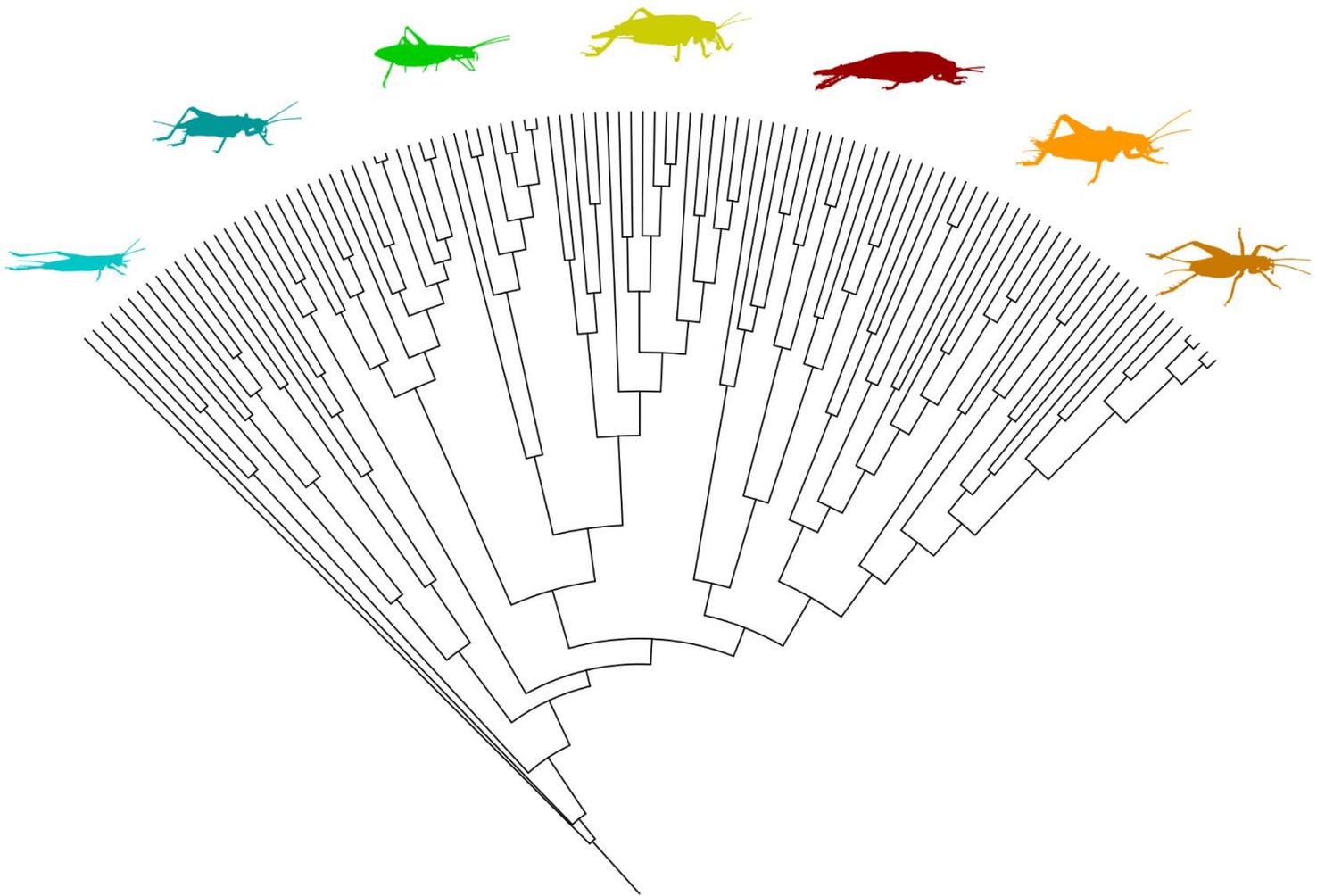


Lucas Denadai de Campos

**Filogenia, tempos de divergência e evolução de Oecanthidae
n. status (Insecta, Orthoptera, Grylloidea)**

*Phylogeny, divergence times, and evolution of Oecanthidae n. status
(Insecta, Orthoptera, Grylloidea)*



São Paulo

2022

Lucas Denadai de Campos

**Filogenia, tempos de divergência e evolução de Oecanthidae
n. status (Insecta, Orthoptera, Grylloidea)**

*Phylogeny, divergence times, and evolution of Oecanthidae n. status
(Insecta, Orthoptera, Grylloidea)*

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

Orientador: Prof. Dr. Silvio Shigueo
Nihei

Coorientadora: Profª. Dra. Laure
Desutter-Grandcolas

São Paulo

2022

Resumo

A ordem Orthoptera, conhecida principalmente pelos grilos e gafanhotos, é distribuída mundialmente com quase 30 mil espécies válidas, sendo considerada a ordem mais diversa dentre os Polyneoptera. Em Orthoptera, os grilos verdadeiros (Grylloidea) são organismos frequentemente utilizados como organismos modelo para diversos tipos de estudo como comunicação acústica, comportamento, ecologia e até neurobiologia. No entanto, poucos desses estudos são focados no contexto evolutivo, uma vez que ainda existem poucas hipóteses filogenéticas para o grupo. Além disso, a comunicação acústica desses insetos é considerada um dos elementos mais intrigantes e presentes em sua evolução. Porém, apesar de ser um tema constantemente retratado pela comunidade científica, poucos trabalhos o abordam em um contexto filogenético. No primeiro capítulo dessa tese, apresentamos uma hipótese filogenética para uma nova família de grilos, grupo-irmão de Gryllidae n. def.: Oecanthidae n. status. As análises filogenéticas possuem como fonte de caracteres dados moleculares e morfológicos, para parcimônia e máxima verossimilhança, e dados moleculares para a análise de tempos de divergência (inferência bayesiana). Foram utilizados 107 terminais de todas as regiões biogeográficas e seis fósseis para a calibração da árvore filogenética. Todas as análises resultam em Oecanthidae n. status composta por quatro subfamílias, Euscyrtinae, Oecanthinae n. def., n. status, Podoscirtinae n. def. e Tafaliscinae n. def. n. status. Baseado nos resultados obtidos, nós revisamos a definição e a classificação interna das subfamílias, supertribos (propostas neste trabalho) e tribos. Phyllogryllini n. tribo é definida. Também atualizamos as diagnoses, listamos os gêneros de cada uma das tribos e as apomorfias dos táxons supragenéricos. Também é apresentada uma chave de identificação para todos os níveis taxonômicos de Oecanthidae n. status mais todos os gêneros de Tafaliscinae n. def. n. status. No segundo capítulo, utilizamos a filogenia de Oecanthidae, baseada em dados moleculares e morfológicos, para realizar uma reconstrução de estados ancestrais relacionados a comunicação acústica. Os caracteres são estruturas das asas anteriores, as próprias asas anteriores e tímpanos. Foram analisados seis caracteres no total. Nossos resultados demonstram perdas de caracteres relacionados a comunicação acústica para vários táxons independentemente ao longo do tempo. Ao final, discutimos as possíveis causas da perda da capacidade de produção do som em Oecanthidae além das suas alternativas para uma comunicação eficiente não dependente de sinais acústicos.

Abstract

Orthoptera, mainly known by crickets and grasshoppers, is distributed worldwide with almost 30,000 valid species. The order is considered the most diverse order within Polyneoptera. In Orthoptera, true crickets (Grylloidea) are frequently used as models for many areas of science as acoustic communication, behavior, ecology, and neurobiology. However, only a few studies are focused on a phylogenetic context since the number of phylogenetic hypotheses for this group is low. Besides, the acoustic communication of these insects is considered an essential element of their evolution. Although it is a subject constantly debated, only a few works are in a phylogenetic frame. In the first chapter of this thesis, we present a phylogenetic hypothesis for a new family of crickets, sister-group of Gryllidae n. def.: Oecanthidae n. status. The phylogenetic analyses are based on molecular and morphological data for maximum likelihood and parsimony criteria and molecular data for divergence times analysis (Bayesian inference). Were used 107 terminals from all biogeographic regions and six fossils to calibrate the phylogenetic tree. All analyses result in Oecanthidae n. status composed of four subfamilies: Euscyrtae, Oecanthinae n. def., Podoscirtinae n. def., and Tafaliscinae n. def. n. status. We revise the definition and internal classification of subfamilies, supertribes (proposed herein), and tribes based on our results. Phyllogryllini n. tribe is defined. We also update the diagnosis of suprageneric groups, list their apomorphies, and list the genera of each tribe. An identification key is proposed for all taxonomic levels of Oecanthidae n. status plus all Tafaliscinae n. def., n. status genera. In Chapter 2, we use the phylogeny of Oecanthidae, based on molecular and morphological characters, to reconstruct the history of characters related to acoustic communication in crickets as forewings structures, the forewings itself, and tympana. In total, the history of six characters are analyzed. Our results demonstrate the loss of characters related to acoustic communication along the time independently for many taxa in this family of crickets. Several of these taxa are not able to use forewings to stridulate. We discuss the potential causes of losing the capacity of sound-producing and hearing and their alternatives for efficient communication not exclusively based on sounds.

Introdução Geral

Os Orthoptera são insetos frequentemente utilizados como modelos de estudo em várias áreas do conhecimento biológico como comunicação acústica (Bailey *et al.*, 1991, Gerhardt & Huber, 2002), neurobiologia (Hedwig, 2014, Pollack, 2010), comportamento (Benavides-Lopez *et al.*, 2020, Huber *et al.*, 1989, Lobregat *et al.*, 2019), biogeografia (Campos *et al.*, 2021, Dong *et al.*, 2018, Vicente *et al.*, 2017), e evolução (Desutter-Grandcolas, 2003; Jost & Shaw 2006, Song *et al.*, 2015, 2020).

No entanto, não é possível avançar nessa ou outras áreas da Biologia no que se diz respeito a hipóteses evolutivas sem hipóteses filogenéticas e uma classificação robusta. Árvores filogenéticas são ferramentas essenciais para estudos evolutivos, padrões biogeográficos além de uma categorização bem embasada. Por décadas autores tem se dedicado na organização de Orthoptera e suas linhagens internas utilizando filogenias como base para sua classificação (Chintauan-Marquier *et al.*, 2016, Desutter, 1987, Desutter-Grandcolas, 2003, Flook & Rowell, 1997, Gwynne 1995, Legendre *et al.*, 2010, Mariño-Pérez & Song, 2018, Robillard & Desutter-Grandcolas, 2004, Robillard & Desutter-Grandcolas, 2011, Song *et al.*, 2015, 2020). No entanto, vários grupos dessa ordem continuam pouco estudados e conhecidos devido à ausência de especialistas (Godfray, 2002), a dificuldade de coleta (Campos & Desutter-Grandcolas, 2020) e áreas pouco ou não amostradas para esse táxon.

Hipóteses filogenéticas também são necessárias para se estimar os tempos de divergência das linhagens. Árvores calibradas temporalmente são ferramentas cruciais para se entender padrões biogeográficos e processos evolutivos. Atualmente. É relativamente simples obter uma árvore datada: reduzindo custos para se obter dados moleculares e desenvolvendo novas ferramentas e metodologias (Bleidorn, 2017). Além disso, o registro fóssil aumenta a cada dia, expandindo as oportunidades que não eram possíveis anos atrás.

Orthoptera compreende quase 29 mil espécies válidas distribuídas mundialmente exceto os polos (Cigliano *et al.*, 2022). A origem da ordem é estimada em aproximadamente 355 milhões de anos atrás (Maa), no Carbonífero Tardio, e é dividida em duas subordens monofiléticas, Caelifera (~320 Maa) e Ensifera (~308Maa) (Song *et al.*, 2015, 2020). A subordem Caelifera é representada pelos gafanhotos, locustas, manés-magros, gafanhotos-palhaço, entre vários outros. Já Ensifera é representada pelos grilos verdadeiros, grilos de Jerusalém, paquinhas e esperanças.

Dentro de Ensifera, a única e mais recente classificação de Grylloidea, popularmente conhecida pelos grilos verdadeiros, é definida por quatro famílias: Mogoplistidae Costa, 1855; Trigonidiidae Saussure, 1874; Phalangopsidae Blanchard, 1845; e Gryllidae Laicharting, 1781 (Chintauan-Marquier *et al.*, 2016; Cigliano *et al.*, 2022). Essa classificação é baseada em uma árvore filogenética construída utilizando seis marcadores moleculares (mitocondriais e nucleares) e 205 terminais de todas as regiões do planeta, exceto os polos. Nesta classificação, a família Gryllidae é dividida em Clados F e G. O Clado G representa Gryllidae *stricto sensu*. Ao mesmo tempo, o Clado F, composto principalmente por táxons pertencentes ao “Grupo de Subfamílias Podoscirtinae (GSP) (Cigliano *et al.*, 2022; Gorochov, 2015), incluindo Oecanthinae Blanchard, 1845 e excluindo Pentacentrinae Saussure, 1878, o qual pertence ao Clado G na filogenia de Chintauan-Marquier *et al.* (2016) (Fig. 1). Nesse trabalho os autores mencionam a necessidade de que essa situação seja reanalisada, aumentando as amostragens de ambos os cladros.

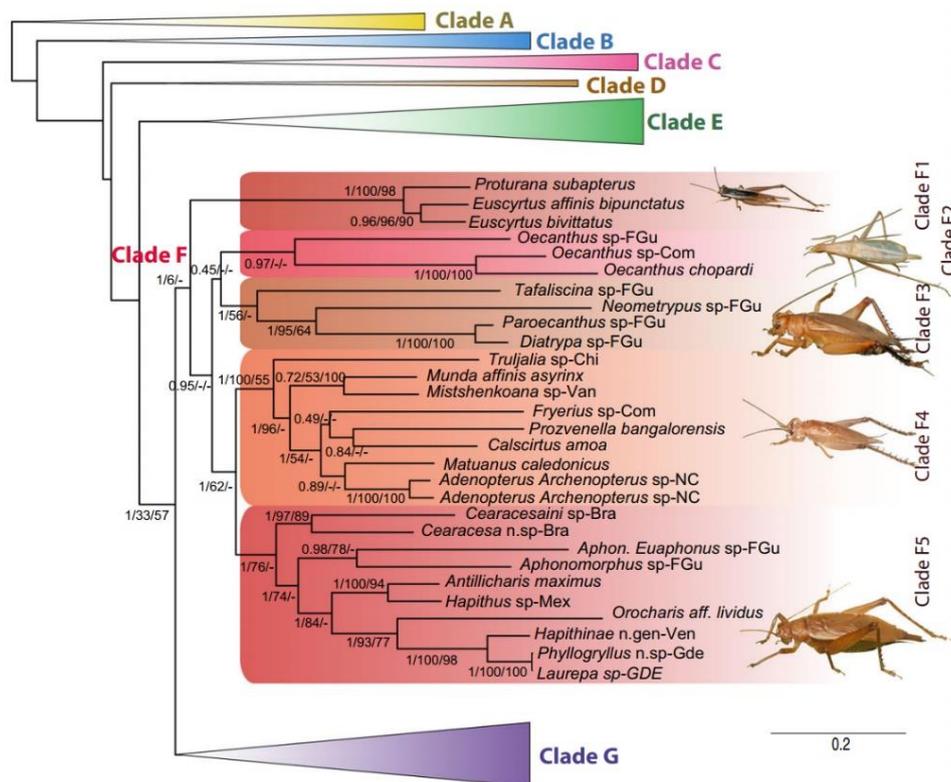


Figura 1. Filogenia de Chintauan-Marquier *et al.* (2016) evidenciando as linhagens do clado F.

GSP, proposto por Gorochov (2015), é um agrupamento temporário adotado pelo catálogo online Orthoptera Species File (OSF) (Cigliano *et al.*, 2022). Além disso, esse grupo não possui evidências que o suportem, como uma árvore filogenética ou mesmo

um conjunto de caracteres diagnósticos. Tanto o Clado F (Chintauan-Marquier *et al.*, 2016) como o GSP indicam a necessidade de novos estudos filogenéticos focados nessa linhagem de grilos. Assim, propondo uma classificação robusta além de servir como base para futuros estudos evolutivos para esse clado. De acordo com Cigliano *et al.* (2022), GSP atualmente inclui quatro subfamílias: Euscyrtinae Gorochov, 1985; Hapithinae Gorochov, 1986; Pentacentrinae Saussure, 1878; e Podoscirtinae Saussure 1878.

Oecanthidae n. status: breve histórico do nome

Nesta tese, é apresentada o estudo filogenético do Clado F de Chintauan-Marquier *et al.* (2016) e GSP (Cigliano *et al.*, 2022). Esse estudo apresenta árvores filogenéticas globalmente bem suportadas, além de caracteres diagnósticos, para definir a quinta família de Grylloidea, grupo irmão de Gryllidae n. def.: Oecanthidae n. status. O nome da família foi escolhido por ser o nome mais antigo dentre os nomes pertencentes a este clado de grilos arborícolas.

O nome Oecanthites foi erigido por Blanchard (1845) no século XIX como um grupo dentro da tribo Grylliens, incluindo o gênero *Oecanthus* Serville, 1831. Esse grupo era caracterizado por possuir três tarsômeros nas pernas anteriores e médias, e as pernas posteriores com quatro. Anos depois, Saussure (1874) usou o nome Oecanthiens como uma tribo da família Gryllidae. A tribo era distinguida principalmente pelo formato dos tarsômeros. Mais tarde, o mesmo autor utilizou o nome Oecanthinae como tribo (Saussure 1897). Ele se referia a esses grilos como insetos delgados e delicados, de coloração verde esbranquiçados, asas desenvolvidas em ambos os sexos e o ápice do ovipositor com pequenos dentes.

No mesmo ano, Scudder (1897) usou Oecanthinae como subfamília de Gryllidae. Chopard (1968) pela primeira vez nomeou essa linhagem como uma família, Oecanthidae. O autor considerou esse grupo uma família diferente de Gryllidae devido a várias diferenças entre elas (Chopard 1951, 1968).

Alexander e Otte (1983) utilizaram um sistema de subfamílias de Gryllidae. Eles consideraram que Oecanthinae “não é mais distinto que Myrmecophilinae ou Mogoplistinae”, dois grupos com modificações morfológicas notáveis, rebaixando essa linhagem novamente a subfamília. A definição desses grilos agora incluía insetos prógnatos, com garras tarsais bilobadas ou bífidas, espelhos nas asas dos machos bem desenvolvido e dividido por duas veias.

Oecanthidae foi retomado uma segunda vez por Desutter (1987). Dessa vez, o nome foi incluído em uma hipótese filogenética onde “Neoaclidae” (atualmente Neoaclina: Phalangopsidae) era o grupo-irmão de Oecanthidae baseado em estruturas genitais dos machos. Otte, na primeira edição do Orthoptera Species File (1994), voltou a usar o sistema subfamiliar de Gryllidae, novamente considerando o táxon como subfamília e não família como anteriormente. Essa nomenclatura tem sido adotada atualmente com algumas pequenas modificações internas, principalmente tribos e gêneros (Cigliano *et al.*, 2022).

Apenas uma vez Oecanthinae foi relacionada com outras famílias presentes no Clado F de Chintauan-Marquier *et al.*, (2016). No entanto, esse relacionamento é representado por um dendrograma e não apresenta nenhuma metodologia ou evidências para sustentá-lo, sendo demonstrado de maneira intuitiva (Gorochov 2015) (Fig. 2).

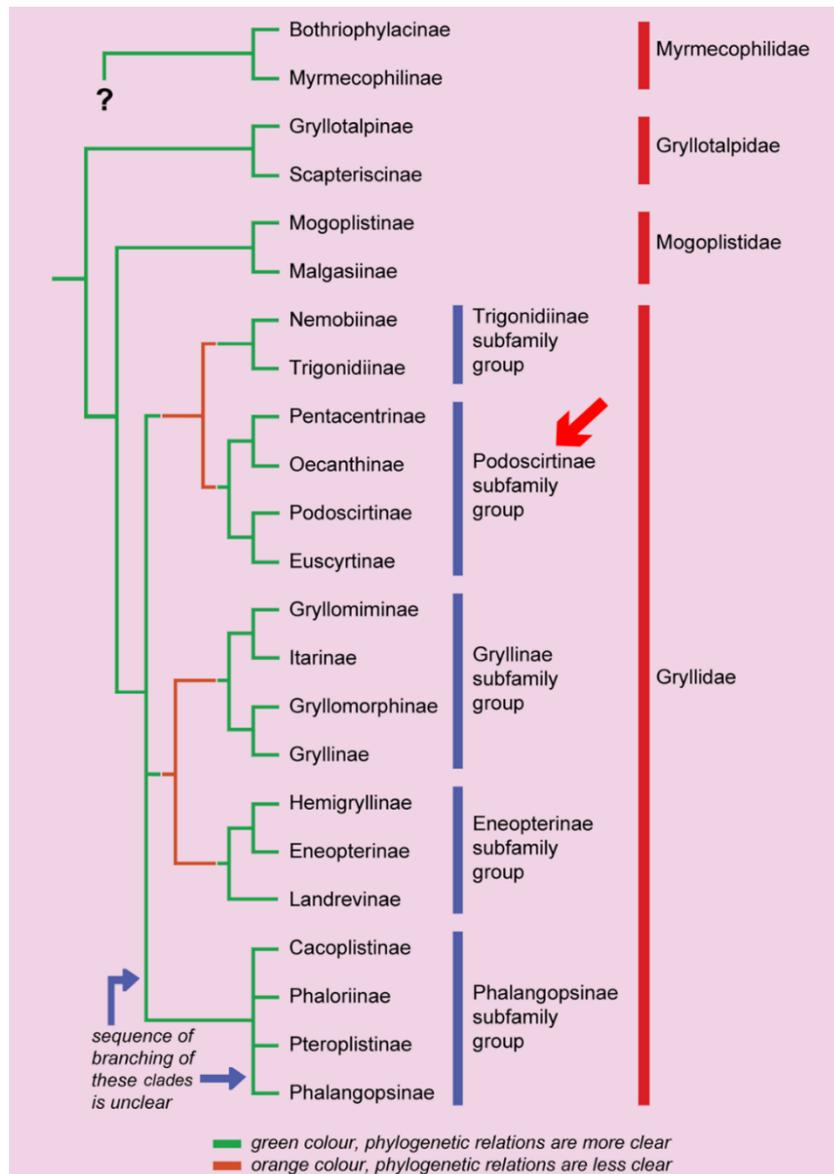


Figura 2. Dendrograma de Gryllidea proposto intuitivamente por Gorochov (2015).

Oecanthidae n. status, a quinta família de Grylloidea

Oecanthidae n. status é uma família distribuída mundialmente com uma grande diversidade de formas e habitats. Esses grilos são encontrados em diversos estratos vegetais (com raras exceções) que vão desde gramíneas até os elevados dosséis da Floresta Amazônica (Campos *et al.*, 2020, Campos & Desutter-Grandcolas, 2020, Otte 1994b, Otte & Alexander, 1983, Otte & Pérez-Gelabert, 2009). No que se diz respeito a morfologia, eles também possuem uma grande variedade de tamanho (~10mm – ~40mm), morfologia das asas com estruturas acústicas (de complemento funcionais até ausentes, com todos os estágios intermediários), desenvolvimento das asas (desde espécies ápteras até com longas asas cobrindo totalmente o abdome) e uma vasta diversidade de formatos do ovipositor, principalmente no seu ápice (Anso *et al.*, 2016, Campos & Desutter-Grandcolas, 2020, Desutter-Grandcolas *et al.*, 2016, Gorochoy, 2017, Otte & Alexander, 1983, Otte & Pérez-Gelabert, 2009) (Fig. 3).

Suas linhagens monofiléticas, como subfamílias e supertribos, possuem um padrão congruente com as principais regiões biogeográficas, além de apresentarem padrões de especialização de habitat. Tafaliscinae n. def. n. status e Diatrypidi n. status (Oecanthinae n. def.) são exclusivos da Região Neotropical, Hapithidi n. status (Podoscirtinae n. def.) está no Neotrópico e ao sul da Região Neártica. Por outro lado, Podoscirtidi n. status (Podoscirtinae) ocorre na Região Paleotropical e Oceania. Euscirtinae está no Paleotrópico, mas também possui representantes na América Central (Região Neotropical). Oecanthidi n. status (Oecanthinae n. def.) é mundialmente distribuída (Cigliano *et al.*, 2022). Além disso, a diversidade morfológica desses grilos fornece pistas cruciais para compreender a sua afinidade com as plantas e como eles as usam como habitat e recurso para seu sucesso evolutivo.

Essa notável diversidade morfológica e geográfica torna esse grupo um excelente candidato para estudo como comportamento, bioacústica, biogeografia, diversificação e evolução de caracteres. Sem mencionar na influência dos eventos geológicos e ambientais passados na diversificação desse clado (Grant *et al.*, 2017).

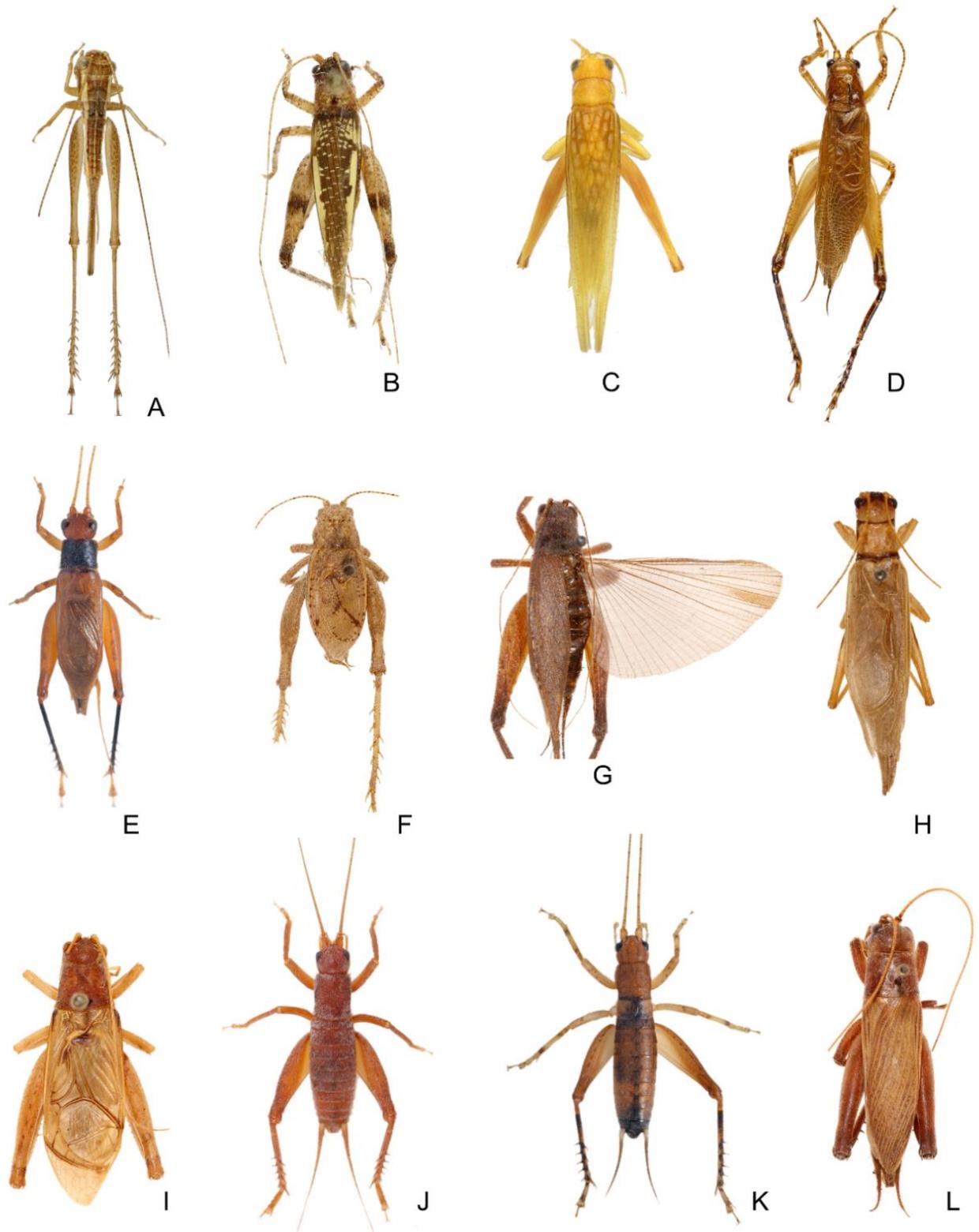


Figura 3. Diversidade de Oecanthidae n. status: A-*Proturana subapterus*, fêmea; B-*Munda asyrinx*, macho; C-*Adenopterus caledonicus*, macho; D-*Fryerius* sp., macho; E-*Diatrypa (Diatrypa) tuberculata*, macho; F-*Hapithus (Hapithus) vagus*, macho; G-*Aphonormorphus (Aphonormorphus) tenebrosus*, macho; H-*Ectotrypa repentina*, macho; I-*Paroecanthus mexicanus*, macho; J-*Neometrypus couriaie*, macho; K-*Neometrypus catiae*, macho; L-*Tafalisca furfurosa*, macho.

Os grilos estão entre os primeiros músicos do planeta e estão presentes no cenário noturno há pelo menos 200 milhões de anos (Nel, 2021). Os sons produzidos principalmente pelos machos desses insetos são relacionados, na maioria das vezes, com o comportamento reprodutivo como cantos de chamado, corte, cópula e até pós-cópula (os dois últimos menos frequentes) (Alexander, 1962, Huber *et al.*, 1989). Porém, a sinalização acústica dos grilos também é utilizada em outras situações além de interações macho-fêmea. Sabe-se também que o repertório sonoro pode variar além dos machos chamarem fêmeas, apresentando outras funções relacionadas a cuidado parental, territorialidade e agressividade (Huber *et al.*, 1989). O som produzido por cada espécie de grilo é diferente de outras espécies no mesmo local e tempo, e, apesar dos grilos se comunicarem intraespecificamente, também se comunicam interespecificamente a fim de evitar parasitoides e predadores (Alexander, 1962, Burk, 1982, Cade, 1975, Cade & Rice, 1980, Otte 1992).

A comunicação acústica nos grilos tem sido alvo de estudos ao longo dos anos, trazendo diversas questões em diferentes campos científicos como evolução, comportamento e até biofísica (e.g., Bennet-Clark, 2003, Desutter-Grandcolas, 1997, Huber *et al.*, 1989). Além disso, as asas e a comunicação acústica em Grylloidea tem sido uma importante fonte de informações tanto taxonômicas como para análises filogenéticas (e.g., Desutter-Grandcolas, 1997, 1999, Desutter-Grandcolas & Robillard, 2004, Gwynne 1995, Jost & Shaw, 2006, Robillard & Desutter-Grandcolas, 2011, Tan *et al.*, 2021).

Os grilos estão entre os organismos mais estudados no campo da Bioacústica. O mecanismo de produção de som em Grylloidea tem sido estudado há pelo menos 50 anos e é bem compreendido pela comunidade científica. A asa anterior (também conhecida como tégmina) direita, nos machos adultos, possui uma veia modificada com pequenos dentes quitinosos em sua face ventral. Essa importante estrutura na sinalização acústica dos grilos é conhecida como veia estridulatória (veia Pós-cubital – PCu) (Desutter-Grandcolas *et al.*, 2017, Schubnel *et al.*, 2019) (Fig. 4). Além disso, a tégmina direita é sobreposta a esquerda em posição de repouso. Já a tégmina esquerda é geralmente uma imagem espelhada da tégmina direita e possui uma região altamente esclerotizada próxima ao final da região da veia estridulatória chamada plectrum (Bennet-Clark, 2003, Elliott & Koch, 1983, Koch *et al.*, 1988, Montealegre-Z *et al.*, 2009). Ao abrir e fechar

as tégminas direita e esquerda, a região ventral da veia estridulatória fricciona sobre o plectrum originando vibrações mecânicas que dão origem ao som (Ragge, 1955).

Para amplificar as vibrações produzidas com a finalidade de propagar o som a longas distâncias, as tégminas possuem regiões membranosas formadas por veias acessórias também conhecidas como ressonadores. Eles são conhecidos como espelho e harpa (composta pelas veias da harpa) (Fig. 4) (Desutter-Grandcolas *et al.*, 2017; Nocke 1971). O conjunto das estruturas da tégmina responsáveis pela produção e propagação do som são chamados de aparato estridulatório (Bethoux & Néel 2001, Desutter-Grandcolas, 1997, 1998, 2003, Schneider *et al.*, 2017).

Apesar do mecanismo de produção de som nos grilos ser bem estabelecido, a compreensão da adaptação e evolução das estruturas envolvidas nessa tarefa estão em constante debate na comunidade científica e estão longe de serem totalmente compreendidos. Para isso, é necessário o aprofundamento em grupos potencialmente modelos onde a diversidade de tégminas possa auxiliar na compreensão de sua evolução em um contexto filogenético.

Com grande potencial, Oecanthidae n. status e suas linhagens subordinadas são excelentes candidatas para complementar essas lacunas do conhecimento científico. Essa família de grilos arborícolas está distribuída mundialmente e possui uma grande diversidade morfológica. Principalmente no que se diz respeito as tégminas e seu desenvolvimento. Sua diversidade é representada por grilos com ou sem asas, com asas reduzidas cobrindo apenas o metanoto até longas asas ultrapassando comprimento do corpo (incluindo todos os seus intermediários). Quando as asas são desenvolvidas, elas podem ou não apresentar o aparato estridulatório ou apenas partes específicas dele. Essa diversidade de tipos de tégminas (ou ausência delas) indicam a diversidade de tipos de comunicação dentro desse clado, acústicas ou não (Campos & Desutter-Grandcolas, 2020). A filogenia de Oecanthidae n. status é uma nova ferramenta que possibilita explorar e compreender uma parte desse clado altamente diverso de Grylloidea onde as tégminas e comunicação acústica são uma das suas principais fontes de informação.

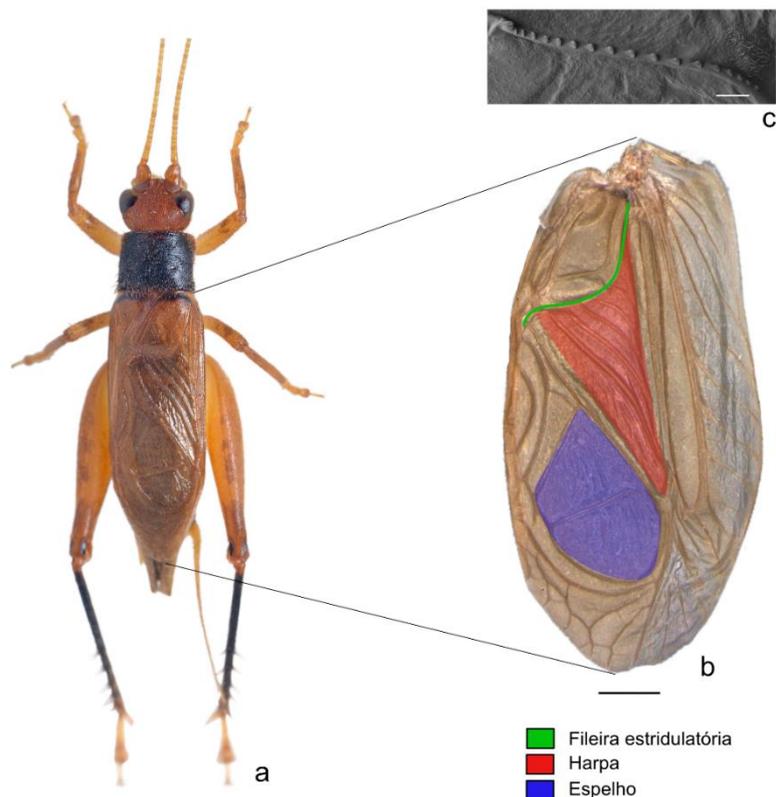


Figura 4. *Diatrypa (Diatrypa) tuberculata*, macho. a-hábito dorsal; b-tégmina direita; c-fileira estridulatória em vista ventral. Escalas: b= 1mm, c= 100 μ m.

Organização da Tese

Esta tese está dividida em dois capítulos, ambos já em formato de artigo científico. O primeiro capítulo, “**The fifth family of true crickets (Insecta, Orthoptera, Grylloidea), Oecanthidae n. status: phylogenetic relationship and divergence times**” aborda o estudo filogenético do Clado F proposto por Chintauan-Marquier *et al.*, (2016). De acordo com o catálogo Orthoptera Species File (Cigliano *et al.*, 2022), atualmente esse clado faz parte da família Gryllidae incluído no ‘Grupo de Subfamílias Podoscirtinae’. Neste capítulo, são feitas análises filogenéticas sob Inferência Bayesiana (IB), Máxima Verossimilhança (MV) e Máxima Parcimônia (MP). Foram utilizados dados morfológicos e moleculares para MV e MP e apenas moleculares para IB, acrescidos do registro fóssil. Os resultados indicam topologias globalmente bem suportadas, confirmando a monofilia do Clado F sensu Chintauan-Marquier *et al.*, (2016). Assim, possibilitando definir uma quinta família de Grylloidea, grupo irmão de Gryllidae n. def.: Oecanthidae n. status. Nós revisamos a definição e a classificação interna de todas as subfamílias incluídas em Oecanthidae n. status, reorganizando-as em supertribos e tribos monofiléticas. Além disso, são listadas as apomorfias de cada nível taxonômico bem como a atualização de suas respectivas diagnoses. Uma chave de identificação é proposta

para todos os níveis taxonômicos supragenéricos de Oecanthidae n. status mais os gêneros de Tafaliscinae n. def. n. status. Com os resultados obtidos, uma nova tribo de Hapithidi n. status (Podoscirtinae n. def.) é definida: Phyllogryllini n. tribo. Finalmente, para entender a evolução de Oecanthidae n. status, obtivemos uma árvore calibrada temporalmente através de IB utilizando os dados moleculares e os fósseis disponíveis de Grylloidea.

O segundo capítulo “**Are oecanthid crickets stop singing? The history of characters related to acoustic communication in Oecanthidae (Insecta, Orthoptera, Grylloidea)**”, aborda a evolução das tégminas, suas estruturas responsáveis pela sinalização acústica e dos tímpanos na família Oecanthidae n. status baseado nas topologias e tempos de divergência obtidos no capítulo 1. Nesse capítulo foram analisados quatro caracteres das asas anteriores e dois dos tímpanos (interno e externo) através do método de reconstrução de estados ancestrais. Os resultados obtidos mostram a perda da percepção sonora pelos tímpanos tibiais pelo menos seis vezes independentemente na história desse grupo. Além disso, os resultados mostram a perda da sinalização acústica diversas vezes, seja ela relacionada a redução das tégminas, pela perda completa do aparato estridulatório, ou partes dele. Os resultados sugerem o possível sucesso evolutivo desses grilos ao perderem a comunicação acústica e utilizando outros meios para essa finalidade. Esse capítulo ainda não foi submetido para revisão por pares.

Objetivos

Os objetivos da presente tese são:

-Realizar análise filogenética, através de dados moleculares e morfológicos, da família Oecanthidae n. status com base no “Clado F” proposto por Chintauan-Marquier *et al.* (2016).

-Definir e organizar Oecanthidae n. status, e os grupos que a compõe, através de diagnoses, figuras e lista de gêneros baseadas nos resultados das análises filogenéticas.

-Confeccionar uma chave de identificação para os táxons supragenéricos de Oecanthidae n. status.

-Confeccionar uma chave de identificação para os gêneros de Tafaliscinae n. def. n. status.

-Estimar os tempos de divergência de Oecanthidae n. status e seus táxons supragenéricos.

-Realizar reconstrução de estados ancestrais para caracteres relacionados a comunicação acústica em Oecanthidae n. status.

Conclusões Gerais

Datada do Cretáceo Inferior (~130 Milhões de anos atrás), Oecanthidae n. status é estabelecida como a quinta família monofilética de Grylloidea, baseado em dados moleculares e morfológicos. Essa linhagem, com distribuição mundial, é dividida em quatro subfamílias: Euscyrinae, Oecanthinae n. def., Tafaliscinae n. def. n. status e Podoscirtinae n. def. Esse primeiro e importante passo para futuros estudos evolutivos de Oecanthidae n. status, é realizado através de filogenias bem suportadas e calibradas, as quais são utilizadas para revisar e estabilizar a classificação desse grupo tão diverso. Esse é o primeiro estudo evolutivo de Oecanthidae n. status em um contexto filogenético. Oecanthidae é uma família diversa no que se diz respeito à comunicação, acústica ou não. Essa linhagem tem sido capaz de produzir sinais acústicos desde sua origem a 130 milhões de anos atrás. No entanto, a perda dessa habilidade, assim como a capacidade de ouvir através de membranas timpânicas, aconteceu diversas vezes ao longo de sua história evolutiva. Novos dados de comportamento e observações precisas dos habitats desse clado são informações cruciais para entender a causa da perda da comunicação acústica nesses grilos.

O potencial de Oecanthidae n. status para estudos evolutivos mostra-se bastante promissor. Esse é apenas o ponto de partida para entender como a comunicação impactou e impacta esse diverso grupo de grilos arborícolas. Além disso, esse clado e suas linhagens internas são possíveis grupos modelo para diversas áreas da Biologia como: biogeografia, bioacústica, comportamento e ecologia. Tudo isso, graças a sua grande diversidade de formas e tamanhos, distribuição mundial com diversificações regionais, e um possível repertório de comunicação, acústico ou não, que se mantém ainda pouco explorado atualmente.



Referências

- Alexander, R.D. 1962. Evolutionary Change in Cricket Acoustical Communication. *Evolution* 16, 443–467. <https://doi.org/doi:10.2307/2406178>
- Anso, J., Jourdan, H. and Desutter-Grandcolas, L. 2016. Crickets (Insecta, Orthoptera, Grylloidea) from Southern New Caledonia, with descriptions of new taxa. *Zootaxa* 4124, 1. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4124.1.1>
- Bailey, W.J. and others. 1991. *Acoustic behaviour of insects. An evolutionary perspective*. Chapman and Hall Ltd.
- Benavides-Lopez, J.L., Ter Hofstede, H. and Robillard, T. 2020. Novel system of communication in crickets originated at the same time as bat echolocation and includes male-male multimodal communication. *The Science of Nature* 107, 9. <https://doi.org/10.1007/s00114-020-1666-1>
- Bennet-Clark, H.C. 2003. Wing resonances in the Australian field cricket *Teleogryllus oceanicus*. *Journal of Experimental Biology* 206, 1479–1496. <https://doi.org/10/dbv9xh>
- Bethoux, O., Nel, A. 2001. Venation pattern of Orthoptera. *Journal of Orthoptera Research* 10, 195–198. [https://doi.org/10.1665/1082-6467\(2001\)010\[0195:VPOO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1665/1082-6467(2001)010[0195:VPOO]2.0.CO;2)
- Blanchard, É. 1845. *2 Histoire des insectes: traitant de leurs moeurs et de leurs métamorphoses en général et comprenant une nouvelle classification fondée sur leurs rapports naturels*. Librairie de F. Didot Frères, Paris, 524 pp.
- Bleidorn, C. 2017. Phylogenomics. *Cham: Springer International Publishing*, 173–193.
- Burk, T. 1982. Evolutionary Significance of Predation on Sexually Signaling Males. *The Florida Entomologist* 65, 90–104. <https://doi.org/10/d82n6j>
- Cade, W. 1975. Acoustically Orienting Parasitoids: Fly Phonotaxis to Cricket Song. *Science* 190, 1312–1313. <https://doi.org/10.1126/science.190.4221.1312>
- Cade, W.H., Rice, R. 1980. Field Crickets (Orthoptera:Gryllidae) as a Prey of the Toad *Bufo marinus*. *The Canadian Entomologist* 112, 335–336. <https://doi.org/10.4039/Ent112335-3>
- Campos, L.D. de, Desutter-Grandcolas, L. 2020. The Paroecanthini crickets (Orthoptera: Grylloidea: Gryllidae: Oecanthinae) from French Guiana. *Zoosystema* 42, 355–398. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2020v42a20>
- Campos, L.D. de, Souza-Dias, P.G.B. de, Desutter-Grandcolas, L., Nihei, S.S. 2021. Colonization of different biomes drove the diversification of the Neotropical Eidmanacris crickets (Insecta: Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). *PLOS ONE* 16, e0245325. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0245325>
- Campos, L.D. de, Souza-Dias, P.G.B., Nihei, S.S. 2020. New Brazilian Tafaliscina increase the diversity of this Neotropical cricket clade (Orthoptera: Grylloidea: Gryllidae: Oecanthinae: Paroecanthini). *Zoosystema* 42, 331–353. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2020v42a19>
- Chintauan-Marquier, I.C., Legendre, F., Hugel, S., Robillard, T., Grandcolas, P., Nel, A., Zuccon, D., Desutter-Grandcolas, L. 2016. Laying the foundations of evolutionary and systematic studies in crickets (Insecta, Orthoptera): a multilocus phylogenetic analysis. *Cladistics* 32, 54–81. <https://doi.org/10.1111/cla.12114>
- Chopard, L. 1951. Contribution à l'étude des Gryllides du Congo belge. *Rev. Zool. Bot. Afr.* 44, 297–311.
- Chopard, L. 1968. Gryllides. Fam. Gryllidae: Subf. Mogoplistinae, Myrmecophilinae, Scleropterinae, Cachoplistinae Pteroplistinae, Pentacenturinae, Phalangopsinae,

- Trigonidinae, Eneopierinae; Fam. Oecanthidae, Gryllotalpidae. In: *Orthopterorum Catalogus*. Beier, M., Gravenhage, pp. 213–500.
- Cigliano, M.M., Braun, H., Eades, D.C., Otte, D. 2022. Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0 [WWW document]. Available from: <http://orthoptera.speciesfile.org> (January 15, 2022)
- 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* 23, 213–239.
- Desutter-Grandcolas, L. 1997. A phylogenetic analysis of the evolution of the stridulatory apparatus in true crickets (Orthoptera, Grylloidea). *Cladistics* 13, 101–108.
- Desutter-Grandcolas, L. 1998. Broad-frequency modulation in cricket (Orthoptera, Grylloidea) calling songs: two convergent cases and a functional hypothesis. *Canadian Journal of Zoology* 76, 2148–2163.
- Desutter-Grandcolas, L. 2003. Phylogeny and the evolution of acoustic communication in extant Ensifera (Insecta, Orthoptera). *Zoologica Scripta* 32, 525–561. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.2003.00142.x>
- Desutter-Grandcolas, L., Anso, J., Jourdan, H. 2016. Crickets of New Caledonia (Insecta, Orthoptera, Grylloidea): a key to genera, with diagnoses of extant genera and descriptions of new taxa. *Zoosystema* 38, 405–452. <https://doi.org/10.5252/z2016n4a1>
- Desutter-Grandcolas, L., Jacquelin, L., Hugel, S., Boistel, R., Garrouste, R., Henrotay, M., Warren, B.H., Chintauan-Marquier, I.C., Nel, P., Grandcolas, P., Nel, A. 2017. 3-D imaging reveals four extraordinary cases of convergent evolution of acoustic communication in crickets and allies (Insecta). *Scientific Reports* 7, 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06840-6>
- Desutter-Grandcolas, L., Robillard, T. 2004. Acoustic evolution in crickets: Need for phylogenetic study and a reappraisal of signal effectiveness. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 76, 301–315. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652004000200019>
- Dong, J., Kergoat, G.J., Vicente, N., Rahmadi, C., Xu, S., Robillard, T. 2018. Biogeographic patterns and diversification dynamics of the genus *Cardiodactylus* Saussure (Orthoptera, Grylloidea, Eneopterinae) in Southeast Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 129, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.06.001>
- Elliott, C.J.H., Koch, U.T. 1983. Sensory feedback stabilizing reliable stridulation in the field cricket *Gryllus campestris* L. *Animal Behaviour* 31, 887–901. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80244-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80244-9)
- Flook, P.K., Rowell, C.H.F. 1997. The Phylogeny of the Caelifera (Insecta, Orthoptera) as Deduced from mtrRNA Gene Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 8, 89–103. <https://doi.org/10.1006/mpev.1997.0412>
- Gerhardt, H.C., Huber, F. 2002. *Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions*. University of Chicago Press.
- Godfray, H.C.J. 2002) Challenges for taxonomy. *Nature* 417, 17–19. <https://doi.org/10.1038/417017a>
- Gorochoy, A.V. 2015. Evolution and taxonomic significance of the copulatory apparatus in Ensifera (Orthoptera). Part 2: Male genitalia in Grylloidea. *Zoosystematica Rossica* 24, 31–41. <https://doi.org/10.31610/zsr/2015.24.1.31>
- Gorochoy, A.V. 2017. Taxonomy of Podoscirtinae (Orthoptera: Gryllidae). Part 11: the tribe Hapithini and other American taxa. *Zoosystematica Rossica* 26, 11–106.
- Grant, P.R., Grant, B.R., Huey, R.B., Johnson, M.T.J., Knoll, A.H., Schmitt, J. 2017. Evolution caused by extreme events. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372, 20160146. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0146>

- Gwynne, D.T. 1995. Phylogeny of the Ensifera (Orthoptera): A Hypothesis Supporting Multiple Origins of Acoustical Signalling, Complex Spermatophores and Maternal Care in Crickets, Katydid, and Weta. *Journal of Orthoptera Research* 4, 203–218. <https://doi.org/10.2307/3503478>
- Hedwig, B. 2014. 1 *Insect hearing and acoustic communication*. Springer, Cambridge, 222 pp.
- Huber, F., Moore, T.E., Loher, W. 1989. *Cricket Behavior and Neurobiology*. 124 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. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.10.004>
- Koch, U.T., Elliott, C.J.H., Schäffner, K.-H., Kleindienst, H.-U. 1988. The mechanics of stridulation of the cricket *Gryllus campestris*. *Journal of Comparative Physiology A* 162, 213–223. <https://doi.org/10.1007/BF00606086>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2009.00519.x>
- Lobregat, G., Gechel Kloss, T., Peixoto, P.E.C., Sperber, C.F. 2019. Fighting in rounds: males of a neotropical cricket switch assessment strategies during contests. *Behavioral Ecology*, 1–9. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz005>
- Mariño-Pérez, R., Song, H. 2018. Phylogeny of the grasshopper family Pyrgomorphidae (Caelifera, Orthoptera) based on morphology. *Systematic Entomology* 43, 90–108. <https://doi.org/10.1111/syen.12251>
- Montealegre-Z, F., Windmill, J.F.C., Morris, G.K., Robert, D. 2009. Mechanical phase shifters for coherent acoustic radiation in the stridulating wings of crickets: the plectrum mechanism. *The Journal of experimental biology* 212, 257–269. <https://doi.org/10.1242/jeb.022731>
- Nel, A. 2021. Impact of the choices of calibration points for molecular dating: a case study of Ensifera. *Palaeoentomology*. 4. doi:10.11646/palaeoentomology.4.3.9
- Nocke, H. 1971. Biophysik der Schallerzeugung durch die Vorderflügel der Grillen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 74, 272–314.
- Otte, D. 1992. Evolution of Cricket Songs. *Journal of Orthoptera Research*, 25–49. <https://doi.org/10.2307/3503559>
- Otte, D. 1994a. *Orthoptera Species File Numer 1*. The Orthopterists' Society, Philadelphia, 142 pp.
- Otte, D. 1994b. *The crickets of Hawaii: origin, systematics, and evolution*. The Orthopterists' Society, Philadelphia, 396 pp.
- Otte, D., Alexander, R.D. 1983. The Australian crickets (Orthoptera: Gryllidae). *The Australian crickets (Orthoptera: Gryllidae)*.
- Otte, D., Pérez-Gelabert, D.E. 2009. *Caribbean crickets*. Orthopterists' Society.
- Pollack, G.S. 2010. Acoustic Communication in Insects: Neuroethology. *Encyclopedia of Animal Behavior* 9, 1–6. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-045337-8.00157-1>
- Ragge, D.R. 1955. *The wing-venation of the Orthoptera Saltatoria, with notes on Dictyopteran wing-venation*. British Museum (Natural History), London, 160 pp.
- Robillard, T., Desutter-Grandcolas, L. 2004. Phylogeny and the modalities of acoustic diversification in extant Eneopterinae (Insecta, Orthoptera, Grylloidea, Eneopteridae). *Cladistics* 20, 271–293. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2004.00025.x>
- Robillard, T., Desutter-grandcolas, L. 2011. Evolution of calling songs as multicomponent signals in crickets (Orthoptera : Grylloidea : Eneopterinae). 50, 627–672. <https://doi.org/10.1163/000579511X572044>

- Saussure, H. de 1874. *Mission scientifique au Mexique et dans l’Amérique centrale. Études sur Les Myriapodes et Les Insects*. Imprimerie Impériale, Paris, 211 pp.
- Saussure, H. de 1897. 1 *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Orthoptera*. 285 pp.
- Schneider, E.S., Römer, H., Robillard, T., Schmidt, A.K.D. 2017. Hearing with exceptionally thin tympana: Ear morphology and tympanal membrane vibrations in eneopterine crickets. *Scientific Reports* 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15282-z>
- Schubnel, T., Desutter-Grandcolas, L., Legendre, F., Prokop, J., Mazurier, A., Garrouste, R., Grandcolas, P., Nel, A. 2019. To be or not to be: postcubital vein in insects revealed by microtomography. *Systematic Entomology*, 1–10. <https://doi.org/10.1111/syen.12399>
- Scudder, S.H. 1897. *Guide to the genera and classification of the North American Orthoptera found north of Mexico*. EW Wheeler.
- Song, H., Amédégnato, C., Cigliano, M.M., Desutter-Grandcolas, L., Heads, S.W., Huang, Y., Otte, D., Whiting, M.F. 2015. 300 million years of diversification: elucidating the patterns of orthopteran evolution based on comprehensive taxon and gene sampling. *Cladistics* 31, 621–65. <https://doi.org/10.1111/cla.12116>
- Song, H., Béthoux, O., Shin, S., Donath, A., Letsch, H., Liu, S., McKenna, D.D., Meng, G., Misof, B., Podsiadlowski, L., Zhou, X., Wipfler, B., Simon, S. 2020. Phylogenomic analysis sheds light on the evolutionary pathways towards acoustic communication in Orthoptera. *Nature Communications* 2020, 4939. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18739-4>
- Tan, M.K., Malem, J., Legendre, F., Dong, J., Baroga-Barbecho, J.B., Yap, S.A., Wahab, R. bin H.A., Japir, R., Chung, A.Y.C., Robillard, T. 2021. Phylogeny, systematics and evolution of calling songs of the Lebinthini crickets (Orthoptera, Grylloidea, Eneopterinae), with description of two new genera. *Systematic Entomology* 46, 1060–1087. <https://doi.org/10/gmsd9r>
- Vicente, N., Kergoat, G.J., Dong, J., Yotoko, K., Legendre, F., Nattier, R., Robillard, T. 2017. In and out of the Neotropics: historical biogeography of Eneopterinae crickets. *Journal of Biogeography* 44, 2199–2210. <https://doi.org/10.1111/jbi.13026>