens foram editadas no software GIMP (GNU Image Manipulation Program) 2.8, o qual foi utilizado também para a edição dos desenhos realizados sob câmara clara.

3. Resultados e Discussão

É no ínfimo que eu vejo a exuberância.

Manoel de Barros

A genitália masculina dos grilos, embora seja projetável, não é um órgão intromitente e está relacionada com a produção de um espermatóforo e sua transferência para a genitália feminina. É uma estrutura notável pela sua complexidade em comparação aos outros táxons de Ensifera, e distinta assimetria dorsoventral, com a parte ventral reduzida e a dorsal esclerotizada e projetável. Esta complexidade anatômica levou os pesquisadores a diferentes interpretações morfológicas para suas estruturas e ao desenvolvimento de distintas hipóteses de homologia, conforme demonstrado.

A análise criteriosa a respeito das terminologias propostas para as estruturas genitais, incluindo a evolução do complexo fálico, foi considerada essencial para a compreensão da morfologia genital e o estabelecimento de homologias primárias. Justifica-se assim o resgate das propostas de autores antecedentes e a ênfase destinada às terminologias de Andrej Gorochoff e Laure Desutter-Grandcolas, uma vez que ambos propuseram os sistemas terminológicos mais detalhados e comumente utilizados na taxonomia.

A terminologia proposta por cada pesquisador foi baseada nas interpretações de estudos prévios, apresentados na Introdução. Nota-se, porém, que ambos seguiram diferentes escolas: enquanto Desutter-Grandcolas foi fortemente influenciada pelos estudos de Chopard, Gorochoff buscou nos estudos de Randell e Alexander & Otte referencial teórico para sua terminologia.

Esta diferença nas escolas taxonômicas de cada pesquisador e, consequentemente, de todo o arcabouço filosófico particular a cada uma, assim como a influência do *modus operandi* das academias francesa e russa, certamente refletiram na atual divergência na interpretação da morfologia genital. Pode-se considerar que o debate entre estas terminologias concentra-se em dois pontos distintos, o filosófico e o nomenclatural.

Gorochoff, assim como diversos colegas entomólogos russos de sua geração, não utiliza a metodologia cladística para reconstrução de filogenias. Para Gorochoff, as

estruturas genitais teriam aparecido diversas vezes independentemente em diferentes grupos de Grylloidea (assim como em Ensifera) e possuem significativa similaridade convergente, não sendo possível, a identificação de homologias. Gorochov considera ainda que sua terminologia seja mais adequada, pois baseia-se na funcionalidade das estruturas e utiliza um número menor de termos para estruturas convergentes, uma vez que hipóteses a respeito de homologias de estruturas são obscuras em Ensifera. Assim, evita-se a adoção de numerosos termos diferentes para estruturas similares nos vários grupos de Grylloidea, tornando sua proposta relativamente simples e bastante útil para descrições e investigações morfológicas (Gorochov, comunicação pessoal).

Desutter-Grandcolas, por outro lado, considera o complexo fálco de Grylloidea evoluído a partir do plano básico de Ensifera, identificando algumas sinapomorfias como a assimetria dorsoventral do complexo fálco e a complexidade do pseudoepífalo (Desutter-Grandcolas, 2003). O estabelecimento de um plano básico para o complexo fálco de Ensifera permite a observação da variação de suas estruturas, possibilitando a proposição de hipóteses de homologias, a construção de uma matriz de dados e a elaboração de estudos filogenéticos. Ou seja, a interpretação da morfologia genital segundo Desutter-Grandcolas permite a utilização da metodologia cladística para a reconstrução da história evolutiva do grupo.

Embora as definições de estruturas propostas por estes autores sejam bastante semelhantes (*e.g.* definições de epífalo e pseudoepífalo; esclerito endofálco e *formula*; dobra ectofálca e *rachis*), algumas incongruências são notadas na formulação dos nomes das estruturas, resultado das interpretações distintas sobre a evolução do complexo fálco. Por exemplo, as estruturas apontadas por Gorochov e por autores prévios como ectoparâmeros, no sentido de serem parâmeros externos, Desutter-Grandcolas denomina parâmeros pseudoepifálcos, por considerar que estas estruturas sejam componentes da esclerotização pseudoepifálca. Além disso, por considerar o desenvolvimento de uma invaginação ectofálca distinta, o termo “ectoparâmero” pode remeter a uma estrutura de origem ectofálca; Desutter-Grandcolas ainda aponta a existência de parâmeros ectofálcos verdadeiros em algumas linhagens de Grylloidea (Desutter, 1990). O mesmo ocorre com a estrutura definida por Gorochov (e autores prévios) como endoparâmeros, como sendo estruturas internas responsáveis pela movimentação dos parâmeros. Na definição de Desutter-Grandcolas, estas estruturas são relacionadas à invaginação ectofálca e, desta forma, denominadas parâmeros ectofálcos. Outro par de apódemas internos pode estar presente, os apódema

endofálicos, de origem distinta dos apódemas ectofálicos. Sendo assim, as denominações propostas por Desutter-Grandcolas para estas estruturas são mais adequadas, por relacionar o nome com a origem da estrutura, evitando-se ambiguidades.

De fato, a terminologia de Gorochoy leva em consideração a funcionalidade das estruturas e, neste ponto, o autor descreveu de as funções das estruturas genitais de forma mais detalhada que Desutter-Grandcolas. A maior diferença entre os sistemas terminológicos é que Gorochoy, por considerar as estruturas genitais não homólogas, não relacionou a origem de cada estrutura com a sua função e, como demonstrado acima, alguns termos ficam ambíguos.

Portanto, para a realização deste estudo, foi escolhida a terminologia de Desutter-Grandcolas para o estudo do complexo fálico dos Phalangopsidae. Este estudo possibilitará a formulação das hipóteses de homologia primária que fundamentarão a análise cladística apresentada no capítulo 2. Outro ponto que considero importante envolve a definição e descrição dos termos propostos para as estruturas genitais. Gorochoy definiu vários termos próprios (como *rachis* para a dobra ectofálica, *formula* para o esclerito endofálico) apenas recentemente (1995, 2002 e 2013), enquanto os termos de Desutter-Grandcolas foram propostos anteriormente (1987, 1990, 2003). Embora a lei de prioridade seja comum na nomenclatura taxonômica, a opção por termos prioritários, ou mais antigos (desde que considerados válidos) é outro argumento a favor da escolha da terminologia de Desutter-Grandcolas.

Contudo, embora vários termos propostos por Desutter-Grandcolas tenham sido reinterpretados (Desutter-Grandcolas, 2003), a autora não voltou a discutir morfologia genital em seus trabalhos. Consequentemente, algumas estruturas ficaram carentes de uma definição mais detalhada, principalmente estruturas mais internas, como o esclerito endofálico, os apódemas endofálicos e a dobra ectofálica. Assim, uma revisão conceitual com algumas modificações pontuais serão propostas, levando em consideração o sistema nome-origem-função de cada estrutura genital.

A interpretação da evolução do complexo fálico em Ensifera segue a proposta de Desutter-Grandcolas (2003) apresentada no Tópico 1.10.1.

No que concerne aos Grylloidea, a autora interpretou a estrutura básica do complexo fálico como sendo formado por uma parte superior, o pseudoepífalo, correspondendo a uma esclerotização e diferenciação do lobo dorsal do anel ectofálico; abaixo, uma invaginação ectofálica bem desenvolvida, fechada e portando dois apódemas (apódemas ectofálicos), conectados por uma parte medial (arco ectofálico) e

responsáveis pela movimentação de algumas estruturas apicais (parâmeros pseudoepifálicos); abaixo do pseudoepífalo e da invaginação pseudoepifálica, uma longa dobra ectofálica e uma cavidade endofálica, sustentada pelo esclerito endofálico e seus apódemas.

Estas regiões apresentam níveis distintos de desenvolvimento e esclerotização, mesmo considerando-se uma mesma estrutura, a qual pode apresentar áreas esclerotizadas e outras membranosas. Esta esclerotização irregular geralmente torna difícil a visualização e interpretação das estruturas fálicas.

Desta forma, o esquema proposto pela autora (Desutter, 1987, 1990), o qual considera o plano básico do complexo fálico de Grylloidea composto por camadas concêntricas deve ser rejeitado, uma vez que regiões importantes, como o pseudoepífalo, não correspondem a uma camada *sensu stricto*, mas a uma esclerotização dorsal do anel ectofálico. As definições de estruturas propostas pela autora, entretanto, serão consideradas.

3.1 Evolução do pseudoepífalo em Phalangopsidae

O pseudoepífalo corresponde a um esclerito largo, achatado e geralmente alongado que cobre a maior parte da superfície dorsal e apresenta diferentes níveis de desenvolvimento. Esta estrutura é considerada uma importante fonte de informação taxonômica devido a sua diversidade morfológica, principalmente em sua porção apical, possibilitando a determinação e comparação de estruturas e regiões específicas do esclerito. Autores prévios como Chopard (1961) e Randell (1964) já destacavam a importância desta estrutura na taxonomia de Grylloidea.

A interpretação da evolução do pseudoepífalo segue a proposta por Desutter-Grandcolas (apresentada no tópico 1.10.2), a qual considera a esclerotização pseudoepifálica essencialmente dorsal e possuindo as seguintes estruturas apicais individualizadas: parâmeros pseudoepifálicos, *lophi* medianos e *lophi* laterais.

A evolução deste esclerito nos Grylloidea, ainda segundo Desutter-Grandcolas, foi acompanhada dos seguintes eventos: desenvolvimento da esclerotização pseudoepifálica sobre as estruturas apicais e, conseqüentemente, o alongamento do esclerito e o aumento de sua assimetria dorsoventral; tendência à individualização dos parâmeros pseudoepifálicos em relação ao restante da esclerotização pseudoepifálica; e

o desenvolvimento dos *rami*, escleritos que delimitam lateral e ventralmente o complexo fálico, estendendo a esclerotização pseudoepifálica dorsal.

Os Phalangopsidae são notáveis por possuírem o esclerito pseudoepifálico complexo e bastante modificado em relação às outras famílias de Grylloidea, com ornamentações e variações estruturais evidentes. As estruturas reconhecidas nesse esclerito são discutidas abaixo.

3.1.1 *Lophi medianos* (Figs. 18A, B; 19 A-E, 21).

Os *lophi medianos* (Desutter, 1990) são reduzidos ou ausentes em Phalangopsidae, sendo a redução uma das principais características da família, resultando na redução da parte apical do esclerito pseudoepifálico e no desenvolvimento lateral do pseudoepífalo. Os *lophi medianos*, quando presentes, são observados na porção médio-apical do esclerito, próximo a base dos parâmeros pseudoepifálicos, geralmente membranosos e reduzidos (Fig. 21);

Figura 18. Complexo fálico de três espécies de Grylloidea em vista dorsal. A, *Anurogryllus* (Gryllidae), adaptado de Desutter 1990); B, *Eneoptera surinamensis* de Geer (1773) (Robillard, 2005), adaptado de Robillard (2005); C, *Guabamima* aff. *lordelloi* de Mello, 1990 (Phalangopsidae, Luzarinae), desenho próprio. Os desenhos não estão em escala. Áreas pontilhadas representam membranas.

Figura 19. Prancha de fotos do complexo fálico de Grylloidea. A, B, complexo fálico de *Eneoptera surinamensis* em vista dorsal (A) e ventral (B); C, parte ventro-apical do complexo fálico de *Brazitrypa paranaenses* de Mello & Dias, 2010; D, complexo fálico de *Gryllus* aff. *argentinus* Saussure, 1874 em vista lateral; E, complexo fálico de *Taroba elephantina* de Mello & Dias, 2010 em vista lateral; F, complexo fálico de *Guabamima* aff. *lordelloi* de Mello & Dias, 2010 em vista lateral. A seta vermelha indica a região do pseudoepifálico onde, segundo Desutter-Grandcolas, ocorre a separação dos escleritos A ou C. A numeração remete aos caracteres formulados no capítulo 2. Escala: 1mm.

3.1.2 *Lophi* laterais e braços pseudoepifálcos (Figs. 18, 19F, 20, 22, 24, 25, 28, 29)

Com a redução dos *lophi* medianos e, eventualmente, da parte mediana do pseudoepífalo, o esclerito pseudoepifálico tornou-se transversal, ou seja, não alongado (em comparação com outras famílias, como Gryllidae e Eneopteridae) e a parte lateral do esclerito pseudoepifálico se destacou. Esta parte é bastante evidente, esclerotizada e, quando livre do restante da esclerotização pseudoepifálica em toda sua extensão (exceto sua base), constitui um par de braços, os braços pseudoepifálcos. Os braços pseudoepifálcos destacam-se como uma das principais regiões do esclerito pseudoepifálico de Phalangopsidae, sobretudo de Luzarinae, podendo ser considerados uma importante fonte de informação taxonômica por apresentarem uma grande diversidade morfológica, portando espinhos, tubérculos, projeções, cerdas, além de variações no ápice, podendo ser pontiagudos, bífidos ou arredondados (Figs. 20, 22).

O desenvolvimento e mobilidade dos braços pseudoepifálcos também são bastante variáveis. No grupo Aracambiae Souza-Dias & Desutter-Grandcolas, 2014, por exemplo, esta estrutura apresenta uma modificação notável: são tubulares, associados às glândulas fálcas localizadas próximas a sua base, móveis e alongados e desempenham um importante papel no comportamento reprodutivo de suas espécies (De Mello, 2007; Souza-Dias & Desutter-Grandcolas, 2014) (Fig. 20 A, B).

Figura 20. Complexo fálco de *Marcgraviella muriciensis* Souza-Dias & Desutter-Grandcolas (2014), em vista dorsal (A) e ventral (B).

Figura 21. Prancha de fotos do complexo fálico de espécies da subfamília Phalangopsinae. A, B, complexo fálico de *Ectecous* sp. (Corupá) em vista dorsal (A) e ventral (B); C, complexo fálico de *Uvaroviella (Holacla) bordoni* (Chopard, 1970) em vista dorsal; D, E, complexo fálico de *Paragrillus* sp. em vista dorsal (D) e ventral (E); F, complexo fálico de uma nova espécie de Strogulomorphini em vista dorsal; G, H, complexo fálico de *Laranda castanea* Desutter-Grandcolas, 1994 em vista dorsal (G) e ventral (H). A numeração remete aos caracteres propostos no capítulo 2. Escala: 1mm.

Figura 22. Prancha de fotos do complexo fálico de espécies do grupo Aracambiae. A, B, complexo fálico de *Cacruzia bahiana* de Mello, 1992 em vista dorsal (A) e ventral (B); C, complexo fálico de *Aracamby* sp. n. (Corupá) em vista dorsal; D, E, complexo fálico de *Aracamby balneatorius* de Mello, 1992 em vista dorsal (D) e ventral (E); F, complexo fálico de *Izecksohniella amore* de Mello, 1992 em vista ventral; G, complexo fálico de *Marliella titai* Mews & Mól, 2009 em vista dorsal; H, complexo fálico de *Aracamby* sp. n. (Corupá) em vista lateral; I, complexo fálico de *Izecksohniella amore* de Mello, 1992 em vista ventral, evidenciando-se a região dos parâmeros pseudoepifálcos. A numeração remete aos caracteres propostos no capítulo 2. Escala: 1mm.

Projeções pseudoepifálicas em Luzarinae

Em Luzarinae os braços pseudoepifálicos atingem sua máxima complexidade, podendo apresentar projeções adicionais associadas. Desutter-Grandcolas (1992, 1993a, b) identificou algumas dessas projeções associadas aos braços pseudoepifálicos e propôs as seguintes subdivisões: esclerito A, esclerito voltado para a parte ventral, mais ou menos desconectado do braço pseudoepifálico por uma descontinuidade da esclerotização e separando-o dos parâmeros pseudoepifálicos; esclerito B, correspondendo à base e a principal parte do braço pseudoepifálico, e frequentemente subdividido em uma parte dorsal, mais interna (esclerito C) e uma parte ventro-lateral (esclerito A); e esclerito C, localizado no lado dorsal do braço pseudoepifálico, ocupando posição dorso-interna, sobre os braços pseudoepifálicos. Segundo a autora, a formação dos braços pseudoepifálicos e a separação em escleritos A, B e C são apomorfias de Luzarinae e a posição destes escleritos é específica para cada grupo de gêneros. A autora identificou estes escleritos em estudos sistemáticos de Amphiacustae Hubbel (subtribo Amphiacustina Hubbel, 1938) (Desutter-Grandcolas, 1993a) e de

Luzarida e gêneros próximos (Desutter-Grandcolas, 1992, 1993).

Figura 23. Esquema proposto por Desutter-Grandcolas (1992) para explicar a distribuição dos escleritos associados em *Luzara* e gêneros próximos. Modificado.

Ao analisar o complexo fállico dos táxons de Luzarinae, percebe-se o desenvolvimento dessas projeções, as quais podem corresponder aos escleritos propostos pela autora. Em vários táxons, sobretudo no grupo Aracambiae (Fig. 22) verifica-se que os braços pseudoepifálicos são formados a partir da mesma projeção pseudoepifálica, a qual também constitui os braços dos demais Luzarinae como *Eidmanacris*, *Endecous*, *Lerneca* Walker, 1869, *Strinatia*, entre outros; este esclerito foi referido por Desutter-Grandcolas (*op. cit.*) como sendo o esclerito B. Entretanto, considerando-se que os braços pseudoepifálicos de Luzarinae sejam homólogos aos *lophi* laterais de outras famílias, como Eneopteridae, recomenda-se referir a esta

projeção lateral como braço pseudoepifálico e não como *esclerito B do braço pseudoepifálico*.

O estudo comparativo do complexo fálico dos táxons analisados neste estudo permitiu a determinação de uma projeção ventral do esclerito pseudoepifálico, visível em diversos gêneros como no grupo Aracambiae (Fig. 22), *Endecous* (Fig. 25), *Lerneca* e gêneros próximos, entre outros, e ausente em *Adenopygus*, *Bambuina*, *Eidmanacris* e nos Phalangopsinae estudados. Considerando a sua posição, esta projeção poderia ser o que Desutter-Grandcolas chama de esclerito A. Entretanto, a definição deste esclerito é, de certa forma, confusa “esclerito voltado para a parte ventral, *mais ou menos* desconectado do braço pseudoepifálico por uma *descontinuidade* da esclerotização e separando-o dos parâmeros pseudoepifálicos”. Embora, a orientação ventral desta projeção assemelha-se a descrição da autora, sua figura mostra este esclerito deslocado para o ápice do braço pseudoepifálico (Fig. 23): gêneros *Acantoluzarida* e *Luzaridella*.

Além disso, na espécie de *Luzarida* analisada neste estudo não foi observada uma separação evidente entre o esclerito principal do braço pseudoepifálico (B) e o esclerito A, ou o C. Recentemente, Gorochoy (2011) e Martins *et al.* (2013) descreveram novos táxons de *Luzara*, *Luzaridella* e gêneros associados. Enquanto Gorochoy (*op. cit.*) não discutiu sobre o desenvolvimento dos escleritos A, B e C (o autor desconsidera essa separação), Martins *et al.* (*op. cit.*) apontaram o esclerito A na parte apical do braço pseudoepifálico e o esclerito B como sendo o esclerito principal do braço pseudoepifálico. Martins *et al.* (*op. cit.*) não comentaram sobre o esclerito C.

De acordo com o presente estudo, essa projeção ventral é associada à parte mediana do pseudoepifálico e não ao braço pseudoepifálico, como proposta por Desutter-Grandcolas. Além disso, considera-se a presença desta projeção apenas quando ela é claramente separada do braço pseudoepifálico e não como uma descontinuidade da esclerotização, uma vez que é difícil considerar que a descontinuidade seja realmente a separação em outro esclerito e não uma diferença de desenvolvimento, ou ainda, uma desclerotização resultante do tratamento da genitália com KOH. Portanto, esta estrutura será considerada como uma projeção pseudoepifálica (e não um esclerito distinto) relativa à parte mediana do pseudoepifálico e não ao braço pseudoepifálico como proposto por Desutter-Grandcolas.

O esclerito C, conforme descrito pela autora, também não foi identificado na quase totalidade dos táxons estudados, sendo sua identificação duvidosa até mesmo para a autora (Desutter-Grandcolas, com. pess.). Assim, considera-se o esclerito A e o

esclerito C de difícil determinação, pois na maioria dos gêneros de Phalangopsidae analisados neste estudo a diferenciação destes escleritos não foi visível, restando dúvidas se são realmente escleritos distintos ou apenas uma diferença na esclerotização do braço pseudoepifálico ou da projeção ventral (Fig. 19F).

Considerando os táxons examinados pela autora, os quais possuem os prováveis três escleritos desenvolvidos, apenas *Amphiacusta* e *Lerneca* foram analisados neste estudo. Estes dois gêneros, como os gêneros *Lernecopsis* e *Microlerneca*, próximos a *Lerneca*, possuem três projeções pseudoepifálicas desenvolvidas (Fig. 24).

Embora Desutter (1990) considere o desenvolvimento destes escleritos uma sinapomorfia de Luzarinae, a separação dos braços pseudoepifálicos em escleritos A, B e C não será considerado como um caráter neste estudo pela dificuldade em se identificar corretamente estas estruturas, comprometendo-se assim o estabelecimento de homologias primárias. Provavelmente, a presença destas três projeções, como em *Lerneca* e gêneros próximos, seja resultado de alterações na morfologia geral do complexo fálico e correspondendo a sinapomorfias para estes clados (Figs 24).

Figura 24. Complexo fálico de *Lernecopsis beto* de Mello, 1995, em vista ventral (A) e *Lerneca* sp. (B).

Figura 25. Prancha de fotos do complexo fálico de espécies de *Endecous*. A, B, complexo fálico de *E. (Endecous) betariensis* de Mello & Pellegatti-Franco, 1998 em vista dorsal (A) e ventral (B); C, complexo fálico de *Endecous* sp. n. (Foz) em vista lateral; D, E, F, complexo fálico de *Endecous (Endecous) alejomesai* Zefa, 2010 em vista dorsal (D), ventral (E) e lateral (F); G, complexo fálico de *E. (Endecous) betariensis* de Mello & Pellegatti-Franco, 1998 em vista lateral. A numeração remete aos caracteres propostos no capítulo 2. Escala: 1mm.

3.1.3 Apódemas pseudoepifálcos e os *rami*

Na porção antero-lateral, próximo à junção pseudoepífalo-*ramus* podem ser formar apódemas pseudoepifálcos. Estes apódemas também podem estar presentes na margem anterior da parte mediana do pseudoepífalo, podendo ser únicos ou pareados (Figura 18C).

Os *rami*, geralmente bastante desenvolvidos e algumas vezes fundidos na região proximal do complexo fálco em outras famílias (Gryllidae – figura 18A, Eneopteridae – figura 19E), geralmente são pouco desenvolvidos e, frequentemente, ausentes em Phalangopsidae (Figs. 20, 21, 22, 24, 25).

3.1.4 Parâmeros pseudoepifálcos

Uma das estruturas mais conspícuas e taxonomicamente relevantes do esclerito pseudoepifálco, pela variação no número, formato, localização e desenvolvimento, são os parâmeros pseudoepifálcos, localizados na parte distal do esclerito.

Os parâmeros pseudoepifálcos (PsP) atingem sua máxima complexidade em Phalangopsidae. Em Gryllidae, Eneopteridae e Podoscirtidae estas estruturas estão localizadas na parte ventro-apical do esclerito pseudoepifálco e são compostos por um par de escleritos esclerotizados (Figura 19B, C).

Em Luzarinae, os parâmeros pseudoepifálcos geralmente estão divididos em duas projeções pareadas: um par de projeções ventrais, conectadas às projeções ectofálcas ventrais, as quais são responsáveis por sua movimentação, e o segundo par dorsal. As duas projeções apresentam diferentes níveis de esclerotização e desenvolvimento.

Por razões práticas, estas estruturas foram divididas em parâmeros pseudoepifálcos 1 (PsP1), correspondendo ao par de projeções ventrais, e parâmeros pseudoepifálcos 2 (PsP2) correspondendo ao par de projeções dorsais (Desutter-Grandcolas, 1993; 1995; de Mello & de Andrade, 2003). A melhor forma de identificar estas duas estruturas é localizar as projeções ectofálcas ventrais, pois o PsP1 está sempre conectado a esta estrutura (Fig. 26) (de Mello & de Andrade, 2003).

O desenvolvimento destas projeções é desigual em diversos gêneros: em *Guabamima* de Mello, 1992 (Figs. 18C, 19F) e *Mellopsis* Mews *et al.*, 2010, além dos gêneros *Aracamby* de Mello, 1992 (Figs. 22C-E) e *Marcgraviella* Souza-Dias & Desutter-Grandcolas, 2014 (Fig. 20A-B), por exemplo, o PsP2 é hiperdesenvolvido em

relação ao PsP1, enquanto que no restante dos gêneros do grupo Aracambiae (*Cacruzia* de Mello, 1992, *Izecksohniella* de Mello, 1992, *Marliella* Mews & Mól, 2009 e *Vanzoliniella* de Mello & Cezar dos Reis, 1994) os PsP2 são mais desenvolvidos e modificados em relação aos PsP1 (Fig. 22). Por outro lado, em alguns gêneros como *Adenopygus* Bolfarini & de Mello, 2012, *Bambuina* de Mello, Horta & Bolfarini, 2013, *Eidmanacris* (Chopard, 1956) e *Strinatia* Chopard, 1970, os parâmeros são igualmente desenvolvidos.

A conexão entre os dois pares de parâmeros pseudoepifálicos é de difícil visualização, podendo ser uma ponte esclerotizada ou membranosa e, às vezes, sendo necessário o desmembramento do complexo fálico. Em alguns táxons como *Aracamby* e *Eidmanacris* os PsP1 e PsP2 são nitidamente separados. Em outros, como *Cacruzia*, *Izecksohniella*, *Marliella* e *Marcgraviella* os PsP1 e PsP2 são amplamente conectados, sendo difícil a identificação do PsP1 e do PsP2. Em outros gêneros ainda, como *Endecous*, os PsP1 e PsP2 fundiram-se em um par de parâmeros médio-apicais (Fig. 23D).

Esta descontinuidade entre as duas estruturas pode levar a conclusão de que sejam estruturas distintas ou, ainda, um par adicional de parâmeros pseudoepifálicos (se considerar que o par ventral (PsP1) seja homólogo aos parâmeros pseudoepifálicos de Gryllidae e Eneopteridae, os quais são ventrais). Entretanto, as duas projeções, dorsais e ventrais, correspondem à uma modificação de uma única estrutura, formada por apenas um par de projeções e ventralmente orientada nos demais táxons de Grylloidea, os parâmeros pseudoepifálicos. Portanto, considera-se os parâmeros pseudoepifálicos homólogos em todas as famílias de Grylloidea, e essa separação dorso-ventral observada em Luzarinae pode ser considerada uma sinapomorfia putativa deste grupo.

Esta mudança no formato, número e localização dos parâmeros pode estar associada a uma especialização em sua função. Os parâmeros pseudoepifálicos tem como função principal atuar como cláspes, sendo responsáveis por segurar ou agarrar a papila copulatória feminina durante a cópula, além de atuar como guia do tubo do espermatóforo na abertura da papila copulatória, atuando na orientação da dobra ectofálica; sua função como cláspes foi reportada por diversos autores, desde Walker (1922).

Os parâmeros pseudoepifálicos apresentam níveis distintos de desenvolvimento e esclerotização, podendo ser hiperdesenvolvidos como em *Guabamima* (Figs. 18C, 19F) e *Mellopsis* (PsP2), além de fortemente esclerotizados como em *Aracamby* (PsP2)

(Figs. 22C-E) e *Ottedana* de Mello & de Andrade, 2003 (PsP1 e PsP2). Esta variação no desenvolvimento e na esclerotização provavelmente está associada com a sua função de clássper.

Esse desenvolvimento desigual levou a uma grande variação morfológica nos parâmeros, conforme descrito acima. Porém, em alguns gêneros, os parâmeros modificaram-se em estruturas conspícuas bastante interessantes, devido a sua configuração. No grupo Aracambiae, grupo de gêneros com glândulas fállicas e braços pseudoepifállicos tubulares, os parâmeros desenvolveram abas, espinhos e áreas membranosas, provavelmente infláveis (Figs. 20, 22A, B, G) (de Mello, 2003; de Mello, 2007; Souza-Dias & Desutter-Grandcolas, 2014). Provavelmente estas estruturas modificaram-se por pressão de seleção sexual, desempenhando função importante no comportamento reprodutivo destes táxons, os quais ainda não foram totalmente investigados (de Mello, 2007).

Para mais informações sobre os parâmeros pseudoepifállicos em gêneros de Luzarinae, seu formato e funções, ver de Mello & de Andrade (2003), de Mello (2007) e Souza-Dias & Desutter-Grandcolas (2014, 2015 subm.).

Figura 26. Invaginação ectofálica em vista ventral. Conexão do PsP1 com a invaginação ectofálica em um novo gênero amazônico de Luzarinae. Neste gênero, a conexão é membranosa.

3.2 Evolução da invaginação ectofálica em *Phalangopsidae*

A invaginação ectofálica foi referida como ectofalo por Desutter (1987, 1990) e adotado tanto pela autora quanto pelos pesquisadores subsequentes que utilizaram sua terminologia. Entretanto, de acordo com sua última proposta (Desutter-Grandcolas, 2003) a qual considera o complexo fálco de Grylloidea derivado de uma modificação no anel ectofálico ou ectofalo (*sensu* Snodgrass, 1937), o termo ectofalo como sendo a região intermediária do complexo fálco deve ser modificado para invaginação ectofálica, evitando-se ambiguidades. O prefixo ecto-, de origem grega, refere-se a algo externo ou exterior, o que não se aplica neste caso; dessa forma, a denominação invaginação ectofálica é mais adequada.

Segundo Desutter (1987, 1990), a invaginação ectofálica dos Grylloidea, de modo geral, é composta por dois subconjuntos simétricos, um dorsal e um ventral, incluindo cada duas valvas laterais e um lobo mediano, os quais podem ser distinguidos da seguinte forma: o lobo mediano dorsal correspondendo a dobra ectofálica, as valvas dorsais e as valvas ventrais. A invaginação ectofálica é fechada sobre si mesma, semi-circular e termina em um par de apódemas laterais.

Esta região genital encontra-se diversamente modificada nas famílias de Grylloidea, apresentando alterações morfológicas associadas à presença, ausência ou desenvolvimento de estruturas. De modo geral, a interpretação desta invaginação também segue a proposta de Desutter-Grandcolas, porém, com algumas alterações pontuais.

Dentre os Grylloidea, a invaginação ectofálica atinge sua máxima complexidade em Phalangopsidae, onde geralmente é bem esclerotizada. Nesta família, ela geralmente apresenta as estruturas descritas abaixo (Fig. 27).

3.2.1 Apódemas ectofálicos ventrais (Figs. 20 – 27)

Par de apódemas proximais, os quais servem como superfície para inserção de musculatura e responsável pela movimentação do restante das estruturas ectofálicas, bem como dos parâmeros pseudoepifálicos. Estes apódemas, em Phalangopsidae, geralmente são conspícuos e bem desenvolvidos.

3.2.2 Arco ectofálico (Figs. 20 – 27)

Esclerotização da camada ectofálica, geralmente visível dorsalmente, formando uma ponte mediana a qual conecta o par de apódemas ventrais e de onde partem as projeções ectofálicas distais.

3.2.3 Projeções ectofálicas dorsais (Figs. 20 – 27)

Estas projeções foram denominadas “apódemas laterais dorsais” por Desutter (1990). Segundo a autora, estas projeções raramente são desenvolvidas em Grylloidea e não estão presentes nos Phalangopsidae.

Entretanto, estas estruturas são observadas em vários táxons de Phalangopsidae, como *Endecous*, *Eidmanacris* e *Endophallusia* de Mello, 1990 e podem, eventualmente, projetarem-se dorsalmente ao esclerito pseudoepifálico, como observado em *Endecous*. Devido a localização dorso-medial destas projeções, sugere-se a adequação do termo “apódemas laterais dorsais” para projeções ectofálicas dorsais.

Figura 27. Invaginação ectofálica de *Endecous* (*Endecous*) *alejomesai*. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral. O complexo fálico completo aparece nas figuras 25 D, E, F. Áreas pontilhadas correspondem à regiões membranosas.

3.2.4 Projeções ectofálicas ventrais (Figs. 20 – 27)

Estas projeções foram denominadas “apódemas laterais ventrais” por Desutter-Grandcolas e pelo motivo supracitado sugere-se a adequação do termo. Estas projeções são facilmente observáveis por sempre estarem associadas aos parâmeros pseudoepifálicos ventrais (ou os PsP1 em Luzarinae), as quais são responsáveis por sua movimentação e, segundo a autora, estão presentes na maioria dos Grylloidea (Fig).

3.2.5 Dobra ectofálica (Figs. 20 – 27)

Segundo Desutter (1987, 1990), a dobra ectofálica corresponde ao lobo mediano dorsal. É uma estrutura bem desenvolvida e altamente variável nos Grylloidea, e a estrutura que mais recebeu definições pelos especialistas, sendo denominada estilete (Chopard, 1961), *virga* (Randell, 1964), *guiding rod* (Alexander & Otte, 1967; Gorochoy, 1995, 2002) ou *rachis* (Gorochoy, 2013).

Em Phalangopsidae, esta estrutura apresenta-se como um lobo médio-apical, geralmente localizado próximo aos parâmeros pseudoepifálicos, e com diferentes níveis de esclerotização e desenvolvimento. A dobra ectofálica pode ser membranosa, esclerotizada, semi-esclerotizada, alongada, ou ainda, ausente ou não diferenciada.

Embora Gorochoy (2013) não considere a dobra ectofálica uma estrutura originada da invaginação ectofálica, sua definição para esta estrutura é bem elaborada. Assim, com algumas pequenas adaptações de sua descrição original (Tópico 1.2.9.2) a dobra ectofálica é definida como sendo um processo membranoso ou esclerotizado, não pareado, posteriormente ou anteriormente direcionado, e adaptado para inserção do tubo do espermatóforo no ducto espermatecal da fêmea, embora possa atuar na fixação do complexo fálico na câmara genital feminina (provavelmente isto ocorra em *Ectecous*).

Assim, considerando sua posição em relação às demais estruturas fálicas, sua complexidade, desenvolvimento e esclerotização irregulares, a identificação e descrição desta estrutura é relativamente difícil. Consequentemente, equívocos e identificações errôneas em trabalhos taxonômicos são comuns, evidenciando-se a dificuldade em se identificar corretamente esta estrutura. Uma das razões para estes equívocos pode ser a falta de discussão sobre esta estrutura após a formulação do sistema terminológico de Desutter (1987 1990). Esta estrutura foi apontada em descrições taxonômicas e citada em sua reinterpretação da evolução do complexo fálico (Desutter-Grandcolas, 2003), porém sem definições aprofundadas. Robillard & Desutter-Grandcolas (2004) propuseram, pela primeira vez, caracteres genitais baseados nesta estrutura.

A dobra ectofálica destaca-se como uma importante estrutura genital, desempenhando um importante papel na cópula dos grilos ao auxiliar na inserção do tubo do espermatóforo na genitália feminina, atuando de forma a guiar o tubo e/ou garantir a fixação do tubo na abertura da espermateca (Fig. 27 B, C). Desta forma, a dobra ectofálica está relacionada às estruturas endofálicas, geralmente constituindo uma

estrutura adjacente e complementar a estas estruturas, principalmente o esclerito endofálico.

Em alguns táxons de Luzarinae a dobra ectofálica não é visível, como em *Aracamby*, *Izecksohniella* e *Lerneca* (Figs. 22C-H, 24). Apesar do aparente desaparecimento, pode-se considerar que a dobra ectofálica esteja presente em todos os Phalangopsidae, porém, nestes gêneros, reduzida a uma pequena membrana. Uma vez que a morfologia genital destes gêneros é distinta dos demais falangopsídeos devido ao desenvolvimento de braços tubulares (*Aracamby* e *Izecksohniella*) ou o desenvolvimento de projeções pseudoepifálicas independentes (*Lerneca*), esta redução é plausível. Em todos os Phalangopsinae, entretanto, a dobra ectofálica é desenvolvida.

Em *Ectecous*, ela desenvolveu-se como uma grande estrutura alongada, bífida e pontiaguda, como um estilete. Esta condição é reportada, até o momento, apenas para este gênero (Figs. 21A, B).

Com relação ao seu desenvolvimento, a dobra ectofálica pode apresentar-se como um lobo totalmente membranoso e alongado como em *Eidmanacris*; uma ponte membranosa entre o esclerito endofálico e o seu ápice, atuando como uma continuação membranosa da esclerotização endofálica como em *Endecous*; ou desenvolvendo um esclerito distinto relacionado ao endofalo como em diversos táxons de Phalangopsidae; este esclerito também ocorre em outras famílias como Eneopteridae.

No capítulo 2, são apresentadas mais discussões a respeito da dobra ectofálica, seus caracteres e estados (caracteres 119-127).

Figura 28. Complexo fálico de *Eidmanacris* e *Endophallusia*. A, complexo fálico de *Endophallusia endophallica* de Mello, 1990 em vista lateral; B, complexo fálico de *Eidmanacris alboannulata* Piza, 1960 em vista dorsal; C, região apical do complexo fálico de *Eidmanacris meridionalis* Desutter-Grandcolas, 1995; D, região mediana do complexo fálico de *Endophallusia endophallica* em vista ventral.

Figura 29. Complexo fálico de *Pizacris* n. gen. e *Guabamima*. A, complexo fálico de *Pizacris* n. gen. Souza-Dias & Desutter-Grandcolas (subm.) em vista dorsal; B, complexo fálico de *Guabamima* aff. *lordelloi* em vista dorsal.

3.3 Evolução do endofalo em *Phalangopsidae*

A camada mais interna do complexo fálco é a camada endofálica ou endofalo. Esta camada, por apresentar uma ampla variação estrutural e em seu desenvolvimento, é a de mais difícil interpretação entre os Grylloidea e principal motivo de divergências e discussões entre pesquisadores.

O endofalo só foi considerado uma camada genital distinta por Desutter-Grandcolas (1987, 1990, 2003). Historicamente, devido a sua posição dentro do complexo fálco e sua função, por estar intimamente relacionado com o espermatóforo, o endofalo (e suas estruturas) foi referido como o molde da placa de anexação do espermatóforo (*mold of spermatophore attachment plate*) por Alexander & Otte (1967) e Gorochov (1995a,b, 2002) (Tabela 3).

Segundo Desutter-Grandcolas (1987, 1990, 2003), a diferenciação do endofalo é característica de Grylloidea e dois eventos evolutivos foram importantes para o desenvolvimento desta camada: a formação de um esclerito e um apódema sobre a membrana endofálica dorsal e o desenvolvimento de uma cavidade endofálica.

A autora destaca a importância do esclerito e do apódema endofálicos, os quais proporcionam caracteres importantes para a separação de linhagens supragenéricas, uma vez que estas estruturas aparecem distintamente desenvolvidas em Grylloidea. Assim, ela reconhece três padrões estruturais: em *Phalangopsidae*, em *Podoscirtidae* e *Trigonidiidae* e outro em *Eneopteridae* e *Gryllidae* (Tópico 1.10.2).

Em *Phalangopsidae* o esclerito endofálico estende-se entre o gonóporo e o ápice da dobra ectofálica e, em sua máxima complexidade, apresenta uma crista médio-dorsal longitudinal e uma lamela basal (Desutter, 1987, 1990). Entretanto, após seus estudos iniciais, a autora não voltou a discutir a morfologia do endofalo. Consequentemente, assim como verificado com a dobra ectofálica, as estruturas endofálicas foram negligenciadas ou identificadas erroneamente em diversos trabalhos taxonômicos.

Gorochov, por outro lado, embora não reconheça o endofalo como uma camada genital distinta, definiu os termos *formula* como sendo o equivalente ao esclerito endofálico e *semitubus*, como sendo um sulco esclerotizado ou membranoso entre a *rachis* (dobra ectofálica *sensu* Desutter-Grandcolas) e a *formula* (Gorochov, 2013) (ver Tópico 1.9.2 e a Tabela 3).

Para a interpretação da camada endofálica de *Phalangopsidae*, sugere-se algumas modificações pontuais a partir do plano básico proposto por Desutter-Grandcolas, as

quais se justificam em virtude da necessidade de identificar e caracterizar as estruturas endofálicas, embasando estudos taxonômicos e possibilitando a identificação de homologias primárias.

Em Phalangopsidae, a camada endofálica apresenta diferentes níveis de desenvolvimento estrutural e esclerotização, embora geralmente seja evidente e esclerotizada e desenvolvida a partir do gonóporo até a dobra ectofálica. Comparativamente à outras famílias, sobretudo Gryllidae e Eneopteridae, o endofalo de Phalangopsidae pode ser considerado menos complexo, uma vez que suas estruturas geralmente são esclerotizadas, sendo, portanto, de fácil visualização, e a cavidade endofálica esteja ausente na maioria dos táxons desta família.

O endofalo é a camada mais intimamente ligada ao espermatóforo; mais precisamente, constitui o local onde a placa de anexação do espermatóforo conecta-se ao complexo fálico e posiciona seu tubo. Sendo assim, suas estruturas devem ser interpretadas em conjunto, de acordo com a sua função em relação ao espermatóforo.

Em Phalangopsidae são reconhecidas duas estruturas endofálicas, o esclerito e o apódema endofálico, o qual pode ser único ou pareado (Figs. 25 B, D, E; 26; 27, 28 B, 29). O esclerito endofálico corresponde ao que Gorochoff denominou *formula*, e o que autores prévios consideraram como o molde da placa de anexação do espermatóforo (*mold of attachment plate*), ou seja, o local onde a placa de anexação do espermatóforo acopla-se ao complexo fálico. Este esclerito também apresenta diferentes níveis de desenvolvimento, podendo ser bastante reduzido, ou indiferenciado, em alguns táxons como *Guabamima* e *Mellopsis doucasae* Mews & Sperber, 2010 (e em outras famílias, como Podoscirtidae).

O esclerito endofálico, quando presente, apresenta duas estruturas: projeções médio-posteriores e projeções latero-posteriores (Fig. 28B). Estas projeções foram propostas como caracteres por Robillard & Desutter-Grandcolas (2004).

Em *Eidmanacris* e *Endophallusia* as projeções médio-posteriores são muito desenvolvidas, tornando o esclerito endofálico mais alongado que o complexo fálico; em *Endophallusia endophallica*, o esclerito endofálico e a dobra ectofálica são hiperdesenvolvidos, ou seja, duas vezes maiores em extensão que o complexo fálico (Figs. 28A, B). Nestes táxons, a alteração no comprimento do esclerito pode estar relacionada a uma modificação na estrutura e/ou posicionamento do espermatóforo e, consequentemente, no processo de cópula (transferência de esperma).

As projeções látero-posteriores são observadas em táxons como *Aracamby*, *Izecksohniella* e *Eidmanacris*, entre outras; compreendem um par de projeções laterais direcionadas posteriormente, ou seja, à dobra ectofálica.

Com relação ao formato, foram reconhecidos três padrões morfológicos nos grupos examinados neste estudo: um esclerito distinto, curto e plano, presente em *Anurogryllus* (Gryllidae) e *Eneoptera surinamensis* (Eneopteridae), bem como em *Aracamby*, *Amphiacusta*, *Eidmanacris*, entre outros (Figs. 19 B, 22 C-E); um esclerito alongado, presente em *Tafalisca paranaensis* (Eneopteridae) (Fig. 19C), *Uvaroviella* (*Holacula*) *bordoni* e *Phalangopsis*; e um esclerito distinto, escavado, com um sulco mediano, observável em vista ventral (assemelhando-se a uma canaleta) e com o fundo formando uma crista visível dorsalmente (Figs. 25 D, E).

O termo crista médio-dorsal proposto por Desutter (1987, 1990) e Desutter-Grandcolas (1993a) (Tópico 1.10.2) provavelmente tenha sido observado neste padrão morfológico supracitado; a autora também utilizou o termo crista endofálica (Desutter-Grandcolas, 1993b). Nestes trabalhos, entretanto, a autora relacionou a crista médio-dorsal a uma modificação do apódema endofálico e não a uma modificação no esclerito endofálico, como é proposto neste estudo. Recentemente, Robillard & Desutter-Grandcolas (2004) utilizaram o termo crista endofálica para uma estrutura do endofalo, a qual parece corresponder ao termo crista médio-dorsal; este termo foi utilizado como caráter da filogenia de Eneopterinae (Robillard & Desutter-Grandcolas, *op. cit.*).

Figura 30. Complexo fálco de *Bambuina bambi* de Mello *et al.*, 2013. A, vista ventral; B, esclerito endofálico em vista lateral.

A crista médio-dorsal, portanto, é considerada aqui como o fundo do esclerito endofálico (visível dorsalmente), quando este apresenta um grande sulco mediano, visível ventralmente. Provavelmente a modificação do esclerito em um esclerito sulcado, esteja associada à conexão da placa de anexação do espermatóforo e o posicionamento de seu tubo, atuando como meio de suporte e orientação para a inserção do tubo na spermateca. Este tipo de esclerito está presente em diversos falangopsídeos como *Adenopygus heikoi* Bolfarini & de Mello, 2012, *Bambuina bambui* de Mello *et al.*, 2013, *Endecous*, *Laranda* Walker, 1869 (Fig. 21 H), *Ottedana cercalis* de Mello & de Andrade, 2003, entre outros.

Na maioria dos táxons analisados neste estudo, o esclerito endofálico comporta apódemas endofálicos, definidos como estruturas proximais, os quais podem ser únicos ou pareados. Em *Bambuina bambui*, *Endecous* (Figs. 25 D, E), *Ottedana cercalis* e *Uvaroviella (Holacra) bordoni* uma pequena crista dorsal associada a este apódema é visível; esta estrutura, entretanto, não corresponde a crista médio-dorsal discutida no parágrafo anterior. Em outros táxons, como *Eidmanacris* (Fig. 28 B), o apódema é único e comprimido lateralmente.

Eventualmente o esclerito não é diferenciado e somente os seus apódemas são desenvolvidos, como ocorre em *Guabamima* (Fig. 28B) e *Mellopsis doucasae*. No gênero *Ectecous*, os apódemas são hiperdesenvolvidos e sua modificação provavelmente está associada a uma modificação geral da estrutura genital, principalmente no endofalo e na dobra ectofálica, que se apresenta como uma grande estrutura pontiaguda esclerotizada (Figs. 21 A, B).

Quanto a função, os apódemas, por permitirem musculatura associada, dão suporte a anexação da placa de anexação do espermatóforo na genitália masculina.

Considerando o endofalo a camada genital mais complexa, em virtude da grande variação de desenvolvimento e de esclerotização de suas estruturas entre as famílias de Grylloidea, ressalta-se a necessidade de um amplo estudo de morfologia genital comparada, abrangendo todas as linhagens superiores da superfamília.

Conclusão

A partir dos resultados deste estudo, as seguintes correções terminológicas são propostas:

- Considera-se o esclerito pseudoepifálico altamente complexo em Luzarinae, com desenvolvimento (e redução) de projeções, além da ornamentação nos braços, como espinhos. Os escleritos A, B e C, do braço pseudoepifálico, conforme descrito por Desutter (1990) não foram identificados neste estudo;
- Destaca-se a complexidade do pseudoepífalo em determinados gêneros, sobretudo os que apresentam projeções adicionais (além do pseudoepífalo), como em *Endecous*, *Lerneca*, *Lernecopsis*, entre outros;
- Determinou-se uma segunda projeção pseudoepifálica, ventral e interna, desenvolvida em alguns gêneros, como *Lerneca* e gêneros próximos. Essas projeções são consideradas como sinapomorfias putativas do grupo;
- Recomenda-se a substituição do termo ectofalo por invaginação ectofálica;
- O estudo da invaginação ectofálica deve compreender a análise de suas cinco partes: apódemas ectofálicos ventrais, arco ectofálico, projeções ectofálicas ventrais, projeções ectofálicas dorsais e dobra ectofálica;
- Destaca-se a dobra ectofálica como uma importante estrutura genital, a qual fornece informações importantes para estudos sistemáticos;
- A análise do esclerito endofálico e de suas projeções, medial e laterais, deve ser levada em consideração em estudos sistemáticos;
- A descrição do endofalo deve considerar a relação da crista médio-dorsal com o esclerito endofálico e não com o apódema endofálico;

Este estudo não teve como objetivo analisar a evolução do complexo fálico ou discutir aspectos morfológicos das estruturas genitais de todas as linhagens de Grylloidea. Para isso seria necessário um estudo comparativo e descritivo amplo, analisando-se grandes séries de terminálias e genitálias masculinas da maior parte (ou de todas) as linhagens supragenéricas da superfamília, incluindo táxons de outras regiões biogeográficas. Por incluir apenas linhagens supragenéricas de Phalangopsidae neotropicais, com ênfase nos Luzarinae, considerando que sua maior diversidade ocorra neste continente, discutiu-se apenas a morfologia do complexo fálico desta família.

Entretanto, embora não contemple todas as linhagens de Grylloidea, espera-se que as conclusões apresentadas neste tópico, fundamentadas principalmente nos estudos prévios de Desutter-Grandcolas, possam ser aplicadas as outras famílias, permitindo a identificação de homologias primárias e fundamentando análises filogenéticas baseadas em caracteres morfológicos.

Referências Bibliográficas

- Alexander, R. D. & Otte, D. 1967. *The evolution of genitalia and mating behavior in crickets (Gryllidae) and other Orthoptera*. Misc. publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 133, 62pp.
- Ander, K. 1939. Vergleichend-Anatomische und Phylogenetische Studien uber die Ensifera (Saltatoria). *Opuscula Entomologica, Supplementum*, 2 Lund, 306pp.
- Bolfarini, M. P.; de Mello, F. A. G. 2012. *Adenopygus*: a new genus and two new species of Luzarinae cricket of Brazilian Atlantic Forest. *Zootaxa*, 3303: 37-49.
- Chopard, L. 1917. Notes preliminaries sur la conformation de l'extrémité abdominale des Orthoptères. *Arch. Zool. Exp. Paris*, 56: 105-112.
- Chopard, L. 1918. Note preliminaire sur la conformation de l'organe copulateur des Orthoptères. *Bulletin de la Societe Zoologique de France*, 43: 59-67.
- Chopard, L. 1920. *Recherches sur la conformation et la développement des derniers segments abdominaux chez les orthoptères*. Thèse de la Faculté des Sciences de Paris, Rennes 10, 112pp.
- Chopard, L. 1949. *Ordre des Orthoptères*. In: Grassé, P.P. *Traité de Zoologie*, Paris 9: 617-722.
- Cholard, L. 1956. Some crickets from South America. *Proceedings of the United States National Museum*, 106 (3366):241-293.
- Chopard, L. 1961. Les divisions du genre *Gryllus* basées sur l'étude de l'appareil copulateur (Orth. Gryllidae). *Eos, Madr.* 37: 267-287.
- Chopard, L. 1970. Description des Gryllides cavernicoles nouveaux. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 75: 117-123.
- De Mello, F.A.G. (1990) A new genus of phalangopsid crickets from South America (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). *Revista de Agricultura*, 65 (2), 145–150.
- De Mello, F.A.G. (1992a) *Aracamby*, *Cacruzia* and *Izecksohniella*: Three new Genera of Phalangopsid Crickets from the Brazilian Coastal Forests (Orthoptera: Grylloidea). *Journal of Orthoptera Research*, 1, 50–58.
- De Mello, F.A.G. (1992b) A new genus of long-legged crickets from the forests of eastern Brazil (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). *Revista de Agricultura*, 67 (2), 125–131.

- De Mello, F. A. G. 1995. *Microlerneca* and *Lernecopsis*: two new brazilian genera of phalangopsid crickets related to *Lerneca* Walker, 1869 (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae). *Revta. Bras. Ent.*, 39(3): 641-646.
- De Mello, F. A. G. & de Andrade, M. A. B. S. 2003. *Ottedana cercalis*: a new genus and species of phalangopsid cricket from the Mantiqueira Range of southeastern Brazil (Orthoptera: Grylloidea). *Journal of Orthoptera Research*, 12 (2): 141-148.
- De Mello, F. A. G. 2007. Female monopolization and paternity assurance in South American crickets (Orthoptera: Grylloidea): mating plugs, extra claspers and forced copulation. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 47 (20): 245-257.
- De Mello, F. A. G.; Horta, L. S.; Bolfarini, M. P. 2013. *Bambuina bambui*: a new genus and species of cave cricket from Brazil (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae: Luzarinae). *Zootaxa*, 3599 (1): 87-93.
- Desutter, L. 1987. Structure et évolution du complexe plallique des Gryllidea (Orthoptères) et classification des genres Néotropicaux de Grylloidea. Première partie. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 23(3): 213-239.
- Desutter, L. 1988. Structure et évolution du complexe plallique des Gryllidea (Orthoptères) et classification des genres Néotropicaux de Grylloidea. Deuxième partie. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 24(3): 343-373.
- Desutter, L. 1990. *Etude phylogénétique, biogéographique et écologique dès Gryllidea Neotropicaux (Insectes, Orthoptères)*. Paris, 1990. Tese (Doutorado). Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, Paris, 347pp.
- Desutter-Grandcolas, L. 1992. Les Phalangopsidae de Guyane française (Orthoptères, Grylloidea): systématique, éléments de phylogénie et de biologie. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 4e. sér., section A, 1: 93-177.
- Desutter-Grandcolas, L. 1993a. The cricket fauna of Chiapanecan Caves (Mexico): systematics, phylogeny and the evolution of troglobitic life (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsinae, Luzarinae). *International Journal of Speleology*, 22:1-82.
- Desutter-Grandcolas, L. 1993b. *Luzarida* Hebard, 1928 et genres affines: genres nouveaux , phylogénie et scénarios (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae, Luzarinae). *Revue française d'Entomologie (N.S.)*, 15(4): 169-182.

- Desutter-Grandcolas, L. 2003. Phylogeny and evolution of acoustic communication in extant Ensifera (Insecta, Orthoptera). *Zoologica Scripta*, 32: 525-561.
- Eades, D. C.; Otte, D.; Cigliano, M. M.; Braun, H. 2013. Orthoptera Species File Online. Version 5.0/5.0. Disponível em: <http://Orthoptera.SpeciesFile.org>. Acessado em 15 de dezembro de 2014.
- Gorochov, A. V. 1984. A contribution to the taxonomy of modern Grylloidea (Orthoptera) with a description of new taxa. *Zoologicheskii Zhurnal*, 63(11): 1641-1651.
- Gorochov, A. V. 1986. System and morphological evolution of crickets from the family Gryllidae (Orthoptera) with description of new taxa. Communication 1. *Zoologicheskii Zhurnal*, (65) 4: 516-527.
- Gorochov, A. V. 1986. System and morphological evolution of crickets from the family Gryllidae (Orthoptera) with description of new taxa. Communication 2. *Zoologicheskii Zhurnal*, (65) 6: 851-858.
- Gorochov, A. V. 1995a. *System and evolution of the suborder Ensifera (Orthoptera) – Part 1*. Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, 224 pp..
- Gorochov, A. V. 1995b. *System and evolution of the suborder Ensifera (Orthoptera) – Part 2*. Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, 212 pp..
- Gorochov, A. V. 2002. Taxonomy of Podoscirtinae (Orthoptera: Gryllidae). Part 1: the male genitalia and Indo-Malayan Podoscirtini. *Zoosyst. Rossica*, 10(2): 303-350.
- Gorochov, A. V. 2011. New and little know crickets of the subfamily Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae): 6. Neotropical taxa of the tribes Phalangopsini and Paragryllini. *Entomological Review*, 91(4): 674-687.
- Gorochov, A. V. 2014. Classification of the Phalangopsinae subfamily group, and new taxa from the subfamilies Phalangopsinae and Phaloriinae. *Zoosystematica Rossica*, 23 (1): 7-88.
- Martins, L. P.; Silva, L. G.; Henriques, A. L.; Zefa, E. 2013. First record of the genera *Luzarida* Hebard, 1928 and *Luzaridella* Desutter-Grandcolas, 1992 (Orthoptera, Gryllidae, Phalangopsinae) from Brazil, including a new species and description of the female of *Luzarida lata* Gorochov, 2011. *Zootaxa*, 3609: 421-4230.

- Mesa, A.; Garcia-Novo, P. 1997. *Endecous onthophagous*: a new combination. Phallic sclerites and karyology of the species (Orthoptera: Grylloidea). *Journal of Orthoptera Research*, 6: 117-120.
- Mesa, A.; Sperber, C. F.; Garcia, P. C. 1998. Two new species of the cricket genus *Eidmanacris* and a new combination name for a third species (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae). *Transactions of the America Entomological Society*, 124(1): 43-60.
- Mesa, A.; Garcia, P. C.; Zefa, E. 1999a. *Strinatia brevipennis* Chopard, 1970 and *S. teresopolis* n. sp.: Description of new species and comparative study of their chromosomes and male and female genital sclerite (Grylloidea, Phalangopsidae). *Journal of Orthoptera Research*, 8: 73-81.
- Mesa, A.; Ribas, C. C.; Garcia, P. C. 1999b. *Phoremia nigrofasciata* and *P. circumcicta*: two new species of the cricket subfamily Nemobiinae (Orthoptera, Grylloidea, Trigonidiidae). *Journal of Orthoptera Research*, 8: 59-64.
- Mesa, A. & Garcia-Novo, P. 2001. *Neometrypus badius* a new species of cricket with a unusual sex determining mechanism (Grylloidea, Eneopteridae, Tafaliscinae, Neometrypini). *Journal of Orthoptera Research*, 10(1): 81-87.
- Mews, C. M.; Mól, A. P.; Sperber, C. F. 2009. Crickets with phallic glands: two new genera and one new species of Brazilian Luzarinae (Grylloidea: Phalangopsidae). *Zootaxa*, 2292: 34-48.
- Mews, C. M.; Szinwelski, N.; Sperber, C. F. 2010. A new genus and new species of Brazilian Luzarinae crickets (Grylloidea: Phalangopsidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 45 (3): 159-174.
- Randell, R. L. 1964. The male genitalia in Gryllinae (Orthoptera: Gryllidae) and a tribal revision. *The Canadian Entomologist*, 96: 1565-1607.
- Roberts, H. R. 1941. A comparative study of the subfamilies of the Acrididae primarily on the basis of their phallic structures. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 93:201-246.
- Robillard, T. & Desutter-Grandcolas, L. 2004. Phylogeny and the modalities of acoustic communication in extant Eneopterinae (Insecta, Orthoptera, Grylloidea, Eneopteridae). *Cladistics*, 20: 271-293.
- Snodgrass, R. E. 1937. The male genitalia of orthopteroid insects. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 96(5):1-107.

- Souza-Dias, P. G. B. & Desutter-Grandcolas, L. 2014. A new genus and two new species of Luzarinae cricket from the Atlantic Forest of Northeast Brazil (Orthoptera, Grylloidea). *Zootaxa*, 3872(5): 498-512.
- Walker, E. M. 1922. The terminal structures of Orthopteroid insects: A phylogenetic study (Part II). *Ann. ent. Soc. Amer.*, 15: 1-76.
- Walker, F. 1869. *Catalogue of the specimens of Dermaptera Saltatoria, and supplement to the Blattariae, in the collections of the British Museum*. British Museum, Londres, 224pp.
- Zefa, E.; Mesa, A. & Martins, L. P. 2010. New Brazilian species of *Endecous* Saussure, 1878: phallic sclerites, calling song and tegmen morphometry (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsinae). *Entomological Science*, 13: 150-155;

Capítulo 2

Análise cladística de Phalangopsidae, com ênfase em Luzarinae

*Prefiro as máquinas que servem para não funcionar: quando cheias
de areia de formiga e musgo – elas podem um dia milagrar de flores.*

(Os objetos sem função tem muito apego pelo abandono.)

*Também as latrinas desprezadas que servem para ter grilos dentro –
elas podem um dia milagrar violetas*

(Eu sou beato em violetas.)

*Todas as coisas apropriadas ao abandono me religam a Deus.
Senhor, eu tenho orgulho do imprestável!*

(O abandono me protege.)

Manoel de Barros (1916 – 2014)

1. Introdução

1.1 Histórico taxonômico de Grylloidea

As atuais 6.045 espécies nominais (5.564 consideradas válidas) e 339 subespécies de Grylloidea estão distribuídas em 914 gêneros, dos quais se estima que 11% ocorram na América do Sul (Otte, 1994a; Eades *et al.*, 2014).

O histórico taxonômico do grupo é complexo. Consequentemente, ainda não há consenso entre os taxonomistas quanto ao número de famílias contidas em Grylloidea e diversas propostas, por diversos autores, foram apresentadas e discutidas.

Linnaeus foi o primeiro a descrever cientificamente um ortóptero, na décima edição de sua grande obra, “*Systema Naturae*”. Nesta, na página 425, ele descreveu *Gryllus*, onde incluiu todos os ortópteros descritos por ele (grilos, gafanhotos e esperanças); os Grylloidea *sensu stricto* foram agrupados por Linnaeus em *Acheta*.

Após, a primeira menção aos atuais Gryllidae e Grylloidea é *Grylloides*, de Laicharting (1781). O termo Gryllidae, como família, aparece no catálogo “*Catalogue of the Specimens of Dermaptera Saltatoria in the Collection of the British Museum – Part V*”, de Walker (1871, p. 98).

O suíço Henri de Saussure, no fim do século XIX, publicou o primeiro grande estudo taxonômico e morfológico dos Grylloidea, o “*Mélanges Orthoptérologiques*”, dividido em duas partes, parte 1 (1876-1877) e parte 2 (1877-1878). Este é considerado o primeiro catálogo publicado para a então família Gryllides. Nele, Saussure considerou Gryllides subdividida nas tribos Gryllotalpiens, Grylliens, Oecanthiens, Énéoptériens, Myrmecophiliens e Trigonidiniens. Estas obras também são umas das primeiras a apresentarem pranchas morfológicas com ilustrações bem detalhadas, incluindo ilustrações do ovipositor e da terminália masculina.

Após, Brunner Von Wattenwyl considerou a família Gryllodea subdividida em diversas tribos como Gryllidae, Gryllotalpidae, Eneopteridae e Myrmecophilidae (Brunner Von Wattenwyl, 1893).

No início do século XX, Kirby publicou o que pode ser considerado o segundo catálogo taxonômico para Orthoptera, “*A Synonymic Catalogue of Orthoptera*”, o qual foi dividido em três volumes. O segundo volume (Kirby, 1906) abrange as famílias Achetidae (grilos) e Phasgonuridae (esperanças e wetas). Kirby classificou a família

Achetidae subdividida nas subfamílias Curtillinae, Gryllinae, Oecanthinae, Myrmecophilinae, Trigonidiinae e Eneopterinae.

O primeiro grande catálogo global proposto para Grylloidea foi publicado décadas mais tarde, o “*Orthopterorum Catalogus*” (1967, 1968), do entomólogo francês Lucien Chopard, um dos maiores especialistas do grupo. Nele o autor considerou a família Gryllidae subdividida nas seguintes subfamílias: Gryllinae (Gymnogryllini, Gryllini, Gryllomorphini, Nemobiini); Mogoplistinae (Bothriophylacini, Mogoplistini); Myrmecophilinae; Scleropterinae; Cachoplistinae; Pteroplistinae; Pentacentrinae (Pentacentrini, Homalogryllini, Lissotrachelini, Aphemogryllini, Nemobiopsini); Phalangopsinae (Luzarini, Heterogryllini, Phalangopsini); Trigonidiinae (Trigonidiini, Phylloscirtini) e Eneopterinae (Eneopterini, Itarini, Podoscirtini, Prognathogryllini), além das famílias Oecanthidae e Gryllotalpidae. Esta classificação, contudo, não refletia as convicções do autor, o qual afirma logo no início do primeiro volume do catálogo (Avertissement, pg. 2): “(...) *C’est donc dans cet esprit que je présent ce travail qui, je le rappelle, n’est ni une monographie, ni une revision. Pour ne pas romper l’uniformité du Catalogus du sous-ordre des Ensifères, j’ai du, contrairement à mon opinion actuelle et à la méthode récemment employée, traiter l’ensemble des Grylloidea comme une simple famille. Par suite, les groups appelés ici sous-familles et tribus devraient, à mon avis, être des familles et des sous-familles*”. [grifos meus]. E continua: “*Enfin, je sais par experience qu’un catalogue, aussi soigné soit-il, presente toujours des erreurs et des omissions. Je prie les lecteurs de m’en excuser et espère que, malgré ses imperfections, ce catalogue leur rendra service*”.

Em todos os seus trabalhos anteriores (Chopard, 1917, 1918, 1920, 1938, 1961) e posteriores (Chopard, 1969 1970), Chopard considerou Grylloidea subdividido em distintas famílias.

Alexander & Otte (1967) subdividiram Gryllidae em Gryllinae, Nemobiinae, Brachytrupinae, Gryllotalpinae, Eneopterinae, Phalangopsinae, Oecanthinae, Trigonidiinae, Mogoplistinae, Myrmecophilinae, Cachoplistinae, Pteroplistinae, Scleropterinae, e Pentacentrinae. Em publicações subsequentes, os autores mantiveram esta classificação (Otte & Alexander, 1983; Otte *et al.*, 1987; Otte, 1994a, b).

Gorochoy (1984, 1986a, b) realizou um amplo estudo morfológico dos Ensifera e propôs a primeira hipótese de relacionamento para as seis linhagens de Gryllidae reconhecidos por ele: “grupo Trigonidiidae” (Nemobiinae e Trigonidiinae); “grupo Podoscirtidae” (Pentacentrinae, Podoscirtinae e Euscyrtinae); “grupo Eneopteridae”

(Hemygrillinae, Eneopterinae, Phalangopsinae e Landrevinae); “grupo Gryllidae” (Gryllomiminae, Itarinae, Gryllomorphinae e Gryllinae); “grupo Cachoplistidae” (Cachoplistinae e Oecanthinae) e “grupo Pteroplistidae” (Pteroplistinae). Gorochoy, entretanto, não utilizou a metodologia cladística para reconstrução de filogenias, propondo um esquema filogenético baseado em suas hipóteses de relacionamento entre os táxons.

Posteriormente, o autor publicou dois grandes volumes sobre morfologia e evolução de Ensifera (Gorochoy, 1995a, b). Neste trabalho, Grylloidea compreendeu as famílias Gryllotalpidae, Myrmecophilidae, Malgasiidae e Gryllidae, esta última subdividida nos seis grupos reconhecidos anteriormente, com uma alteração: o “grupo Cachoplistidae” transferido para o “grupo Oecanthidae” (Phaloriinae, Cachoplistinae e Oecanthinae).

O conhecimento taxonômico dos grilos neotropicais foi fortemente influenciado pelos trabalhos de Desutter (1987, 1988), pioneiros no estudo de grilos neotropicais, nos quais a autora classificou os gêneros neotropicais de Grylloidea com base nas estruturas da genitália masculina e propôs hipóteses de homologia dos escleritos fálcos, apresentando um sistema terminológico para suas estruturas. Desutter apresentou a primeira análise filogenética de linhagens superiores de Grylloidea a utilizar a metodologia cladística para reconstruir uma filogenia a partir de caracteres morfológicos e, resgatando a taxonomia de Chopard, reconheceu oito famílias de Grylloidea na região Neotropical (Figura 31).

Posteriormente, a autora apresentou em sua tese de doutorado (Desutter, 1990), um extenso estudo sobre os grilos neotropicais, propondo algumas alterações na interpretação da estrutura do complexo fálico. Além disso, a autora ampliou seu estudo taxonômico e reviu a definição de alguns táxons, promovendo diversas alterações taxonômicas e reconhecendo sete famílias na região Neotropical (Figura 32): Gryllidae; Eneopteridae (Eneopterinae e Tafaliscinae); Oecanthidae; Paragryllidae (Paragryllinae e Rumeinae); Phalangopsidae (Phalangopsinae, Luzarinae e Homoeogryllinae); Podoscirtidae (Podoscirtinae, Pteroplistinae e Hapithinae) e Trigonidiidae (Trigonidiinae e Nemobiinae), além de Gryllotalpidae, incluída em Gryllotalpoidea e Malgasiidae, Myrmecophilidae e Mogoplistidae, incluídas em Mogoplistoidea. Esta é a classificação mais utilizada pelos pesquisadores brasileiros.

Figura 31. Filogenia de Grylloidea, de acordo com Desutter (1987). Neste trabalho, a autora dividiu Grylloidea em dois grupos, de acordo com caracteres do complexo fálico: *Diplosclerophalles* e *Monosclerophalles*. Notar também as divisões de Phalangopsidae.

Figura 32. Filogenia de Grylloidea, proposta por Desutter (1990). Neste trabalho a autora apresenta uma nova topologia, com algumas modificações do trabalho anterior (1987), sobretudo em Phalangopsidae. O posicionamento de Oecanthidae e Paragryllidae ainda é incerto e bastante debatido, este último sendo considerado por alguns como tribo em Phalangopsinae. Esta proposta, entretanto, aparece apenas em sua tese de doutorado, não tendo sido publicada até o presente momento.

Outra grande contribuição referente ao conhecimento taxonômico do grupo foi a publicação de um grande catálogo para Orthoptera: o Orthoptera Species File, inicialmente publicado por Daniel Otte, com auxílio da Orthopterists' Society, e inicialmente voltado apenas para Grylloidea. Esta publicação considerou Grylloidea subdividido em quatro famílias: Gryllotalpidae, Mogoplistidae, Myrmecophilidae e Gryllidae, esta última dividida em várias subfamílias. O catálogo foi sendo atualizado e ampliado anualmente até 2000, totalizando oito volumes e abrangendo toda a ordem.

Após a publicação do primeiro Orthoptera Species File (Otte, 1994a), foi criada a versão *online* do catálogo (OSF Online) por Daniel Otte e Piotr Naskrecki, publicado *online* em 1997. Atualmente, o catálogo é mantido e atualizado constantemente pela Orthopterists' Society. O OSF Online abrange toda a ordem Orthoptera e propõe, para Ensifera, uma classificação ao nível de família e semelhante ao sistema de classificação proposto por Otte no Orthoptera Species File vol.1 (Otte, 1994a). O OSF Online incorpora novas informações taxonômicas a cada nova publicação e, desta forma, apresenta um sistema de classificação bastante funcional e atualizado para Grylloidea. O catálogo, entretanto, não considera as relações evolutivas entre os táxons, por incorporar informações oriundas de diferentes classificações taxonômicas utilizadas pelos pesquisadores.

1.2 A família Phalangopsidae Blanchard, 1845

A família Phalangopsidae constitui uma das mais notáveis famílias de Grylloidea em termos de diversidade de espécies e de adaptações ecológicas. Grilos falangopsídeos são reconhecidos por seu aspecto araneiforme, com pernas alongadas em relação ao corpo (em inglês são referidos como *spider-like crickets*), escapos antenais bem desenvolvidos e machos com asas braquípteras.

Phalangopsidae distribui-se ao longo das regiões tropicais e subtropicais do mundo, ocorrendo na Oceania e Austrália, sudeste asiático, Índia, África e região Neotropical (Eades *et al.*, 2014). Entretanto, não se conhece as relações evolutivas internas e suas relações com outros grupos.

No entanto, na região Neotropical este grupo atinge sua maior diversificação, sendo o táxon de Grylloidea mais comum em ambientes florestais, constituindo assim um componente importante da fauna. Suas espécies são encontradas no solo, em

buracos e cavernas, barrancos, fendas e rochas, além de arbustos, troncos vivos e na vegetação de sub-bosque e dossel (Desutter-Grandcolas, 1992a, 1994, 1995).

O número de linhagens supragenéricas é incerto e amplamente debatido, assim como ocorre com as linhagens de Grylloidea e Ensifera. O conhecimento taxonômico do grupo é escasso, resultando em um grande número de táxons não descritos depositados em coleções, além dos novos táxons que são descobertos a cada coleta.

1.3 Histórico taxonômico de Phalangopsidae

A primeira menção à família Phalangopsidae vem de Phalangopsites Blanchard, 1845. Ainda no século XIX o grupo foi referido como “*Légion Phalangopsites*” por Saussure (1878). Kirby (1906) classificou os falangopsídeos em Oecanthinae B, enquanto Bruner (1916) os agrupou em Phalangopsitidae.

O início do século XX é marcado pelas expedições e publicações de taxonomistas norte-americanos, sobretudo de Morgan Hebard e James Rehn, os quais publicaram importantes trabalhos sobre a fauna de grilos da América do Sul (Hebard, 1915, 1928 a, b; Rehn, 1917 a, b, 1918). Uma das publicações mais relevantes para a taxonomia de Phalangopsidae é o trabalho de Hebard (1928a), onde o autor descreveu o grupo Luzarae, classificando-o em Phalangopsinae (Gryllidae). O grupo Luzarae foi proposto para agrupar 18 gêneros de grilos neotropicais, com as seguintes características: corpo comprimido; fastígio largo ou moderadamente largo, declinado, curvado em direção a face (frente); ocelos cuja distância entre os laterais é igual ou superior a de um deles em relação ao mediano; pronoto com ângulos ventro-cefálicos amplamente arredondados, com as margens ventrais ascendendo gradualmente em direção ao ângulo ventro-caudal arredondado; pernas não muito alongadas e finas, tíbia posterior com três pares de esporões, os externos mais curtos e com o mediano o mais longo (em ambos os lados); e basitarso posterior com a superfície dorsal armada com duas fileiras de espinhos.

Posteriormente, Hubbel (1938) definiu o grupo Heterogrylli, para incluir sete gêneros, os quais são agrupados de acordo com as seguintes características: corpo comprimido; pernas curtas a moderadamente longas para a subfamília, não muito finas; cabeça subvertical e fastígio estreito, projetado; ocelos laterais bastante próximos, mais próximos entre si que entre um deles e o mediano; tímpano auditivo presente nas duas faces da tíbia anterior, ou ausente; esporões apicais da tíbia posterior em número de seis,

às vezes cinco, com o mediano interno perdido; esporão apical interno dorsal maior ou sub-igual ao mediano; metatarso posterior armado com uma fileira dupla de espinhos, ou com a fileira interna representada apenas pelo espinho apical e a fileira externa restrita à região mediana; asa dos machos completas ou fortemente reduzidas, com a superfície não lisa; fêmeas geralmente ápteras, exceto *Paragryllus* Guérin-Ménéville, 1844 e *Benoistia* Chopard, 1920. Neste mesmo trabalho, o autor definiu o grupo *Amphiacustae* para agrupar sete gêneros. O autor discutiu sobre a necessidade de uma revisão adequada do grupo *Heterogylli* antes de se definir formalmente o grupo *Amphiacustae*, embora tenha listado uma série de características compartilhadas por seus membros, como a presença de pernas muito alongadas; o corpo levemente deprimido; vértice formando um rostro estreito; ocelos laterais pequenos e formando um triângulo, juntamente com ocelo mediano e ocelo mediano situado no ápice do rostro ou próximo a ele, geralmente visível em vista superior.

O catálogo de Chopard (1967, 1968) propôs a subfamília *Phalangopsinae*, embora essa proposta não refletisse suas convicções, conforme discutido

Os estudos de Desutter (1987, 1988), como demonstrado no tópico anterior, são fundamentais para a atual compreensão da sistemática de grilos neotropicais. Em um primeiro momento, Desutter (1987) agrupou os táxons de grilos neotropicais em uma única subfamília, *Luzarinae*, subdividida em duas tribos, *Phalangopsini* e *Luzarini*, esta última incluindo o grupo *Lernecae* e o grupo *Luzarae*. A autora propôs ainda duas novas famílias, *Paragryllidae* [*Paragryllinae* (*Paragryllini*) e *Benoistellini*] e *Neoaclidae* (*Neoaclini* e *Strogulomorphini*). Posteriormente, a autora (Desutter, 1988) propôs a descrição de *Neoaclidae* e suas tribos (*Neoaclini* e *Strogulomorphini*), além de *Paragryllidae* e suas subdivisões, agora com duas subfamílias [*Paragryllinae* (*Paragryllini* e *Benoistellini*) e *Rumeinae*]. A classificação de *Phalangopsidae* manteve-se a mesma nestes dois estudos. A subdivisão de *Luzarinae* em grupo *Luzarae* e grupo *Lernecae* mostra que sua proposta de subfamília baseou-se no grupo *Luzarae*, proposto por Hebard (1928).

Subsequentemente, a autora propôs uma nova classificação para os *Phalangopsidae*, desta vez dividida em *Phalangopsinae* (*Phalangopsini*, *Neoaclini*, *Strogulomorphini* e grupo *Laranda*) e *Luzarinae*, além de *Homoeogryllinae*, referida como paleotropical (Desutter, 1990). Neste trabalho, a família *Paragryllidae* ainda é referida como uma linhagem distinta de *Grylloidea*.

Em sua tese, Desutter (*op. cit.*) propôs a subdivisão de Luzarinae em três grupos A, B e C, com base em um cladograma resultante de uma análise filogenética utilizando 80 caracteres genitais e 24 de morfologia externa. Assim, o grupo A incluiu *Amphiacusta*; o grupo B incluiu *Dyscophogryllus* Rehn, 1901; *Endecous* Saussure, 1878; *Luzarida* Hebard, 1928; *Luzara* Hebard, 1928; *Rehniella* Hebard, 1928 e, possivelmente, *Palpigera* Hebard, 1928; e o grupo C incluiu *Lerneca* Walker, 1869; *Tairona* Hebard, 1928; *Strinatia* Chopard, 1970; *Eidmanacris* Chopard, 1956; e *Gryllosoma* Hebard, 1928. Em sua análise, 7 dos 18 gêneros propostos por Hebard (1928) para o grupo Luzarae foram alocados no grupo C, enquanto dois gêneros do grupo Amphiacustae Hubbel foram agrupados no grupo B, além de *Amphiacusta fuscicornis*, espécie que define o grupo Amphiacustae, agrupada no grupo A.

Esta análise, entretanto, jamais foi publicada, tampouco a subdivisão de Luzarinae nos grupos A, B e C. Porém, posteriormente, a autora publicou uma série de trabalhos taxonômicos, descrevendo vários gêneros e espécies (Desutter-Grandcolas, 1993 a, b, c, 1994, 1995), além de publicar listas de táxons (Desutter-Grandcolas, 1992, 1993) e revisões (Desutter-Grandcolas, 1991, 1992 a, b, 1994 a, b). Nesses trabalhos, fundamentais para a compreensão da diversidade de grilos neotropicais, a autora utilizou o sistema de classificação proposto em seus estudos iniciais (Desutter, 1987, 1988, 1990) além de agrupar os novos táxons nos grupos A, B e C, os quais não foram formalmente descritos como categorias taxonômicas. Em um destes trabalhos, Desutter-Grandcolas (1992) alocou *Paragryllus* em uma tribo de Phalangopsidae (Phalangopsinae, Paragryllini), porém sem apresentar uma discussão sobre esta transferência, de modo que o posicionamento de *Paragryllus* é incerto, como argumentado por Chamorro-Rengifo & Lopes-Andrade (2009). As relações de outros Phalangopsinae, como *Laranda* e *Ectecous* são desconhecidas.

Recentemente, Gorochoy (2014) discutiu a classificação de Desutter e propôs uma nova classificação para os Phalangopsinae (*sensu* Gorochoy) neotropicais. O autor considerou Luzarinae e Luzarini como sinônimos júnior de Phalangopsinae, subdividindo a subfamília em tribos e subtribos: tribo Phalangopsini (subtribos Luzarina, Phalangopsina, Amphiacustina, Modestozarina, Nemozarina, Lernecina, Parendacustina, Heterogryllina e Phalangopsini *incertae sedis*); tribo Paragryllini (Paragryllina, Neoaclina, Strogulomorphina, Mexiaclina, Brevizaclina, e Paragryllini *incertae sedis*); tribo Endacustini (não neotropical); tribo Luzaropsini (não neotropical);

tribo Otteini (não neotropical); além das subfamílias Cacoplistinae, Phaloriinae e Pteroplistinae.

O número de linhagens superiores em Ensifera é debatido, uma vez que as duas classificações utilizadas na taxonomia do grupo são fundamentalmente distintas. Enquanto Desutter-Grandcolas organiza a diversidade em níveis taxonômicos superiores, como subfamílias, a classificação de Gorochov organiza a diversidade em níveis mais inferiores, como subtribos, gêneros e subgêneros.

1.4 A subfamília Luzarinae Hebard, 1928

Desutter (1990) define Luzarinae de acordo com as seguintes características morfológicas: truncamento do quinto articulo do palpo maxilar sempre oblíquo; o primeiro esporão apical interno mais longo que o primeiro externo; basitarso III com geralmente duas fileiras de espinhos dorsais; tíbia III portando quatro esporões subapicais de cada lado; asas anteriores geralmente reduzidas nos machos e ausentes nas fêmeas e asas posteriores geralmente ausentes. A autora propôs ainda duas características para o complexo fálico: regressão dos lophi medianos e alongamento das porções laterais do pseudoepífalo, formando os braços pseudoepifálicos; e o desenvolvimento do apódema endofálico composto por uma lamela basal e crista médio-dorsal.

Esta subfamília é considerada a mais diversa na região Neotropical, sendo composta por espécies de hábito cavícola, as quais passam o dia escondidos em buracos naturais do solo como tocas, fendas e cavernas e durante a noite ativas na serapilheira (Desutter-Grandcolas, 1995). Algumas espécies são exclusivas de cavernas (troglóbias) (Souza-Dias *et al.*, 2014).

No Brasil, a taxonomia de grilos iniciou-se recentemente, com os estudos de Francisco A.G. de Mello. De Mello seguiu o sistema de classificação proposto por Desutter-Grandcolas (1987, 1990), descrevendo novos táxons e classificando-os nos grupos B ou C de Luzarinae (de Mello, 1990, 1992a, 1992b; 1995; de Mello & Cezar dos Reis, 1994; de Mello & Pellegatti-Franco, 1998; de Mello & de Andrade, 2003; de Mello *et al.*, 2013). Seus estudos influenciaram outros pesquisadores brasileiros, os quais também passaram a seguir esta classificação.

Assim, observa-se um grande número de táxons descritos no Brasil agrupados nestes grupos não ranqueados, sobretudo no grupo C. Esta classificação em grupos

taxonômicos provisórios reforça a necessidade de um estudo filogenético que fundamente a proposição de uma nova classificação para a diversidade de Luzarinae.

2. Materiais e Métodos

*O grilo procura
no escuro
o mais puro diamante perdido*

*o grilo
com suas frágeis britadeiras de vidro
perfura*

as implacáveis solidões noturnas.

*e se isso que tanto buscas só existe
em tua límpida loucura*

– que importa? –

*exatamente isto
é o teu diamante mais puro!*

Mário Quintana

2.1 Material analisado

A maior parte do material examinado neste estudo está depositada na coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP), sob curadoria da Dra. Eliana Marques Cancellato. Além desta, o presente estudo baseou-se também no exame de material depositado na coleção do Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, *Campus* de Botucatu (UBTU), Botucatu-SP, sob curadoria do prof. Dr. Francisco de Assis Ganezo de Mello.

Ao longo do desenvolvimento do presente estudo, foram realizadas várias expedições de coleta, resultando em uma grande quantidade de material coletado (Tabela 4). Este material também foi examinado e está mantido provisoriamente na coleção do Laboratório de Sistemática e Biogeografia de Insetos, sob responsabilidade do Prof. Dr. Silvio Shigueo Nihei (Instituto de Biociências – Universidade de São Paulo). Posteriormente, serão depositados na coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP).

2.2 Terminologia adotada

A terminologia adotada para as estruturas morfológicas segue os termos comumente utilizados na taxonomia de grilos. Quando houve dúvida com relação à terminologia de alguma estrutura, foi consultado o livro de Torre-Bueno (1989) e Snodgrass (1997).

Para as estruturas do complexo fálico, utilizou-se a terminologia proposta no capítulo 1 deste estudo, modificada a partir da terminologia de Desutter-Grandcolas (1987, 1990, 2003).

2.3 Seleção do grupo interno

Para a composição do grupo interno foram selecionadas 55 espécies, distribuídas em 32 gêneros neotropicais de Phalangopsidae.

Destas, duas não ocorrem em território nacional, *Amphiacusta* sp. e *Uvaroviella* (*Holacra*) *bordoni*. Estas espécies representam as principais linhagens, em número de espécies descritas, de falangopsídeos neotropicais e tendo obtido material (indivíduos machos adultos) para os estudos morfológicos e filogenéticos, optou-se por sua inclusão.

O gênero *Paragryllus* foi incluído na análise, por ser um táxon bastante problemático, uma vez que seu posicionamento taxonômico em Grylloidea é amplamente debatido. Este táxon já foi referido como tribo de Phalangopsidae (Desutter-Grandcolas, 1992) ou Phalangopsinae (Gorochoy, 2007, 2009) e até como família (Paragryllidae) (Desutter, 1988, 1990). Desta forma, optou-se por incluí-lo na análise com o intuito de se verificar o posicionamento deste terminal.

Os táxons analisados estão apresentados no anexo.

2.4 Seleção dos táxons grupo externo e enraizamento

O enraizamento da árvore deu-se através do método do grupo-externo (Nixon & Carpenter, 1993).

Cinco espécies, pertencentes a três famílias, foram selecionadas: *Anurogryllus* sp. e *Gryllus* aff. *argentinus* Saussure, 1874 (Gryllidae); *Eneoptera surinamensis* (De Geer, 1773) e *Brazitrypa paranaensis* (De Mello & Dias, 2010) (Eneopteridae); e *Taroba elephantina* De Mello & Dias, 2010 (Podoscirtidae). A escolha dos táxons para o grupo-externo do presente trabalho levou em consideração a filogenia de Robillard & Desutter-Grandcolas (2004), a única publicada até o momento abrangendo uma linhagem superior de Grylloidea. Neste trabalho, os autores propuseram uma hipótese de relacionamento filogenético para as espécies de Eneopterinae (Eneopteridae) e utilizaram cinco espécies de Gryllidae e uma de Podoscirtidae como grupo externo.

Para o enraizamento escolheu-se a espécie *Gryllus aff. argentinus*. Esta escolha foi subjetiva uma vez que ainda não se conhece as relações evolutivas entre Phalangopsidae e as outras famílias de Grylloidea, ou seja, não existem filogenias publicadas para grandes grupos de Grylloidea, à exceção do trabalho de Robillard & Desutter-Grandcolas (2004). De qualquer forma, análises realizadas com o enraizamento em *Anurogryllus* sp. e *Eneoptera surinamensis* resultaram nas mesmas topologias.

2.5 Levantamento dos caracteres e construção da matriz de dados

Este estudo foi baseado em caracteres de morfologia externa de indivíduos adultos, principalmente machos, e do complexo fálico masculino. Caracteres autapomórficos, por não serem informativos, foram desconsiderados.

A definição dos caracteres e a delimitação de seus estados constituem a formulação de uma hipótese de homologia primária, a qual é demonstrada através de uma matriz de táxons e caracteres (as homologias primárias constituindo as colunas). Assim, este procedimento, fundamental e determinante para uma análise filogenética, considera o caráter como a unidade básica da análise sistemática (De Pinna, 1991; Hawkins *et al.*, 1997; DeSalle, 2005).

Deste modo, considerando-se os caracteres propostos neste estudo, alguns foram baseados em análises filogenéticas publicadas previamente envolvendo grupos de gêneros de Phalangopsidae (Desutter-Grandcolas, 1992, 1993) ou outras famílias de Grylloidea (Robillard & Desutter-Grandcolas, 2004). A grande maioria dos caracteres, porém, é proposta neste estudo pela primeira vez em virtude da falta de estudos cladísticos com Phalangopsidae.

Sereno (2007) argumenta a favor de uma padronização da formulação dos caracteres, propondo que esta deva seguir uma estrutura lógica, com alguns elementos em comum, como localizadores primários, secundários e variáveis. Deste modo, optou-se por formular os caracteres propostos neste trabalho de acordo com a proposta do autor e, para melhor visualização do leitor, os “localizadores primários” foram destacados em negrito.

A matriz de táxons e caracteres foi construída com auxílio do software Mesquite 3.0.2 (Maddison & Maddison, 2011) e é apresentada em anexo. Os caracteres

inaplicáveis foram codificados com o símbolo “–” e terminais não observados com determinado caráter com o símbolo “?”.

2.6 Análises filogenéticas

O critério utilizado para as inferências filogenéticas foi a parcimônia de Fitch (1971), a qual considera todos os caracteres como não ordenados e com pesos iguais, e parcimônia com pesagem implicada (Goloboff, 1993).

Foram analisadas duas matrizes de dados, uma contendo os caracteres de morfologia externa e genitália masculina, e outra contendo apenas os caracteres referentes a genitália masculina, com os dois critérios citados acima.

A busca pelas árvores mais parcimoniosas foi realizada através do software TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008). Para isso, as matrizes de dados foram carregadas no software e a busca foi realizada através da busca heurística tradicional (*Traditional search*). O número de réplicas foi ajustado para 500, salvando 100 árvores por réplica e o algoritmo de busca utilizado para rearranjo dos ramos foi o TBR.

Após as análises, foram obtidas, no próprio TNT, árvores de consenso de todas as árvores mais parcimoniosas encontradas em cada análise, quando mais de uma era encontrada. As árvores e a matriz de dados foram abertas no software WinClada (versão Asado 1.89; Nixon, 1999-2004), onde foram calculados os índices de consistência (*ic*) (Kluge & Farris, 1969) e de retenção (*ir*) (Farris, 1989) para as árvores mais parcimoniosas. As árvores de consenso foram salvas como arquivo de imagem (emf) e editada no software Adobe Illustrator CS2.

Para as análises com pesagem igual, foi estimado o grau de suporte dos ramos através do método de *jackknife* (Farris *et al.*, 1996), com 1000 réplicas e a busca heurística com 200 réplicas, salvando 10 árvores por réplica. Esta busca se mostrou suficiente para obter o mesmo número de passos obtidos nas análises mais exploratórias. Também foi feito o cálculo de suporte de Bremer (Bremer, 1994). Este último leva em consideração o número de passos extras necessários para que determinado ramo do consenso colapse. Desta forma, um índice de Bremer significa que no número de passos determinado o ramo colapsa. Ambos os cálculos foram feitos no TNT.

As análises feitas através de parcimônia com pesagem implicada (Goloboff, 1993) tiveram o intuito de verificar a topologia resultante da análise com pesagem

diferencial e visualizar o papel das homoplasias nas árvores resultantes. De acordo com Goloboff (1993) quanto menor o valor de k (índice de concavidade), mais a análise favorece caracteres menos homoplásticos em detrimento de caracteres com maior grau de homoplasia (pesando contra as homoplasias), e quanto maior o valor de k , menor o peso dado às homoplasias, de modo que as topologias resultantes tendem a se assemelhar a topologia com pesagem igual. Os valores de k utilizados para as análises devem ser explorados empiricamente, não existindo um valor ótimo (Goloboff, 1993; Goloboff *et al.*, 2008). Assim, foram feitas análises com valores de k variando entre 3 e 15 para os caracteres morfológicos + genitais e valores de k variando entre 3 e 9 para os genitais. A presença de caracteres com pesos diferenciados pode levar a conclusões equivocadas no que diz respeito a valores de suporte dos ramos (Goloboff *et al.*, 2003), logo optou-se por não estimá-los.

Foram mapeadas no consenso-estrito de cada análise apenas as sinapomorfias em comum entre todas as árvores mais parcimoniosas resultantes. O mapeamento foi feito no software WinClada (versão Asado 1.89; Nixon, 1999-2004).

3. Resultados e Discussão

A realização de um estudo cladístico de um grupo complexo e não explorado como Phalangopsidae envolveu um amplo trabalho anterior às análises, sobretudo devido à falta de informações disponíveis. Desta forma, foi necessário um extenso levantamento bibliográfico e revisão da morfologia genital (Capítulo 1), conhecimento da diversidade e morfologia comparativa do grupo e um estudo mais detalhado do complexo fálico, visando a identificação de homologias primárias. Estes estudos, correspondentes ao primeiro capítulo desta tese, foram necessários para a formulação dos caracteres e da análise filogenética e, assim, importantes para que os objetivos deste estudo sejam atingidos.

3.1 Matriz de táxons e caracteres

Os estudos morfológicos resultaram na construção de 142 caracteres, sendo 59 de morfologia e 83 do complexo fálico. Os caracteres de morfologia externa são referentes à cabeça (17), tórax (33) e abdome (5).

Serenó (2007) reconhece dois tipos de caracteres: os neomórficos e os transformacionais. Os neomórficos são compostos apenas pelos localizadores e formulados utilizando-se os estados “ausente” e “presente”, enquanto os transformacionais incluem uma variável e seus estados são condições mutuamente exclusivas destas variáveis. O autor defende a separação destes dois tipos de caracteres, mesmo que isso leve a proposição de caracteres contingentes.

Desta forma, dos 142 caracteres propostos, 35 são neomórficos, 107 transformacionais e 72 contingentes.

Os caracteres e seus estados, juntamente com comentários, são listados abaixo. A construção dos caracteres segue a lógica de Sereno (2007), com os localizadores primários destacados em negrito. Os caracteres contingentes foram identificados marcando sua numeração e seu estado entre parênteses em cada caráter no qual contingência.

Cabeça

1 – **Fastígio**, desenvolvimento:

- (0) Reduzido, com separação vértice-fastígio suave (Fig. 33A);
- (1) Desenvolvido, com vértice e fastígio separados.

Segundo Torre-Bueno (1989), o fastígio é uma projeção anterior do vértice, projetada anteriormente após os olhos. Embora poucos estudos taxonômicos recentes envolvendo Grylloidea apresentem o termo fastígio (*fastigium*), considera-se que esta região esteja desenvolvida em todos os grilos, sendo definido como caráter por Robillard & Desutter-Grandcolas (2004) para a filogenia de Eneopterinae (Eneopteridae).

Em vista dorsal, considera-se que o fastígio dos Gryllidae, ou ao menos das espécies de Gryllidae examinadas neste estudo (*Anurogryllus* sp. e *Gryllus* aff. *argentinus*), seja reduzido. Embora este estado (0) possua uma aparente subjetividade, a redução do fastígio nestas espécies é evidente e a separação vértice-fastígio é bastante suave, quase imperceptível.

2 – **Fastígio**, largura da parte apical em relação à sua base:

- (0) reta = base e parte apical com a mesma largura;
- (1) parte apical mais larga que a base (Fig. 33B);
- (2) parte apical mais estreita que a base.

Este caráter foi primeiramente proposto por Desutter (1990), sendo utilizado posteriormente na análise cladística de Eneopterinae, por Robillard & Desutter-Grandcolas (2004). Este caráter é visualizado posicionando os indivíduos em vista dorsal.

3 – **Fastígio**, cerdas medianas:

- (0) ausentes (Fig. 33G);
- (1) presentes (Fig. 33C).

Este caráter é proposto pela primeira vez. Este conjunto de cerdas, geralmente dispostos em uma fileira dupla, é observado na maioria dos táxons de Phalangopsidae.

4 – **Ocelos laterais**:

- (0) ausentes (Fig. 33B);

(1) presentes.

Este caráter é proposto pela primeira vez. Os ocelos laterais estão ausentes em dois gêneros amostrados, *Adelosgryllus* e *Endecous*.

5 – **Ocelo mediano:**

(0) ausente (Fig. 33G);

(1) presente.

Assim como o anterior, este caráter também é proposto pela primeira vez, baseando-se no desenvolvimento dos ocelos em *Adelosgryllus* e *Endecous*. A formulação de dois caracteres neomórficos para os ocelos, considerando o ocelo mediano e os laterais separadamente, é explicada, pois são estruturas com origem distintas e conectadas a diferentes regiões do cérebro e não necessariamente associadas (Snodgrass, 1956).

6 – (5:1) **Ocelo mediano**, posição:

(0) facial (Fig. 33B);

(1) dorsal.

A condição definida pelo estado 0 é verificada nos casos onde o ocelo mediano só é visível observando-se a cabeça em vista frontal, pois situa-se abaixo ou próximo a parte basal dos escapos. Nos táxons de Phalangopsidae analisados neste estudo o ocelo dorsal é visível dorsalmente, localizado no ápice ou próximo ao ápice do fastígio.

Este caráter e o próximo foram primeiramente propostos por Robillard & Desutter-Grandcolas (2004) para a filogenia de Eneopterinae (Eneopteridae). Com relação à taxonomia de Phalangopsidae, a posição do ocelo mediano foi utilizada por Hubbel (1938) para a caracterização do grupo Amphiacustae.

7 – (5:1) **Ocelo mediano**, formato:

(0) elipsoidal;

(1) circular.

8 – (5:1) **Ocelo mediano**, desenvolvimento:

(0) menor que os laterais;

- (1) mesmo tamanho dos laterais;
- (2) maior que os laterais.

A relação do tamanho do ocelo mediano com os laterais é um caráter taxonômico amplamente empregado na taxonomia de Grylloidea, sobretudo Phalangopsidae, sendo proposto como caráter filogenético pela primeira vez neste estudo.

9 – **Ocelos**, distância entre os laterais e o mediano:

- (0) distância entre os ocelos laterais é maior ou ligeiramente maior que a distância entre um ocelo lateral e o mediano (Fig. 33C);
- (1) distância entre os ocelos laterais é consideravelmente menor que a distância entre um ocelo lateral e o mediano (Fig. 33H).

Para a visualização dos estados deste caráter os indivíduos foram dispostos em vista dorsal. A condição definida pelo estado 0 foi verificada em diversos táxons, tanto no grupo interno quanto no externo, enquanto que em outros a distância entre os ocelos laterais foi praticamente a mesma, ou ligeiramente maior, do que entre um deles e o ocelo mediano; para estes últimos casos, optou-se por propor o mesmo estado (0).

A condição definida pelo estado 1 reflete os casos em que o fastígio é estreito e alongado e os ocelos laterais estão muito próximos, como em *Ectecous* (Fig. 33H) e *Paragryllus*.

Este caráter também é proposto aqui pela primeira vez, baseado em seu uso em estudos taxonômicos. A relação de distância entre os ocelos é utilizada na taxonomia de Phalangopsidae desde Hebard (1928), o qual utilizou este caráter na definição do grupo Luzarae. Porém, Hubbel (1938) utilizou a relação da distância entre os olhos laterais e o mediano para definir a tribo Heterogryllini, onde, segundo o autor, neste grupo os ocelos laterais são muito próximos.

10 – **Olhos**, desenvolvimento em relação a cabeça:

- (0) normais;
- (1) salientes (Fig. 33F).

Este caráter e o próximo são propostos aqui pela primeira vez.

A condição definida pelo estado 1 é verificada quando a margem ântero-dorsal de cada olho é anterior a linha transversal que separa o vértice do fastígio, em vista dorsal, conforme as

figuras 33F, H. A condição definida pelo estado 0 é verificada quando a margem supracitada localiza-se na mesma linha, ou posterior a ela, conforme a figuras 33B, C.

11 – **Olhos**, contorno da base em vista lateral:

- (0) arredondada;
- (1) afilada (Fig. 33K).

12 – **Escapo antenal**, largura em relação ao fastígio:

- (0) escapo mais estreito que o fastígio (Fig. 33B);
- (1) escapo mais largo que o fastígio;
- (2) escapo e fastígio apresentando a mesma largura.

Uma das características mais marcantes de Phalangopsidae é o grande desenvolvimento dos escapos antenais, em relação às demais famílias de Grylloidea, sendo utilizado como caráter taxonômico desde Hebard (1928). Este caráter, proposto aqui pela primeira vez, é definido pelas condições descritas pelos estados 1 e 2.

13 – Antena, **antenômeros**, disposição:

- (0) antenômeros uniformes;
- (1) com uma sequência de um ou dois antenômeros diferenciados intercalados;
- (2) com uma grande sequência de antenômeros diferenciados intercalados (Fig. 36A).

A presença de antenas com antenômeros diferenciados é observada em diversos táxons de Phalangopsidae. Optou-se por propor dois caracteres transformacionais, devido à variação na disposição dos antenômeros diferenciados.

Tanto este quanto o próximo caráter são propostos pela primeira vez. O caráter 14 trata da coloração dos antenômeros diferenciados e a condição definida pelo estado 0 é bastante evidente e distinta da condição definida pelo estado 1.

14 – Antena, **antenômeros**, coloração dos antenômeros diferenciados:

- (0) brancos;
- (1) marrom-claros.

15 – **Palpo maxilar**, desenvolvimento dos artículos distais (artículos 3, 4 e 5):

- (0) normais (Fig. 33D);
- (1) consideravelmente mais alongados (Figs. 33I, 33J).

Apesar da aparente subjetividade do critério adotado para a formulação dos estados deste caráter, a condição definida pelo estado 1 é bastante evidente nos táxons onde é observada, conforme a figura. Este caráter foi proposto pela primeira vez por Desutter-Grandcolas (1993).

16 – **Palpo maxilar**, ápice do último artículo:

- (0) clavado (Fig. 33D);
- (1) truncado (Fig. 33E);
- (2) curvado (Fig. 33I).

A condição definida pelo estado 0 é verificada nos táxons nos quais o ápice do artículo 5 é arredondado (clavado), conforme demonstrado na figura. A condição definida pelo estado 1 é verificada quando a margem inferior do ápice do artículo faz uma curvatura com uma angulação de mais ou menos 90° e o ápice é curto, como na figura. A condição definida pelo estado 2 é frequente em Luzarinae e refere-se aos casos onde o último artículo é curvado e o ápice é amplo, como na figura.

Este caráter foi utilizado por Hubbell (1938) para definir o grupo Luzarae. Segundo Hubbell (1938, p. 205.): “*it may be noted that the membranous apex of the distal segment of the maxillary palpus is distinctly to strongly oblique in all these genera, forming in dried specimens an obliquely truncate apex*”. Posteriormente, Desutter (1990) recuperou este caráter, aplicando-o na definição de Luzarinae: segundo a autora, os Luzarinae apresentam o truncamento do quinto artículo sempre oblíquo, ou seja, curvados e abertos. Recentemente, Gorochoy (2014) discutiu sobre a condição do quinto artículo dos palpos maxilares em Phalangopsinae e Luzarinae.

17 – **Palpo maxilar**, artículo 5, coloração:

- (0) mesma coloração dos artículos precedentes (Fig. 33I);
- (1) totalmente branco (Fig. 33J).

A condição definida pelo estado 0 refere-se aos casos nos quais o quinto artículo do palpo maxilar apresenta-se da mesma coloração corporal da espécie ou dos artículos

precedentes, ou seja, geralmente marrom. Em *Endecous* e *Laranda*, por exemplo, gêneros com coloração uniforme, os palpos possuem a mesma coloração de sua morfologia, ou seja, marrom (*Endecous*) ou negro (*Laranda*).

Em outros táxons, o quinto artículo é totalmente branco e brilhante, condição definida pelo estado 2. Este caráter é proposto pela primeira vez.

Figura 33 . Caracteres morfológicos – cabeça. A, *Gryllus* aff. *argentinus*, vista lateral; B, *Eneoptera surinamensis*, vista dorsal; C, *Strogulomorphini* sp., vista dorsal; D, *Laranda singularis*, vista lateral; E, *Microterneca leticia*, vista lateral; F, *Paragryllus* sp., vista dorsal; G, *Endecous apterus*, vista frontal; H, *Endecous* sp., vista dorsal; I, *Cacruzia bahiana*, vista lateral; J, *Aracamby* sp. (Foz), vista lateral; K, *Endecous* (*Endecous*) *betarieneis*, vista lateral.

Tórax

Os estudos filogenéticos existentes com grilos foram realizados com táxons com asas bem desenvolvidas como Eneopterinae (Robillard & Desutter-Grandcolas, 2004) ou Gryllidae (Jaiswara *et al.*, 2012). No que concerne aos Phalangopsidae, o mesmo é observado (Desutter-Grandcolas, 1993 a, b).

Uma das características que definem Phalangopsidae é a condição braquíptera de boa parte de suas espécies, além da modificação das asas membranosas em asas coriáceas. Assim, os caracteres propostos para a asa (18 – 34) são quase todos propostos pela primeira vez.

18 – **Asas anteriores:**

- (0) ausentes (Fig. 37C);
- (1) presentes (Fig. 34A).

19 – (18:1) **Asas anteriores**, comprimento:

- (0) cobrindo todo o abdome (Fig. 35A);
- (1) cobrindo mais da metade do abdome (Fig. 34D);
- (2) alcançando até a metade do abdome (Fig. 34C);
- (3) alcançando a borda posterior do metanoto (Figs. 36C, 36D);
- (4) escondida sob o pronoto (Fig. 33C).

A proposição de cinco estados para este caráter reflete a variação no desenvolvimento das asas anteriores em Phalangopsidae.

20 – (18:1) **Asas anteriores**, constituição:

- (0) membranosa (Fig. 35D, 35F);
- (1) coriácea (Figs. 36A, 36B, 36D, 36E).

Considera-se uma asa membranosa a asa que apresente veias evidentes, mesmo as que são pigmentadas, como em *Guabamima*. Em táxons como *Palpigera* e *Vanzoliniella* as asas direitas membranosas são rígidas, enquanto a asa esquerda é membranosa e delicada.

A condição definida pelo estado 1 é determinada para as asas anteriores curtas, grossas e sem veias evidentes, as quais, nos táxons analisados, atingem no máximo a metade do abdome (como em *Eidmanacris*). As asas coriáceas, embora apresentem algumas veias visíveis, não

apresentam fileira estridulatória nem nenhuma veia ou área adaptada para propagação e ampliação de sinais acústicos, como harpa e espelho.

21 – (18:1) **Asas anteriores**, ápice das asas membranosas:

- (0) arredondado (Fig. 34A);
- (1) truncado. (Fig 34B)

22 – (18:1) **Asas anteriores**, ápice, região glandular:

- (0) ausente;
- (1) presente (Figs. 36E, 36F).

A condição definida pelo estado 1 é verificada observando-se a parte ventral da asa direita do espécime. Em *Eidmanacris* e *Guabamima*, o ápice da asa direita, em vista ventral, apresenta uma região glandular, caracterizada pela presença de cerdas e pelo espessamento (bastante variável) da borda da asa (De Mello, 1990; Prado & Fontanetti, 2005).

23 – (20:1) Asas anteriores, **asas coriáceas**, ápice em vista dorsal:

- (0) arredondado (Figs 36A, 36B);
- (1) triangular (Fig. 36C);
- (2) curvado.

A condição definida pelo estado 2 é observada, até o momento, apenas em *Bambuina bambui*. Nesta espécie, o ápice da asa coriácea é dobrado internamente (De Mello *et al.*, 2013).

24 – (20:1) Asas anteriores, **asas coriáceas**, margens internas:

- (0) encostando-se na linha mediana (Fig. 36C);
- (1) justapostas (Fig. 36D).

25 – (18:1) Asas anteriores, **campo dorsal da asa direita**:

- (0) glabro (Fig. 35D);
- (1) piloso.

26 – (18:1) Asas anteriores, **campo dorsal**, ápice:

- (0) mesma cor do restante da asa (Figs. 35D, 36D);
- (1) borda posterior esbranquiçada (Figs. 36A, 36B).

27 – (18:1) Asas anteriores, **fileira estridulatória**:

- (0) ausente (Fig. 35D, 36A, 36C, 36D, 36E);
- (1) presente (Fig. 34A, 35C, 36F)

28 – (18:1) Asas anteriores, **regiões especializadas na ampliação e propagação de sinais acústicos (harpa e espelho)**:

- (0) ausentes (Fig. 35C, 36C);
- (1) presentes (Fig. 34A)

29 – (18:1) Asas anteriores, **campo lateral**:

- (0) ausente (36D);
- (1) presente (Fig. 34B, 36B).

30 – (29:1) Asas anteriores, **campo lateral**, coloração:

- (0) mesma coloração do campo dorsal;
- (1) campo lateral mais escuro que o campo dorsal (Fig. 35C).

31 – (29:1) Asas anteriores, **campo lateral**, separação entre o campo lateral e o campo dorsal:

- (0) separados por uma veia evidente (Fig. 34B, 35C);
- (1) separados por uma linha longitudinal mais clara (Figs. 36A, 36B).

32 – (18:1) Asas anteriores, **campo apical**:

- (0) ausente (Fig. 34C);
- (1) presente (Fig. 34A).

33 – **Asas posteriores**:

- (0) ausentes (Fig. 35D);
- (1) presentes.

34 – (33:1) **Asas posteriores**, desenvolvimento:

- (0) vestigiais, não atingindo metade do abdome (Fig. 34D);
- (1) desenvolvidas, ultrapassando a metade do abdome (Fig. 35A).

O desenvolvimento de asas posteriores, mesmo vestigiais, é incomum em Phalangosidae. Nos táxons analisados neste estudo, apenas *Amphiacusta*, *Lerneca* e *Lernecopsis* apresentam asas posteriores; destes, apenas *Lerneca* possui asas posteriores desenvolvidas, ou seja, ultrapassando a metade do abdome.

A espécie *Taroba elephantina* (Podoscirtidae – grupo externo) possui asas membranosas anteriores desenvolvidas até a metade do abdome. Neste táxon, verifica-se o desenvolvimento de asas posteriores, do mesmo tamanho das asas anteriores, porém mais delicadas. Para este caso, definiu-se o estado 1.

35 – Metanoto, **estruturas metanotais**:

- (0) ausentes;
- (1) presentes (Fig. 36G).

36 – (35:1) Metanoto, **estruturas naturais**, natureza:

- (0) formações não glandulares;
- (1) glandulares (Fig. 36G).

O desenvolvimento de glândulas no metanoto dos machos é comum em Grylloidea. Em Phalangopsidae, estas glândulas são evidentes em diversos táxons; em outros, entretanto, verifica-se a ocorrência de formações diferenciadas no metanoto, geralmente projeções, cuja natureza glandular não é evidente.

As glândulas metanotais geralmente apresentam projeções conspícuas e uma área pilosa, como em *Eidmanacris*. Entretanto, seu desenvolvimento e morfologia são distintos para cada gênero, sendo necessários estudos de ultraestrutura para a interpretação de seus caracteres, como demonstrado por Prado & Fontanetti (2005).

37 – **Pernas**, desenvolvimento em relação ao corpo:

- (0) não especialmente alongadas = comprimento relativamente igual ou pouco maior que o comprimento do corpo (mensurado do fastígio até a borda posterior da placa supra anal) (Fig. 37C);

- (1) alongadas = comprimento pelo menos 1,5x maior que o comprimento corporal (Figs. 37A, B).

A morfologia araneiforme é considerada uma das características de Phalangopsidae, sendo considerado um caráter taxonômico desde os primeiros taxonomistas do século passado, como Hebard e Rehn.

Apesar da aparente subjetividade deste caráter, a condição definida pelo estado 1 é bastante evidente em diversos grupos.

38 – Pernas anteriores, **tímpano externo**:

- (0) ausente;
- (1) presente.

39 – Pernas anteriores, **tímpano interno**:

- (0) ausente;
- (1) presente.

Os tímpanos interno e externo são considerados independentes por serem altamente variáveis em Phalangopsidae e, por isso, propostos em dois caracteres.

40 – Pernas anteriores, tibia I, **esporões**, número:

- (0) 3;
- (1) 2.

41 – Pernas anteriores, tibia II, **esporões**, número:

- (0) 4;
- (1) 3;
- (2) 2.

42 – Pernas posteriores, fêmur III, **base do fêmur**:

- (0) Inflada (Fig. 37C);
- (1) não inflada (Fig. 37B).

43 – Pernas posteriores, tibia III, **espinhos**:

- (0) ausentes;

(1) presentes (Fig. 36H).

44 – Pernas posteriores, tíbia III, **espinhos entre o esporão apical dorsal e os primeiro sub-apical:**

- (0) ausentes;
- (1) presentes.

Este carácter é proposto pela primeira vez neste estudo, sendo empregado em um recente trabalho de descrição taxonômica (Souza-Dias & Desutter-Grandcolas, 2014).

45 – (44:1) Pernas posteriores, tíbia III, **esporões sub-apicais internos**, número:

- (0) 6;
- (1) 5;
- (2) 4 (Fig. 36H).

46 – (44:1) Pernas posteriores, tíbia III, **esporões sub-apicais externos**, número:

- (0) 6;
- (1) 5;
- (2) 4 (Fig. 36H);
- (3) 3.

A comparação do número de esporões na tíbia sempre foi empregada por taxonomistas para a caracterização de grupos. Este carácter foi proposto nas filogenias de Desutter-Grandcolas (1993a, b) e na filogenia de Robillard & Desutter-Grandcolas (2004). Porém, sempre foram analisados em conjunto, através de uma fórmula (4/4, 4/3, 5/5, 5/4, etc...).

Em virtude desta variação no número de esporões, principalmente os externos, optou-se por propor dois caracteres, considerando-os independentes.

47 – Pernas posteriores, tíbia III, **esporões apicais internos**, desenvolvimento em relação aos esporões apicais externos:

- (0) pouco maior que os externos;
- (1) 2x maior que os externos (Fig. 36H).

48 – Pernas posteriores, tíbia III, **esporões apicais internos**, comprimento:

- (0) superior pouco maior que o mediano;
- (1) mediano o maior (Fig. 36H).

49 – Pernas posteriores, tíbia III, **esporões apicais externos**, comprimento:

- (0) superior pouco maior que o mediano;
- (1) mediano o maior.

50 – Pernas posteriores, basitarso III, **fileira interna de espinhos**:

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 36H).

51 – (50:1) Pernas posteriores, basitarso III, **fileira externa de espinhos**:

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 36H).

Este caráter foi primeiramente proposto por Hebard (1928a) para caracterizar o grupo Luzarae. Após, diversos taxonomistas utilizaram este caráter para definir grupos. Assim como observado com os esporões sub-apicais da tíbia III, a fileira de espinhos era tratada em conjunto, geralmente como uma “fileira dupla de espinhos”.

Entretanto, observou-se que a fileira interna não era dependente da fileira externa de espinhos, uma vez que as duas nem sempre apareciam igualmente desenvolvidas. Por este motivo, optou-se por propor dois caracteres separados.

ABDOME

52 – Abdome, **glândulas tergaís**:

- (0) ausentes;
- (1) presentes nos tergitos IV e V (Fig. 35C).

53 – Abdome, **placa supra anal**, porção anterior:

- (0) mesma cor do último tergito abdominal;
- (1) coloração diferente (Fig. 35F).

54 – Abdome, **placa supra anal**, borda posterior:

- (0) mesma cor da base da placa;
- (1) coloração diferente (Fig. 35E).

55 – Abdome, **placa supra anal**, constrição medial:

- (0) fraca (Figs. 35E, 35F);
- (1) importante (Fig. 35G).

Em vários táxons observa-se uma constrição, na parte mediana da placa supra-anal, sendo que em algumas espécies esta constrição é mais acentuada que em outras, como na figura.

56 – Abdome, **espinho no paraprocto**:

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 35G).

FÊMEA

57 – Fêmea, **asa anterior**:

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 35B).

58 – (58:1) Fêmea, **asa anterior**, desenvolvimento:

- (0) desenvolvida;
- (1) reduzida (Fig. 35B);
- (2) reduzida a uma pequena escama.

59 – Fêmea, **ovipositor**, comprimento em relação ao fêmur:

- (0) menor ou igual ao comprimento do fêmur;
- (1) ovipositor mais comprido que o fêmur.

Figura 34. Caracteres morfológicos – asa. A, *Paragryllus* sp, vista dorsal.; B, *Ectecous* sp., vista dorsal; C, *Lernecopsis beto*, vista dorsal; D, *Palpigera* sp., vista dorsal.

Figura 35. Caracteres morfológicos – asa e placas. A, macho de *Lerneca* sp., vista dorsal.; B, fêmea de *Lerneca* sp., vista dorsal; C, macho de *Aracamby balneatorius*, vista dorsal; D, macho de *Izecksohniella puri*, vista dorsal; E, placa supra anal de *Aracamby balneatorius*, vista dorsal; G, terminália de *Aracamby balneatorius*, evidenciando-se o espinho; H, placa supra anal de *Guabamima* aff. *lordelloi*; H, placa supra anal de *Bambuina bambui*.

Figura 36. Caracteres morfológicos – asas coriáceas. A, macho de *Eidmanacris meridionalis*, vista dorsal.; B, mesmo espécime, cabeça, pronoto e asa em vista lateral; C, macho de *Endophallusia minuta* de Mello, 1990, vista dorsal da cabeça, pronoto e asas; D, macho de *Adenopygus heikoi* Bolfarini & de Mello, 2012, vista dorsal da cabeça, pronoto e asas; E, face ventral da asa direita de *Eidmanacris meridionalis*; F, face ventral da asa direita de *Guabamima* aff. *lordelloi*; H, tíbia posterior de *Aracamby* sp. n. (Foz) em vista dorsal. Escalas: 1mm.

Figura 37. Morfologia externa. A, macho de *Eidmanacris suassunai* Souza-Dias, Campos & Nihei (submet.); B, macho de *Aracamby mucuriensis*; C, macho de *Laranda castanea*. Créditos das fotos B e C: Projeto Biota de Orthoptera do Brasil – Luciano Martins e Francisco de A. G. de Mello.

GENITÁLIA MASCULINA

As figuras com os caracteres e seus estados são apresentadas no tópico Resultados e Discussão do capítulo 1 do presente estudo.

60 – Pseudoepífalo, **rami**:

- (0) ausentes (0);
- (1) presentes (1).

61 – (60:1) Pseudoepífalo, **rami**, grau de desenvolvimento:

- (0) fortemente esclerotizado (Figura);
- (1) pouco esclerotizado ou membranoso (Figura).

62 – Pseudoepífalo, **placa ramal**:

- (0) ausente;
- (1) presente.

Caráter proposto por Randell (1964), para a caracterização dos gêneros de Gryllidae, sendo reportado também em alguns Eneopterinae (Robillard & Desutter-Grandcolas, 2004). A placa ramal foi definida como sendo um largo esclerito pareado, onde os rami articulam-se ao invés de serem articulados diretamente ao pseudoepífalo. Esta estrutura não foi reportada para Phalangopsidae até o momento.

63 – (62:0) Pseudoepífalo, **rami**, grau de desenvolvimento da conexão *rami*-pseudoepífalo:

- (0) esclerotizada;
- (1) membranosa.

Nos táxons onde a conexão do rami como pseudoepífalo se dá pela placa ramal, este caráter é considerado inaplicável (-). Nos táxons onde a conexão é membranosa, a base do rami e, conseqüentemente toda a estrutura, são separadas do pseudoepífalo.

64 – (60:1) Pseudoepífalo, **rami**, base dos *rami*:

- (0) fundida com o pseudoepífalo;
- (1) articulada;
- (2) separada do pseudoepífalo.

Considera-se o estado (0) o tipo de conexão esclerotizada ampla (4:0) observado em alguns táxons, como em *Paraclodes* e no novo gênero de Strogulomorphini. Nos táxons onde a conexão é esclerotizada (4:0) e a área de contato é pequena, considera-se uma articulação, conforme proposto por Robillard & Desutter-Grandcolas, 2004.

65 – (60:1) Pseudoepífalo, **rami**, desenvolvimento da base dos *rami* em vista lateral:

- (0) larga;
- (1) estreita.

Considera-se o estado (0) quando a base dos *rami* é mais larga que o restante da estrutura.

66 – (60:1) Pseudoepífalo, **rami**, orientação de cada *ramus*:

- (0) fundindo-se na linha mediana;
- (1) não fundidos.

67 – (66:1) Pseudoepífalo, **rami**, ápice dos *rami*, orientação:

- (0) retos;
- (1) curvados internamente.

68 – Pseudoepífalo, **região posterior**, desenvolvimento:

- (0) projetada, com *lophis* bem desenvolvidos (Fig. 19E);
- (1) reduzida, *lophis* ausentes;
- (2) reduzida, porém com *lophis* mediais.

A região apical ou posterior do pseudoepífalo é desenvolvida, ou seja, alongada, em vários táxons de Grylloidea. Na maioria dos Phalangopsidae, principalmente nos Luzarinae, a

esclerotização pseudoepifálica é reduzida à região mediana do esclerito pseudoepifálico, o qual é transversal. Neste estudo, apenas o táxon *Uvaroviella (Holacula) bordoni* (Chopard, 1970) de Phalangopsidae apresentou a região posterior do pseudoepífalo projetada.

Em *Ectecous*, o pseudoepífalo apresenta duas projeções látero-dorsais, as quais, a primeira vista, assemelham-se aos braços pseudoepifálicos. Porém, os braços são projeções livres do restante da esclerotização pseudoepifálica em toda sua extensão, o que não ocorre em *Ectecous*; estas estruturas conectam-se à parte mediana do pseudoepífalo e prolongam-se ventralmente, formando ao menos uma projeção ventral bem desenvolvida e prolongando-se até a dobra ectofálica, hiperdesenvolvida e esclerotizada neste gênero.

Em *Laranda* e no novo gênero de Strogulomorphini, a região mediana do pseudoepífalo é reduzida, como nos demais Phalangopsidae, porém com pequenos *lophis* mediais presentes (Fig.). Nestes gêneros, os *lophis* são membranosos e visíveis abaixo do processo mediano pseudoepifálico, presente nestes táxons. Os *lophi* membranosos foram reportados por Desutter-Grandcolas para os Strogulomorphini (Desutter-Grandcolas, 1991) e o gênero *Laranda* (Desutter-Grandcolas, 1994).

69 – (68:0) Pseudoepífalo, parte posterior, ***lophis***, desenvolvimento do ápice:

- (0) alongados, estreitos e com ápice pontiagudo (Fig. 19E);
- (1) alongados, largos e com ápice com projeções levemente agudas ou quadradas.

70 – (69:0) Pseudoepífalo, parte posterior, ***lophis***, orientação dos ápices pontiagudos;

- (0) dorsais, ou no mesmo eixo do pseudoepífalo;
- (1) orientados ventralmente.

71 – Pseudoepífalo, parte mediana, **processos medianos pseudoepifálicos**:

- (0) ausentes;
- (1) presentes (Fig. 21F, 21G).

Os processos medianos pseudoepifálicos foram reportados por Desutter-Grandcolas para os Strogulomorphini (Desutter-Grandcolas, 1991) e o gênero *Laranda* (Desutter-Grandcolas, 1994).

72 – Pseudoepífalo, **apódemas pseudoepifálicos**:

- (0) ausentes;
- (1) presentes.

73 – (72:1) Pseudoepífalo, **apódemas pseudoepifálicos**, localização:

- (0) laterais;
- (1) mediais.

74 – Pseudoepífalo, **braços pseudoepifálicos**:

- (0) ausentes;
- (1) presentes.

Em Phalangopsidae, os braços pseudoepifálicos correspondem ao prolongamento lateral da esclerotização pseudoepifálica, evidenciados como consequência da redução da parte apical do pseudoepífalo. Dessa forma, os braços pseudoepifálicos são considerados a principal projeção distal a partir da parte mediana do pseudoepífalo.

Esta posição permitiu propor homologias primárias para Phalangopsidae. Em alguns táxons o pseudoepífalo é bastante modificado do plano básico, com o desenvolvimento de glândulas, vesículas, processos e escleritos adicionais, como observados em *Lerneca* e gêneros próximos.

75 – (74:1) Pseudoepífalo, **braços pseudoepifálicos**, desenvolvimento:

- (0) rígidos;
- (1) tubulares.

Braços pseudoepifálicos tubulares geralmente estão associados à glândulas fáticas. Estes braços são ocos, apresentando um ducto interno visível e com um orifício aberto no ápice, funcionando como ductos que liberam a secreção glandular.

76 – (74:1) Pseudoepífalo, **braços pseudoepifálicos**, mobilidade:

- (0) imóveis;
- (1) móveis.

Os braços móveis são aqueles com uma evidente separação do pseudoepífalo ao longo de toda sua extensão, sendo conectados apenas em sua base, indicando uma mobilidade, como

em *Eidmanacris*. Entre as funções relacionadas a mobilidade dos braços pseudoepifálcos, destacam-se a como a secreção de substâncias glandulares, o envolvimento com algum tipo de estímulo durante o comportamento reprodutivo, como observado em *Eidmanacris*, ou o auxílio no agarramento a papila copulatória.

Em *Lerneca* e gêneros aparentados, o braço pseudoepifálico é ventral e considerando a morfologia geral do complexo fálico, seu braço pseudoepifálico é imóvel.

77 – (74:1) Pseudoepífalo, **braços pseudoepifálcos**, orientação em relação aos parâmeros pseudoepifálcos:

- (0) laterais (Fig. 22D);
- (1) dorsais;
- (2) ventrais (Fig. 24).

É de se esperar que em Phalangopsidae os braços pseudoepifálcos sejam laterais em relação aos parâmeros pseudoepifálcos, geralmente médio-apicais, em decorrência da redução da parte apical da esclerotização pseudoepifálica. No entanto, em diversos táxons os braços pseudoepifálcos orientam-se dorsal ou ventralmente.

78 – (77:1) Pseudoepífalo, **braços pseudoepifálcos dorsais**, orientação em relação à parte mediana do pseudoepífalo:

- (0) retos;
- (1) curvados (Fig. 22F).

79 – (74:1) Pseudoepífalo, **braços pseudoepifálcos**, ápice:

- (0) simples (Fig. 24);
- (1) bífidos.

80 – (79:0) Pseudoepífalo, **braços pseudoepifálcos**, forma do ápice simples:

- (0) reto;
- (1) curvado;
- (2) pontiagudo (Fig. 24);
- (3) serrilhado (Fig. 24).

81 – (79:1) Pseudoepífalo, **braços pseudoepifálicos**, orientação do ápice bífido:

- (0) retos, direcionados posteriormente;
- (1) curvados, direcionados para a parte interna do complexo fálico.

82 – (74:1) Pseudoepífalo, **braços pseudoepifálicos**, margem ventral:

- (0) lisa;
- (1) com abas internas.

83 – Pseudoepífalo, **braços pseudoepifálicos**, prolongamento basal:

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 28A).

84 – Pseudoepífalo, **formações esféricas internas**:

- (0) ausentes;
- (1) presentes (Fig. 22C, Fig. 24).

O desenvolvimento de formações esféricas internas na genitália masculina de vários táxons de Phalangopsidae, geralmente está associada a uma alteração na morfologia do complexo fálico. No grupo Aracambiae, o complexo fálico apresenta braços modificados, longos e tubulares; em *Lerneca* e gêneros próximos, o complexo fálico possui uma projeção adicional, pontiaguda e ventral.

A ocorrência de formações esféricas internas no complexo fálico é reportada para diversos gêneros de Luzarinae neotropicais e são divididas em vesículas ou glândulas fálicas. As glândulas fálicas são definidas como as formações internas associadas a uma estrutura que libera suas secreções, geralmente um braço tubular do pseudoepífalo (portando um ducto interno) com uma abertura no ápice (ou próximo) para a liberação da secreção; considera-se como vesícula fálica uma formação interna esférica não associada a uma estrutura modificada para a liberação de sua secreção. Desta forma, sua função permanece desconhecida.

Para mais informações sobre formações esféricas internas em Luzarinae, principalmente glândulas, ver de Mello, 2007 e Souza-Dias & Desutter-Grandcolas, 2014.

85 – (84:1) Pseudoepífalo, **formações esféricas internas**, estruturas associadas:

- (0) braços pseudoepifálicos tubulares (Fig. 22G, Fig. 22H);
- (1) projeção pseudoepifálica ventral-interna (Fig. 24);
- (2) não associadas a estruturas pseudoepifálicas.

86 – Pseudoepífalo, **projeção ventral**:

- (0) ausente;
- (1) presente.

Este caráter é proposto pela primeira vez. Trata-se de uma projeção ventral do pseudoepífalo, a qual provavelmente seja o esclerito A, proposto por Desutter para os braços pseudoepifálicos (1990). Para mais detalhes, ver o tópico 3. Resultados e Discussão do primeiro capítulo.

87 – (86:1) Pseudoepífalo, **projeção ventral**:

- (0) aderido ao restante da esclerotização pseudoepifálica;
- (1) formando esclerito livre (Fig. 24);
- (2) conectados a dobra ectofálica (Fig. 21A, Fig. 21B).

88 – (87:1) Pseudoepífalo, **projeções ventrais livres**, localização:

- (0) associadas aos braços;
- (1) mediais;
- (2) basais, curvadas internamente.

89 – Pseudoepífalo, **projeção pseudoepifálica ventral interna**:

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 24).

Este caráter refere-se à projeção ventral-interna observada em alguns táxons como *Lerneca* e gêneros próximos. Para mais detalhes, ver o tópico 3. Resultados e Discussão do primeiro capítulo.

90 – Pseudoepífalo, **região mediana**, desenvolvimento:

- (0) alongada – pseudoepífalo alongado;
- (1) reduzida a margem basal – pseudoepífalo transversal.

91 – Pseudoepífalo, **região mediana**, desenvolvimento, vista lateral:

- (0) mesmo nível do restante da esclerotização pseudoepifálica;

(1) superior em relação ao restante da esclerotização pseudoepifálica.

92 – Pseudoepífalo, **margem basal**, esclerotização:

- (0) margem basal totalmente esclerotizada;
- (1) esclerotização interrompida na linha mediana.

93 – (72:0) e (73:0) Pseudoepífalo, **margem basal**, formato da linha mediana:

- (0) reta;
- (1) sulcada.

94 – Pseudoepífalo, **membrana entre a margem basal e os parâmeros pseudoepifálicos**:

- (0) ausente
- (1) presente.

Este caráter foi proposto por Desutter-Grancolas em seu estudo sobre *Luzarida* e gêneros próximos. Esta membrana é visível posicionando o complexo fálico em vista lateral.

95 – (94:1) Pseudoepífalo, **membrana entre a margem basal e os parâmeros pseudoepifálicos**, desenvolvimento:

- (0) contínua a margem basal, não projetada em vista lateral;
- (1) projetada dorsalmente, visível em vista lateral.

96 – Pseudoepífalo, **parâmeros pseudoepifálicos**:

- (0) ausentes;
- (1) presentes.

97 – (96:1) Pseudoepífalo, **parâmeros pseudoepifálicos**, localização em relação à esclerotização pseudoepifálica:

- (0) ventrais (Fig. 19B, 19C);
- (1) mediais;
- (2) apicais.

98 – (96:1) Pseudoepífalo, **parâmeros pseudoepifálicos**, configuração:

- (0) parâmero pseudoepifálico único – formado por apenas um par projeções (Fig. 19B, 19C);
- (1) parâmeros pseudoepifálicos bem desenvolvidos, divididos em dois pares de projeções e divididos em PsP1 e PsP2.

A presença de parâmeros pseudoepifálicos divididos em PsP1 e PsP2 é observada em todos os Luzarinae estudados aqui. Este caráter é proposto pela primeira vez.

99 – (96:1) Pseudoepífalo, **parâmeros pseudoepifálicos**, esclerotização:

- (0) totalmente esclerotizados;
- (1) com áreas membranosas (Fig. 22A, Fig. 22B, Fig. 22G).

A presença de áreas membranosas nos parâmeros pseudoepifálicos pode estar relacionada a alguma especialização em sua função de clássper. Em diversos táxons, são observadas áreas membranosas modificadas em áreas infláveis, as quais podem expandir por pressão hidráulica. Estas modificações foram discutidas primeiramente por de Mello & de Andrade (2003), de Mello (2007) e Souza-Dias & Desutter-Grandcolas (2014).

Este caráter é proposto aqui pela primeira vez.

100 – (98:1) Pseudoepífalo, **parâmeros pseudoepifálicos 1 e 2**:

- (0) amplamente separados;
- (1) conectados;
- (2) fundidos (Fig. 25A).

A condição definida pelo estado 1 refere-se aos casos onde observa-se algum tipo de conexão entre uma projeção do PsP (PsP1 ou PsP2) e a outra. Geralmente esta conexão é membranosa.

Nos casos onde a conexão é contínua, como em *Endecous*, foi proposto o estado 2. Sempre que a conexão não fosse visível, foi proposto o estado 0.

Este caráter é proposto pela primeira vez neste estudo.

101 – (98:1) Pseudoepífalo, **parâmeros pseudoepifálicos**, desenvolvimento do PsP1 e PsP2:

- (0) igualmente desenvolvidos;
- (1) PsP1 mais desenvolvido (Fig. 30);

(2) PsP2 mais desenvolvido (Fig. 19F, Fig. 22I, Fig. 29A).

102 – (98:1) Pseudoepífalo, **parâmeros pseudoepifálicos**, PsP2, posição em relação aos braços pseudoepifálicos:

(0) mediais

(1) associados aos braços.

Em alguns táxons, como *Melanotes*, os PsP2 estão associados aos ápices dos braços pseudoepifálicos. Para estes casos, definiu-se o estado 1. A condição definida pelo estado 0 é reportada na maioria dos Luzarinae. Este caráter é proposto aqui pela primeira vez.

103 – Invaginação ectofálica, **apódemas ectofálicos ventrais**, comprimento em relação às estruturas endofálicas, vista frontal:

(0) mais longos

(1) mais curtos

As estruturas endofálicas consideradas aqui são o esclerito endofálico e seu(s) apódema(s) (quando presentes). O estado (1) geralmente representa apódemas ectofálicos curtos, como em *Endecous*.

104 – Invaginação ectofálica, **apódemas ectofálicos ventrais**, comprimento em relação aos *rami*, vista frontal:

(0) mais curtos que os *rami* (Fig. 29B);

(1) mais longos que os *rami*.

105 – Invaginação ectofálica, **apódemas ectofálicos ventrais**, orientação do ápice:

(0) retos;

(1) convergentes;

(2) divergentes.

O ápice dos apódemas ventrais é considerado como sendo a região mais basal de cada apódema ventral.

106 – Invaginação ectofálica, **apódemas ectofálicos ventrais**, desenvolvimento, vista lateral:

- (0) normais;
- (1) largos.

Embora este caráter pareça ser bastante subjetivo, o estado (1) é claramente observado em alguns táxons, ao se visualizar a genitália em vista lateral.

107 – Invaginação ectofálica, **arco ectofálico**:

- (0) ausente;
- (1) presente.

108 – (107:1) Invaginação ectofálica, **arco ectofálico**, formato, vista frontal

- (0) V invertido (Fig. 19B);
- (1) convexo;
- (2) reto.

O estado (1) refere-se a qualquer formato do arco ectofálico com algum grau de convexidade, não distinguindo a angulação da estrutura. O arco em formato de V invertido é característico de *Eneoptera*.

109 – (107:1) Invaginação ectofálica, **arco ectofálico** em vista frontal, desenvolvimento em relação aos apódemas ectofálicos ventrais:

- (0) mais estreito que os apódemas;
- (1) mais largo que os apódemas.

110 – (107:1) Invaginação ectofálica, **arco ectofálico**, posição em relação à parte mediana do pseudoepífalo:

- (0) anterior;
- (1) localizado logo abaixo;
- (2) posterior.

Para a observação dos estados deste caráter, o arco ectofálico deve ser posicionado em posição frontal.

111 – Invaginação ectofálica, **arco ectofálico**, posição dentro do complexo fálico em relação ao endófalo:

- (0) dorsal (Fig. 19D);
- (1) ventral.

112 – Invaginação ectofálica, **projeções ectofálicas dorsais**:

- (0) ausentes;
- (1) presentes (Fig. 25A, 25B).

Nos táxons onde esta estrutura é encontrada, a esclerotização ectofálica atinge sua maior complexidade, compreendendo um par de apódemas ectofálicos ventrais, unidos pelo arco ectofálico, de onde partem um par de projeções ectofálicas dorsais e um par de projeções ectofálicas ventrais, associadas aos parâmeros pseudoepifálicos.

Este caráter é proposto pela primeira vez.

113 – (112:1) Invaginação ectofálica, **projeções ectofálicas dorsais**, contato:

- (0) separadas (Fig. 25A, 25B);
- (1) unidas.

Em *Eidmanacris*, observa-se uma esclerotização dorsal acima do arco ectofálico. Esta estrutura foi referida como um prolongamento esclerotizado do arco ectofálico, localizado acima da dobra ectofálica, por Desutter-Grandcolas (1995). Recentemente, esta estrutura foi referida como projeções ectofálicas dorsais por Souza-Dias *et al.* (2015, submetido), localizada acima e associada a dobra ectofálica (a qual é alongada e membranosa em *Eidmanacris*); em minha interpretação, essa estrutura, aparentemente única, é formada pelas projeções ectofálicas dorsais, as quais neste gênero são unidas em quase toda sua extensão.

Em *Endecous*, as projeções são bem visíveis e claramente separadas.

114 – (112:1) Invaginação ectofálica, **projeções ectofálicas dorsais**, posição no complexo fálico:

- (0) internas;
- (1) sobressaindo-se ao esclerito pseudoepifálico.

Ao se observar as projeções ectofálicas dorsais em vista lateral, nota-se que em *Endecous* estas projeções sobressaem à esclerotização pseudoepifálica, sendo salientes e bem visíveis.

115 – Invaginação ectofálica, **projeções ectofálicas ventrais**:

- (0) desenvolvidas;
- (1) reduzidas;
- (2) ausentes.

116 – Invaginação ectofálica, **projeções ectofálicas ventrais**, ligação:

- (0) ligadas aos parâmeros pseudoepifálicos ventrais;
- (1) ligadas aos PsP1;
- (2) ligadas aos *lophi*.

117 – Invaginação ectofálica, **projeções ectofálicas ventrais**, desenvolvimento (largura) em relação aos apódemas ectofálicos ventrais:

- (0) apódemas ectofálicos ventrais com mesmo desenvolvimento ou ligeiramente mais largos que os apódemas;
- (1) projeções ectofálicas ventrais mais largas que os apódemas (Fig. 30).

Novamente, apesar da aparente subjetividade deste caráter, em *Adenopygus* e *Bambuina* as projeções são pelo menos duas vezes mais desenvolvidas que os apódemas ventrais. Nos demais táxons, os apódemas são tão ou mais desenvolvidos que as projeções ectofálicas.

118 – Invaginação ectofálica, **projeções ectofálicas ventrais**, desenvolvimento (comprimento) em relação aos apódemas ectofálicos ventrais:

- (0) apódemais ectofálicos ventrais maiores;
- (1) projeções ectofálicas ventrais maiores;
- (2) comprimento semelhante.

Considereei como projeções ou apódemas maiores apenas as estruturas claramente mais desenvolvidas em relação a outra, ou seja, com pelo menos o dobro do comprimento, observados a partir do arco ectofálico. Projeções e apódemas com comprimentos semelhantes foram considerados como estado (2). Esta diferença está relacionada com a configuração geral do complexo fálico; por exemplo, em *Eidmanacris*, *Guabamima* e *Mellopsis doucasae*, por

exemplo, os apódemas bastante alongados e claramente muito maiores que as projeções. Por outro lado, em *Endecous* e *Melanotes*, o padrão é oposto: os apódemas são curtos, enquanto as projeções são alongadas.

119 – Invaginação ectofálica, **dobra ectofálica**:

- (0) desenvolvida;
- (1) não diferenciada.

A dobra ectofálica, por sua complexidade e variação, é uma das estruturas fálicas de mais difícil visualização e interpretação. Considero o seu desenvolvimento como o estado 0 devido a presença desta estrutura em praticamente todos os grupos de Grylloidea (é desenvolvida em todos os táxons do grupo externo deste estudo). Porém, em virtude de sua complexidade, ou seja, da sua grande variação em termos de desenvolvimento e esclerotização, desde totalmente membranosa a totalmente esclerotizada (como em *Ectecous*), além da variação em sua localização no complexo fálico, a sua ausência (ou total redução) nos táxons amostrados neste estudo não é confirmada (ver discussão sobre a dobra ectofálica no Tópico 3 do primeiro capítulo). Assim, o estado (1) “não diferenciada” refere-se às situações nas quais a dobra não é observável, por estar totalmente inserida dentro do complexo fálico (como em *Lerneca* e gêneros próximos) ou por não estar visível devido a alterações na morfologia geral do complexo fálico, como em *Aracamby* e *Izecksohniella*. Nestes casos, considero que a dobra ectofálica pode estar presente, porém totalmente membranosa e, provavelmente, reduzida, de maneira que sua visualização não seja possível.

120 – (119:0) Invaginação ectofálica, **dobra ectofálica**, desenvolvimento:

- (0) membranosa (Fig. 27A, Fig. 27D, Fig. 28D, Fig. 28D);
- (1) esclerotizada;
- (2) semi-esclerotizada.

Em alguns táxons, a dobra ectofálica é alongada e sulcada, assemelhando-se a uma canaleta, e suas laterais são mais esclerotizadas que o fundo da estrutura, como em *Adenopygus heikoi* e *Bambuina bambui*, entre outros. Para estes casos, foi definido o estado (2), semi-esclerotizada.

121 – (120:1,2) Invaginação ectofálica, **dobra ectofálica esclerotizada ou semi-esclerotizada**, formato:

- (0) formando esclerito distinto;
- (1) alongada, constituindo um *virga* (Fig. 19D)

As dobras ectofálicas esclerotizadas ou semi-esclerotizadas (caráter 120) geralmente desenvolvem-se em um esclerito distinto, cuja base apresenta duas projeções basais, as quais conectam ou revestem a projeção medial do esclerito endofálico, como em *Adenopygus heikoi*, *Bambuina bambui* e *Joadis mesai*, entre outros. Reporta-se aqui o desenvolvimento da dobra ectofálica neste esclerito peculiar em diversos gêneros de Phalangopsidae, além de Eneopteridae, nas espécies *Eneoptera surinamensis* e *Tafalisca paranaensis*.

As dobras ectofálicas alongadas, por outro lado, podem ser totalmente membranosas como em *Eidmanacris* e *Endophallusia*, as quais revestem todo o endofalo ou apenas sua porção distal, ou totalmente esclerotizadas e hiperdesenvolvidas, como em Gryllidae e no gênero *Ectecous*.

122 – (119:0) Invaginação ectofálica, **dobra ectofálica membranosa**, formato:

- (0) reduzida;
- (1) alongada (Fig. 27A, Fig. 27D, Fig. 28A, Fig. 28D).

123 – (121:0) Invaginação ectofálica, **dobra ectofálica**, formato do esclerito;

- (0) projeções basais desenvolvidas;
- (1) esclerito deslocado para o ápice da invaginação, sem projeções basais;
- (2) esclerito distinto, com projeções laterais;

A modificação da dobra ectofálica em um esclerito distinto, esclerotizado ou semi-esclerotizado é reportada para vários táxons, conforme descrito no caráter 65. Este esclerito, entretanto, possui alguns padrões morfológicos: na maior parte dos táxons observados, o esclerito possui projeções basais bem desenvolvidas, as quais estão relacionadas ao esclerito endofálico. Entretanto, em *Strinatia* e *Luzara*, a dobra possui outra configuração, sem as projeções basais, e deslocada para o ápice da invaginação ectofálica (Figuras).

Em *Adelosgryllus rubricephalus*, a dobra possui um formato único, medialmente posicionada entre o ápice da invaginação ectofálica e o esclerito endofálico, a qual, aparentemente, não está conectada. Em *Microlerneca leticia*, a dobra ectofálica também modificou-se em um esclerito distinto, alongado.

124 – (120:1) e (121:1) Invaginação ectofálica, **dobra ectofálica**, configuração das projeções alongadas e esclerotizadas:

- (0) projeção única;
- (1) projeções bífidas.

Em *Ectecous*, a dobra ectofálica possui um hiperdesenvolvimento, apresentando-se como um grande esclerito alongado medial, geralmente ultrapassando o ápice dos *lophi* laterais e com duas projeções pareadas, ou bífidas.

Em Gryllidae, a dobra ectofálica é alongada, esclerotizada e constituída por apenas uma projeção, sendo reportada historicamente como estilete (Chopard, 1961) ou *virga* (Randell, 1964; Gorochoy, 2002). O termo *virga* geralmente é empregado para se referir à dobra ectofálica de *Gryllus*, uma vez que a dobra é alongada e fundida ao endofalo, constituindo, aparentemente, uma única estrutura (Randell, *op. cit.*; Gorochoy, 1995, 2002, 2013; Robillard & Desutter-Grandcolas, 2004). Segundo Torre-Bueno (1989), o termo *virga* é definido como “um espinho fático originado do endofalo”; considerando o desenvolvimento destas duas estruturas em *Gryllus*, compreende-se a utilização deste termo, embora a dobra ectofálica não possua origem endofálica.

125 – (120:1), (121:1) e (122:0,1) Invaginação ectofálica, **dobra ectofálica**, ápice das projeções alongadas e esclerotizadas:

- (0) associado aos parâmeros pseudoepifáticos ventrais;
- (1) ultrapassando os *lophi* e sobressaindo-se ao complexo fático.

Em *Ectecous*, a dobra ectofálica é hiperdesenvolvida e seu ápice ultrapassa em comprimento os *lophi* laterais, sobressaindo-se ao complexo fático e podendo ser facilmente confundida com o pseudoepífalo (Figs. 21A, B). Esta conformação é reportada, até o momento, apenas para algumas espécies de *Ectecous*.

126 – Invaginação ectofálica, **dobra ectofálica**, conexão com o endofalo:

- (0) amplamente conectada (Fig. 21C, Fig. 21F, 21H);
- (1) conectada por membrana (Fig. 27C, Fig. 27D, Fig. 28C, Fig. 28D);
- (2) dobra ectofálica revestindo o esclerito endofático (Fig. 19C);
- (3) conectada aos apódemas endofáticos (Fig. 21A, Fig. 21B, 21D).
- (4) separada do endofalo – conexão não visível (Fig. 19B);
- (5) fundida como endofalo – separação não visível.

A conexão da dobra ectofálica com o endofalo é variável em Grylloidea, de acordo com o desenvolvimento específico da dobra e das estruturas endofálicas (esclerito e apódemas).

Em *Anurogryllus* sp., a dobra ectofálica desenvolveu-se em uma longa e esclerotizada estrutura, porém amplamente conectada ao esclerito endofálico (estado 0) uma vez que a separação entre a dobra e o esclerito endofálico é visível.

Em *Gryllus*, onde a dobra ectofálica possui formato de *virga*, propõe-se que esta estrutura seja amplamente fundida ao endofalo, de modo que a separação não é visível. Para este caso definiu-se o estado 5.

A condição definida pelo estado 1 é reportada nos táxons que possuem uma dobra ectofálica membranosa, alongada ou não, ou em algumas espécies onde a dobra ectofálica desenvolveu um esclerito distinto. A condição definida pelo caráter 2 é reportada nos táxons onde a dobra ectofálica formou um esclerito distinto, o qual reveste a projeção mediana do esclerito endofálico.

A dobra ectofálica conecta-se aos apódemas endofálicos nas espécies analisadas do gênero *Ectecous* (estado 3). Neste gênero, a dobra ectofálica é hiperdesenvolvida, assim como os apódemas endofálicos, enquanto o esclerito endofálico é reduzido, ou seja, não forma um esclerito distinto.

127 – (126:1) Invaginação ectofálica, **dobra ectofálica**, tipo de conexão membranosa com o endofalo:

- (0) formando uma ponte membranosa;
- (1) membrana envolvendo todo o esclerito endofálico (Fig. 27C, Fig. 27D, Fig. 28C, 28D);
- (2) conexão membranosa apenas no ápice do endofalo.

Em muitos táxons, principalmente em Phalangopsidae, a dobra ectofálica é membranosa e, considerando-se esta condição, pode ser alongada (caráter 65:1) ou não (caráter 65:2). A condição reportada pelo estado (0) é reportada para táxons como *Adenopygus heikoi*, *Bambuina bambui* e espécies do gênero *Endecous*, entre outros. Nestes táxons verifica-se que a dobra ectofálica forma uma ponte membranosa, conectando seu ápice com o ápice do esclerito endofálico.

Nos táxons onde a dobra ectofálica desenvolveu-se como uma pequena membrana (caráter 65:2), a conexão membranosa ocorre apenas no ápice do endofalo.

A condição reportada no estado (1) é reportada para *Eidmanacris* e *Endophallusia*, gêneros onde o esclerito endofálico é alongado e a dobra ectofálica, membranosa, conecta-se com o esclerito ao longo de quase toda sua extensão.

128 – Endofalo, **apódemas endofálicos**:

- (0) ausentes;
- (1) presentes (Fig. 28B).

129 – (128:1) Endofalo, **apódemas endofálicos**, número:

- (0) único (Fig. 28B).
- (1) Pareados (Fig. 21A, 21B, 21D, Fig. 29A).

130 – (129:1) Endofalo, **apódemas endofálicos** pareados, desenvolvimento:

- (0) normais;
- (1) hiperdesenvolvidos (Fig. 21 D).

A condição definida pelo estado 1 é observada em *Ectecous* e *Paragryllus*, onde o esclerito endofálico é hiperdesenvolvido, conforme as figuras.

131 – (129:1) Endofalo, **apódemas endofálicos** pareados, orientação:

- (0) ventrais;
- (1) laterais (Fig. 21F).

132 – (129:1) Endofalo, **apódemas endofálicos** pareados, lâmina lateral:

- (0) Desenvolvida (Fig. 21F, 22B);
- (1) não desenvolvida, com apódemas endofálicos livres.

A condição definida pelo estado (0) pode ser observada em no grupo Aracambiae (exceto *Aracamby*) e no novo gênero de Strogulomorphini. Esta lâmina é definida como um prolongamento lateral da parede do apódema.

Nos gêneros do grupo Aracambiae onde esta estrutura ocorre, ela pode estar relacionada à configuração do complexo fálico, uma vez que as estruturas endofálicas (apódemas e esclerito) situam-se no fundo de um grande sulco mediano. Neste caso, as lâminas provavelmente expandem o apódema lateralmente, formando a parede da estrutura.

133 – (129:0) Endofalo, **apódema endofálico** único, crista mediana:

- (0) ausente;
- (1) presente.

Este caráter é observado em alguns táxons que apresentam um único apódema endofálico, originado do fundo do esclerito endofálico e visível dorsalmente. Esta crista mediana, entretanto, difere da crista médio-dorsal proposta por Desutter (1987, 1990), conforme discutido no Tópico x. Este caráter foi proposto por Robillard & Desutter-Grandcolas (2004) para a filogenia de Eneopterinae (Eneopteridae).

134 – Endofalo, **esclerito endofálico**:

- (0) indiferenciado (Fig. 29A);
- (1) desenvolvido.

Um esclerito endofálico distinto é observado na maioria dos táxons amostrados neste estudo. Sua redução ou desaparecimento está relacionado a uma modificação na configuração das estruturas endofálicas, como em *Taroba elephantina* (Podoscirtidae), onde as estruturas endofálicas são representadas pelos apódemas endofálicos, pares e assimétricos.

O esclerito endofálico também é bastante reduzido ou indiferenciado em alguns gêneros de Phalangopsidae. Em *Ectecous*, o esclerito é reduzido enquanto os apódemas são hiperdesenvolvidos; em *Guabamima* e *Mellopsis*, o esclerito é reduzido e o endofalo compreende apenas um par de apódemas endofálicos.

135 – (134:1) Endofalo, **esclerito endofálico**, projeções latero-posteriores:

- (0) ausentes;
- (1) presentes (Fig. 28B).

136 – (134:1) Endofalo, **esclerito endofálico**, projeções médio-posteriores:

- (0) ausentes;
- (1) presentes (Fig. 27A, Fig. 28B).

137 – (134:1) Endofalo, **esclerito endofálico**, projeções médio-posteriores, desenvolvimento:

- (0) curtas;

- (1) alongadas (Fig. 22B, Fig. 28A);
- (2) hiperdesenvolvidas (Fig. 28B).

Apesar da aparente subjetividade dos critérios adotados como os estados 0 e 1, a diferença no desenvolvimento é bastante evidente, como evidenciado nas figuras. Esta diferença está relacionada ao desenvolvimento do endofalo e da dobra ectofálica.

Em *Eidmanacris* e *Endophallusia*, as projeções médio-posteriores do esclerito endofálico são hiperdesenvolvidas, como demonstrado nas figuras. Estas projeções atingem seu desenvolvimento máximo em *Endophallusia*, onde o esclerito endofálico desenvolveu-se a ponto de ultrapassar em comprimento o complexo fálico. Este hiperdesenvolvimento está relacionado ao método de transferência de esperma, provavelmente sendo acompanhado por alguma modificação no espermatóforo, sobretudo no tubo.

138 – (134:1) Endofalo, **esclerito endofálico**, base:

- (0) reta;
- (1) pontiaguda (Fig. 25A).

139 – (134:1) Endofalo, **esclerito endofálico**, configuração:

- (0) plano (Fig. 21F);
- (1) alongado;
- (2) escavado, formando uma crista médio-dorsal (Fig. 21H, Fig. 22I).

A condição definida pelo estado 1 é observada, neste estudo, na espécie *Brazitrypa paranaensis*.

Em vários táxons de Phalangopsidae, o esclerito endofálico possui um formato escavado, assemelhando-se a uma canaleta, ou seja, com uma concavidade mediana (visível em vista ventral) (estado 2). Este padrão morfológico é observado em muitos Luzarinae, como *Bambuina*, *Cacruzia*, *Endecous*, *Izecksohniella*, entre outros, e foi referido por Desutter (1987, 1988) e Desutter-Grandcolas (1993a) como a crista médio-dorsal do apódema endofálico; a autora (Desutter-Grandcolas, 1993b) também utilizou o termo crista endofálica para se referir a esta mesma estrutura. Conforme discutido no tópico 3 do primeiro capítulo, sugere-se a adequação deste termo para o esclerito endofálico e não o apódema endofálico.

140 – (134:1) Endofalo, **esclerito endofálico**, posição em relação ao pseudoepífalo:

- (0) anterior a parte mediana do pseudoepífalo;
- (1) posição medial;
- (2) posterior a parte mediana do pseudoepífalo.

141 – (140:1) Endofalo, **esclerito endofálico**, configuração do esclerito em posição medial:

- (0) esclerito livre, não posicionado em uma fenda;
- (1) esclerito posicionado em uma fenda.

Nos táxons que possuem a o esclerito endofálico posicionado medialmente em relação ao pseudoepífalo (83:1) e a parte mediana do pseudoepífalo bem desenvolvida, como nos gêneros *Laranda*, *Lerneca*, *Microlerneca* e no grupo Aracambiae (exceto *Aracamby*), o esclerito endofálico localiza-se em uma fenda ou sulco medial, na parte ventral do complexo fálico; nestes gêneros, os apódemas endofálicos pareados desenvolveram uma lâmina lateral, a qual constitui a parede da esclerotização endofálica (75:0).

142 – Endofalo, **cavidade endofálica**:

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 19B).

A cavidade endofálica é encontrada em apenas alguns táxons de Phalangopsidae, nenhum examinado neste estudo. Segundo Desutter-Grandcolas (1993a), em Phalangopsidae a cavidade endofálica corresponde a uma modificação geral na organização genital, observado em *Otteius* Koçak & Kemal, 2009 (originalmente descrito como *Cophus* Saussure, 1874) e *Grandcolasia* Koçak & Kemal, 2010 (originalmente descrito como *Smicrotes* Desutter-Grandcolas, 1992).

3.2 *Cladogramas obtidos*

A análise com pesagem igual dos caracteres morfológicos externos + genitais resultou em 148 árvores mais parcimoniosas, com 697 passos, índice de consistência (*ic*) 0,25 e índice de retenção (*ir*) 0,65 (Fig. 38). É apresentado o consenso estrito destas árvores juntamente com os valores do suporte de Bremer e *jackknife* (Fig. 39).

Também foi feita uma análise utilizando apenas os caracteres do complexo fálico. Esta busca resultou em 40 árvores mais parcimoniosas, com 337 passos, índice de consistência (*ic*) 0,26 e índice de retenção (*ir*) 0,68. É apresentado o consenso estrito destas árvores na figura 44.

Foram conduzidas ainda análises com pesagem implicada dos caracteres. Para as análises com caracteres morfológicos externos e genitais foram definidos valores de *k* entre 3 e 15, enquanto que para as análises apenas com caracteres genitais foram utilizados valores de *k* entre 3 e 9.

As análises com pesagem implicada dos caracteres morfológicos externos e genitais resultaram em um único cladograma para os valores de *k* de 3 e 4 (Figs. 40 e 41) e dois cladogramas para cada valor de *k* entre 5 e 11 (Figs. 42 e 43).

As análises com pesagem implicada dos caracteres genitais resultaram em apenas dois cladogramas para os valores de *k* entre 3 e 9 (Fig. 45).

A figura 46 apresenta clados numerados de 1 a 12. Esta numeração, de ordem prática, será utilizada ao longo dos próximos tópicos para se discutir o posicionamento e as relações internas de cada clado em todas as topologias.

Figura 38. Consenso estrito de 148 cladogramas mais parcimoniosos com pesagem igual de caracteres morfológicos externos e genitais.

Figura 39. Consenso estrito de 148 cladogramas mais parcimoniosos com pesagem igual de caracteres morfológicos externos e genitais, com os valores de Bremer e jackknife. Os valores de *jackknife* estão entre parênteses.

Figura 40. Cladograma mais parcimonioso obtido da análise de caracteres morfológicos externos e genitais com pesagem implicada e valor de $k = 3$.

Figura 41. Cladograma mais parcimonioso obtido da análise de caracteres morfológicos externos e genitais com pesagem implicada e valor de $k = 4$.

Figura 42. Consenso estrito de dois cladogramas mais parcimoniosos de análise com pesagem implicada de caracteres morfológicos externos + genitais e valor de $k = 7$.

Figura 43. Consenso estrito de dois cladogramas mais parcimoniosos de análise com pesagem implicada de caracteres morfológicos externos + genitais e valor de $k = 15$.

Figura 44. Consenso estrito de 40 cladogramas mais parcimoniosos de análises com pesagem igual de com caracteres genitais. São apresentados os valores de Bremer e *jackknife*, este último entre parênteses.

Figura 45. Cladograma de consenso estrito de dois cladogramas mais parcimoniosos de análises com pesagem implicada de caracteres genitais e valor de $k = 7$. Mesmo consenso obtido nas análises com k de 3 a 9.

Figura 41. Cladograma mais parcimonioso obtido da análise de caracteres morfológicos externos e genitais com pesagem implicada e valor de $k = 4$. Cladograma escolhido para representar os clados discutidos no texto.

3.3 A família *Phalangopsidae*

Phalangopsidae foi recuperada monofilética em todas as análises realizadas. O consenso estrito da análise realizada com pesagem igual e com todos os caracteres (morfológicos externos e genitais) recuperou Phalangopsidae com índices de Bremer (5) e *jackknife* (88%) relativamente altos, dando suporte a este clado. De acordo com esta análise, a família Phalangopsidae foi definida por seis sinapomorfias.

Tabela 5. Sinapomorfias de Phalangopsidae.

16 (2)	Ápice do último artículo do palpo maxilar curvado
68 (1)	Região posterior do pseudoepífalo reduzida, com <i>lophis</i> ausentes
74 (1)	Braços pseudoepifálicos presentes
116 (1)	Projeções ectofálicas ventrais associadas aos PsP1
127 (0)	Dobra ectofálica conecta-se ao endofalo por uma ponte membranosa

Nesta análise, Phalangopsidae dividiu-se em dois clados: um com *Uvaroviella* (*Holacra*) *bordoni*, *Paragryllus* sp., *Ectecous* sp. Bertioiga e *Ectecous* sp. Corupá e um grande clado com os táxons restantes (Figura), incluindo *Laranda* e a espécie de Strogulomorphini (*sensu* Desutter-Grandcolas). Este último clado, na árvore de consenso obtida com pesagem igual, apresentou várias politomias.

Laranda e a tribo Strogulomorphini sempre foram referidos como Phalangopsinae (*sensu* Desutter-Grandcolas 1987, 1994), sendo *Laranda* considerado *incertae sedis*. Na classificação de Gorochoy, *Laranda* é alocado na tribo Paragryllini, embora considerado *incertae sedis* (Gorochoy, 2014). Na análise com pesagem igual, *Laranda* e Strogulomorphini sp. apareceram como um clado monofilético (Bremer 3, *jackknife* 83%), porém em uma tricotomia em Luzarinae.

As análises com pesagem implicada dos caracteres morfológicos e genitais, com índices de concavidade entre 4 e 7, por sua vez resultaram em topologias com melhor resolução, sem politomias e com o posicionamento do clado Strogulomorphini + *Laranda* fora de Luzarinae, agrupado próximo aos demais táxons de Phalangopsinae e concordando, ao menos em parte, com a classificação dos autores supracitados. A análise com índice de concavidade 15 apresentou topologia distinta, com este clado dentro de Luzarinae (Fig.43). Isso pode ser explicado pelo fato de que índices de concavidade altos tendem a pesar menos contra as homoplasias, logo, a árvore resultante desta análise tende a se assemelhar a árvore obtida com pesagem igual.

3.4 Considerações sobre a análise cladística de *Phalangopsinae*

Em ambas análises, com pesagem igual e pesagem implicada, a monofilia da subfamília *Phalangopsinae* não foi demonstrada, o que era esperado devido a enorme falta de informação sobre este grupo, além da pequena amostragem taxonômica incluída neste trabalho. Entretanto, nas duas análises, dois clados foram recuperados: o clado *Uvaroviella* + *Paragryllus* + *Ectecous* (clado 1) e o clado *Strogulomorphini* + *Laranda* (clado 2). Ambos mostraram-se monofiléticos e, nas análises com pesagem implicada, compõem a subfamília *Phalangopsinae*, a qual aparece parafilética.

Tanto o clado 1 quanto o clado 2 são compostos por gêneros bastante problemáticos, ou seja, carentes de estudos taxonômicos, sobretudo revisões e descrições. O gênero *Ectecous*, compreende um grande grupo de espécies habitantes de troncos vivos, com uma ampla distribuição geográfica e apenas quatro espécies descritas. Das espécies analisadas neste estudo, uma delas certamente não foi descrita (*Ectecous* sp. Bertioga). *Ectecous* apresentou-se como um gênero monofilético estável, com altos índices de suporte (Bremer 7 e *jackknife* 99%) e grupo-irmão de *Paragryllus*, formando o clado 1 com índice de suporte de Bremer igual a 2 e *jackknife* 59% (Fig. 39). Assim como *Ectecous*, o gênero *Paragryllus* também compreende um grupo provavelmente grande de espécies habitantes de troncos vivos, com ampla distribuição geográfica e que possui diversos problemas taxonômicos para serem elucidados. Estes dois táxons são agrupados por seis sinapomorfias, uma delas exclusiva: 126 (3) dobra ectofálica conectada aos parâmeros endofálicos.

O clado 1, constituído por *Ectecous*, *Paragryllus* e *Uvaroviella*, é agrupado com base em cinco sinapomorfias, uma delas exclusiva: 9 (1), a distância entre os ocelos laterais é consideravelmente menor que a distância entre um lateral e o ocelo mediano. Hubbel (1938) utilizou este caráter para auxiliar na definição do grupo *Heterogrylli*, onde agrupou *Paragryllus*, *Ectecous* e *Aclodes*.

Segundo a classificação de Desutter-Grandcolas (1992), *Paragryllus* e *Ectecous* estão agrupados em tribos distintas, *Paragryllini* e *Neoaclini*, respectivamente, embora já tenham sido agrupados pela autora em diferentes famílias, como discutido na Introdução. Gorochoy (2009) agrupou ambos na tribo *Paragryllini* e recentemente o autor classificou-os como *incertae sedis* (Gorochoy, 2014). O gênero *Uvaroviella* foi revisado por Gorochoy (2007), o qual erigiu sete subgêneros, entre eles os antigos gêneros *Aclodes* e *Paraclodes*, criando assim um gênero com um grande número de

espécies (mais de 30). Recentemente, Gorochov (2014) agrupou *Uvaroviella* na subtribo Heterogryllina (Phalangopsini, Phalangopsinae).

O clado 2, formado por *Laranda* e a espécie de Strogulomorphini apresenta complicações taxonômicas semelhantes. Desutter-Grandcolas (1994) classificou *Laranda* como *incertae sedis* dentro de Phalangopsinae, enquanto Gorochov (2014) classificou como *incertae sedis* dentro da subtribo Paragryllina. A espécie determinada como Strogulomorphini sp. foi determinada para esta tribo (*sensu* Desutter-Grandcolas) por apresentar características morfológicas típicas, como o corpo achatado dorso-ventralmente, o fastígio largo, a ausência de asas (embora a espécie estudada aqui possua asas sob o pronoto) e a ausência de braços pseudoepifálicos.

Dos táxons de Phalangopsinae amostrados, apenas a espécie *Uvaroviella (Holacra) bordoni* é habitante de solo, as demais são todas habitantes de troncos vivos e dossel, principalmente de áreas florestais. Informações a respeito da biologia e comportamento dessas espécies são escassos.

Estes resultados prévios, mesmo a partir de análises com baixa amostragem taxonômica de Phalangopsinae, são interessantes uma vez que indicam resultados preliminares a respeito das relações de parentesco entre esses táxons, demonstrando a necessidade de se realizar estudos aprofundados com este grupo. As relações internas dos dois clados supracitados são bastante significativas, sendo demonstradas através de uma análise cladística pela primeira vez.

Phalangopsis foi classificado como Phalangopsinae (tribo Phalangopsini) por Desutter (1990) devido a caracteres do complexo fálico. Na ocasião a autora destacou o fato deste táxon possuir características típicas de Luzarinae, como a morfologia araneiforme e o hábito cavícola. Gorochov (2014) refutou a classificação de Desutter-Grandcolas discutindo aspectos morfológicos compartilhados entre *Phalangopsis* e os demais Luzarinae para embasar seu próprio sistema de classificação taxonômica. Em todas as análises realizadas com pesagem implicada (k variando entre 3 e 11), *Phalangopsis* apareceu como grupo-irmão de Luzarinae e será, neste estudo, considerado como tal. Sua inclusão em Luzarinae deve ser precedida de um estudo cladístico com uma amostragem maior de táxons da subfamília Phalangopsinae.

3.5 A subfamília Luzarinae e seus clados principais

Luzarinae foi recuperada como monofilética em todas as análises. Com base nas análises com pesagem implicada e índice de concavidade entre 3 e 4, considera-se *Phalangopsis* como grupo-irmão de Luzarinae (clado 4 – Fig. 46). Assim, a subfamília é definida a partir das características listadas abaixo.

Tabela 6. Caracteres compartilhados pelos Luzarinae.

16 (2)	Ápice do último artículo do palpo maxilar curvado
68 (1)	Região posterior do pseudoepífalo reduzida, com <i>lophis</i> ausentes
100 (0)	Parâmeros pseudoepifálicos 1 e 2 amplamente separados
108 (2)	Arco ectofálico reto, em vista frontal
138 (0)	Esclerito endofálico com base reta

Tradicionalmente, Luzarinae é definida a partir das seguintes características, propostas por Desutter (1990): truncamento do palpo sempre oblíquo; tíbia III portando quatro esporões sub-apicais de cada lado; primeiro esporão apical interno (dorsal) da tíbia III mais longo que o primeiro externo; primeiro tarsômero do tarso III portando uma fileira dupla de espinhos dorsais; asas anteriores geralmente regredidas e as posteriores frequentemente ausentes; regressão dos *lophi* medianos e desenvolvimento dos braços pseudoepifálicos; apódema endofálico constituído por uma lamela basal e uma crista médio-dorsal. O histórico da subfamília foi discutido na Introdução.

Os caracteres sexuais apontados por Desutter (*op cit.*) para Luzarinae foram discutidos na Introdução do capítulo 1, incluindo o caráter 68 (1), demonstrado neste estudo como uma sinapomorfia exclusiva para Luzarinae. Vários caracteres propostos pela autora foram utilizados neste estudo, sendo que o estado 2 (curvado) do caráter 16, apontado na Tabela x, refere-se ao que Desutter (*op cit.*) chamou de oblíquo. Os demais caracteres apontados pela autora, embora não apontados como sinapomorfias nesta análise, são observados em vários táxons de Luzarinae.

A figura x mostra os principais clados de Luzarinae, obtida através da análise dos caracteres morfo-genitais com pesagem implicada ($k = 4$). O clado 7, formado por *Aracamby* e gêneros próximos, corresponde ao grupo Aracambiae, proposto por Souza-Dias & Desutter-Grandcolas (2014), baseado em caracteres do complexo fálico e compostos por diversos gêneros descritos por Francisco A.G. de Mello (De Mello, 1992, 1994, 2007). Este clado mostrou-se monofilético em todas as análises executadas,

assim como todos os seus gêneros (Figura), todos com valores altos de suporte dos ramos. Porém, nas análises com pesagem implicada dos caracteres morfo-genitais (k entre 3 e 4), o gênero *Joadis* aparece dentro deste clado (formando o clado 6) compartilhando uma sinapomorfia exclusiva, o caráter 75(1) “presença de braços pseudoepifálicos tubulares”, com os demais gêneros deste grupo.

O clado 5 apresenta *Amphiacusta* como grupo irmão de *Joadis* + grupo Aracambiae. *Amphiacusta* constitui um grande conjunto de espécies distribuídas no norte da Amazônia, América Central e Caribe. Foi primeiramente referido como grupo Amphiacustae por Hubbel (1938) juntamente com os gêneros *Arachnomimus* Saussure, 1897; *Endecous*; *Uvaroviella*; *Hemicophus* Saussure 1878; *Cophus* Saussure 1874 e *Phalangopsis*. *Amphiacusta* foi estudado mais detalhadamente por Desutter-Grandcolas (1993) em uma análise filogenética deste e de gêneros próximos e posteriormente por Desutter-Grandcolas & Otte (1997), que revisaram *Amphiacusta* e apresentaram uma nova definição e composição para o grupo Amphiacustae, uma vez que alguns dos gêneros agrupados por Hubbel (*op cit.*) pertenceriam a outras linhagens de Phalangopsidae. Gorochoy considerou o grupo Amphiacustae como uma subtribo (Amphiacustina) de Phalangopsini. *Amphiacusta* foi o único gênero analisado neste trabalho pertencente ao grupo Amphiacustae (Phalangopsidae, Luzarinae) de Desutter-Grandcolas ou tribo Amphiacustina (Phalangopsinae, Phalangopsini) de Gorochoy. Sendo assim, não foi possível testar a definição e composição propostos por Desutter-Grandcolas & Otte (1997), embora tenha sido possível, com base no relacionamento de *Amphiacusta*, inferir o posicionamento de Amphiacustae em Luzarinae, corroborando assim a classificação de Desutter-Grandcolas & Otte.

O clado 9, constituído por *Microlerneca*, *Lernecopsis* e *Lerneca* apresentou-se como monofilético em todas as análises, incluindo o consenso com pesagem igual (Figura). As relações entre os gêneros, com *Microlerneca* grupo irmão de *Lernecopsis* + *Lerneca* também mostraram-se estáveis nas análises, com apenas uma incongruência na análise de caracteres morfo-genitais com índice de concavidade igual a 3 (Figura). A primeira menção à este grupo na literatura é observada em Desutter (1987), sugerindo o grupo Lernecae para os gêneros *Lerneca*, *Tairona* Hebard, 1928 e *Gryllosoma* Hebard, 1928 (“mais sete novos gêneros”). De Mello (1995) ao descrever *Microlerneca* e *Lernecopsis* propôs o parentesco entre estes três táxons. Recentemente, Gorochoy (2014) argumentou que o nome proposto por Desutter (*op cit.*) não tinha validade, uma vez que não foi proposta a diagnose do grupo, e propôs a subtribo Lernecina

(Phalangopsinae, Phalangopsini) para agrupar *Lerneca*, *Prosthacusta* Saussure, 1874 e, “possivelmente” *Lernecopsis*.

O clado 10, formado por *Luzarida*, *Melanotes*, *Palpigera* e *Endecous* mostrou-se monofilético em todas as análises com pesagem implicada. Este clado corresponde, em parte, ao grupo B de Desutter (1990) e Desutter-Grandcolas (1993). A classificação proposta por Gorochov (2014) agrupa *Melanotes*, *Palpigera* e *Luzarida* na subtribo Luzarina Hebard, 1928. O autor agrupa *Endecous* na subtribo Modestozarina Gorochov, 2014.

O clado 11 ficou composto por *Endophallusia* e *Eidmanacris*. Este agrupamento também mostrou-se monofilético em todas as análises e, no consenso estrito com pesagem igual, apresentou suporte de Bremer igual a 4 e *jackknife* igual a 75%. *Eidmanacris* e *Endophallusia* são agrupados no grupo C de Desutter (1990), enquanto Gorochov classifica *Eidmanacris* na subtribo Phalangopsina (Phalangopsini), juntamente com *Phalangopsis* e outros táxons, e refere *Endophallusia* como *incertae sedis*. Este estudo analisou as duas espécies descritas para *Endophallusia* e a monofilia deste gênero não foi recuperada em nenhuma análise, pois mostrou-se parafilético em relação a *Eidmanacris*, que por sua vez, mostrou-se monofilético em todas as análises, com índices altos de Bremer (6) e *jackknife* (97%).

O clado 12 mostrou-se instável, apresentando topologias distintas para cada análise realizada. Os gêneros *Adenopygus* e *Bambuina* foram recuperados como irmãos em todas as análises com pesagem implicada (compõem uma politomia com outros gêneros na pesagem igual). O gênero *Strinatia* mostrou-se polifilético em quase todas as análises, com a espécie *Strinatia teresopolis* aparecendo em posições distintas nas topologias, assim como a espécie *Ottedana cercalis* Somete na análise com pesagem implicada e k=4 o gênero *Strinatia* mostrou-se monofilético.

O clado formado por *Pizacris zefai* + *Mellopsis doucasae* e o gênero *Guabamima* foi demonstrado em todas as análises, com pequenas incongruências no posicionamento de *Pizacris* e *Mellopsis*. Um manuscrito está sendo submetido com um estudo taxonômico do gênero *Mellopsis*, no qual é proposta a transferência da espécie *Mellopsis zefai* Mews & Sperber, 2010 para um novo gênero, *Pizacris* Souza-Dias & Desutter-Grandcolas (Souza-Dias & Desutter-Grandcolas, 2015, *subm.*). Este resultado corrobora esta alteração taxonômica, uma vez que apenas no consenso estrito com pesagem igual *Pizacris* e *Mellopsis* apareceram como irmãos.

3.6 Filogenia de Luzarinae baseada em caracteres do complexo fálico

Este estudo utilizou 142 caracteres morfológicos, dos quais 83 referem-se à genitália masculina, propostos a partir do estudo morfológico do complexo fálico apresentado no Capítulo 1. Esta expressiva diferença no número de caracteres genitais, em relação ao número de caracteres de morfologia externa, era esperada devido a variação morfológica das estruturas genitais nos diferentes grupos de Phalangopsidae.

Caracteres de genitália masculina são considerados os mais importantes e úteis na taxonomia de insetos e sua utilização para definir grupos é prática comum, existindo desde classificações específicas até de linhagens inteiras baseadas em caracteres de genitália masculina (Tuxen, 1970; Hosken & Stockley, 2004; Song & Buchelli, 2010). Uma das explicações para a grande versatilidade destes caracteres reside no fato de que genitálias masculinas são órgãos complexos, abrigando diversas estruturas funcionalmente distintas umas das outras, as quais são selecionadas sexualmente (Eberhard, 1985, 1993; Song & Wenzel, 2008; Song & Buchelli, 2010). Caracteres genitais também são considerados mais estáveis por serem menos suscetíveis a variações provocadas por pressões ambientais (Dirsh, 1956).

Krogmann & Song (2013) elencam algumas razões para se considerar a genitália masculina fonte primária de informação em estudos sistemáticos: o seu uso na taxonomia de insetos em praticamente todos os grupos taxonômicos, e seu envolvimento em grandes controvérsias em termos de morfologia comparada, com discussões sobre origem e evolução de apêndices genitais e a falta de compreensão entre as homologias de estruturas genitais entre grupos taxonômicos.

Embora poucos estudos taxonômicos baseados em caracteres genitais masculinos tenham sido realizados em Grylloidea (*e.g.* Chopard, 1961; Randell, 1964), a utilização destes caracteres na sistemática de Acridomorpha (Caelifera) é melhor documentada (*e.g.* Roberts, 1941; Dirsch, 1956; Amedegnato, 1976; Eades, 2000; Song & Mariño-Perez, 2013).

Desta forma, a compreensão das estruturas genitais do complexo fálico dos grilos é necessária, permitindo a formulação de caracteres que fundamentem decisões taxonômicas. Assim, optou-se por realizar, pela primeira vez para Phalangopsidae, análises filogenéticas utilizando apenas os caracteres genitais masculinos, de acordo

com a metodologia descrita no tópico x, com o intuito de se verificar as topologias resultantes destas análises e compará-las com as demais.

O cladograma de consenso, obtido através da análise com pesagem igual dos caracteres genitais, e demonstrado na figura X. Esta busca resultou em uma árvore com pouca resolução, não recuperando o monofiletismo de Phalangopsidae ou Luzarinae.

O índice de consistência (0,26) e o índice de retenção (0,68) são parecidos, embora ligeiramente superiores, aos índices obtidos na análise com os caracteres morfo-genitais, os quais foram de 0,25 e 0,65 respectivamente.

O cladograma obtido com pesagem implicada (k entre 3 e 10) foi mais informativo, apresentando topologia semelhante à obtida com pesagem implicada dos caracteres morfo-genitais (Figura).

Utilizando apenas caracteres do complexo fálico masculino, os clados 6 (*Joadis* + grupo Aracambiae), 7 (*Amphiacusta* + *Joadis* + grupo Aracambiae), 9 (*Lerneca* e gêneros próximos), 10 (*Endecous* e gêneros próximos) e 11 (*Endophallusia* + *Eidmanacris*) foram recuperados da mesma forma, ou seja, monofiléticos e com a mesma topologia.

A comparação dos índices de consistência e retenção nas análises com pesagem igual de caracteres morfológicos externos e genitais e nas análises apenas dos caracteres genitais, revelou índices bastante semelhantes. Os valores encontrados, *ic* 0,25 e *ir* 0,65 (caracteres morfo-genitais) e *ic* 0,26 e *ir* 0,68 (genitais) demonstram que os caracteres genitais podem ser considerados bastante informativos para a sistemática de Phalangopsidae (Song & Buchelli, 2010).

A árvore não resolvida, obtida através de pesagem igual, pode ser explicada pelo fato de que caracteres genitais obviamente não são livres de homoplasias (*ic* = 0,26) e não são tão estáveis quanto se pensava, uma vez que a seleção sexual também atua com grande força, provocando alterações rápidas na morfologia genital (Arnqvist & Rowe, 2002; Song & Mariño-Perez, 2013). No entanto, utilizando-se apenas estes caracteres foi possível recuperar muitas informações obtidas na análise contendo a matriz completa.

Ao se propor pesagem diferencial para os caracteres genitais, minimizando o efeito das homoplasias e favorecendo as homologias, obtêm-se uma topologia bem resolvida e congruente com a topologia sob pesagem implicada dos caracteres morfo-genitais.

3.7 Propostas taxonômicas

Este é o primeiro estudo cladístico de Phalangopsidae realizado com uma amostragem significativa de gêneros de Luzarinae. O monofiletismo de Phalangopsidae e Luzarinae foi recuperado, assim como de praticamente todos os seus gêneros não monotípicos.

Conforme discutido anteriormente, a taxonomia de Phalangopsidae é confusa e necessita de uma ampla revisão, sendo necessários estudos filogenéticos que auxiliem na definição e adequação dos grupos a uma classificação sob perspectiva cladística.

Desta forma, considerando-se os resultados deste estudo serão propostas algumas mudanças taxonômicas para Luzarinae, apresentadas abaixo, baseadas na análise de caracteres morfo-genitais e pesagem implicada com k igual a 4. Escolheu-se a matriz completa por reunir toda a evidência levantada para o grupo, e a de pesagem implicada por argumentos apresentados em Goloboff *et al.* (2008). O valor do índice de concavidade escolhido ($k=4$) é justificado por ser um valor intermediário, não atribuindo pesagem muito alta contra as homoplasias, como valores baixos de k (1 a 3).

Aracambini trib. nov.

O clado formado pelo grupo Aracambiae (clado 6 – figura x) mostrou-se monofilético em todas as análises, tanto de caracteres morfo-genitais quanto os genitais, na pesagem igual e nas análises de pesagem implicadas, com todos os valores de k analisados.

A inclusão de *Joadis mesai* é corroborada pelas análises com caracteres genitais (consenso estrito com pesagem igual e pesagem implicada) e pelas análises com caracteres morfo-genitais com índice de concavidade entre 3 e 4.

Baseando-se nestes resultados, propõe-se a definição de uma tribo, Aracambini, para alocar as espécies do grupo Aracambiae + *Joadis mesai*. A tribo é definida com base em seis sinapomorfias, uma delas exclusivas e cinco referentes ao complexo fálico. As sinapomorfias são listadas abaixo.

Tabela 7. Caracteres compartilhados de Aracambini, **trib. nov.**

28 (0)	Regiões especializadas na ampliação e propagação de sinais acústicos (harpa e espelho) ausentes.
75 (1)	Braços pseudoepifálcos tubulares
76 (1)	Braços pseudoepifálcos móveis
84 (1)	Presença de formações esféricas internas (glândulas) no complexo fálco
86 (1)	Projeção ventral do pseudoepífalo presente
93 (1)	Margem basal do pseudoepífalo sulcada em vista frontal

Lernecini status nov.

O clado formado por *Lerneca*, *Lernecopsis* e *Microlerneca* (clado 9) mostrou-se monofilético em todas as análises, exceto no consenso estrito com pesagem igual dos caracteres genitais (Fig. 44).

Baseado nestas análises sugere-se a elevação da subtribo Lernecina (Gorochoy, 2014) para status de tribo, baseada em seis caracteres, listados abaixo.

Tabela 8. Caracteres compartilhados pelos Lernecini, **status nov.**

12 (2)	Escapo antenal e fastígio apresentando a mesma largura
16 (1)	Ápice do quinto artículo do palpo maxilar truncado
50 (0)	Fileira de espinhos do basitarso III ausente
55 (1)	Constricção medial da placa supra anal importante
77 (2)	Braços pseudoepifálcos orientados ventralmente em relação aos parâmeros pseudoepifálcos
84 (1)	Presença de formações esféricas internas (glândulas) no complexo fálco

Esta tribo passa a ser formada pelos táxons analisados neste estudo mais o gênero *Prosthacusta* Saussure, 1874, considerado por Gorochoy (2014).

A classificação proposta por Gorochoy (2014) agrupa todos os Luzarinae em uma única tribo, resultando no posicionamento da diversidade de grilos em subtribos e gêneros com subgêneros e subespécies. A elevação deste clado para tribo, assim como de Luzarinae uma subfamília distinta, seguindo a classificação prévia de Chopard (1967-1968) e Desutter-Grandcolas (1987, 1990, 2003), reflete as hipóteses filogenéticas levantadas aqui e conferem maior estabilidade e organização hierárquica à classificação de Phalangopsidae, conferindo níveis taxonômicos equivalentes aos clados proximamente relacionados.

Endophallusia* e *Eidmanacris

O clado formado por estes dois gêneros mostrou-se monofilético em todas as análises realizadas, com o gênero *Endophallusia* parafilético em relação à *Eidmanacris*. Com base nas topologias obtidas, sugere-se que *Endophallusia* seja considerado sinônimo júnior de *Eidmanacris*.

Eidmanacris, portanto, passa a ser constituído por 17 espécies:

- *Eidmanacris larvaeformis* (Chopard, 1938) – espécie-tipo;
- *Eidmanacris alboannulata* Piza, 1960;
- *Eidmanacris bidentata* Sperber, 1998;
- *Eidmanacris corumbatai* Garcia-Novo, 1998;
- *Eidmanacris dissimilis* Desutter-Grandcolas, 1995;
- *Eidmanacris fusca* Desutter-Grandcolas, 1995;
- *Eidmanacris longa* Gorochoy, 2014;
- *Eidmanacris marmorata* (Bruner, 1916);
- *Eidmanacris meridionalis* Desutter-Grandcolas, 1995;
- *Eidmanacris multispinosa* Desutter-Grandcolas, 1995;
- *Eidmanacris paramarmorata* Desutter-Grandcolas, 1995;
- *Eidmanacris septentrionalis* Desutter-Grandcolas, 1995;
- *Eidmanacris tridentata* Desutter-Grandcolas, 1995;
- *Eidmanacris suassunai* Souza-Dias, Campos & Nihei (manuscrito submetido);
- *Eidmanacris caipira* Souza-Dias, Campos & Nihei (manuscrito submetido);
- *Eidmanacris endophallica* (De Mello, 1990) **comb. nov.**;
- *Eidmanacris minuta* (De Mello, 1990) **comb. nov.**

O gênero *Eidmanacris* é definido com base em 7 sinapomorfias, listadas abaixo.

Tabela 9 . Sinapomorfias de *Eidmanacris*.

83 (1)	Braços pseudoepifálicos com um prolongamento basal
94 (1)	Presença de membrana entre a margem basal e os parâmeros pseudoepifálicos
110 (2)	Arco ectofálico posicionado posteriormente à parte mediana do pseudoepifálico
127 (1)	Dobra ectofálica membranosa, envolvendo todo o esclerito endofálico
137 (2)	Projeções médio-posteriores do esclerito endofálico hiperdesenvolvidas
139 (0)	Esclerito endofálico plano
140 (0)	Esclerito endofálico posicionado anteriormente a parte mediana do pseudoepifálico

De acordo com o cladograma de consenso estrito com caracteres morfo-genitais e com pesagem igual, *Eidmanacris sensu nov* apresenta valor de suporte de Bremer igual 4 e *jackknife* de 75%.

Luzarini Hebard, 1928 *status nov*.

A tribo Luzarini foi erigida por Chopard (1968) a partir do grupo Luzarae Hebard, 1928 e é citada nos trabalhos de Desutter (1987, 1988). Porém, posteriormente a autora (Desutter, 1990) considerou Luzarini como Luzarinae, propondo a subdivisão da subfamília Luzarinae nos grupos A, B e C. No grupo B, a autora agrupou diversos táxons do grupo Luzarae como *Dyscophogryllus*, *Endecous*, *Luzarida*, *Luzara* e *Rehniella*. Posteriormente, outros táxons foram adicionados a este clado, como *Luzaridella*, *Acantoluzarida*, *Niquirana*, *Amusodes*, *Palpigera*, *Leptopsis*, *Melanotes*, *Ochraperites*, *Allochrates* e *Peru* (Desutter-Grandcolas, 1993 a, c; Mews & Sperber, 2008; Souza-Dias & Desutter-Grandcolas, 2014).

Este grande grupo foi definido pela autora (Desutter, 1990) com base em caracteres do complexo fálico: desenvolvimento do apódema endofálico em crista médio-dorsal formando uma ligação contínua entre o esclerito endofálico e a dobra ectofálica; *lophi* medianos, quando presentes, situados sobre a face interna dos braços pseudoepifálcos; esporão apical interno superior maior que o mediano; e apódema endofálico desenvolvido ao máximo, com uma lamela basal bem formada.

Recentemente Gorochoy (2014) considerou Luzarini e Luzarinae sinônimo júnior de Phalangopsinae e classificou os táxons supracitados em diversas tribos propostas em seu trabalho.

Todas as análises conduzidas com pesagem implicada, com valores de *k* entre 3 e 15 para os caracteres morfo-genitais e entre 3 e 9 para os caracteres genitais recuperaram um clado monofilético formado por *Luzarida* + *Melanotes* e *Palpigera* e *Endecous*. Este clado é definido pelas características listadas abaixo.

Tabela 10. Caracteres compartilhados pelos Luzarini.

15 (1)	Artículos 3, 4 e 5 do palpo maxilar consideravelmente alongados
88 (0)	Projeções ventrais livres associadas aos braços
94 (1)	Membrana presente entre a margem basal do pseudoepífalo e os parâmeros pseudoepifálcos
140 (0)	Esclerito endofálico posicionado anteriormente a parte mediana do pseudoepífalo

Internamente, o clado formado por *Endecous* apresentou-se monofilético e estável em todas as análises, com todos os conjuntos de caracteres. A árvore de consenso obtida com os caracteres morfo-genitais (Fig. 39) mostrou *Endecous* com índices altos de suporte, apresentando Bremer com o valor de 10 e *jackknife* 99%. As análises com pesagem igual e pesagem implicada (k entre 3 e 15) dos caracteres morfo-genitais indicam uma sinapormofia exclusiva para este clado: ocelo mediano ausente, 5 (0). O clado formado por *Luzarida* + *Palpigera* e *Melanotes*, por sua vez, só foi recuperado como monofilético nas análises com pesagem (com todos os valores de k estimados neste estudo) e definido por uma sinapomorfia: a presença de PsP2 associados aos braços pseudoepifálcos, 102 (1).

Com relação aos caracteres propostos por Desutter (1990) para agrupar estes gêneros no grupo B, nenhum deles mostrou-se informativo neste estudo. Vale ressaltar que alguns caracteres propostos pela autora, sobretudo os genitais, não foram utilizados aqui devido às alterações na interpretação de algumas estruturas genitais, propostas no capítulo 1. Entretanto, o caráter 94 (tabela anterior) foi proposto por Desutter-Grandcolas (1992) para a análise filogenética de *Luzarida* e gêneros próximos, apresentando-se neste estudo como uma característica de *Luzarini status nov.*

Gorochov (2014) agrupou todos os gêneros citados para o grupo B de Desutter (1990) na subtribo Luzarina (Phalangopsini). O autor, entretanto, baseou sua definição deste clado em caracteres subjetivos, como “rosto mais ou menos largo e não muito projetado anteriormente”, “pernas geralmente não muito longas e não muito finas” e “*rachis* (dobra ectofálica) geralmente mais ou menos membranosa e muito pequena, embora ausente às vezes”. O autor reconhece a fragilidade destes caracteres e reconhece que diversos gêneros podem pertencer a outras subtribos. *Endecous* e possivelmente *Dyscophogryllus* foram agrupados pelo autor na subtribo Modestozarina Gorochov, 2014. Esta subtribo, segundo o autor, possui a “estrutura da cabeça semelhante à de Luzarina, com os palpos maxilares mais finos e alongados, intermediários entre os palpos de Phalangopsina e Luzarina (geralmente mais ou menos similares aos de *Luzara*)”, “esporão dorsal da tíbia posterior o maior” e “*rachis* (dobra ectofálica) longa ou moderadamente longa e possuindo ápice angulado”. Gorochov agrupa outros dois gêneros nesta subtribo, além dos dois supracitados, *Modestozara* Gorochov, 2014 e *Daedalonotum* Gorochov, 2014. Observando-se as pranchas de morfologia apresentadas pelo autor, verifica-se que ambos os gêneros possuem características muito distintas de *Endecous*, principalmente na morfologia genital e na configuração das asas.

Souza-Dias & Desutter-Grandcolas (2014) comentam que os gêneros *Luzara*, *Niquirana*, *Amusodes*, *Luzarida*, *Acantoluzarida* e *Luzaridella* foram amostrados em uma análise cladística elaborada a partir de caracteres moleculares, a qual recuperou estes gêneros em um táxon monofilético (resultados apresentados em um manuscrito submetido, segundo Desutter-Grandcolas (comunicação pessoal)).

Desta forma, considerando os estudos taxonômicos prévios, as evidências de que *Endecous* compartilha características com *Luzara* e gêneros próximos, as evidências que indicam o monofiletismo do clado formado por *Luzara* e gêneros próximos (amostrados em uma filogenia molecular), além da fragilidade dos caracteres propostos por Gorochoy (2014) para agrupar estes gêneros em *Luzarina*, propõe-se a recuperação de *Luzarini* como tribo de *Luzarinae*.

A recuperação desta tribo também é justificada baseando-se nos cladogramas obtidos, mesmo embora este clado tenha sido recuperado apenas em análises com pesagem implicada. As relações internas da tribo podem ser visualizadas na figura abaixo.

Por enquanto propõe-se o agrupamento apenas dos táxons analisados neste estudo em *Luzarini*. Entretanto, para a publicação formal desta tribo sugere-se análise de gêneros próximos a *Luzarida*, principalmente *Luzara*, *Acantoluzarida* e *Luzaridella*, os quais, por serem bastante congruentes, confirmarão a proposição desta tribo.

Endecous

O gênero *Endecous* é um gênero com 12 espécies descritas, distribuído praticamente em todo o território brasileiro (além de outros países) e ocorrendo em todos os biomas nacionais (Souza-Dias *et al.*, 2014). Conforme discutido acima, *Endecous* mostrou-se monofilético em todas as análises e suportado por valores altos de Bremer e *jackknife*.

Recentemente, Gorochoy (2014) agrupou *Endecous* na subtribo *Modestozarina*, baseada em caracteres pouco convincentes, conforme demonstrado acima. No mesmo trabalho, o autor propôs a subdivisão de *Endecous* em três subgêneros (*Endecous*, *Notendecous* e *Pedroecous*), baseando-se em características de genitália masculina, morfologia externa e informações da literatura.

As análises realizadas neste estudo não corroboram totalmente as alterações propostas pelo autor, uma vez que em todas as análises a espécie *Endecous*

(*Pedroecous*) *apterus* apareceu como irmã de *Endecous* (*Endecous*) *betariensis*, formando um clado próximo a *Endecous* (*Endecous*) *aguassay* (Figs. 38 - 46). Desta forma, sugere-se a transferência da espécie *Endecous* (*Pedroecous*) *apterus* para *Endecous* (*Endecous*) *apterus*.

Strinatia

Strinatia apresenta duas espécies descritas, *S. brevipennis* Chopard, 1970 (espécie-tipo) e *S. teresopolis* (Mesa, 1999). Este gênero, entretanto, é consideravelmente diverso, com muitas espécies não descritas (Bolfarini, 2012). Este estudo amostrou as duas espécies descritas de *Strinatia*, mais uma não descrita do Parque Nacional do Itatiaia.

As análises com pesagem igual dos dois conjuntos de caracteres não recuperaram o monofiletismo do gênero, com *S. teresopolis* polifilético em relação as demais espécies do gênero. O monofiletismo do gênero só foi recuperado nas análises com os caracteres morfo-genitais com pesagem implicada e valores de *k* igual a 4 e 7, apresentando o clado *S. teresopolis* como irmão de *S. brevipennis* + a espécie nova de Itatiaia (Figs. 41 e 42).

Desta forma, com base nas análises realizadas neste estudo, propõe-se a transferência da espécie *Strinatia teresopolis* para um novo gênero, conforme proposto também por Bolfarini (2012). O agrupamento de *S. teresopolis* como grupo irmão de *S. brevipennis* + *Strinatia* “Itatiaia” nas análises de pesagem implicada com *k* igual a 4 e 7 não invalida a proposição de um novo gênero para este táxon.

O grupo C de Desutter (1990)

Desutter (1990) propôs o grupo C para agrupar cinco gêneros de Luzarinae: *Lerneca*, *Tairona*, *Strinatia*, *Eidmanacris* e *Gryllosoma*. Este grupo foi definido com base em características do complexo fálico, com o apódema endofálico tendendo a perder a lamela basal e desenvolver somente a parte distal da crista média dorsal e pela separação, desde a base do pseudoepífalo, dos escleritos que compõem os braços pseudoepifálicos e o alongamento do esclerito A (Desutter-Grandcolas, 1995).

Após a proposição deste grupo, diversos gêneros foram acrescentados à este grupo. Atualmente o grupo C de Desutter compreende 59 espécies em 25 gêneros, dos

quais vinte foram descritos para o Brasil, a quase totalidade deles descritos por autores brasileiros. Deste total, apenas um gênero não foi amostrado neste trabalho.

Interessante notar que a maior parte da fauna brasileira de falangopsídeos foi classificada em um grupo artificial, não ranqueado até o momento e com poucos caracteres informativos. Desta forma, as análises apresentadas neste estudo são importantes ao auxiliar na compreensão das relações evolutivas deste grupo de gêneros.

Considerando-se as três tribos propostas neste estudo, Aracambini, Lernecini e Luzarini, sobram oito gêneros sem agrupamento definido: *Adenopygus*, *Bambuina*, *Eidmanacris*, *Strinatia*, *Guabamima*, *Mellopsis*, *Ottedana* e *Pizacris*. Destes, apenas o clado formado por *Endophallusia* + *Eidmanacris*, discutidos acima, mostraram-se monofiléticos em todas as análises.

O clado 12 demonstrado na Figura x traz o agrupamento de todos os gêneros supracitados, à exceção de *Eidmanacris* e *Endophallusia*. Este clado foi recuperado apenas nas análises com pesagem implicada com valores de k iguais a 3 e 4, para os dois conjuntos de caracteres levantados. Nas análises com os caracteres genitais, a mesma topologia só foi obtida com pesagem implicada (k entre 3 e 9). O clado 12 foi recuperado como grupo irmão de *Eidmanacris* apenas nas análises com amostragem dos caracteres morfológicos + genitais e com pesagem implicada com valores de k iguais a 3 e 4 (Figs. 40 e 41).

As relações internas dos táxons deste grupo não foram tiveram resolução satisfatória, devido a grande variação no posicionamento dos gêneros *Strinatia*, incluindo a espécie *S. teresopolis*, e os gêneros *Ottedana*, *Adenopygus* e *Bambuina*. Estes dois últimos são proximamente relacionados, formando um clado monofilético em todas as análises, exceto no consenso estrito de pesagem igual com todos os caracteres (Fig. 38), porém sendo alocados em posições distintas nas topologias apresentadas.

A proximidade de *Mellopsis*, *Guabamima* e *Pizacris* foi discutida em trabalhos prévios (Mews *et al.*, 2010; Souza-Dias & Desutter-Grandcolas, *subm.*). Nas análises realizadas neste trabalho, estes gêneros mostraram-se monofilético, porém com suas relações internas não resolvidas.

As análises realizadas neste estudo demonstraram a instabilidade nas relações entre estes gêneros, ressaltando-se a necessidade de se realizar mais estudos sistemáticos visando elucidar as relações evolutivas entre estes táxons.

Conclusões

Foi realizada pela primeira vez uma análise cladística dos Phalangopsidae neotropicais, com ênfase em Luzarinae, a qual mostrou-se monofilética.

Os resultados deste trabalho indicam um bom ponto de partida para estudos futuros em Phalangopsinae, uma vez que esta subfamília demonstrou ser parafilética em todas as análises. As relações entre as principais linhagens deste grupo, de acordo com os resultados deste estudo, revelaram-se bastante interessantes, sobretudo o agrupamento de *Laranda* com a espécie de Strogulomorphini e o agrupamento de *Paragryllus* com *Ectecous* e destes com *Uvaroviella*.

No que concerne aos Luzarinae, conclui-se:

- O gênero *Endophallusia* é sinônimo júnior de *Eidmanacris*;
- As análises fundamentam a transferência da espécie *Strinatia teresopolis* para um outro gênero, a ser definido;
- O gênero *Endecous* passa a agrupar apenas dois subgêneros, *Endecous* e *Notendecous*;
- O grupo Aracambiae demonstrou ser monofilético com a inclusão da espécie *Joadis mesai*, justificando a proposição de uma tribo, Aracambini **trib. nov.**;
- As análises demonstraram a proposição da tribo Luzarini **status nov.**, para agrupar vários táxons do grupo Luzarae, além de *Endecous*;
- As análises também fundamentam a elevação do status da subtribo Lernecina Gorochoy, 2014 para tribo Lernecini **status nov.** Gorochoy, 2014.

Referências Bibliográficas

- Alexander, R. D. & Otte, D. 1967. *The evolution of genitalia and mating behavior in crickets (Gryllidae) and other Orthoptera*. Miscellaneous publications of the Museum of Zoology University of Michigan, 133, 62pp.
- Amedegnato, C. 1976. Structure et évolution des genitalia chez les Acrididae et familles apparentées. *Acrida*, 5: 1-16.
- Arnqvist, G. & Rowe, L. 2002. Correlated evolution of male and female morphologies in water striders. *Evolution*, 56: 936-947.
- Blanchard, E. 1845. *Histoire des Insectes, leurs mœurs, leurs métamorphoses et leur classification*. Vol. 2. Paris: Didot.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10(3): 292-304.
- Bruner, L. 1916. South American crickets, Gryllotalpoidea, and Achetoidea. *Annals of the Carnegie Museum*, vol. X: 344-426.
- Brunner von Wattenwyl. 1893. Révision du système des Orthoptères et description des espèces rapportées par M. Leonardo Fea de Birmane par Brunner de Wattenwyl. *Annali del Museo civico di storia naturale di Genova*, 2 XIII (XXXIII), 226 pp.
- Chamorro-Rengifo, J. & Lopes-Andrade, C. 2009. The first report of *Rumea* Desutter, 1988 (Orthoptera: Phalangopsidae: Paragryllini) from Brazil, with description of three new Amazonian species. *Zootaxa*, 2265: 46–68.
- Chopard, L. 1917. Notes préliminaires sur la conformation de l'extrémité abdominale des Orthoptères. *Arch. Zool. Exp. Paris*, 56: 105-112.
- Chopard, L. 1918. Note préliminaire sur la conformation de l'organe copulateur des Orthoptères. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 43: 59-67.
- Chopard, L. 1920. *Recherches sur la conformation et le développement des derniers segments abdominaux chez les orthoptères*. Thèse de la Faculté des Sciences de Paris, Rennes 10, 112pp.
- Chopard, L. 1938. Description d'un Gryllide nouveau du Brésil. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 43: 159-160.
- Chopard, L. 1961. Les divisions du genre *Gryllus* basées sur l'étude de l'appareil copulateur (Orth. Gryllidae). *Eos*, Madr. 37: 267-287.
- Chopard, L. 1967. *Orthopterorum Catalogus*. Pars 10. – Ed. M. Beier, Dr. W. Junk. N. V. 's Gravenhage: 1-211.

- Chopard, L. 1968. *Orthopterorum Catalogus*. Pars 12. – Ed. M. Beier, Dr. W. Junk. N. V. 's Gravenhage: 212-500.
- Chopard, L. 1969. *The fauna of India and the adjacent countries. Orthoptera*, vol. 2 – *Grylloidea*. Zoological Survey of India, Calcuta, 422 pp.
- Chopard, L. 1970. Description des Gryllides cavernicoles nouveaux. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 75: 117-123.
- De Mello, F. A. G. 1992. *Aracamby, Cacruzia and Izecksohniella*: Three new Genera of Phalangopsid Crickets from the Brazilian Coastal Forests (Orthoptera: Grylloidea). *Journal of Orthoptera Research*, n.1: 50-58.
- De Mello, F. A. G. 1995. *Microlerneca* and *Lernecopsis*: two new brazilian genera of phalangopsid crickets related to *Lerneca* Walker, 1869 (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 39(3): 641-646.
- De Mello, F. A. G.; Horta, L. S.; Bolfarini, M. P. 2013. *Bambuina bambui*: a new genus and species of cave cricket from Brazil (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae: Luzarinae). *Zootaxa*, 3599 (1): 87-93.
- De Mello, F.A.G. (1990) A new genus of phalangopsid crickets from South America (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). *Revista de Agricultura*, 65 (2), 145–150.
- De Mello, F.A.G. (1992a) *Aracamby, Cacruzia and Izecksohniella*: Three new Genera of Phalangopsid Crickets from the Brazilian Coastal Forests (Orthoptera: Grylloidea). *Journal of Orthoptera Research*, 1, 50–58.
- De Mello, F.A.G. (1992b) A new genus of long-legged crickets from the forests of eastern Brazil (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). *Revista de Agricultura*, 67 (2), 125–131.
- De Mello, F.A.G. & Cezar dos Reis, J. 1994. Substrate drumming and wing stridulation performed during courtship by a new brazilian cricket (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). *Journal of Orthoptera Research*, n.2: 21-24.
- De Mello, F.A.G. & Pellegatti-Franco, F. (1998) A New Cave Cricket of the Genus *Endecous* from Southeastern Brazil and Characterization of Male and Female Genitalia of *E. itatibensis* Rehn, 1918 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae: Luzarinae). *Journal of Orthoptera Research*, 7, 185–188.
- De Pinna, M. G. G. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7: 367-394.
- DeSalle, R. 2005. What's in a character? *Journal of Biomedical Informatics*, 39: 6-17.

- Desutter-Grandcolas, L. 1991. Les Phalangopsidae néotropicaux (Orthoptera, Grylloidea). I. Les Strogulomorphini. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 27(4): 465-481
- Desutter-Grandcolas, L. 1992a. Les Phalangopsidae de Guyane française (Orthoptères, Grylloidea): systématique, éléments de phylogénie et de biologie. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 4e. sér., section A, 1: 93-177.
- Desutter-Grandcolas, L. 1992b. Les Phalangopsidae néotropicaux (Orthoptera, Grylloidea). II. Le group des Aclodae. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 28(2): 17-199.
- Desutter-Grandcolas, L. 1993a. The cricket fauna of Chiapanecan Caves (Mexico): systematics, phylogeny and the evolution of troglobitic life (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsinae, Luzarinae). *International Journal of Speleology*, 22:1-82.
- Desutter-Grandcolas, L. 1993b. *Luzarida* Hebard, 1928 et genres affines: genres nouveaux , phylogénie et scenarios (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae, Luzarinae). *Revue française d'Entomologie (N.S.)*, 15(4): 169-182.
- Desutter-Grandcolas, L. 1993c. *Melanotes* n. gen., et *Koilenoma* n. gen., deux genres de Luzarinae à écologie nouvelle pour la sous-famille (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 98(3): 275-286.
- Desutter-Grandcolas, L. 1994a. Revision of the genus *Laranda* (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae) with notes on its distribution and biology. *Entomologica Scandinavica*, 25(3): 321-332.
- Desutter-Grandcolas, L. 1994b. Le genre *Eidmanacris* Chopard, 1956 (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae, Luzarinae): habitat, repartition et espèces nouvelles. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 4e. sér., section A, 2-4: 453-474..
- Desutter-Grandcolas, L. 1995. Toward the knowledge of the evolutionary biology of phalangopsid crickets (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae): data, questions and evolutionary scenarios. *Journal of Orthoptera Research*, 4: 163-175.
- Desutter-Grandcolas, L. & Otte, D. 1997. Revision of the west-indian genus *Amphiacusta* Saussure, 1874, with descriptions of twenty new species (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 33(1): 101-128.

- Desutter-Grandcolas, L. 2003. Phylogeny and evolution of acoustic communication in extant Ensifera (Insecta, Orthoptera). *Zoologica Scripta*, 32: 525-561.
- Desutter, L. 1987. Structure et évolution du complexe phallique des Gryllidea (Orthoptères) et classification des genres Néotropicaux de Grylloidea. Première partie. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 23(3): 213-239.
- Desutter, L. 1988. Structure et évolution du complexe phallique des Gryllidea (Orthoptères) et classification des genres Néotropicaux de Grylloidea. Deuxième partie. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 24(3): 343-373.
- Desutter, L. 1990. *Etude phylogénétique, biogéographique et écologique des Gryllidea Neotropicaux (Insectes, Orthoptères)*. Paris, 1990. Tese (Doutorado). Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, Paris, 347pp.
- Dias, P. G. B. S.; De Mello, F. A. G. 2010a. *Taroba elephantina*: a new genus and species of Hapithinae cricket from southern Brazil (Orthoptera, Grylloidea, Podoscirtidae). *Journal of Orthoptera Research*, 19(1): 25-29.
- Dias, P. G. B. S.; De Mello, F. A. G. 2010b. A new species of *Tafalisca* Walker, 1869 from the Iguaçu National Park, Brazil (Grylloidea, Eneopteridae, Tafaliscinae). *Zootaxa*, 2453: 48-54.
- Dirsch, V. M. 1956. The phallic complex in Acridoidea (Orthoptera) in relation to taxonomy. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 108: 223-356.
- Eades, D. C. 2000. Evolutionary relationships of phallic structure in Acridomorpha (Orthoptera). *Journal of Orthoptera Research*, 8: 181-210.
- Eades, D. C.; Otte, D.; Cigliano, M. M.; Braun, H. 2013. Orthoptera Species File Online. Version 5.0/5.0. Disponível em: <http://Orthoptera.SpeciesFile.org>. Acessado em 15 de dezembro de 2014.
- Eberhard, W. G. 1993. Evaluating models of sexual selection: genitalia as a test case. *American Naturalist*, 142: 564-571.
- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Cambridge: Harvard University Press.
- Farris, J. S. 1989. The retention index and rescaled consistency index. *Cladistics*, 5: 417-419.
- Farris, J.; Albert V.; Källersjö, M.; Lipscomb, D.; Kluge, A. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics*, 12: 99-124.

- Goloboff, P. A. 1993. Estimating characters weights during tree search. *Cladistics*, 9: 83-91.
- Goloboff, P. A.; Farris, J. S.; Kallersjo, M.; Oxelman, B.; Ramirez, M. J.; Szumik, C. A. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19: 324-332.
- Goloboff, P. A.; Farris, J. S.; Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774-786.
- Goloboff, P.A.; Carpenter, J. M.; Arias, J. S.; Esquivel, D. R. M. 2008. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, 24: 1-16.
- Gorochoy, A. V. 1984. A contribution to the taxonomy of modern Grylloidea (Orthoptera) with a description of new taxa. *Zoologicheskii Zhurnal*, 63(11): 1641-1651.
- Gorochoy, A. V. 1995a. *System and evolution of the suborder Ensifera (Orthoptera) – Part 1*. Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, 224 pp.
- Gorochoy, A. V. 1995b. *System and evolution of the suborder Ensifera (Orthoptera) – Part 2*. Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, 212 pp..
- Gorochoy, A. V. 1986a. System and morphological evolution of crickets from the family Gryllidae (Orthoptera) with description of new taxa. Communication 1. *Zoologicheskii Zhurnal*, (65) 4: 516-527.
- Gorochoy, A. V. 1986b. System and morphological evolution of crickets from the family Gryllidae (Orthoptera) with description of new taxa. Communication 2. *Zoologicheskii Zhurnal*, (65) 6: 851-858.
- Gorochoy, A. V. 2002. Taxonomy of Podoscirtinae (Orthoptera: Gryllidae). Part 1: the male genitalia and Indo-Malayan Podoscirtini. *Zoosystematica Rossica*, 10(2): 303-350.
- Gorochoy, A. V. 2007a. New and little-known crickets of the subfamily Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae): 4. Neotropical genus *Uvaroviella*. *Entomological Review*, 87(7): 880-892.
- Gorochoy, A. V. 2007b. Taxonomic study of Mexican Phalangopsinae (Orthoptera: Gryllidae). *Zoosystematica Rossica*, 16(2): 177-200.

- Gorochov, A. V. 2009. New and little-known crickets of the subfamily Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae): 5. Neotropical taxa of the tribe Paragryllini. *Entomological Review*, 89(5): 564-577.
- Gorochov, A. V. 2011. New and little-known crickets of the subfamily Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae): 6. Neotropical taxa of the tribes Phalangopsini and Paragryllini. *Entomological Review*, 91(4): 674-687.
- Gorochov, A. V. 2014. Classification of the Phalangopsinae subfamily group, and new taxa from the subfamilies Phalangopsinae and Phaloriinae (Orthoptera, Gryllidae). *Zoosystematica Rossica*, 23(1): 7-88.
- Hawkins, J. A.; Hughes, C. E.; Scotland, R. W. 1997. Primary homology assessment, characters and characters states. *Cladistics*, 13: 275-283.
- Heads, S. W. 2010. The first fossil spider cricket (Orthoptera: Gryllidae: Phalangopsinae): 20 million years of troglobiomorphosis or exaptation in the dark? *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158: 56-65.
- Hebard, M. 1915. The American species of the genus *Miogryllus* (Orthoptera, Gryllidae). *Journal of the New York Entomological Society*, vol. XXIII, 2: 101-121.
- Hebard, M. 1928a. The group Luzarae of the subfamily Phalangopsinae. (Orthoptera, Gryllidae). *Transactions of the American Entomological Society*, vol. LIV: 1-56.
- Hebard, M. 1928b. Studies in the Dermaptera and Orthoptera of Colombia. Orthopterous Family Gryllidae. *Transactions of the American Entomological Society*, 54, 79-124.
- Hosken, D. J. & Stockley, P. 2004. Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 87-93.
- Hubbell, T. 1938. New cave-crickets from Yucatan, with a review of the Pentacentrinae, and studies on the genus *Amphiacusta* (Orthoptera, Gryllidae). *Carnegie Institute of Washington Publication*, 491: 191-233.
- Jaiswara, R.; Balakrishnan, R.; Robillard, T.; Rao, K.; Cruaud, C.; Desutter-Grandcolas, L. 2012. Testing concordance in species boundaries using acoustic, morphological, and molecular data in the field cricket genus *Itaropsis* (Orthoptera: Grylloidea: Gryllidae: Gryllinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 164: 285-303.

- Kirby, W. F. 1906. *A synonymic catalogue of Orthoptera. Vol. II. Orthoptera Saltatoria. Part I. (Achetidae et Phasgonuridae)*. Trustees of the British Museum, Londres, 561 pp.
- Kluge, A. & Farris, J. S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18: 1-32.
- Krogmann, L.; & Song, H. 2013. Editorial – Morphology and integrative phylogenetics. *Insect Systematics and Evolution*, 44: 239-240.
- Laicharting, J. N. von. 1781. *Verzeichnis und Beschreibung der Tyroler Insecten. Theil. Kaferartige Insecten. I.*
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus 1. Editio decima, reformata*. Holmiae (Suécia): Salvius.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versão 3.02. Disponível em: <http://mesquiteproject.org>
- Mesa, A.; Zefa, E. 2004. *Adelosgryllus rubricephalus*: a new genus and species of cricket (Orthoptera: Phalangopsidae). *Neotropical Entomology*, 33(3): 327-332.
- Mews, C.; Mol, A. P.; Sperber, C. F. 2009. Crickets with phallic glands: two new genera and one new species of Brazilian Luzarinae (Grylloidea: Phalangopsidae). *Zootaxa*, 2992: 34-48
- Mews, C.M. & Sperber, C.F. (2008) A new species of *Endecous* Saussure, 1878 and redescription of *Endecous cavernicolus* Costa-Lima, 1940 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 43 (2), 159–167.
- Mews, C.; Szinwelski, N.; Sperber, C. 2010. A new genus and new species of Brazilian Luzarinae crickets (Grylloidea, Phalangopsidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 45: 159-174.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. 1993. On outgroups. *Cladistics*, 9:413-426.
- Nixon, K. C. 1999-2004. *Winclada (BETA) versão Asado 1.89*. Publicado pelo autor, Ithaca, New York.
- Otte, D. 1994a. *Crickets of Hawaii – Origins, Systematic and Evolution*. Publications on Orthoptera Diversity. The Orthopterist's Society & The Academy of Natural Science of Philadelphia, 369pp.

- Otte, D. 1994b. *Orthoptera Species File. Number 1 – Crickets (Grylloidea)*. Publications on Orthoptera Diversity: The Orthopterist's Society & The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 120pp.
- Otte, D.; Alexander, R. D.; 1983. *The Australian Crickets (Orthoptera: Gryllidae)*. Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Monograph 22, 477pp.
- Otte, D.; Alexander, R. D.; Cade, W. 1987. The crickets of New Caledonia (Gryllidae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 139: 375-457.
- Prado, R. & Fontanetti, C. 2005. Metanotal gland of genus *Eidmanacris* (Grylloidea, Phalangopsidae): taxonomic importance. *Iheringia, sér. Zoologia*, 95(1): 83-87.
- Randell, R. L. 1964. The male genitalia in Gryllinae (Orthoptera: Gryllidae) and a tribal revision. *The Canadian Entomologist*, 96: 1565-1607.
- Rehn, J. A. G. 1917a. On Orthoptera from vicinity of Rio de Janeiro, Brazil. *Transactions of the American Entomological Society*, vol. XLIII: 335-364.
- Rehn, J. A. G. 1917b. The Stanford Expedition to Brazil, 1911. Orthoptera II. *Transactions of the American Entomological Society*, vol. XLIII: 89-156.
- Rehn, J. A. G. 1918. On Dermaptera and Orthoptera from southeastern Brazil. *Transactions of the American Entomological Society*, vol. XLIV: 181-223.
- Roberts, H. R. 1941. A comparative study of the subfamilies of the Acrididae primarily on the basis of their phallic structures. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 93: 201-246.
- Saussure, H. 1876-1877. Mélanges Orthoptérologiques. *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Geneve*. Tome XXV, première partie: 1-353.
- Saussure, H. 1877-1878. Mélanges Orthoptérologiques. *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Geneve*. Vime fascicule, Tome XXV, seconde partie: 370-705.
- Sereno, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23: 565-587.
- Snodgrass, R. E. 1997. *Principles of Insect Morphology*. Ithaca (EUA): Cornell University Press.
- Song, H. & Mariño-Pérez, R. 2013. Re-evaluation of taxonomic utility of male phallic complex in higher-level classification of Acridomorpha (Orthoptera: Caelifera). *Insect Systematics and Evolution*., 44: 241-260.

- Song, H. & Wenzel, J. W. 2008. Mosaic pattern of genital divergence in three populations of *Schistocerca lineata* Scudder, 1899 (Orthoptera: Acrididae: Cyrtacanthacridinae). *Biological Journal of Linnean Society*, 94: 289-301.
- Song, H. & Bucheli, S. R. 2010. Comparison of phylogenetic signal between male genitalia and non-genital characters in insect systematic. *Cladistics*, 26: 23-35.
- Souza-Dias, P.G.B. & Desutter-Grandcolas, L. 2014. A new genus and two new species of Luzarinae cricket from the Atlantic Forest of Northeast Brazil (Orthoptera, Grylloidea). *Zootaxa*, 3872 (5): 498-512.
- Souza-Dias, P.G.B.; Campos, L.D.; Nihei, S.S. 2015. Two new species of Eidmanacris (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae) from the Atlantic Forest of Southeast Brazil. *The Florida Entomologist*, submetido.
- Souza-Dias, P.G.B; Desutter-Grandcolas, L.; Pereira, M.R. 2015. *Pizacris*: a new genus and two new species of Luzarinae cricket close to *Guabamima* de Mello, 1992 and *Mellopsis* Mews & Sperber, 2010 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). *Zootaxa*, submetido.
- Torre-Bueno, J. R. 1989. *The Torre-Bueno Glossary of Entomology*. New York: The New York Entomological Society, 840 pp.
- Tuxen, S. L. (Ed.). 1970. *Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects*. Scandinavian University Press, Copenhagen. 340pp.
- Walker, F. 1871. *Catalogue of the specimens of Dermaptera Saltatoria in the collections of the British Museum*. Part V. British Museum, Londres, 116pp.
- Zefa, E.; Mesa, A.; P.Martins, L. 2010. New brazilian species of *Endecous* Saussure, 1878: phallic sclerites, calling song and tegmen morphometry (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsinae). *Entomological Science*, 13: 150-155.

Anexos

[illegible]

Continuaç

[illegible]

Cont

[illegible]

Cont

[illegible]

Cont

	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4			
	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2				
Izecksohniella amore	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	1	0	-	1	1	1	1	0	2	1	1	0				
Izesksohniella puri	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	1	0	-	1	1	0	-	0	2	1	1	0				
Izecksohniella sp BA	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	1	0	-	1	0	1	1	0	2	1	1	0				
Joadis mesai	0	2	0	-	0	-	-	2	-	1	0	-	-	-	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0				
Laranda major	0	1	0	-	0	-	-	2	-	1	0	-	-	-	0	1	0	1	0	0	2	1	1	0				
Laranda meridionalis	0	1	0	-	0	-	-	2	-	1	0	-	-	-	0	1	0	0	-	0	2	1	1	0				
Laranda singularis	0	1	0	-	0	-	-	2	-	1	0	-	-	-	0	1	0	1	0	1	2	1	1	0				
Laranda castanea	0	1	0	-	0	-	-	2	-	1	0	-	-	-	0	1	0	1	0	0	2	1	1	0				
Lerneca sp Foz	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	1	0	0	-	0	2	1	1	0				
Lerneca' sp BA	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	1	0	1	0	1	2	1	1	0				
Lernecopsis beto	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	1	0	0	-	1	2	1	0	0				
Luzarae sp	0	1	0	-	1	-	-	1	0	1	1	0	0	-	-	1	1	1	0	0	0	0	-	0				
Marcgraviella muriciensis	0	2	0	-	0	-	-	2	-	1	1	0	1	0	-	1	0	1	0	0	2	1	1	0				
Marliella titai	0	2	0	-	0	-	-	2	-	1	1	0	1	0	-	1	0	1	1	0	2	1	1	0				
Melanotes sp	0	2	0	-	0	-	-	2	-	1	1	0	1	1	-	1	0	1	1	0	0	0	-	0				
Mellopsis doucasae	0	0	-	0	-	-	-	1	2	1	1	0	0	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	0				
Microlerneca aff. leticia	0	1	0	-	1	-	-	1	0	1	1	0	1	1	-	1	0	0	-	0	2	1	1	0				
Ottedana cercalis	0	0	-	0	-	-	-	1	2	1	0	-	-	-	1	1	0	1	0	0	2	1	0	0				
Palpigera sp Botucatu	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	0	-	-	1	0	1	0	0	2	0	-	0				
Uvaroviella (Holacla) bordoni	0	0	-	0	-	-	-	1	2	1	0	-	-	-	1	1	0	0	-	0	1	1	0	0				
Phalangopsis sp	0	2	0	-	0	-	-	2	-	0	-	-	-	-	-	1	0	1	0	1	1	1	0	0				
Pizacris zefai	0	1	-	0	-	-	-	1	2	1	1	0	1	1	-	1	0	0	-	0	0	1	0	0				
Strinatia brevipennis	0	1	0	-	1	-	-	2	-	0	-	-	-	-	-	1	0	0	-	1	2	2	-	0				
Strinatia Itatiaia	0	1	0	-	1	-	-	2	-	0	-	-	-	-	-	1	0	1	0	1	2	2	-	0				
Strinatia teresopolis	0	0	-	0	-	-	-	1	0	0	-	-	-	-	-	1	0	1	0	0	2	1	0	0				
Strogulomorphini sp	0	2	0	-	0	-	-	1	0	1	1	0	1	0	-	1	0	0	-	1	0	1	0	0				
Vanzoliniella sambophila	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	1	0	-	1	0	1	1	0	2	1	1	0				
Vanzoliniella sp Foz	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	1	0	-	1	0	1	1	0	2	1	1	0				

Tabela 2. Material analisado.

	Táxon	Material analisado	Localidade
GRUPO EXTERNO	<i>Anurogryllus</i> sp.	Material não depositado*	BR, PR, Foz do Iguaçu, Parque Nacional do Iguaçu
	<i>Gryllus</i> aff. <i>argentinus</i> Saussure, 1874	Material não depositado*	BR, PR, Foz do Iguaçu
	<i>Eneoptera surinamensis</i> (De Geer, 1773)	Material não depositado*	BR, PR, Foz do Iguaçu, Parque Nacional do Iguaçu
	<i>Brazitrypa paranaensis</i> (De Mello & Dias, 2010)	Material tipo - MZSP	BR, PR, Foz do Iguaçu, Parque Nacional do Iguaçu
	<i>Taroba elephantina</i> De Mello & Dias, 2010	Material tipo - MZSP	BR, PR, Foz do Iguaçu, Parque Nacional do Iguaçu
	<i>Paragryllus</i> sp.	Material não depositado*	BR, PR, Foz do Iguaçu, Parque Nacional do Iguaçu
	<i>Adenopygus heikoi</i> Bolfarini & de Mello, 2012	Material tipo - MZSP	BR, SP, São José dos Campos, São Francisco Xavier
	<i>Adelosgryllus rubricephalus</i> Mesa & Zefa, 2004	Topótipos *	BR, PR, Foz do Iguaçu, Parque Nacional do Iguaçu
	<i>Amphiacusta</i> sp.	UBTU	Costa Rica
	<i>Aracamby balneatorius</i> De Mello, 1992	Topótipos *	BR, SC, Imbituba
	<i>Aracamby</i> sp.	Material não depositado*	BR, SC, Corupá, RPPN Emilio Batistella
	<i>Aracamby</i> sp.	Material não depositado*	BR, PR, Foz do Iguaçu, Parque Nacional do Iguaçu
	<i>Aracamby mucuriensis</i> De Mello, 1992	Material tipo - MZSP	BR, BA, Mucuri
	<i>Bambuina bambui</i> De Mello, Horta & Bolfarini, 2013	Material tipo - MZSP	BR, MG, Mariana, gruta do Centenário
	<i>Cacruzia bahiana</i> De Mello, 1992	Material tipo - MZSP	BR, BA, Mucuri
	<i>Cacruzia</i> sp.	Material não depositado*	BR, BA, Una, Reserva Biológica de Una
	<i>Ectecous</i> sp.	UBTU	BR, SP, Bertioga
	<i>Ectecous</i> sp.	Material não depositado*	BR, SC, Corupá
	<i>Eidmanacris suassunai</i> Souza-Dias, Campos & Nihei**	Material tipo A ser enviado para o MZSP	BR, SP, Teodoro Sampaio, Parque Estadual Morro do Diabo
	<i>Eidmanacris caipira</i> Souza-Dias, Campos & Nihei**	Material tipo A ser enviado para o MZSP	BR, SP, Teodoro Sampaio, Parque Estadual Morro do Diabo
	<i>Eidmanacris meridionalis</i> Desutter-Grandcolas, 1995	Material não depositado*	BR, PR, Foz do Iguaçu, Parque Nacional do Iguaçu
	<i>Eidmanacris alboannulata</i> (Piza, 1960)	UBTU	BR, SP, Rio Claro
	<i>Endecous</i> (<i>Endecous</i>) <i>aguassay</i> Mews, 2008	Material tipo - MZSP	BR, MG, Viçosa
	<i>Endecous</i> (<i>Endecous</i>) <i>alejomesai</i> Zefa, 2010	Material tipo - MZSP	BR, GO, Vila Propício, caverna Lapa do Fuzil
	<i>Endecous</i> (<i>Pedroecous</i>) <i>apterus</i> Bolfarini & Souza-Dias, 2014	Material tipo - MZSP	BR, BA, Ituaçu
	<i>Endecous</i> (<i>Endecous</i>) <i>betariensis</i> De Mello & Pellegatti-Franco, 1998	Material tipo - MZSP	BR, SP, Iporanga, caverna Ouro Grosso
	<i>Endecous</i> sp.	Material não depositado*	BR, PR, Foz do Iguaçu, Parque Nacional do Iguaçu
	<i>Endophallusia endophallica</i> De Mello, 1990	Material tipo - MZSP	BR, RJ, Teresópolis
	<i>Endophallusia minuta</i> De Mello, 1990	Material tipo - MZSP	BR, RJ, Teresópolis
	Gen. nov. Amazonas	Espécimes cedidos pelo projeto "Biota de Orthoptera do Brasil" Material não depositado*	BR, AM, Manaus, Reserva Ducke

<i>Guabamima aff. lordelloi</i> De Mello, 1992	Material não depositado*	BR, BA, Una, Reserva Biológica de Una
<i>Guabamima saiva</i> De Mello, 1992	Material tipo - MZSP	BR, RJ, Rezende, distrito de Penedo
<i>Izecksohniella amore</i> De Mello, 1992	Material tipo - MZSP	BR, BA, Mucuri
<i>Izecksohniella puri</i> Sperber et al., 2003	Material tipo - MZSP	BR, BA, Viçosa
<i>Izecksohniella</i> sp.	Material não depositado*	BR, BA, Itamaraju, Parque Nacional do Monte Pascoal
<i>Joadis mesai</i> Mews & Sperber, 2009	Material tipo - MZSP	BR, AM, Manaus
<i>Laranda major</i> Desutter-Grandcolas, 1994	Topótipos*	BR, ES, Linhares
<i>Laranda meridionalis</i> Desutter-Grandcolas, 1994	Topótipos*	BR, SC, Nova Teutônia
<i>Laranda singularis</i> Desutter-Grandcolas, 1994	Topótipos*	BR, SP, Teodoro Sampaio, Parque Estadual Morro do Diabo
<i>Laranda castanea</i> Desutter-Grandcolas, 1994	Topótipos*	BR, ES, Cariacica
<i>Lerneca</i> sp.	Material não depositado*	BR, PR, Foz do Iguaçu, Parque Nacional do Iguaçu
<i>Lerneca</i> sp.	Material não depositado*	BR, BA, Una, Reserva Biológica de Una
<i>Lernecopsis beto</i> De Mello, 1995	Material tipo - MZSP	BR, ES, Santa Teresa
<i>Luzarae</i> sp.	Espécime da coleção de Alejo Mesa (MZSP)	BR, AM, Humaitá
<i>Marcgraviella muriciensis</i> Souza-Dias & Desutter-Grandcolas, 2014	Material tipo - MZSP	BR, AL, Murici, Estação Ecológica de Murici
<i>Marliella titai</i> Mews & Mól, 2009	Material tipo - MZSP	BR, MT, Nova Xavantina
<i>Melanotes</i> sp.	UBTU	BR, ES, Linhares, Reserva da Vale
<i>Mellopsis doucasae</i> Mews & Sperber, 2010	Material tipo - MZSP	BR, MG, Viçosa
<i>Microlerneca aff. leticia</i> De Mello, 1995	Material não depositado*	BR, BA, Itamaraju, Parque Nacional do Monte Pascoal
<i>Ottedana cercalis</i> De Mello & de Andrade, 2003	Material tipo - MZSP	BR, SP, Campos do Jordão
<i>Palpigera</i> sp.	UBTU	BR, SP, Botucatu
<i>Phalangopsis</i> sp.	Espécime da coleção de Alejo Mesa (MZSP)	BR, AM, Humaitá
<i>Pizacris zefai</i> (Mews & Szinwelski, 2010)***	Material tipo - MZSP	BR, MG, Viçosa.
<i>Strinatia brevipennis</i> Chopard, 1970	Topótipos*	BR, SP, Parque Estadual Intervales
<i>Strinatia</i> sp.	Material não depositado*	BR, RJ, Parque Nacional do Itatiaia
<i>Strinatia teresopolis</i> Mesa, 1999	Material tipo - MZSP	BR, RJ, Teresópolis
<i>Strogulomorphini</i> n. gen.	Espécimes cedidos pelo projeto "Biota de Orthoptera do Brasil"	BR, AM, Manaus, Reserva Ducke
	Material não depositado	
<i>Uvaroviella (Holacra) bordoni</i> (Chopard, 1970)	Topótipos da coleção de Alejo Mesa (MZSP)	Venezuela, cueva del Guacharo
<i>Vanzoliniella sambophila</i> de Mello & Cezar dos Reis, 1994	Material tipo MZSP	BR, SP, Botucatu
<i>Vanzoliniella</i> sp.	Material não depositado*	BR, PR, Foz do Iguaçu, Parque Nacional do Iguaçu

* Coleção do Laboratório de Sistemática e Biogeografia de Insetos, onde estão depositados provisoriamente os espécimes coletados no âmbito deste estudo.

** Manuscrito submetido à *Florida Entomologist*

*** Manuscrito a ser submetido à *Zootaxa*