



RODRIGO ANTÔNIO CASTRO SOUZA

**DISTRIBUIÇÃO MULTITEMPORAL DO GÊNERO
ENDECOUS SAUSSURE, 1878 (ORTHOPTERA:
GRYLLOIDEA: PHALANGOPSIDAE) NA AMÉRICA DO
SUL E DESCRIÇÃO DE UMA NOVA ESPÉCIE PARA O
BRASIL**

**LAVRAS – MG
2019**

RODRIGO ANTÔNIO CASTRO SOUZA

**DISTRIBUIÇÃO MULTITEMPORAL DO GÊNERO *ENDECOUS* SAUSSURE,
1878 (ORTHOPTERA: GRYLLOIDEA: PHALANGOPSIDAE) NA AMÉRICA
DO SUL E DESCRIÇÃO DE UMA NOVA ESPÉCIE PARA O BRASIL**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas para a obtenção do título de Mestre.

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira
Orientador

**LAVRAS - MG
2019**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Castro-Souza, Rodrigo Antônio.

Distribuição multitemporal do gênero *Endecous* Saussure, 1878
(Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) na América do Sul e
descrição de uma nova espécie para o Brasil / Rodrigo Antônio
Castro-Souza. - 2019.

109 p. : il.

Orientador(a): Rodrigo Lopes Ferreira.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Lavras, 2019.

Bibliografia.

1. Taxonomia. 2. Ecologia. 3. Modelagem de Nicho. I. Ferreira,
Rodrigo Lopes. II. Título.

RODRIGO ANTÔNIO CASTRO SOUZA

**DISTRIBUIÇÃO MULTITEMPORAL DO GÊNERO *ENDECOUS* SAUSSURE,
1878 (ORTHOPTERA: GRYLLOIDEA: PHALANGOPSIDAE) NA AMÉRICA
DO SUL E DESCRIÇÃO DE UMA NOVA ESPÉCIE PARA O BRASIL**

**MULTITEMPORAL DISTRIBUTION OF THE GENUS *ENDECOUS*
SAUSSURE, 1878 (ORTHOPTERA: GRYLLOIDEA: PHALANGOPSIDAE) IN
SOUTH AMERICA AND DESCRIPTION OF A NEW SPECIE FROM BRAZIL**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas para a obtenção do título de Mestre.

APROVADO em 23 de abril de 2019

Dr^a. Letícia Maria Viera UFLA
Dr. Edison Zefa UFPEL

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira
Orientador

**LAVRAS - MG
2019**

Dedico esta dissertação a todas as pessoas que já compartilharam momentos, experiências e emoções comigo, sejam tais acontecimentos bons ou ruins.

Em especial dedico esta dissertação a todas as pessoas que estão nos “bastidores” e muitas vezes passam despercebidas, sem vocês nada disso seria possível, se existem pessoas que hoje dedicam parte do tempo as novas descobertas, é graças a existência e presença de vocês.

AGRADECIMENTOS

Em especial a minha família (Mãe, Pai† e Irmão) por todo apoio e compreensão, que sem dúvida foram fundamentais para meu crescimento pessoal. Principalmente ao Sr. Sebastião de Jesus de Souza†, que embora tivesse pouquíssimo estudo, pode me ensinar princípios e valores que ficaram na saudade. Obrigado Sr. Tião e Sra. Cecília.

Aos professores Rodrigo e Marconi pela amizade e oportunidade de adentrar no mundo desconhecido pelo qual eu me apaixonei.

Ao meu orientador “Drops”, por ter me apresentado os *crickets*!

À Thais por ter aceitado me co-orientar em nosso primeiro projeto de IC. Obrigado pelas inúmeras discussões, conselhos, e experiências compartilhadas nessa longa jornada.

Aos meus compatriotas de mestrado, Flavio, Gabrielle, Lilith, Lorena, Ludmila, Matheus, Pedro, Rayssa, Rute e Pedro, pelas preciosas discussões e aprendizado ao longo das disciplinas, trabalhos e cafezinhos.

Ao Professor Edison, e seus alunos Vitor e Riuler, pelo incentivo, apoio, humildade e disponibilidade para ajudar. Vocês são um grande exemplo para Ortópteroologia brasileira.

Ao parceiro de modelagem Thadeu, pela imensa receptividade, disponibilidade, e introdução dentro do mundo da Macroecologia por qual só me surpreendo a cada dia que passa. Sem dúvida sua ajuda para construção desta dissertação foi mais que importante meu caro, você é o *Brother* do futuro, no qual tive a oportunidade de conhecer no presente. “O céu é o limite”, obrigado pela Amizade e Motivação.

Aos pesquisadores e amigos Alberto e Diego do INPA, pelas momentos felizes e aprendizado compartilhados.

Aos amigos, que encontrei passando pelo CEBS, que valem para a vida toda, Denizar (Laza), Deyvison (Dey), Lucas (Padawan), Lucas (Protón), Ludson (Magrela), Luís (Japa), Vanessa (Mami), Vinicius (Gaúcho), Gabrielle (Perna), Laís (Cachelfa), Marina, Gilson, Ana...obrigado pelas preciosas discussões dentro e fora do mundo da ciência, em especial aos *insights* filosóficos que sem dúvida nunca vou esquecer.

Aos amigos Ludson e Luiz, pela imensa receptividade e ajuda, desde as discussões profundas sobre Sitemática até os erros de espaçamento no *Word* e *Photoshop*, obrigado pela Amizade.

Ao casal de amigos Vanessa e Alex pelos preciosos cafezinhos, histórias e discussões, que sem dúvida me agregaram muito conhecimento, reflexões e experiências.

Ao grande “Rambro” das Cavernas, amigo que levarei para várias vidas e aventuras.

À Carolina Martins pelas melhores conversas, *insights* e amizade.

A todos amigos de infância, Gustavo, Gabriel, Cassiano, e também aos integrantes da “Nave Mãe” (Cardoso, Leandro, Ewerton, Iago, Vinicius e Felipe...) por fazerem parte de momentos muito felizes em minha vida.

A todos os integrantes e ex-alunos do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea pela imensa ajuda nos campos, cafezinhos, e experiências compartilhadas. Em especial ao Vitor Junta, Anna Arantes e Rayanne Santana, por me oferecerem a oportunidade e aprender e ensinar um pouco mais sobre os grilos.

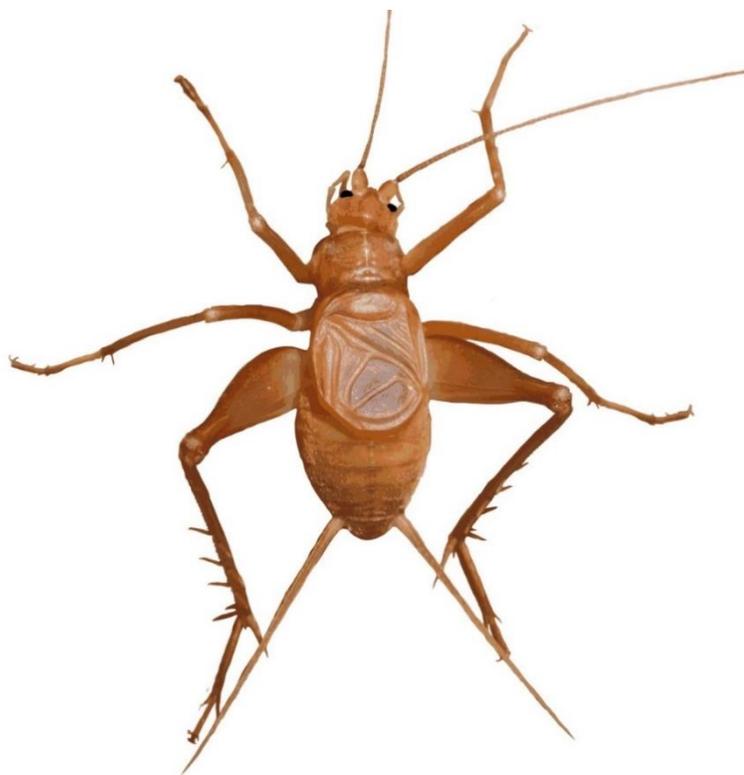
Aos tantos amigos e conhecidos que só os esportes proporcionam (Atletismo, Natação, *Crossfit* e *Mountain Bike*). Obrigado por contribuírem positivamente para o meu bem-estar físico e mental. Em especial, agradeço aos meus treinadores e atletas de natação Raphael e Juliano que sempre trouxeram valores saudáveis dos esportes para a minha vida pessoal e profissional. E ao atleta e professor Thiago, por sempre me incentivar e acreditar que é possível de se aumentar algumas anilhas nos “WODs”.

Ao psicólogo Bruno, que me introduziu a terapia e psicanálise, e me fez refletir sobre min mesmo de forma profunda e questionadora.

Ao Dingo, Rosinei, Luciano e Daniel (Distrito da Mina); Ana e Fred (Café na Horta); Léia, Marcia, Marlene e Vanessa (Faxineiras); Beth e Ellen (Administração Ufla), assim como tantas outras pessoas, que encontro quando ia tomar um simples café, e me ensinam valores de vida que não encontrei nos livros.

A todos os professores e demais amigos da UFLA.

Sou eternamente grato a UFLA, CNPq, FUNDECC e VALE S.A. pelas oportunidades e investimentos na minha formação.



“É preciso ter um caos dentro de si para dar à luz uma estrela cintilante”

Assim Falou Zarathustra – Friedrich Nietzsche

RESUMO

A presente dissertação desenvolve-se principalmente dentro do campo de conhecimento da Bioespeleologia, utilizando-se um grupo de grilos (*Endecous* Saussure, 1878) que se distribui amplamente por cavernas neotropicais. Tal estudo se encontra dividido em dois capítulos, redigidos com base na norma de periódicos científicos. No capítulo 1 trabalhamos em escala local, tendo como principal objetivo a descrição de uma nova espécie de grilo do gênero *Endecous*, presente na província espeleológica de Arcos-Pains-Doresópolis, Minas Gerais, Brasil. Além disso, foi discutido como a abundância da nova espécie, *Endecous* “*painensis*” sp. n. se relaciona à abundância da espécie simpátrica *Eidmanacris* sp., e também se abundâncias destes grilos se relacionam com a projeção horizontal, o número de entradas e a estabilidade ambiental das cavernas onde tais espécies co-existem. Por fim, testou-se, se uma população cavernícola de *Endecous* “*painensis*” sp. n. sob estresse ambiental (presença de uma mineração nas redondezas da caverna) apresentava desvios de simetria bilateral, quando comparada a duas populações distantes de áreas de mineração. Neste capítulo foi reforçada a grande capacidade de colonização de cavernas pelo gênero *Endecous*, e destaca-se que a preferência por micro-habitats distintos e estratégias generalistas desses grilos podem ser a chave para explicar a colonização e segregação com outras espécies de grilos em cavernas. Além disso, conclui-se que o modo de vida generalista desta nova espécie pode eventualmente atenuar os efeitos sobre o desenvolvimento em um ambiente sob estresse. Para o capítulo 2, trabalhamos em uma escala macroecológica, utilizando técnicas de modelagem de nicho ecológico (ENMs) para prever a distribuição potencial de ocorrência no presente, passado (Holoceno médio - 6 mil anos - e no Último Máximo Glacial - LGM, 21 mil anos), e futuro (ano de 2100 – RCP8.5) para o gênero *Endecous*. Desta forma, utilizamos preditores abióticos do ambiente externo a fim de prever a potencial distribuição do gênero nos diferentes cenários, uma vez que, apesar de abundantes, os grilos desse gênero não são estritamente cavernícolas. Observou-se que ancestrais destes grilos possivelmente já colonizavam as cavernas, já que ocorreram rearranjos distintos para os diferentes cenários temporais preditos para o passado e presente. Além disso, diante do cenário de aquecimento global, a distribuição potencial destes organismos pode sofrer severas alterações. É plausível assumir que o deslocamento da distribuição potencial destes grilos no cenário futuro pode representar fortes impactos na estruturação de boa parte das populações subterrâneas do gênero, com potenciais consequências para as comunidades subterrâneas terrestres, em função das diversas interações e abundância elevada desse grupo em cavernas brasileiras. Por fim, ressaltamos a importância de estudos de ENMs para predição e conservação de organismos em cavernas, sendo evidente o papel das oscilações climáticas no rearranjo da distribuição de espécies do gênero *Endecous*. Além disso, destacamos a importância das cavernas como possíveis refúgios para manutenção das espécies deste gênero, diante do cenário de aquecimento global e a perda de habitats favoráveis em superfície.

Palavras-chave: Inseto. Taxonomia. Ecologia. Mudanças Climáticas.

ABSTRACT

The present dissertation is developed mainly within the field of knowledge of Bioespeleology, using a group of crickets (*Endecous* Saussure, 1878) that is distributed widely through neotropical caves. This study is divided into two chapters written according to the publishing guidelines of two scientific journals. In chapter 1, we worked on a local scale, with the main objective of describing a new species of cricket of the genus *Endecous*, present in the speleological province of Arcos-Pains-Doresópolis, Minas Gerais, Brazil. In addition, it was discussed how the abundance of the new species, *Endecous "painensis"* sp. n. is related to the abundance of the sympatric species *Eidmanacris* sp. and also if abundances of these crickets are related to the horizontal projection, the number of entrances and the environmental stability of the caves where such species co-exist. Finally, it was tested whether a cave population of *Endecous "painensis"* sp. n. under environmental stress (presence of a mining in the surroundings of the cave) showed bilateral symmetry deviations when compared to two populations far from mining areas. In this chapter the great capacity of cave colonization by the genus *Endecous* was reinforced, and it is noteworthy that the preference for distinct microhabitats and generalist strategies of these crickets may be the key to explain colonization and segregation with other cricket species in caves. In addition, it is concluded that the generalist way of life of this new species may possibly mitigate the effects on development in a stressful environment. For Chapter 2, we worked on a macroecological scale, using ecological niche modeling techniques (ENMs) to predict the potential distribution of occurrence in the present, past (mid - Holocene - 6,000 years - and Last Glacial Maximum - LGM, 21,000 years), and future (year 2100 - RCP8.5) for the genus *Endecous*. Therefore, we used abiotic predictors of the external environment in order to predict the potential distribution of the genus in the different scenarios, since, although abundant, crickets of this genus are not restricted to the cave environment. It was observed that the ancestors of these crickets have possibly colonized the caves in the past, since distinct rearrangements occurred for the different temporal scenarios predicted for the past and present. Furthermore, in the face of a global warming scenario, the potential distribution of these organisms may undergo severe changes. It is plausible to assume that the displacement of the potential distribution of these crickets in the future scenario may represent strong impacts on the structure of most of the underground populations of the genus, with potential consequences for terrestrial subterranean communities, due to the diverse interactions and high abundance of this group in Brazilian caves. Finally, we emphasize the importance of ENMs studies to predict and preserve organisms in caves, and the role of climatic oscillations in the rearrangement of the distribution of *Endecous* species is evident. In addition, we highlight the importance of caves as possible refuges for the maintenance of the species of this genus, in the face of a global warming scenario and the loss of favorable surface habitats.

Keywords: Insect. Taxonomy. Ecology. Climate Changes.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	11
1 APRESENTAÇÃO	11
2 INTRODUÇÃO GERAL	11
2.1 Uma breve contextualização sobre o grupo biológico utilizado	12
2.2 A categorização de grilos em cavernas	15
2.3 Modelagem de distribuição potencial e nicho	16
2.4 Aspectos bióticos conhecidos para o nicho de <i>Endecous</i>	20
2.5 Temperatura e precipitação, e o nicho potencial de <i>Endecous</i>	22
SEGUNDA PARTE - ARTIGOS	29
ARTIGO I	29
ARTIGO II	77

PRIMEIRA PARTE

1 APRESENTAÇÃO

A presente dissertação foi dividida em dois capítulos redigidos no formato de artigos. Antes dos dois capítulos, é apresentada uma breve introdução geral dividida em cinco tópicos.

2 INTRODUÇÃO GERAL

2.1 Uma breve contextualização sobre o grupo biológico utilizado

A ordem Orthoptera possui mais de 28.000 espécies válidas (CIGLIANO et al., 2019) distribuídas em até 40 famílias, porém tais números ainda são instáveis, uma vez que muitos ambientes foram pouco amostrados e novas espécies vem sendo descritas (GULLAN; CRANSTON, 2017; CIGLIANO et al., 2019). Estes insetos representam um grupo de organismos extremamente diversificados, que colonizam diversos tipos de ambientes naturais, como florestas úmidas e secas (CIGLIANO et al., 2019), ilhas (Gurney e Rentz, 1978), cavidades naturais subterrâneas (DESSUTER-GRANDCOLAS, 1998) e até grandes centros urbanos.

Os ortópteros surgiram no Carbonífero (\cong 360-300 Ma) (RAGGE, 1955; BRAUCKMANN; BRAUKMANN; GRÖNING et al., 1994), período que antecedeu a fragmentação da Pangea em dois supercontinentes, Laurásia e Gondwana (LAVINA; FAUTH, 2011). Um registro em âmbar datado para \cong 20 milhões de anos (referente a família Phalangopsidae), início do Mioceno, originário da República Dominicana (HEADS, 2010), que era fundida ao continente americano na Gondwana (LAVINA; FAUTH, 2011), demonstra o antigo histórico de ocorrência nas américas. Corroborando assim para o entendimento da ampla distribuição atual dos grilos Phalangopsidae Blanchard, 1845 em regiões neotropicais (CIGLIANO et al., 2019). Somado a isso, estudos recentes indicam que durante a separação da Gondwana já havia ancestrais de grilos Raphidophoridae, facultativos de cavernas, que hoje apresentam grupos parafiléticos presentes em diferentes ilhas e continentes de regiões temperadas (ALLEGRUCCI; TRUCCHI; SBORDONI, 2010; BEASLEY-HALL et al., 2018).

Desta forma, possivelmente muitos ancestrais desta Ordem colonizaram diferentes regiões do planeta no passado.

A ordem Orthoptera se subdivide nas subordens Caelifera e Ensifera (CIGLIANO et al., 2019). Os Caeliferas compreendem os gafanhotos, insetos que exibem hábito diurno e são em sua maioria restritamente herbívoros, possuindo antenas com menos de 30 antenômeros (GULLAN; CRANSTON, 2017), o tímpano (quando presente) fica alocado no primeiro segmento abdominal e a estridulação (produção de som) pode ocorrer através do atrito das asas anteriores, ou também pelo atrito das pernas posteriores com partes rígidas do corpo, e o ovopositor das fêmeas é relativamente curto. Já os Ensiferas são comumente conhecidos como grilos, esperanças e paquinhos, e tem como características marcantes a presença de antenas longas, com mais de 30 antenômeros, tímpano localizado na tíbia anterior (quando presente), aparelho estridulatório tegminal (quando presente), e ovopositor alongado, tubular ou espadiforme nas fêmeas. Um hábito comum das espécies de Ensifera é o forrageio noturno, com os machos estridulando para atrair as fêmeas para o acasalamento (GULLAN; CRANSTON, 2017).

Os grilos (Grylloidea) Phalangopsidae são comuns nas florestas tropicais e subtropicais, ocupando os diferentes estratos das florestas, bem como a serapilheira. Muitas espécies vivem em buracos, cavidades, fissuras de rochas e ocos de troncos de árvores durante o dia, forrageando à noite em busca de alimento ou parceiros para acasalamento. Essa condição favorece a ocupação eventual ou permanente de cavernas, como ocorre com espécies dos gêneros *Endecous*, *Eidmanacris* e *Strinatia* (DESSUTER, 1990; DESSUTER-GRANDCOLAS, 1998). Essas características elevam a gama de habitats favoráveis para a ocorrência destes insetos. Assim, a potencialidade de estudos taxonômicos e ecológicos para tal grupo é extremamente alta e carece da formação de novos pesquisadores.

Dentre a grande diversidade de Phalangopsidae na América do Sul, destacam-se três subtribos, cada qual com um gênero de alta riqueza (CIGLIANO et al., 2019): Heterogryllina Hebard, 1928 onde se destaca o gênero *Uvaroviella* Chopard, 1923, com 45 espécies descritas; Phalangopsina Blanchard, 1845 com destaque ao gênero *Eidmanacris* Chopard, 1956, com 29 espécies descritas e Phalangopsini Blanchard, 1845 com o gênero *Endecous* Saussure, 1878, com 18 espécies descritas (CIGLIANO et

al., 2019). Todos os gêneros previamente citados podem colonizam habitats subterrâneos, entretanto, até o momento somente o gênero *Endecous* apresenta espécies especializadas ao modo de vida estritamente subterrâneo (SOUZA-DIAS et al., 2014; BOLFARINI; BICHUETTE, 2015).

O gênero *Endecous* foi descrito inicialmente por Saussure (1878), sendo posteriormente dividido em três subgêneros em função da variação apresentada na genitália do macho e na tégmina direita, sendo estes: *E. (Notendecous)*, *E. (Pedroecous)* e *E. (Endecous)* (GOROCHOV, 2014; CASTRO-SOUZA; ZEFA; FERREIRA, 2017).

Dentre as 18 espécies descritas, atualmente doze estão presentes no Brasil: *E. (E.) arachnopiis* Saussure, 1878 (*Serra Geral*); *E. (E.) itatibensis* Rehn, 1918 (Itatiba, São Paulo); *E. (E.) cavernicolus* Costa-Lima, 1940 (Lagoa Santa, Minas Gerais); *E. (E.) abbreviatus* Piza, 1960 (Piracicaba, São Paulo); *E. (E.) betariensis* Mello e Pellegatti-Franco, 1998 (Iporanga, São Paulo); *E. (E.) aguassay* Mews e Sperber, 2008 (Viçosa, Minas Gerais); *E. (E.) alejomesai* Zefa et al., 2010 (Vila Propício, Goiás); *E. (P.) apterus* Souza-Dias et al., 2014 (Ituaçu, Bahia); *E. (E.) ubajarensis* Zefa et al. 2014 (Ubajara, Ceará); *E. (E.) peruassuensis* Bolfarini e Bichuette, 2015 (Itacarambi, Minas Gerais); *E. (E.) chape* Souza-Dias et al., 2017 (Parque Nacional do Iguaçu, Paraná); *E. (E.) naipi* Souza-Dias et al. 2017 (Parque Nacional do Iguaçu, Paraná); *E. (N.) bahiensis* Castro-Souza et al., 2017 (Ouro Grosso, Bahia) e *E. (N.) potiguar* Castro-Souza et al., 2017 (Campo Formoso, Rio Grande do Norte). As espécies restantes, *E. (E.) lizeri* Rehn, 1918 (Córdoba, Argentina); *E. (N.) hubbelli* Liebermann, 1965 (Magdalena, Argentina); *E. (N.) onthophagus* (Berg, 1891) (Arequita, Uruguai) e *E. (E.) ferruginosus* Bruner, 1916 (La Paz, Bolívia), se encontram distribuídas na porção sul do continente americano (CIGLIANO et al., 2019).

As espécies de *Endecous* são comumente encontradas em cavernas brasileiras (TRAJANO; BICHUETTE, 2010; BOLFARINI; BICHUETTE, 2015). Como exemplos, *E. (E.) cavernicolus* e *E. (E.) peruassuensis* foram descritos a partir de exemplares coletados em cavidades de Minas Gerais; *E. (E.) betariensis* de cavidades de São Paulo; *E. (E.) alejomesai* de cavidades de Goiás; *E. (E.) ubajarensis* de cavidades do Ceará; *E. (N.) potiguar* de cavidades do Rio Grande do Norte e *E. (P.) apterus* e *E. (N.) bahiensis*, descritos a partir de exemplares coletados em cavidades da Bahia.

Apenas duas espécies de *Endecous* foram consideradas troglóbias, ou seja, são supostamente restritas ao ambiente cavernícola. São estas *E. (P.) apterus* (SOUZA-DIAS et al., 2014), e *E. (E.) peruassuensis* (BOLFARINI; BICHUETTE, 2015). As demais espécies encontradas em cavernas podem ser consideradas troglófilas e/ou troglóxenas, pois podem ser encontradas tanto dentro como fora de cavernas, ou necessitam visitar os habitats externos para completar seus ciclos de vida.

O principal critério utilizado para a distinção das espécies de *Endecous* é a morfologia do complexo fático (DESUTTER, 1987; DESUTTER-GRANDCOLAS, 2003; MEWS; SPERBER, 2008; ZEFA; FONTANETTI; MARTINS, 2010; BOLFARINI; BICHUETTE, 2015; SOUZA-DIAS, 2015). Além disso, o cariótipo (MESA; GARCIA-NOVO, 1997; ZEFA; MESA; MARTINS, 2010) e a bioacústica (Mello e Pellegatti-Franco, 1998; ZEFA; MESA; MARTINS, 2010; SOUZA-DIAS et al., 2017) têm se mostrado importantes para a taxonomia deste grupo.

2.2 A categorização de grilos em cavernas

O sistema de classificação ecológico e evolutivo para os animais encontrados em cavernas revisado por Sket (2008), permite a classificação da fauna presente nestes ambientes. Deste modo, também é possível a utilização das diferentes categorias apresentadas em tal sistema para ortópteros encontrados em cavidades, os quais podem ser agrupados em quatro tipos:

a) grilos troglóbios: organismos estritamente subterrâneos, que frequentemente possuem especializações morfológicas denominadas troglomorfismos. De acordo com Desutter-Grandcolas (1998) os grilos cavernícolas podem apresentar os seguintes troglomorfismos: despigmentação e redução de omatídeos, alongamento de apêndices, pernas frequentemente mais delgadas (em comparação com espécies do ambiente epígeo), redução ou completa ausência do aparelho estridulatório, e redução ou ausência de tímpano. Além disso, a acústica e o comportamento de acasalamento desses grilos podem apresentar variações em decorrência do modo de vida subterrâneo, o que não é uma característica necessariamente obrigatória (DESSUTER-GRANDCOLAS, 1995).

b) grilos troglófilos: podem viver tanto no meio epígeo como no meio hipógeo, ou até mesmo transitar entre os dois ambientes ao longo do seu ciclo de vida;

apresentam pré-adaptações que podem proporcionar a colonização e estabilização de populações no ambiente subterrâneo e/ou no meio epígeo; algumas espécies de Phalangopsidae se enquadram nesta categoria, principalmente em regiões neotropicais, como exemplo, podemos citar as espécies de *Endecous* Saussure 1878, *Phalangopsis* Serville, 1831, *Uvaroviella* Chopard, 1923, *Eidmanacris* Chopard, 1956, *Strinatia* Chopard, 1970 e *Bambuina* de Mello et al., 2013) que ocorrem em cavernas.

c) grilos troglóxenos: realizam parte do seu ciclo de vida dentro de cavidades, sendo obrigatória, em algum período de vida, a utilização do meio epígeo. Embora não se tenham muitos estudos que classifiquem os grilos neotropicais em tal categoria, é notável em algumas cavernas Norte Americanas que uma série de espécies de grilos (e.g. *Ceuthophilus* spp.) forrageiam no ambiente epígeo e depois retornam às cavidades (LAVOIE; HELF; POULSON, 2007).

d) grilos “acidentais” (BARR, 1968): embora sejam desconsiderados ecologicamente na maioria das vezes, representam aqueles que podem ocorrer de forma esporádica dentro das cavernas, não apresentando pré-adaptações e/ou sendo incapazes de estabelecer populações viáveis nesses ambientes. Como exemplo, podemos citar muitas espécies de Caelifera - Acrididae (gafanhotos), que possuem dieta fitófaga, e até mesmo Ensifera - Tettigoniidae (esperanças de dossel de arvores) que são arrastados ou adentram nas cavernas de alguma forma. Tal categoria, representa um aporte de energia esporádica externa para os sistemas subterrâneos.

Além desta categorização abordada, é possível encontrar na literatura um modelo paralelo proposto por Dessuter-Grandcolas (1995) para grilos falangopsídeos. Entretanto, em função da praticidade e maior generalização, optou-se pela modelo revisado por Sket (2008).

2.3 Modelagem de distribuição potencial e nicho

A Ecologia é uma ciência resumidamente definida como o estudo das interações das espécies com o ambiente e entre si mesmas (RICKLEFS, 2010). Tal ciência nos possibilita compreender os ecossistemas não só no contexto atual, mas também os processos históricos e futuros que ocorrem com as espécies e o ambiente onde vivem (LIMA-RIBEIRO; DINIZ-FILHO, 2013). Considerando que as interações entre a biota

e o ambiente se dão muitas vezes de formas complexas, o uso de modelos, permite representar a realidade de forma mais simplificada, abstraindo parte da sua complexidade, e permitindo compreender de forma fácil e sintética um determinado fenômeno da natureza que se pretende investigar (MITCHELL, 2009). Desta forma, compreender a distribuição de espécies e organismos ao longo do espaço geográfico em diferentes cenários temporais, se tornou possível, a partir da utilização de modelos matemáticos representados em mapas e diagramas.

Com o avanço da computação (e.g. *Big Data* e *Machine Learning*), juntamente com a associação de diferentes campos do conhecimento que interagem com a Ecologia (Climatologia, Paleoecologia, Paleontologia, Biogeografia e Evolução) (LIMA-RIBEIRO; DINIZ-FILHO, 2013), se tornou factível associar o clima com a distribuição das espécies na forma de modelos de predição, e também associar tais modelos com as mudanças, impactos e alterações no ambiente ao longo do tempo (LIMA-RIBEIRO; DINIZ-FILHO, 2013; RANGEL et al., 2018).

Para se compreender a distribuição de uma espécie, é necessário entender as características ambientais razoáveis para sua ocorrência, além de outra gama de fatores bióticos e abióticos que compõem seu nicho ecológico, o qual pode ser hiperdimensional, ou seja, um conjunto de fatores bióticos e abióticos que delimitam onde uma espécie pode ocorrer no espaço ecológico (HUTCHINSON, 1957). Entretanto, existem inúmeras variáveis e combinações de possibilidades diante deste conceito.

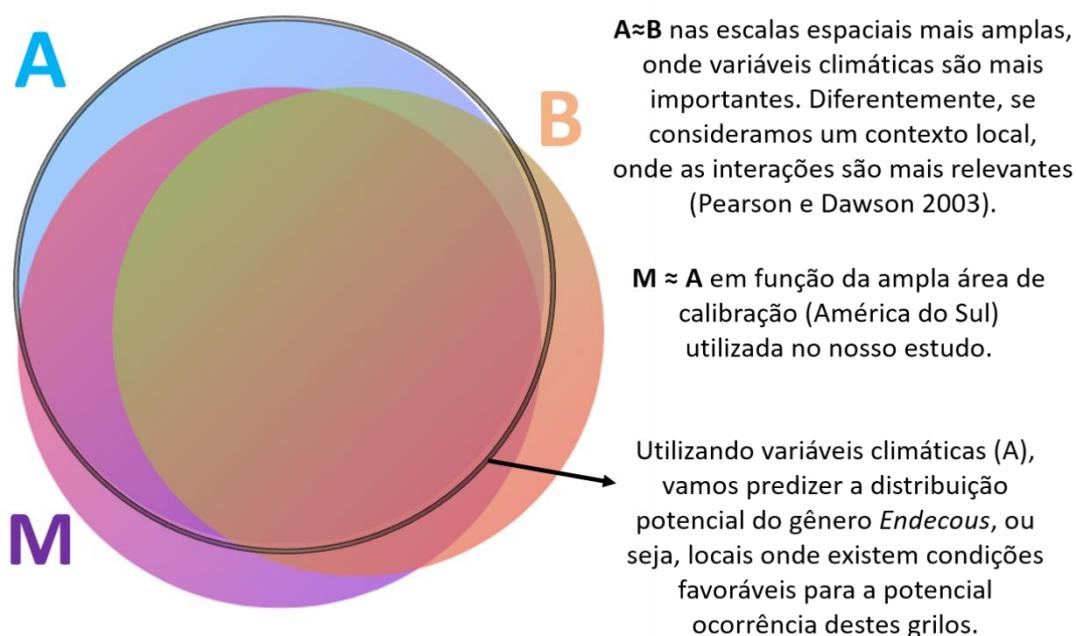
Uma representação em diagrama permite fazer uma simplificação do nicho, e dividi-lo em três campos fundamentais: (A) abiótico, (B) biótico, e (M) deslocamento/dispersão, os quais se interagem dinamicamente dentro de um espaço geográfico em um determinado tempo (SOBERÓN; PETERSON, 2005; LIMA-RIBEIRO; DINIZ-FILHO, 2013; SOBRAL-SOUZA, 2016). Assim, é possível considerar grande parte de um arcabouço teórico já postulado para o nicho ecológico de uma espécie (e.g. Nicho Abiótico (GRINNELL, 1917); Nicho Biótico (ELTON, 1927); Nicho Realizado (HUTCHINSON, 1957); Nicho Fundamental (JACKSON; OVERPECK, 2000)), associado também aos objetivos e hipóteses a serem testados em estudos de distribuição de espécies.

Os campos (A) e (B) deste diagrama representam as necessidades ecológicas de uma dada espécie, neste caso em especial, o grupo utilizado neste estudo, grilos

acordo com requisitos climáticos por exemplo. Nesta dissertação, partindo do pressuposto que as interações não interferem em macroescala, visto que nossa área de estudo foi a América do Sul, é possível pensar o diagrama de BAM da seguinte forma (FIGURA 2):

No processo de construção do modelo de nicho de distribuição, a área potencial onde a espécie pode ocorrer é determinada pelo algoritmo (s), que tem como característica intrínseca, a função de “correlacionar” dados ambientais dos pontos conhecidos (S), com dados ambientais da área onde pretende se investigar a ocorrência da espécie (área de calibração). Esta abordagem é o que dá nome a categoria onde se inserem os modelos desta dissertação, modelos de nichos “correlativos”.

Figura 2 - Diagrama de BAM representando o gênero *Endecous* dentro da área de estudo (América do Sul) para um cenário temporal hipotético. (Baseado em Soberón e Peterson (2005)).



Fonte: Do Autor (2019)

Na atualidade se tornou possível extrair informações climáticas de bases de dados globais (LIMA-RIBEIRO et al., 2015; HIJMANS et al., 2019) e contrastar com a distribuição conhecida que se pretende estudar no espaço, inclusive para diferentes cenários temporais, como por exemplo, Último Máximo Glacial e Futuro (RCPs). E para o caso de organismos que se tem carência de dados fósseis (e.g. muitos grupos de

invertebrados), essas técnicas podem representar uma ferramenta útil e reveladora de evidências biológicas.

Por fim, os insetos estão dentre os diversos organismos que podem ser utilizados para a construção de tais modelos, pois formam um grupo amplamente disperso e diverso globalmente (GULLAN; CRANSTON, 2017). Além disso, os insetos são ectotérmicos, e desta forma as mudanças no meio abiótico, principalmente no que se refere às alterações climáticas podem alterar sua distribuição e ocorrência (SCHOWALTER, 2006; GULLAN; CRANSTON, 2017). As interações e funções que tais organismos realizam como predador/presa, vetores, bioindicação, polinização, dispersão de nutrientes, entre outras (SCHOWALTER, 2006), podem estar ameaçadas diante das mudanças climáticas. Deste modo, estudar a distribuição de insetos em macroescala é um desafio que hoje se torna possível.

2.4 Aspectos bióticos conhecidos para o nicho de *Endecous*

Embora se conheça pouco sobre a biologia da maior parte das espécies do gênero *Endecous*, a preferência por micro-habitats com elevada umidade, é evidenciada através de inúmeros registros para cavernas (CIGLIANO et al., 2019; Tabela 1 (apresentada no capítulo II) e cavidades artificiais (BERNARDI; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2010; BERNARDI; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2011). Tais ambientes são caracterizados pela elevada umidade (muitas vezes tendendo à saturação) em função de sua conformação estrutural (BADINO, 2010). Além disso, pelo fato das espécies de *Endecous* possuírem apenas o primeiro par de asas (tégminas), estes grilos são incapazes de voar, o que dificulta, de certo modo, sua dispersão, quando comparado com outras espécies de ortópteros que possuem asas membranosas desenvolvidas.

Grande parte das espécies do gênero *Endecous* pode ser categorizada como *r*-estrategistas, de acordo com as estratégias exibidas para outros insetos troglófilos (ORTUÑO, 2011; CASTRO-SOUZA et al., 2019, em preparação). Estes grilos são onívoros, detritívoros e saprófagos, adquirindo energia de recursos como matéria orgânica vegetal, carcaças de animais, fungos e guano (FERREIRA; MARTINS, 1999; CASTRO-SOUZA; ZEFA; FERREIRA, 2017), ou até mesmo de co-específicos (Pellegatti-Franco, 1997), sendo uma dieta mais generalista, potencialmente vantajosa (pré-adaptativa) em ambientes com pouco alimento como as cavernas. Somado a isso,

informações referentes ao esforço reprodutivo de *E. itatibensis* e *E. chape*, mostra que existe elevado número de ovoposições em laboratório (PELLEGATTI-FRANCO, 1997; FIANCO et al., 2018, respectivamente). Os tamanhos populacionais destes grilos também se mostram elevados em muitas cavernas, com a coexistência de diversos estágios do ciclo de vida (ninfá, jovem, pré-adulto e adulto). Os indivíduos jovens se dispersam por toda a caverna, pois não existe cuidado parental depois de sua eclosão possivelmente. Por fim, embora a história de vida destes grilos ainda seja pouco documentada, *E. itatibensis* possivelmente pode alcançar o estágio adulto em menos de seis meses (dados levantados em laboratório) (PELLEGATTI-FRANCO, 1997).

Nos habitats de superfície, a história natural conhecida é ainda mais escassa. Para uma das espécies do gênero, *E. hubbelli*, foi registrada a sua ocorrência em tocas de roedores subterrâneos, *Ctenomys* spp. De Blainville, 1826 (LIEBERMANN, 1965), e para *E. aguassay* e *E. itatibensis* é evidente o comportamento de estridulação noturno, onde os machos sobem em troncos de árvores ou folhas da vegetação e emitem sinais acústicos para atração das fêmeas (CASTRO-SOUZA pers. obs.; ZEFA, 2006, respectivamente). Tais comportamentos são aparentemente fundamentais para a biologia reprodutiva desses grilos, visto que de todas as espécies conhecidas e identificadas neste trabalho, apenas *E. apterus* não possui aparelho estridulatório funcional (SOUZA-DIAS et al., 2014). Durante o dia, em função do hábito noturno de forrageamento e reprodução documentados dentro de Phalangopsidae (DESSUTER-GRANDCOLAS, 1998; HOENEN, 2005), esses grilos permanecem escondidos em abrigos com condições favoráveis, fato corroborado pelos diversos registros e descrições de espécies deste gênero a partir de exemplares coletados em cavernas (CIGLIANO et al., 2019). Desta forma, as cavidades compreendem abrigos, onde facilmente é possível encontrar esses grilos.

Em função dos hábitos preferencialmente subterrâneos das espécies de *Endecous* é possível inferir que os domínios de vegetação Florestas Úmidas e/ou Secas, não necessariamente representam um fator limitante para a dieta desses grilos, diferentemente do que sugerem alguns ENMs para gafanhotos que ocorrem no cerrado, onde determinadas fitofisionomias representam um fator limitante de distribuição (Olivier e Aranda, 2017), visto que tais organismos são herbívoros e possivelmente mais especializados.

2.5 Temperatura e precipitação, e o nicho potencial de *Endecous*

Os preditores bioclimáticos (NIX, 1986; HIJMANS et al., 2019), podem representar as tendências sazonais ligadas às restrições fisiológicas das espécies (O'Donnell; Ignizio, 2012) constituindo um complexo derivado de valores mensais de variáveis de temperatura e precipitação (LIMA-RIBEIRO et al., 2015; HIJMANS et al., 2019), ou seja, o “nicho climático” é quem atua e limita a distribuição de *Endecous* no espaço geográfico. Considerando-se que as variáveis climáticas selecionadas para a construção dos ENMs representam diferentes combinações de partes do nicho climático ao longo do tempo, nós podemos associar tais variáveis com os aspectos conhecidos para a biologia das espécies de grilos.

Neste caso, variáveis de temperatura podem representar faixas de microclima presente em abrigos menos profundos (PIPAN et al., 2010), que são influenciados pelas oscilações de temperatura ao longo do tempo, ambientes que são provavelmente utilizados por espécies de *Endecous* distribuídas em habitats epígeos, como buraco em troncos, frestas de rochas e buracos no solo. Além disso, tendo em vista que as temperaturas no interior das cavernas normalmente compreendem as médias de temperatura externas anuais, fica nítido que os ambientes subterrâneos profundos também podem ser influenciados pela temperatura ao longo de um intervalo de tempo maior (Badino 2010), e conseqüentemente, as espécies que vivem nestes sistemas.

As variáveis ligadas à precipitação podem indicar uma possível sensibilidade à dessecação que grilos de caverna apresentam (LAVOIE et al., 2007), neste caso em específico, para o gênero *Endecous*. Além disto, para grilos epígeos neotropicais encontrados na serrapilheira, sabe-se que a umidade do substrato é positivamente associada ao número de ovos colocados pelas fêmeas, de forma que a dessecação do habitat compreende um fator limitante para diversas espécies (DE FARIAS-MARTINS et al., 2017). Desta forma, nota-se a importância de substratos úmidos para a manutenção e desenvolvimento das populações de muitas espécies de grilos, principalmente para a manutenção da viabilidade dos ovos, e conseqüente desenvolvimento das proles (MASAKI, 1986; MOUSSEAU; ROFF, 1995). Somado a isso, a água proveniente das chuvas pode se infiltrar no subsolo e nos ambientes subterrâneos, representando um aporte de recursos e também atuar como um fator

determinante nas condições climática do subsolo e nas cavernas (CHRISTMAN et al., 2016; MAMMOLA; LEROY, 2017). De acordo com Badino (2010), a água que infiltra nas formações cársticas, e/ou adentra por rios ou lagos nestes ambientes, atua diretamente nos processos de tamponamento térmico, que tornam as temperaturas de tais ambientes estáveis, quando comparadas aos habitats externos (temperaturas locais).

REFERÊNCIAS

- ALLEGRUCCI, G.; TRUCCHI, E.; SBORDONI, V. Tempo and mode of species diversification in *Dolichopoda* cave crickets (Orthoptera, Rhaphidophoridae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 60, n. 1, p. 108–121, 2011.
- ARAÚJO, M. B.; LUOTO, M. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 6, p. 743–753, 2007.
- BADINO, G. Underground meteorology - What's the weather underground? **Acta Carsologica**, v. 39, n. 3, p. 427–448, 2010.
- BARR, T.C. Cave ecology and the evolution of troglobites. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 2, 35–102, 1968.
- BEASLEY-HALL et al. A revised phylogeny of *Macropathine* cave crickets (Orthoptera: Rhaphidophoridae) uncovers a paraphyletic Australian fauna. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 126, p. 153–161, 2018.
- BERG, C. *Dyscophus onthophagus*, un nuevo grillo uruguayo cavernicola. **Annales de La Sociedad Científica Argentina**, v. 32, p. 5–7, 1891.
- BERNARDI, L.O.F.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R.L. Considerações sobre os efeitos do turismo no ecossistema da mina do Chico Rei (Ouro Preto, Minas Gerais): implicações para o manejo em sistemas naturais. **Turismo e Paisagens Cársticas**, v. 3, n. 2, p. 67–77, 2010.
- BERNARDI, L.O.F.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R.L. Efeitos do uso turístico sobre cavidades subterrâneas artificiais: subsídios para o uso antrópico de sistemas subterrâneos. **Turismo e Paisagens Cársticas**, v. 4, n. 2, p. 71–88, 2011.
- BOLFARINI, M.P.; BICHUETTE, M.E. *Endecous peruassuensis* n. sp. (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) from caves of Eastern Brazil: evidence of isolation in the subterranean realm and discussion about troglomorphisms. **Zootaxa**, v. 4032, n. 3, p. 297–308, 2015.
- BRAUCKMANN C.; BRAUCKMANN B.; GRÖNING E. The stratigraphical position of the oldest known Pterygota (Insecta, Carboniferous, Namurian). **Annales de la Société Géologique de Belgique**, v. 117, p. 47–56, 1994.
- BRUNER, L. South American crickets, Gryllotalpoidea, and Achetoidea. **Annals of the Carnegie Museum**, v. 10, 392–393, 1916.

- CASTRO-SOUZA, R.A.; ZEFA, E.; FERREIRA, R.L. Two new species of cave crickets *Endecous* (*Notoendecous*) Gorochov, 2014 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) from northeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 4318, n. 3, p. 474–498, 2017.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology letters**, v. 12, n. 7, p. 693–715, 2009.
- CHRISTMAN, M.C. et al. Predicting the occurrence of cave-inhabiting fauna based on features of the earth surface environment. **PloS one**, v. 11, n. 8, p. e0160408, 2016.
- CIGLIANO et al. **Orthoptera Species File**. Version 5.0/5.0.. Disponível em: <<http://Orthoptera.SpeciesFile.org>>. Acesso em: 20 Jan. 2019.
- COSTA-LIMA, A. Um novo grilo cavernícola de Minas Gerais (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). **Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia**, v. 6, p. 43–50, 1940.
- DE FARIAS-MARTINS, F. et al. Forest litter crickets prefer higher substrate moisture for oviposition: Evidence from field and lab experiments. **PloS one**, v. 12, n. 10, p. e0185800, 2017.
- DESUTTER, L. Structure et évolution du complexe phallique des Gryllidea (Orthoptera) et classification des genres Néotropicaux de Grylloidea, Première Partie. **Annales de la Société Entomologique de France**, v. 23, n. 3, p. 213–239, 1987.
- DESUTTER, L. **Etude phylogénétique, biogéographique et écologique des Gryllidea Neotropicaux (Insectes, Orthoptères)**. 1990. 347 p. These (Docteur en Science)–Université de Paris-Sud Centre d’Orsay, 1990.
- DESSUTER-GRANDCOLAS, L. II – faune souterraine II., 4 – Insecta, 56 – Orthoptera, B – Grylloidea. In: JUBERTHIE, C.; DECU, V. (Org.), **Encyclopaedia Biospeologica**. 1998. v. Tome II. Moulis (France): Société de Biospéologie, p. 989–1001.
- DESUTTER-GRANDCOLAS, L. Toward the Knowledge of the Evolutionary Biology of Phalangopsid Crickets (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae): Data, Questions and Evolutionary Scenarios. **Journal of Orthoptera Research**, v. 4, p. 163–175, 1995.
- DESUTTER-GRANDCOLAS, L. Phylogeny and the evolution of acoustic communication in extant Ensifera (Insecta, Orthoptera). **Zoologica Scripta**, v. 32, n. 6, p. 525–561, 2003.
- ELTON, C.S. **Animal ecology**. Sidgwick and Jackson, London, 1927.
- FERREIRA, R.L.; MARTINS, R.P. Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves. **Tropical Zoology**, v. 12, n. 2, p. 231–252, 1999.
- FIANCO, M. et al. Ethology of the cricket *Endecous* (*Endecous*) chape Souza-Dias & de Mello, 2017 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) I: Agonistic and reproductive behavior. **Journal of Orthoptera Research**, v. 27, n. 2, p. 193–201, 2018.

- GOROCHOV, A.V. Classification of the Phalangopsinae subfamily group, and new taxa from the subfamilies Phalangopsinae and Phaloriinae (Orthoptera: Gryllidae). **Zoosystematica Rossica**, v. 2, n. 1, p. 7–88, 2014.
- GRINNELL J. The niche-relationships of the California thrasher. **Auk**. v. 34, n. 4, p. 427–433, 1917.
- GULLAN, P.J.; CRANSTON, P.S. **Insetos - Fundamentos da Entomologia 5ª Ed.**, Guanabara Koogan. 2016, 441 p.
- GURNEY A.B.; RENTZ, D.C. The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes. 10. Crickets (Orthoptera, Gryllidae). **Pacific Insects**, v. 18, n. 1-2, p. 85–103, 1978.
- HEADS, S. W. The first fossil spider cricket (Orthoptera: Gryllidae: Phalangopsinae): 20 million years of troglobiomorphosis or exaptation in the dark?. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 158, n. 1, p. 56–65, 2010.
- HIJMANS, R.J. et al. WorldClim-Global Climate Data. Free Climate Data for Ecological Modeling and GIS, 2019.
- HOENEN, S. Circadian patterns in the activity of the Brazilian cave cricket *Strinatia brevipennis* (Ensifera: Phalangopsidae). **European Journal of Entomology**, v. 102, n. 4, p. 663–168, 2005.
- HUTCHINSON, G.E. **Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**. v. 22, p. 415–427, 1957.
- JACKSON, S.T.; OVERPECK, J.T. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. **Paleobiology**, v. 26, n. 4, p. 194–220, 2000.
- LAVINA, E.L.; FAUTH, G. Evolução geológica da América do Sul nos últimos 250 milhões de anos. In: Almeida E.A.B. (Org.), **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. 2011. São Paulo: Editora Roca, p. 3–13.
- LAVOIE, K.H.; HELF, K.L.; POULSON T.L. The biology and ecology of North American cave crickets. **Journal of Cave and Karst Studies**, v. 69, n. 1, p. 114–134, 2007.
- LIEBERMANN, J. El genero *Endecous* Saussure, 1878, de la Region Neotropica com la Descripcion de Una Nueva Especie Argentina de Habitat Cavernicola (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae). **Revista de la Sociedad Entomologica Argentina**, v. 27, n. 1-4, p. 33–43, 1965-1966.
- LIMA-RIBEIRO, M.S.; DINIZ-FILHO, J.A.F. **Modelos ecológicos e a extinção da megafauna: clima e homem na América do Sul**. São Carlos: Editora Cubo, 2013.
- LIMA-RIBEIRO, M.S. et al. EcoClimate: a database of climate data from multiple models for past, present, and future for macroecologists and biogeographers. **Biodiversity Informatics**, v. 10, p. 1–21, 2015.
- MAMMOLA, S.; LEROY, B. Applying species distribution models to caves and other subterranean habitats. **Ecography**, v. 41, n. 7, p. 1194–1208, 2018.

- MASAKI, S. Significance of ovipositor length in life cycle adaptations of crickets. In: Taylor, F., Karbin, R. (Org.), **Insect life cycles**. Berlin: Springer, 1986. p. 20–34.
- MELLO, F.A.G.; PELLEGATTI-FRANCO, F. 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: Phalangopsinae: Luzarinae). **Journal of Orthoptera Research**, v. 7, p. 185–188, 1998.
- MESA, A.; GARCIA-NOVO, P. *Endecous onthophagus*: A New Combination, Phallic Sclerites and Karyology of the Species (Orthoptera: Grylloidea). **Journal of Orthoptera Research**, v. 6, p. 117–120, 1997.
- MEWS, C.M.; SPERBER, C.F. A new species of *Endecous* Saussure, 1878 and redescription of *Endecous cavernicolus* CostaLima, 1940 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 43, n. 2, p. 159–167, 2008.
- MOUSSEAU, T.A.; ROFF, D.A. Genetic and environmental contributions to geographic variation in the ovipositor length of a cricket. **Ecology**, v. 76, n. 5, p. 1473–1482, 1995.
- MITCHELL, M. **Complexity: A guided tour**. Oxford University Press, 2009. p. 349.
- Nix, H.A. A Biogeographic Analysis of Australian Elapid Snakes. In: Longmore, R. (Org.), **Atlas of Elapid Snakes of Australia**. 1986. v. 7, Australian Government Publishing Service, Canberra, p. 4–15.
- O'DONNELL, M.S., IGNIZIO, D.A. Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States. **US Geological Survey Data Series**, v. 691, n. 10, p. 1–9, 2012.
- OLIVIER, R.D.S.; ARANDA, R. Potential geographic distribution niche modeling based on bioclimatic variables of three species of *Temnomastax* Rehn and Rehn, 1942 (Orthoptera: Eumastacidae). **Journal of natural history**, v. 51, n. 21-22, p. 1197–1208, 2017.
- ORTUÑO, V. Diversidad de los insectos, y sus afines, en las cuevas: una visión ecológica para la conservación., In: La Ciencia del Arte III (Org.), **Ciencias experimentales y conservación del patrimonio**. 2011. Subdirección General de Publicaciones, Información y Documentación. Ministerio de Cultura, p. 175–187.
- PEARSON, R.G.; DAWSON, T.P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?. **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, n. 5, p. 361–371, 2003.
- PELLEGATTI-FRANCO, F., 1997. Estudo da história natural do grilo cavernícola *Strinatia brevipennis* (Ensifera: Phalangopsidae) em laboratório. 1997. 66 p. Dissertação (Zoologia)—Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, São Paulo, 1997.

- PIPAN, T. et al. 2010. Temperature variation and the presence of troglobionts in terrestrial shallow subterranean habitats. **Journal of Natural History**, v. 45, n. 3-4, p. 253–273, 2010.
- RAGGE, D.D. **The Wing-venation of the Orthoptera Saltatoria**. London, British Mus. (Nat. Hist.), 1955.
- RANGEL, T.F. et al. Modeling the ecology and evolution of biodiversity: biogeographical cradles, museums, and graves. **Science**, v. 361, n. 6399, p. eaar5452, 2018.
- REHN, J.A.G. On Dermaptera and Orthoptera from South Eastern Brazil. **Transactions of the American Entomological Society**, v. 44, n. 2, p. 181–222, 1918.
- RICKLEFS, R.E. **A economia da natureza**. Guanabara Koogan, 2010.
- SAUSSURE, H. Mélanges Orthoptérologiques. Mémoires de la Société de Physique et D' Histoire Naturelle de Geneve, VI^{me} fascicule, Tome XXV, Seconde Partie, p. 1–705, 1877-1878.
- SCHOWALTER, T.D. **Insect ecology: an ecosystem approach**. Academic Press, 2006. 572 p.
- SKET, B. Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? **Journal of Natural History**, v. 42, n. 21-22, p. 1549–1563, 2008.
- SOBERÓN, J.; PETERSON A.T. Interpretation of models of fundamental ecological niche and species' distributional areas. **Biodiversity Informatics**, v. 2, p. 1–10, 2005.
- SOBRAL-SOUZA, T. **Biogeografia histórica e conservação das Florestas Úmidas da América do Sul: uma abordagem baseada em modelos de nicho ecológico**. 2016. 89 p. Tese (Doutorado em Ecologia)–Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas, São Paulo, 2016.
- SOUZA-DIAS, P.G.B. **Análise cladística e morfologia do complexo fálico de Phalangopsidae, com ênfase em Luzarinae (Orthoptera, Ensifera, Grylloidea)**. 2015. 164 p. Tese (Doutorado em Zoologia), Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, São Paulo, 2015.
- SOUZA-DIAS, P.G.B. et al. *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**, v. 3784, n. 2, p. 120–130, 2014.
- SOUZA-DIAS, P.G.B. et al. New species of *Endecous* (Grylloidea, Phalangopsidae, Luzarinae) from the Iguaçu National Park (Brazil), including bioacoustics, cytogenetic and distribution data. **Zootaxa**, v. 4237, n. 3, p. 454–470, 2017.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M.E. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, v. 7, p. 1–16, 2010.

ZEFA, E. Comparison of calling songs in three allopatric populations of *Endecous itatibensis* (Orthoptera, Phalangopsinae). **Iheringia Série Zoológica**, v. 96, n. 1, p. 13–16, 2006.

ZEFA, E.; FONTANETTI, C.S.; MARTINS, L.P. Cytotaxonomy of the crickets *Endecous* Saussure, 1878 with an overview of the chromosomes of Phalangopsinae Group (Orthoptera: Phalangopsinae). **Zootaxa**, v. 2498, p. 53–58, 2010.

ZEFA, E.; MESA, A.; MARTINS, L.P. New Brazilian species of *Endecous* Saussure, 1878: Phallic sclerites, calling song and tegmen morphometry (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsinae). **Entomological Science**, v. 13, n. 1, p. 150–155, 2010.

ZEFA, E. et al. A new species of *Endecous* Saussure, 1878 (Orthoptera, Gryllidae) from northeast Brazil with the first X1X20 chromosomal sex system in Gryllidae. **Zootaxa**, v. 3847, n. 1, p. 125–132, 2014.

SEGUNDA PARTE

ARTIGO I



ARTIGO 1

Artigo redigido conforme as normas para submissão no periódico Zootaxa

**Descrição e ecologia de uma nova espécie de grilo *Endecous*
(Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) na província espeleológica
de Arcos-Pains-Doresópolis, grupo carbonático Bambuí, Estado de
Minas Gerais, Brasil**

RODRIGO ANTÔNIO CASTRO-SOUZA¹, VITOR GABRIEL PEREIRA JUNTA² & RODRIGO
LOPES FERREIRA³

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Cx Postal 3037, Campus Universitário, CEP 37200-000, Lavras, Minas Gerais, Brazil. E-mail:

rodrigodesouzaac@gmail.com

²Graduação em Ciências Biológicas, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Cx Postal 3037, Campus Universitário, CEP 37200-000, Lavras, Minas Gerais, Brazil. E-mail: vitor.junta@outlook.com

³Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (www.biologiasubterranea.com.br), Setor de Biodiversidade Subterrânea, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Cx Postal 3037, Campus Universitário, CEP 37200-000, Lavras, Minas Gerais, Brasil. E-mail: drops@dbi.ufla.br

Resumo. Neste estudo foi descrita uma nova espécie de grilo do gênero *Endecous* Saussure, 1878, presente na província espeleológica de Arcos-Pains-Doresópolis, pertencente ao grupo carbonático Bambuí, Brasil, e sua distribuição espacial relacionada à espécie simpátrica *Eidmanacris* sp.. Foram consideradas relações de abundâncias com a projeção horizontal, o número de entradas e a estabilidade ambiental das cavernas onde estas espécies coexistem. Testou-se também a presença de desvios de simetria bilateral em indivíduos de *Endecous* “*painensis*” **sp. n.** sob estresse ambiental causado por atividades de mineração ao lado da caverna. Nosso estudo indica que há elevada capacidade de colonização de cavernas pelos grilos do gênero *Endecous*, e destaca que a preferência por micro-habitats distintos e estratégias generalistas observada nestes grilos pode ser a chave para explicar a colonização e segregação com outras espécies de grilos em cavernas. O modo de vida generalista desta nova espécie pode atenuar os efeitos sobre o desenvolvimento em um ambiente sob estresse.

Palavras Chave: Assimetria Flutuante, Cavernas, Co-ocorrência, *Eidmanacris*, Taxonomia

Introdução

A combinação de diferentes fatores ecológicos (*e.g.* dispersão, condições abióticas e bióticas) tem influência direta na coexistência das espécies, determinando também suas abundâncias e distribuições (Begon et al. 2009; Soberón e Nakamura 2009). Contudo, estudos que verifiquem a causa e os processos responsáveis pela coexistência de ortópteros são relativamente escassos, se concentrando em fatores mais específicos, como dieta (Caplan 1996; Jesus 2015; McClenaghan et al. 2015), comunicação acústica (Oliveira 2014; Schmidt et al. 2012; Bhattacharya et al. 2017), traços funcionais (McClenaghan et al. 2015) e segregação espacial (Paixão et al. 2017; Jung et al. 2018).

Dentre os diversos habitats onde os ortópteros são encontrados (Song 2018; Cigliano et al. 2019) estão as cavernas (Dessuter-Grandcolas 1998; Lavoie et al. 2007; Moldovan et al. 2018). Tais ambientes abrigam grande quantidade de espécies, muitas vezes endêmicas e raras em função do nível de isolamento (Culver e Pipan 2009). Estes habitats se caracterizam por atributos peculiares como a ausência permanente de luz, umidade elevada, temperatura relativamente constante e fontes alimentares escassas ou esporádicas (Culver e White 2005).

Dentre os grilos encontrados em cavernas, aqueles pertencentes à família Phalangopsidae Blanchard, 1845 apresentam sucesso de colonização, estabelecimento e até mesmo de especiação em habitats subterrâneos (Dessuter 1990; Dessuter-Grandcolas 1998; Cigliano et al. 2018). Tais grilos possuem hábito noturno, normalmente sendo encontrados sob troncos e pedras, em buracos, no solo, serapilheira, frestas de rocha e cavidades subterrâneas (Pinto-da-Rocha 1995; Zefa 2006; Souza-Dias et al. 2014; De Campos et al. 2017; Cigliano et al. 2019). Entretanto, comparados aos grilos pertencentes à família Rhabdophoridae, frequentemente encontrados em cavernas do hemisfério norte (Lavoie et al. 2007; Allegrucci et al. 2011), Oceania (Beasley-Hall et al. 2018), e regiões temperadas (Cigliano et al. 2019), os falangopsídeos são muito menos estudados, e ocorrem em sua grande maioria na região Neotropical (Cigliano et al. 2019).

Os grilos de cavernas, embora possam possuir muitas vezes populações numerosas (Lavoie et al. 2007), frequentemente estão sob ameaça, em função do aquecimento global (Poulson, 1991) e do uso antrópico inadequado ou descontrolado das regiões

cársticas (ambientes onde as cavernas se formam e estão inseridas) (Ferreira et al. 2018). As cavernas, neste contexto, apresentam-se particularmente vulneráveis, já que dependem fortemente do aporte de energia dos ambientes de superfície (Christman et al. 2016). Desta forma, a urbanização, fragmentação da paisagem e extração da rocha têm se destacado como fatores de intensificação de estresse em regiões cársticas, podendo gerar impactos consideráveis sobre estas paisagens e seus ecossistemas (Ferreira et al. 2018). Assim, muitas comunidades associadas ao carste ou às cavernas, juntamente com os ortópteros podem ser alvo direto de diversos impactos, que por sua vez podem resultar em alterações em suas dinâmicas e tamanhos populacionais (Lavoie et al. 2007), interações (Taylor et al. 2007) e até mesmo na morfologia destes organismos.

A simetria bilateral, ou seja, o reflexo espelhado binário de eixos de desenvolvimento de um organismo, comumente intitulado de lado direito (R) e esquerdo (L) (Palmer 2004), é a simetria mais predominante no reino animal (Graham et al. 2010). No entanto, organismos bilateralmente simétricos podem apresentar desvios entre os lados, o que confere a eles, assimetrias. As assimetrias podem ser categorizadas em três diferentes tipos, de acordo com seus desvios (entre R e L) para um dado caractere de uma população (Van Valen 1962) ou partes de um mesmo indivíduo (Graham et al. 2010). Desta forma, a antissimetria (AS) é representada pela frequência de dominância igual na lateralidade do desenvolvimento de uma característica *dextral* (L) e *sinistral* (R), como, por exemplo, a quela direita ou esquerda, mais desenvolvida em uma população de caranguejos violinistas (*e.g.* gênero *Uca* Leach, 1814), onde tal lateralidade é herdada, mas podendo variar na sua direção (Palmer 2004). Já a assimetria direcional (AD) é representada pela dominância de lateralidade no desenvolvimento de uma característica, seja ela *dextral* (L) ou *sinistral* (R), como por exemplo, a asa anterior (tegmen) de muitas espécies de grilos, modificada para a emissão de som, onde tal lateralidade é sempre herdada na mesma direção.

A assimetria flutuante (AF) pode ser denominada pela inabilidade no desenvolvimento tendencioso de lateralidade *dextral* (L) ou *sinistral* (R), e apresenta uma herdabilidade reduzida (Leamy e Klingenberg 2005; Johnson et al. 2008). Desta forma, tal assimetria pode ser utilizada para medir a capacidade que o indivíduo lida com o estresse ambiental e/ou genético sobre suas características morfológicas simétricas (Van Valen 1962; Palmer e Strobeck 1986; Palmer 1996). Logo, a incapacidade de um organismo resistir a esses estresses pode ser expressa pelo grau de instabilidade no desenvolvimento de características simétricas (Graham et al. 2010).

Estudos mostram que um alto grau de simetria está associado a uma boa adaptabilidade (Lens et al. 2002; Sanseverino e Nessimian 2008; Graham et al. 2010), sendo a AF um ótimo parâmetro para mensurar transformações em uma população frente a estresses ambientais e genéticos (Graham et al. 2010). São escassos os estudos sobre AF para ortópteros, o que também dificulta a escolha de bons traços para se mensurar o estresse no desenvolvimento (Simmons 1995; Simmons e Ritchie 1996; Hunt e Allen 1998; Hirtenlehner et al. 2013).

Trabalhos que investiguem a interação de grilos e ambientes subterrâneos são escassos na literatura (Lavoie et al. 2007; Novises e Nuñez 2014; Dessuter-Grandcolas 1998) muito embora esses organismos possuam um grande potencial científico (Huber et al. 1989; Hedwing 2006; ZuK et al. 2006; Katsnelson et al. 2016). Muitos estudos mostram que recursos provenientes de grilos, como fezes, carcaças e ovos podem ser essenciais para a estruturação de algumas comunidades cavernícolas (Taylor 2003; Taylor et al. 2005; Lavoie et al. 2007). A elevada abundância destes grilos em comparação a outros organismos encontrados em cavernas faz deles ótimos modelos para estudos em ambientes subterrâneos (Lavoie et al. 2007; Fagan et al. 2007).

Este estudo teve como objetivo descrever uma nova espécie do gênero *Endecous* (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) que habita um complexo cárstico na região centro-oeste de Minas Gerais, Brasil. Além disso, verificou-se a relação de abundância entre *Endecous "painensis" sp. n.* e *Eidmanacris sp.* que co-habitam cavernas da região considerando a projeção horizontal, o número de entradas e a estabilidade ambiental das cavernas. Alternativamente foi testado se ocorre desvio de simetria corporal em *Endecous "painensis" sp. n.* sob estresse ambiental causado pelas atividades de mineração na região.

Metodologia

Área de estudo

Os espécimes descritos foram coletados nos municípios de Campo Belo, Doresópolis, Lagoa da Prata e Pains (Figura 1A). O clima desta região é classificado como temperado úmido com inverno seco e verão temperado (Cwb) (Álvares et al. 2013). Todos os municípios anteriormente citados encontram-se inseridos nos domínios do grupo carbonático Bambuí (Uhlein 2012), uma das maiores províncias espeleológicas da América do Sul. Além disso, a região apresenta cerca de 2.300

cavernas conhecidas, o que faz dela a região com a maior densidade de cavernas da América do Sul. Somente o município de Pains possui 1.548 cavernas, o que representa aproximadamente 10% do total de cavernas conhecidas para o Brasil (Cecav 2019). Além disso, esta área se encontra inserida dentro de uma região de transição (Cerrado - Mata Atlântica) de dois *hotspots* de biodiversidade da América do Sul (Myers et al. 2000).

Os dados utilizados para verificar a associação entre as duas espécies de falangopsídeos que co-habitam cavernas da região foram fornecidos por Ferreira (2004) e Zampaulo (2010), abrangendo os Municípios de Arcos, Córrego Fundo, Doresópolis e Pains (Figura 1B).

Para as comparações de AF nas populações de *Endecous*, foram amostradas três cavernas distintas: a gruta Brega (20° 25' 5.25" S; 45°46' 20.67"O), a gruta Mastodonte (20° 25' 34.44"S; 45°37'53.17"O) e a gruta Paranoá (20°21'54.23"S, 45°40'8.46"O) (Figura 1C). As amostragens ocorreram em diversas campanhas de campo entre os períodos de (20.i.2018 a 06.x.2018) por meio de busca ativa manual (com o auxílio de redes entomológicas, pinças, e potes de plástico circulares de 9.0 cm x 6.5cm), bem como o uso de armadilhas vedadas (desenvolvidas por nós com material reciclável), iscada com fígado bovino e distribuídas por regiões úmidas e afóticas das cavernas por um período de 48h (Figura, 1D). Todos os indivíduos adultos fêmeas foram fixados imediatamente após a coleta em álcool 70% (sendo os jovens e machos soltos) e levados ao laboratório para morfometria. Nós optamos pela utilização indivíduos adultos por este estágio de desenvolvimento ser o último para os grilos hemimetábolos, e utilizamos o sexo (♀) pela maior razão sexual de fêmeas quando comparada com machos adultos durante nossas observações em campo. Os espécimes se encontram depositados na coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA), setor de Biologia Subterrânea, na Universidade Federal de Lavras (UFLA), Brasil.

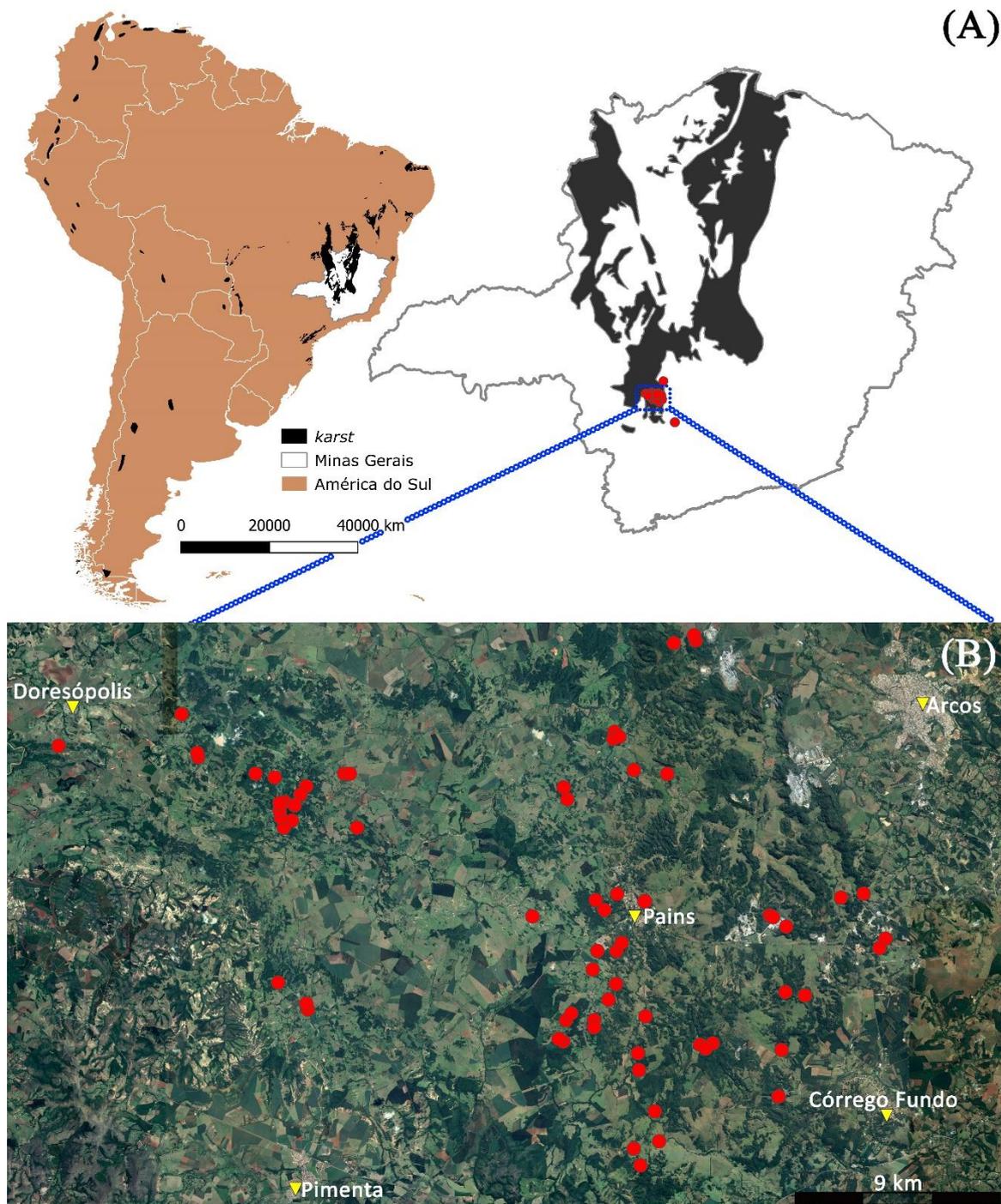


Figura 1, (A): Mapa da América do Sul com destaque para o grupo carbonático Bambuí que abrange o estado de Minas Gerais **(B):** Cavernas distribuídas nos municípios de Arcos, Córrego Fundo, Doloresópolis e Pains onde co-ocorrem as espécies *Endecous "painensis" sp. n.* e *Eidmanacris sp.*

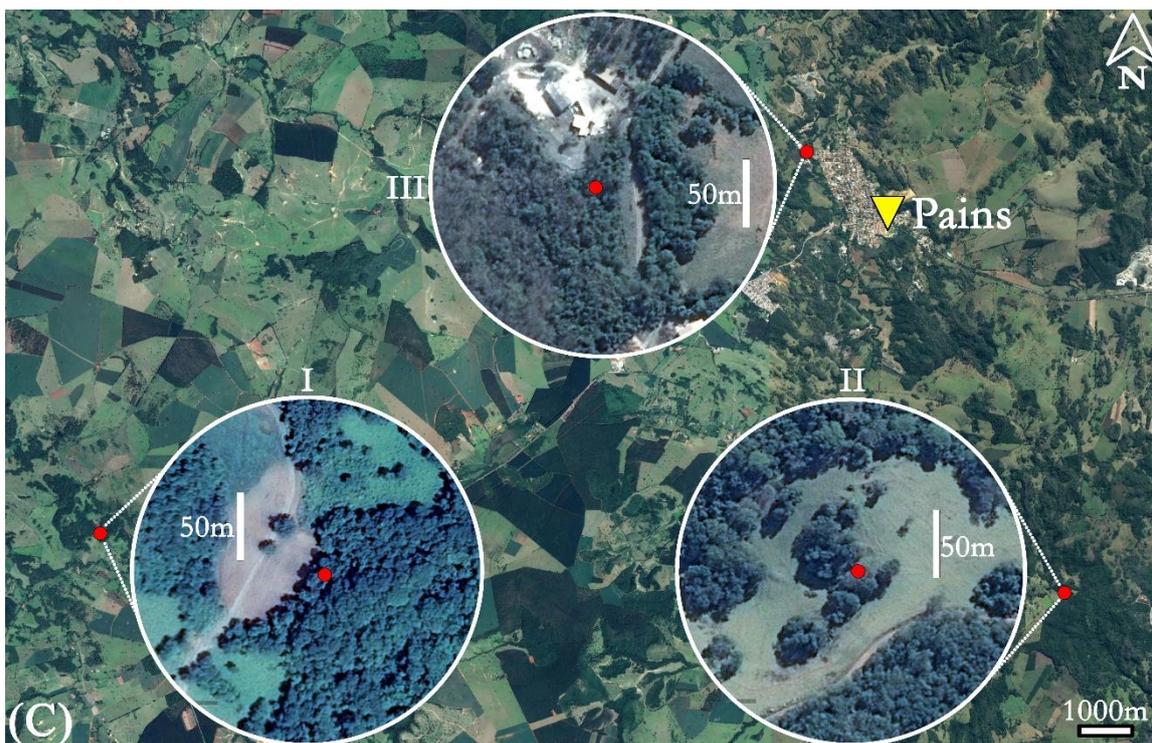


Figura 1, (C): Mapa do Município de Pains, com destaque para as três cavernas (pontos em vermelho) onde foram amostradas populações de fêmeas ♀♀ adultas para comparação de Assimetria Flutuante. I e II cavernas Brega e Mastodonte (relativamente distante de áreas de mineração), III caverna Paranoá (ao lado de uma mineração).

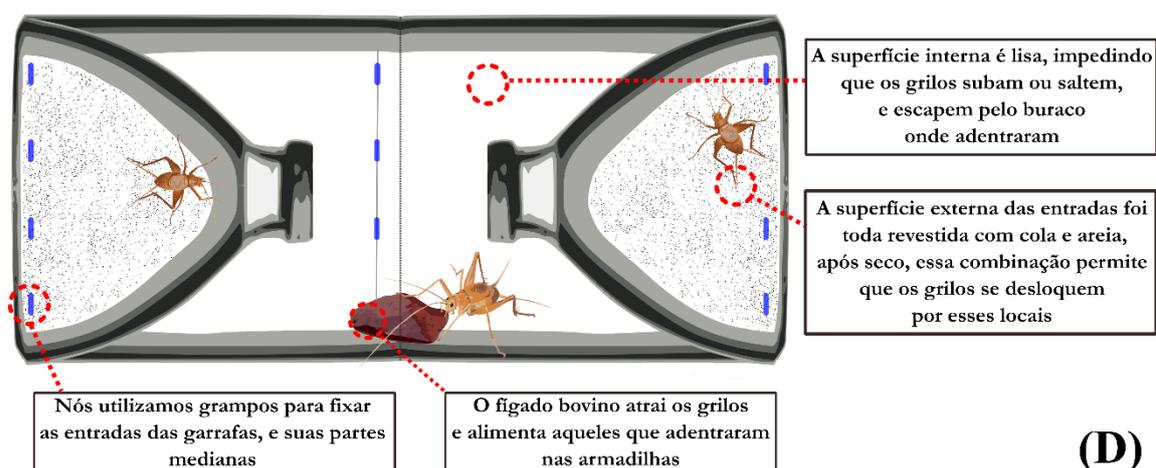


Figura 1, (D): Desenho ilustrativo da armadilha utilizada por nós com garrafas plásticas recicláveis, para a coleta de *Endecous* nas cavernas.

Taxonomia

O complexo fállico dos ♂♂ adultos e a papila copulatória das ♀♀ foram dissecados com auxílio de pinças, fixados em álcool 70% e armazenados em *ependorfs*. Posteriormente as genitálias masculinas foram tratadas com solução de KOH a 10% de 5 a 15 minutos para remoção de tecidos musculares e membranas. As estruturas genitais foram comparadas entre diferentes indivíduos e descritas utilizando estereoscópio Stemi 2000 (ZEISS).

A morfologia corporal e da tégmina direita foi analisada através do estereomicroscópio Stemi 2000 (ZEISS); as medidas e fotografias foram obtidas com o uso do estereomicroscópio Axion Zoom V16 (ZEISS).

A nomenclatura empregada para as estruturas do complexo fállico foi baseada nos modelos propostos por Desutter-Grandcolas (1987; 1988), modificados por Desutter-Grandcolas (2003) e nas descrições de Castro-Souza e colaboradores (2017).

*Co-ocorrência e abundância de *Endecous* e *Eidmanacris* nas cavidades.*

Foi realizado um levantamento de dados secundários provenientes de diversos inventários de fauna cavernícola na área de estudos (Ferreira 2004; Zampaulo 2010). Tais dados foram obtidos de forma padronizada seguindo a metodologia de busca ativa proposta por Ferreira (2004), que consiste em observar e anotar o número total de *Endecous* “*painensis*” **sp. n.** (espécie descrita neste estudo) e *Eidmanacris* sp. de ambos os sexos e em diferentes estágios de vida (ninfas, jovens e adultos) por toda extensão acessível das cavidades durante uma campanha de campo.

Espécimes de todas as cavernas utilizadas para estas análises se encontram depositados na coleção Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA), na Universidade Federal de Lavras (UFLA).

Coleta de Variáveis ambientais

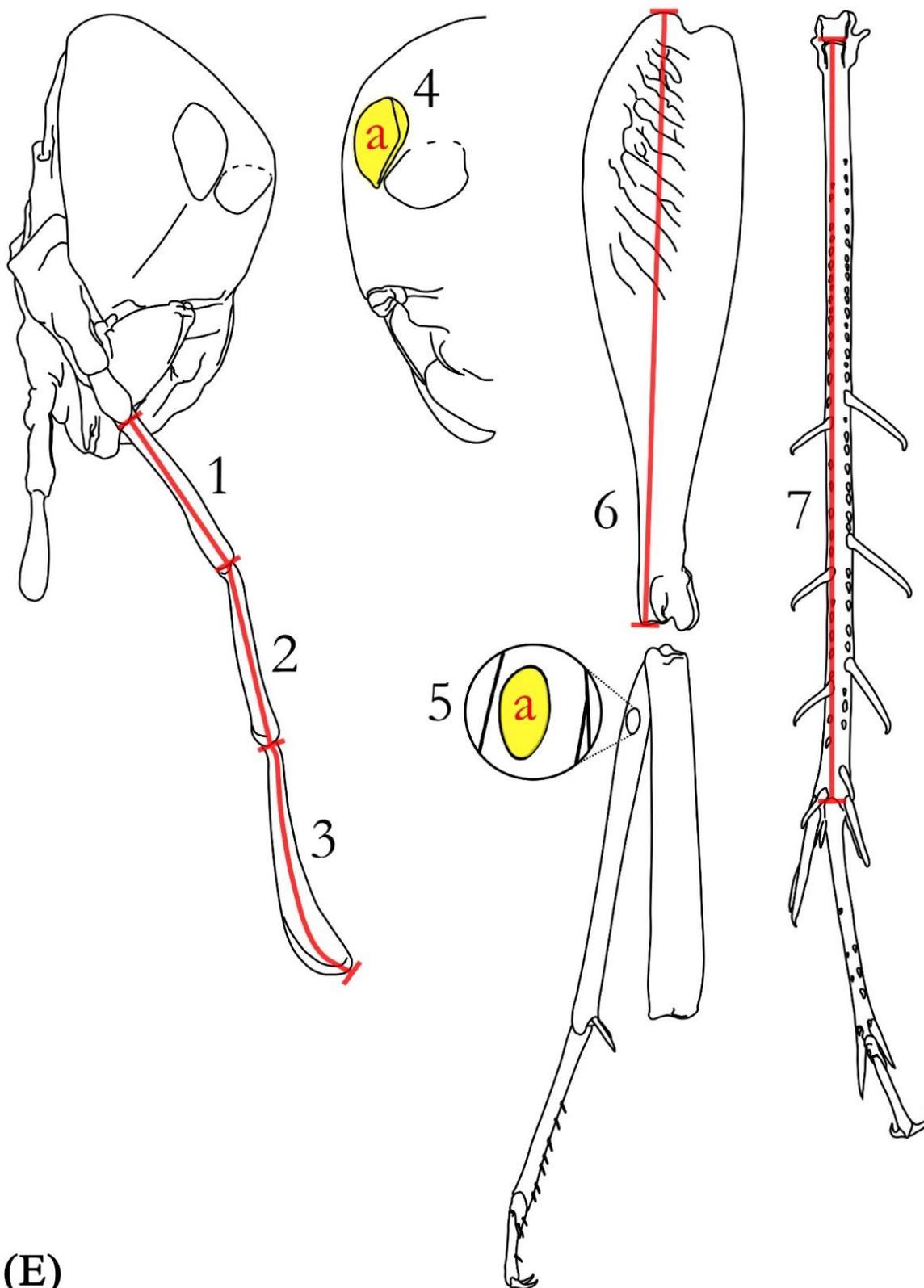
O número de entradas, tamanho da entrada e projeção linear das cavidades foram mensurados de mapas topográficos e croquis de mapeamento das cavidades. A estabilidade ambiental de cada cavidade foi determinada por meio do Índice de Estabilidade Ambiental (IEA) (Ferreira, 2004; Bento et al., 2016; Pellegrini et al., 2016), que considera a relação entre o comprimento da cavidade, a largura das entradas e a distância entre elas. Tal índice expressa o isolamento do ambiente cavernícola em relação ao ambiente externo, o que confere estabilidade aos ambientes subterrâneos (Ferreira 2004; Bento et al., 2016; Pellegrini et al., 2016).

Estimativa de Assimetria Flutuante

Foram mensurados sete traços morfológicos bilaterais (Figura 1-E) para três populações distintas de *Endecous "painensis" sp. n.* Para as medições, todas as estruturas foram dissecadas e fotografadas utilizando-se o estereoscópio Axion Zoom.V16 (ZEISS). As medidas foram realizadas sempre pelo mesmo pesquisador (Castro-Souza R.A.), e seguidas de três repetições feitas em períodos distintos para ambos os lados, direito e esquerdo (R e L). Posteriormente foi calculada a média com tais valores para cada estrutura, minimizando desta forma os erros das medições (Palmer 1996; Graham et al. 2010).

Foi calculada a diferença das medidas entre o lado direito e esquerdo ($R_i - L_i$) de cada traço bilateral das populações pela seguinte fórmula ($[\sum(A_i)] \div N$) (Palmer e Strobeck 1986), sendo $A_i = (R_i - L_i)$. A média referente à frequência de cada traço bilateral foi comparada a zero pelo *Teste t*. Se a média é diferente de zero, é comprovada a simetria direcional ou antissimetria. Se, por outro lado, a média do traço é igual a zero, verifica-se uma possível assimetria flutuante (AF) (Palmer e Strobeck 1986; Palmer e Strobeck 1992).

Posteriormente foi verificada a normalidade dos dados pelo teste de Shapiro-Wilk, e plotada a distribuição de frequência de cada caractere afim de verificar o tipo de distribuição de cada traço e possíveis co-ocorrências de dois ou mais tipos de assimetria em um mesmo traço em função das formas da curva de distribuição de (R-L) (Palmer and Strobeck 1992). Considerou-se a existência de assimetria flutuante verdadeira (AF) quando as médias ($[\sum(A_i)] \div N$) estivessem distribuídas em torno de um valor médio de zero (1° premissa) e se o traço apresentasse distribuição normal (2° premissa). Além disso, considerou-se a presença de algum nível de AF quando foi observada alguma forma de *leptocúrtica* para a distribuição do traço (nível de “achatamento” da curva de distribuição de frequências, é superior ao de uma distribuição normal), mesmo quando não houvesse distribuição normal (Palmer and Strobeck 1986; Palmer and Strobeck 1992). As interpretações para as distribuições de frequência se basearam principalmente nos padrões delimitados por Palmer e Strobeck (1992).



(E)

Figura 1, (E): Estruturas bilaterais mensuradas metricamente nas fêmeas ♀♀ adultas. Legenda: 1–3: Comprimento do primeiro, segundo e terceiro palpômeros maxilares; 4—Área do olho composto; 5—Área do tímpano; 6—Comprimento do fêmur III; 7—Comprimento da tíbia III.

Análises Estatísticas

Foi utilizado o coeficiente de correlação de Spearman para testar a correlação entre a abundância de *Endecous* “*painensis*” **sp. n.** e *Eidmanacris* sp. Chopard, 1956 em 73 cavernas onde *observou-se* a co-ocorrência destas espécies. Além disso, as eventuais relações entre tais abundâncias e as variáveis ambientais das cavernas: *i*) Projeção Horizontal; *ii*) Número de Entradas e *iii*) Índice de Estabilidade Ambiental também foi testada por meio de correlação de Spearman.

Os índices de assimetria dos caracteres de cada população foram comparados entre si para as populações de *Endecous* em cavernas inseridas em áreas distantes de mineração (Gruta do Brega \cong 8,0 km e Gruta do Mastodonte \cong 1,30 km) e próxima à mineração (Gruta Paranoá \cong 0,1 km) através de uma análise de variância unidirecional (ANOVA). Já para os dados que não apresentaram distribuição paramétrica, foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis para as comparações. Todas as análises estatísticas foram feitas no software STATISTICA-7 (StatSoft 2004).

Distribuição Geográfica

Para a confecção dos mapas de distribuição dos táxons, foram utilizados os softwares QGIS 3.4 (Free 2019) e Inkscape (Inkscape Team 2004-2019). As coordenadas foram extraídas da base CECAV - Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas, disponibilizados no link: <http://www.icmbio.gov.br/cecav/canie.html>, assim como coordenadas levantadas na coleção ISLA (Castro-Souza et al., dados não publicados).

Abreviações: **Ps.arm**, braço do esclerito pseudopifálico; **Ps.db**, ramo dorsal do esclerito pseudopifálico; **Ps.im**, projeção interior do esclerito pseudopifálico; **Ps.ib**, barras interiores do esclerito pseudopifálico; **Ps.ms**, escudo membranoso do esclerito pseudopifálico; **A**, ramo ventral do esclerito pseudopifálico (também conhecido por esclerito A (vide Dessuter 1990)); **Ps.P**, parâmetro pseudopifálico; **Ps.Pi**, projeção interior do parâmetro pseudopifálico; **Ect.Arc**, arco ectofálico; **Ect.lb**, barras laterais do esclerito ectofálico; **Ect.mp**, projeção mediana do esclerito ectofálico; **Ect.Ap**, apódema do ectofálico; **End.Sc.a**, porção anterior do esclerito endofálico; **End.Sc.d**, ducto do esclerito endofálico; **End.Sc.p**, porção posterior do esclerito endofálico; **Seta azul**, abaixo da porção posterior do esclerito endofálico (End.Sc.p) se localiza uma pequena região que forma um arco parcialmente esclerotizado em forma de U; **μ** , média;

±, desvio padrão; **n**°, número de espécies examinados; **m.**, espelho; **h.**, harpa; **b.f.**, campo basal; **l.f.**, campo lateral.

Resultados

Taxonomia

Endecous (Endecous) "painensis" sp. n. (Figuras 2–7, 8–15, 16, 17–22, 23–27, 28–29, Tabela 2)

(nome "*painensis*" provisório, segundo as regras vigentes (ICZN, 1999: Artigo 9), portanto, sem valor taxonômico (ICZN, 1999: Artigo 10), não devendo ser citado em nenhuma circunstância, enquanto não publicado devidamente em periódico especializado).

Deposítório. Holótipo e 12 parátipos de *E. (E.) "painensis" sp. n.* (10 ♂♂ e 3 ♀♀), foram depositados na "Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras" (ISLA), Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, Setor de Zoologia Geral, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Minas Gerais, Brasil.

Material Examinado: holótipo, ♂, código ISLA 59121, Brasil, Minas Gerais, Município de Pains, Caverna do Brega (20° 25' 5.25" S; 45°46' 20.67"O), 20.i.2018, R.A. Castro-Souza, leg. Holótipo condição: tégmina direita destacada, e mantida no tubo do holótipo. **Parátipos**, 9 ♂♂ (ISLA 59122; 59123; 59124; 59125; 59126; 59127; 59128; 59129; 59130) e 10 ♀♀ (ISLA 59131; 59132; 59133), mesma localidade que o holótipo, 20.i.2018, 03.ii.2018, 14.ix.2018, R.A. Castro-Souza, leg. **Indivíduos examinados**, Pains, Gruta do Mastodonte (20° 25' 34.44"S; 45°37'53.17"O), 30.i.2018, 17.iii.2018, R.A. Castro-Souza, leg., 2 ♂ (ISLA 59133; 59134); Pains, Gruta dos Macacos III (20° 24' 28.44"S; 45° 40' 18.82"O), 02. iii.2009, R.L. Ferreira, leg., 1 ♂ (ISLA 15381); Pains, Gruta Loca D'Água de Baixo (20° 25' 25.04" S; 45°41'34.11" O), 10.ii.2016, R.A. Castro-Souza, leg., 1 ♂ (ISLA 59135); Pains, Loca dos Negros (20° 26' 7.66"S; 45° 39' 34.70"O), 21.iv.2009, R.L. Ferreira, leg., 1 ♂ (ISLA 15349); Pains, Gruta do Éden (20°23'5.24"S; 45°40'1.66"O), 06.x.2018, R.A. Castro-Souza, leg., 1 ♂ (ISLA 62610); Pains, Gruta Tabocas III (20°19'36.30"S; 45°41'24.97"O), 03.iii.2017, R.L. Ferreira, leg., 1 ♂ (ISLA 62611); Pains, Gruta do Cornélio I (20°18'8.21"S,

45°40'9.76"O), 28.i.2009, R.L. Ferreira, leg., 1 ♂ (ISLA 15364); Pains, Gruta do Zizinho Beraldo (20°21'22.69"S; 45°50'2.71"O), 21.i.2009, R.L. Ferreira, leg., 1 ♂ (ISLA 15380); Pains, Gruta São Lourenço (20°19'34.40"S, 45°41'29.38"O), 20.iv.2018, R.A. Castro-Souza, leg., 1 ♂ (ISLA 62612); Pains, Gruta das Cerâmicas (20°24'15.46"S, 45°35'51.16"O), 03.iv.2009, R.A. Zampaulo, leg., 1 ♂ (ISLA 15346); Pains, Gruta do Vicente Amargoso (20°23'17.69"S, 45°37'33.92"O), 26.vi.2009, R.A. Zampaulo, leg., 1 ♂ (ISLA 15394); Pains, Gruta do Tio Rafa II (20°24'47.44"S, 45°39'52.88"O), 24.i.2009, R.A. Zampaulo, leg., 1 ♂ (ISLA 16082); Pains, Gruta Paranoá (20°21'54.23"S, 45°40'8.46"O), 27.i.2009, R.L. Ferreira, leg., 1 ♂ (ISLA 15411); Pains, Gruta da Torre (20°25'25.85"S, 45°36'3.65"O), 03.ii.2017, R.A. Castro-Souza, leg., 1 ♂ (ISLA 62613); Pains, Gruta da Ponte Velha (20°20'17.22"S, 45°48'37.59"O), 04.i.2017, R.A. Castro-Souza, leg., 1 ♂ (ISLA 64048); Pains, Gruta do Capoeirão (20°20'25.42"S, 45°46'57.13"O), 22.i.2009, R.L. Ferreira, leg., 1 ♂ (ISLA 16085); Pains, Gruta Dimas I (20°27'58.98"S, 45°39'41.49"O), 26.i.2009, R.A. Zampaulo, leg., 1 ♂ (ISLA 15412); Pains, Gruta do Fisico (20°24'3.72"S, 45°40'9.64"O), 01.iv.2009, R.A. Zampaulo, leg., 1 ♂ (ISLA 15352); Pains, Abismo da Manada II (20°22'20.28"S, 45°40'26.40"O), 26.iii.2009, R.A. Zampaulo, leg., 1 ♂ (ISLA 15362); Doresópolis, Gruta dos Milagres (20°20'36.24"S, 45°51'49.68"O), 13.i.2009, R.L. Ferreira, leg., 1 ♂ (ISLA 15382); Doresópolis, Gruta do Barreado II (20°20'44.50"S, 45°51'30.03"O), 20.i.2009, R.A. Zampaulo, leg., 1 ♂ (ISLA 16076); Doresópolis, Gruta B082 (20°18'16.78"S; 45°54'45.54"O,) 12.xi.2002, R.L. Ferreira, leg., 1 ♂ (ISLA 64047); Doresópolis, Gruta Helinho I (20°18'34.73"S, 45°50'47.35"O), 02.vii.2009, R.A. Zampaulo, leg., 1 ♂ (ISLA 62614); Doresópolis, Buraco dos Curiós (20°18'19.44"S, 45°54'21.14"O), 04.vii.2009, R.A. Zampaulo, leg., 1 ♂ (ISLA 62615); Doresópolis, Gruta do Peixe (20°17'10.54"S, 45°47'40.18"O), 29.xii.2017, R.L. Ferreira, leg., 1 ♂ (ISLA 62616); Doresópolis, Gruta Ninfeta de Baixo (20°20'16.19"S, 45°36'53.42"O), 25.i.2009, R.A. Zampaulo, leg., 1 ♂ (ISLA 62617); Lagoa da Prata, Gruta do Bicho que Foi (20° 4'33.19"S, 45°34'44.29"O), 03.v.2003, R.L. Ferreira, leg., 1 ♂ (ISLA 15385); Campo Belo, Caverna 52A (20°50'35.38"S; 45°21'53.84"O), 24.iii.2012, H. Nadolny, 1 ♂ (ISLA 16071).

Distribuição: esta espécie se distribui em cavernas nos municípios de Arcos, Campo Belo, Córrego Fundo, Doresópolis, Lagoa da Prata e Pains, boa parte deles associados à unidade espeleológica de Arcos-Pains-Doresópolis, que compreende a

região com a maior densidade de cavernas conhecidas para a América do Sul (Fig. 1 A e B).

Etimologia: O epíteto específico “*painensis*” refere-se ao município Pains, que é a localidade tipo da nova espécie. Tal nome tem origem no linguajar que cita a família “Paim Pamplona” por volta do século XVIII, onde era de costume pronunciar a frase “*vamos à fazenda dos Paim*”, região de onde originou-se o nome do município.

Diagnose. Combinação das seguintes características: complexo fállico ligeiramente mais alongado que largo em vista dorsal ou ventral (Figs. 2–3); ramo dorsal do esclerito pseudepifálico pouco desenvolvido, alongado, arredondado no ápice e com a presença de uma pequena quebra sinuosa, se inclinando em maior grau para o interior do complexo fállico (Figs. 2, 4 e 6, Ps. db); parâmero pseudepifálico bem desenvolvido, discoidal e concaviforme (em vista dorsal, diagonal e frontal) (Figs. 2–6, Ps. P); uma pequena região que forma um arco parcialmente esclerotizado em forma de U (Fig. 2, seta azul) na região central entre as bases dos parâmeros do pseudoepífalo (Ps.P) e abaixo da porção posterior do esclerito endofálico (End.Sc.p); porção anterior do endófalo bem desenvolvida e esclerotizada, com um sulco (vista ventral), uma apódema dilatada e alongada evidente posteriormente ao sulco (Figs. 3–4, End.Sc.a, seta amarela).

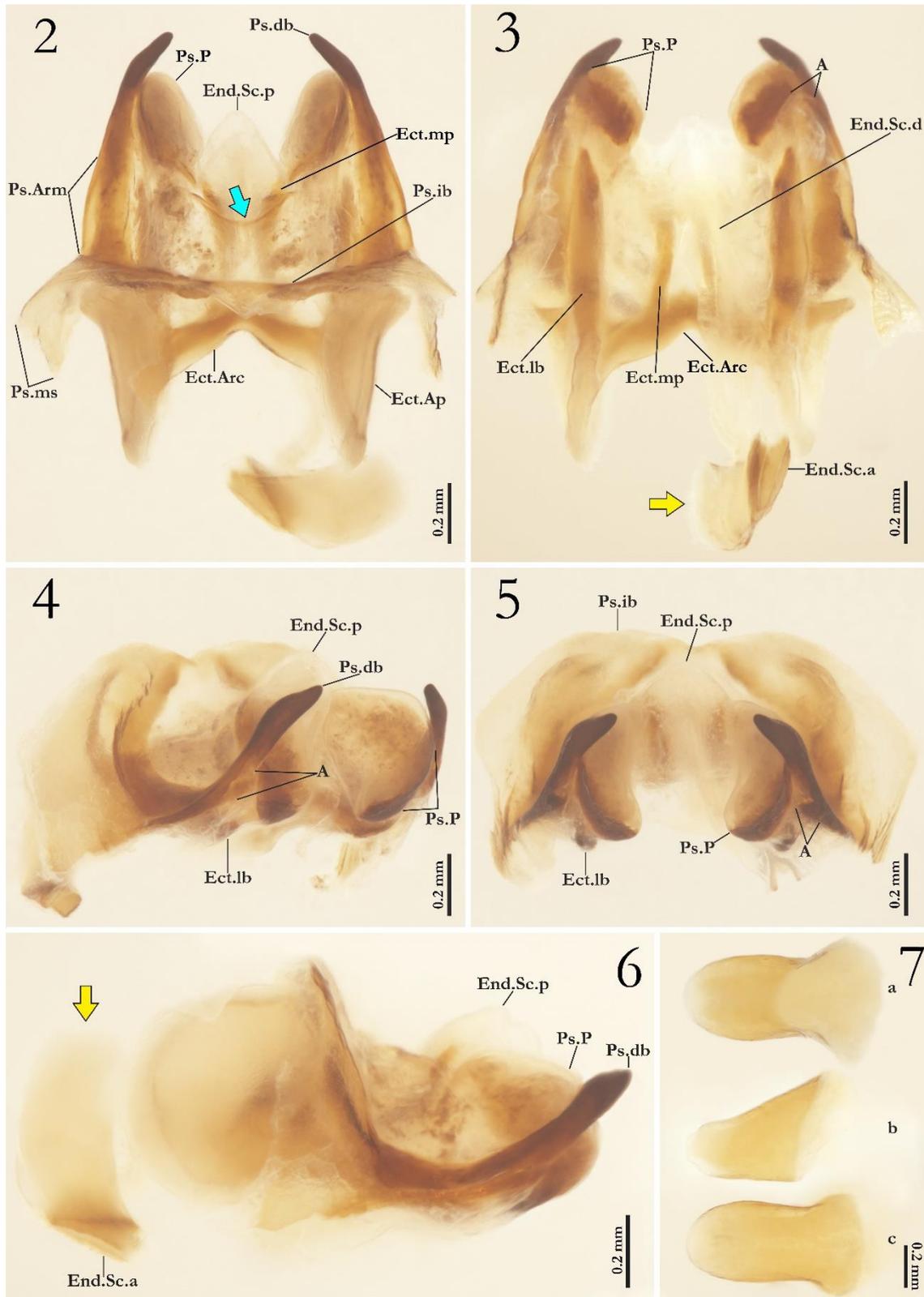
Descrição, holótipo macho ♂. **Coloração do corpo:** cabeça, pronoto e tégmina direita em vista dorsal de coloração castanho (Figs 9–11, 28), levemente esbranquiçados ventralmente, assim como o abdômen (Fig. 13); pernas levemente esbranquiçadas na base e marrom-castanho nas extremidades, cercos pubescentes e castanhos (Figs 14–15). **Cabeça:** ligeiramente pubescente, alongada em vista frontal (4,65 e 3,43mm, comprimento e largura respectivamente), vértex amarronzado, com uma faixa central atingindo o occipício; gena, clípeo, fronte e labro esbranquiçados, mandíbulas castanho esbranquiçadas e esclerotizadas em toda sua extensão; os dois primeiros palpômeros maxilares de proporção similar, menores que o terceiro e quarto que possuem mesma proporção, quinto palpômero maior que o quarto, ligeiramente alongado, de formato claviforme, esbranquiçado e curvado no ápice; primeiro, segundo e terceiro palpômeros labiais de tamanhos crescentes, levemente pilosos, terceiro clavado; escapo, pedicelo e antenômeros castanhos uniformes e pubescentes, a região entre as antenas possui cerdas bem desenvolvidas; olhos compostos desenvolvidos, ligeiramente rodeados por omatídeos despigmentados, e com um pequeno campo dorsal despigmentado onde se encaixa o escapo; ocelos ausentes (Figs 8–9). **Tórax.** Pronoto pubescente e com longas

cerdas contornando as extremidades anterior e posterior, uma faixa mais clara na vertical atravessa o centro da estrutura, lóbulos laterais arredondados (Figs 10 e 12).

Perna I: fêmur e tíbia de tamanho similar; tímpano oval na região ventral proximal da tíbia (Fig. 16–I, (t) destacado em amarelo); tíbia armada com um par de esporões ventro apicais de mesmas proporções; primeiro tarsômero serrilhado, maior que o segundo e terceiro tarsômeros (Fig. 16–I–II). **Perna II:** tíbia com um par de esporões apicais interno e externos, dorsais menores (Fig. 16–III–IV, μ e λ destacados em amarelo).

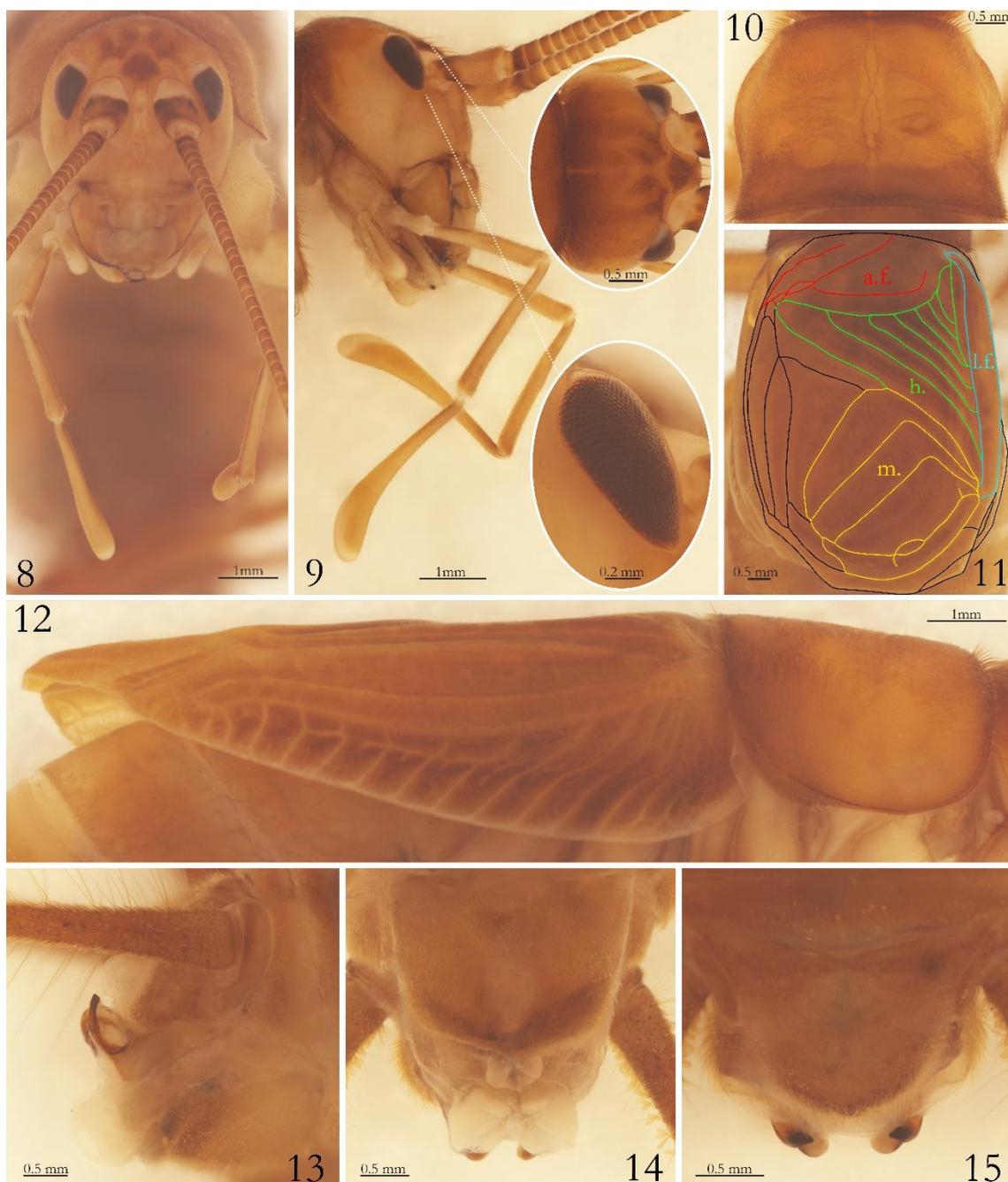
Perna III: fêmur desenvolvido; tíbia serrilhada de tamanho proporcional ao fêmur, armada com uma sequência de três esporões subapicais internos (Fig. 16–V, α , β e γ destacados em amarelo) e quarto externos (Fig. 16–VI, w, x, y e z destacados em amarelo), o esporão distal é menor (Fig. 16–VI, z); quatro esporões apicais internos (Fig. 16–V, d, e, f e g destacados em amarelo) e três externos (Fig. 16–VI, a, b e c destacados em amarelo); três tarsômeros presentes, o primeiro é serrilhado distalmente e mais alongado que o segundo e terceiro, com um par de esporões apicais, sendo o interno mais desenvolvido (Fig. 16–V–VI, θ e δ destacados em amarelo).

Tégmina direita desenvolvida e esclerotizada, cobrindo os três primeiros tergitos abdominais (Fig. 12); **espelho** oval com três veias cruzadas e quarto células, a primeira veia caudal apresenta duas pequenas ramificações descontínuas e uma pequena célula secundária; **harpa** com seis veias cruzadas, as últimas três células caudais se conectam a uma veia diagonal; **campo lateral com** duas grandes células verticais e inúmeras veias acessórias, de onde se projetam numerosas veias irregulares, algumas destas podem ser ramificadas ou singulares; **campo basal:** veias 1A, 2A, e 3A sem ramificações, a via principal que antecede o encontro (1A e 2A) apresenta duas pequenas células secundárias (Figs 11 e 17); fileira estridulatória com 91 dentes. **Abdômen:** cercos alongados e pubescentes, principalmente na base; placa supranal curta, ápice arredondado, projeções laterais curtas (Figs 13 e 15); placa subgenital curta, subtriangular no ápice (Fig. 14).



Figuras 2–6. *Endecous (Endecous) "painensis" sp. n.* esclerito fálco do parátipo ♂ (ISLA 59126). 2—vista dorsal; 3—vista ventral, 4—vista diagonal; 5—vista frontal; 7—Papila genital do parátipo ♀ (ISLA 59132). **a**, vista dorsal; **b**, lateral; **c**, ventral. Abreviações: **Ps.arm**, braço do esclerito pseudopifálico; **Ps.db**, ramo dorsal do esclerito pseudopifálico; **Ps.im**, projeção interior do esclerito pseudopifálico; **Ps.ib**, barras interiores do esclerito pseudoepifálico; **Ps.ms**, escudo membranoso do esclerito pseudoepifálico;

A, ramo ventral do esclerito pseudopifálico (também conhecido por esclerito A (vide Dessuter 1990)); **Ps.P**, parâmetro pseudopifálico; **Ps.Pi**, projeção interior do parâmetro pseudoepifálico; **Ect.Arc**, arco ectofálico; **Ect.lb**, barras laterais do esclerito ectofálico; **Ect.mp**, projeção mediana do esclerito ectofálico; **Ect.Ap**, apódema do ectofálo; **End.Sc.a**, porção anterior do esclerito endofálico, com uma apódema que se projeta atrás do sulco (seta amarela); **End.Sc.d**, ducto do esclerito endofálico; **End.Sc.p**, porção posterior do esclerito endofálico; **Seta azul**, abaixo da porção posterior do esclerito endofálico (End.Sc.p) se localiza uma pequena região que forma um arco parcialmente esclerotizado em forma de U.



Figures 8–16. *Endecous (Endecous) "painensis" sp. n.* Morfologia do holótipo (ISLA 59121). 8–9—cabeça em vista frontal, lateral e superior, respectivamente; 10—pronoto, vista dorsal; 11—tégmina, vista dorsal; 12—tégmina e pronoto, vista lateral; 13—placa subgenital e supranal do esclerito fálico em vista

lateral; 14—placa subgenital, vista ventral; 15—placa supranal, vista dorsal. Abreviações: m., espelho; h., harpa; b.f., campo basal; l.f., campo lateral.

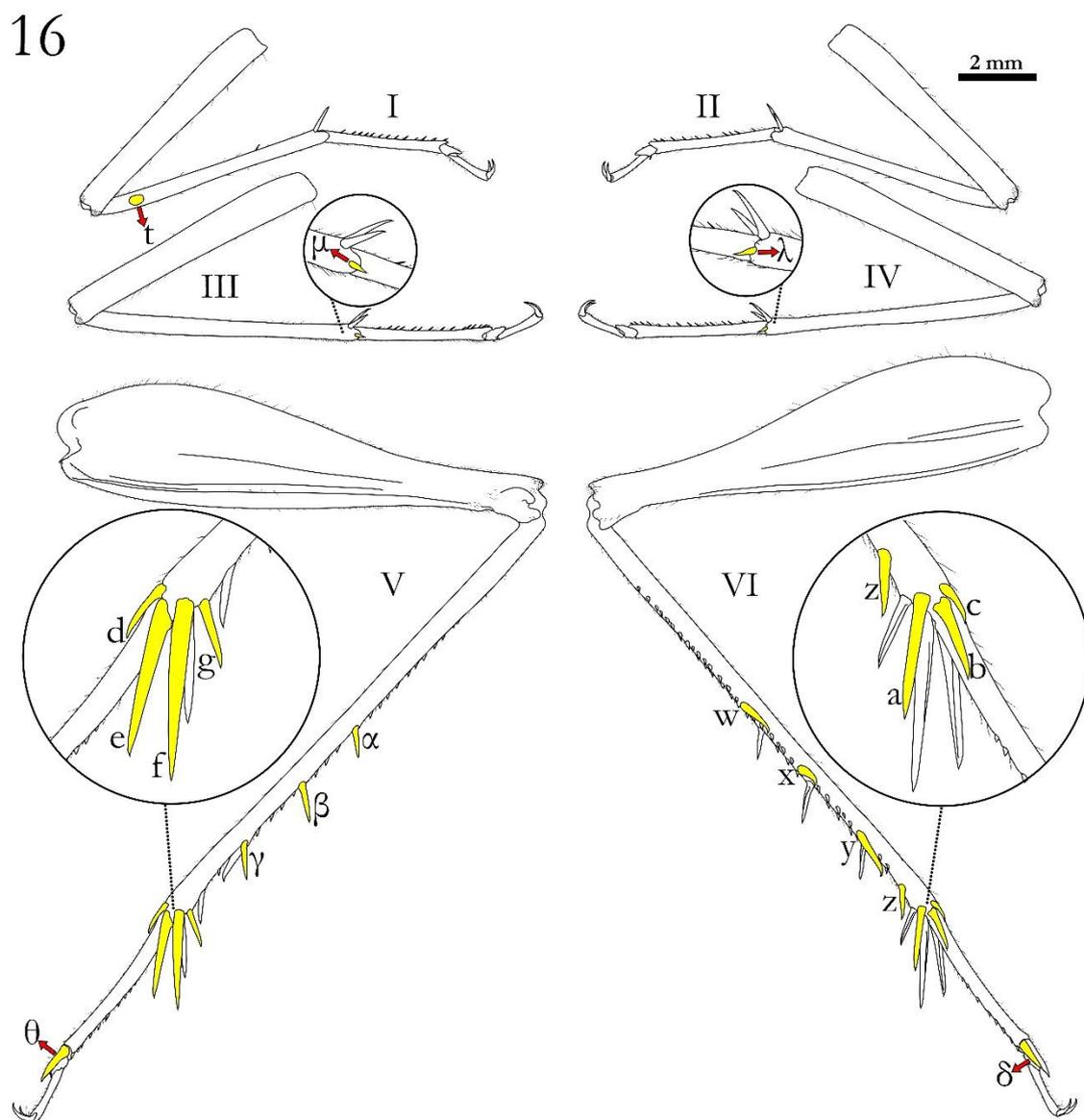


Figura 16: *Endecous (Endecous) "painensis" sp. n.* morfologia das pernas do holótipo (ISLA 59121). I—II—primeira perna direita, em vista interior e externa respectivamente, tímpano (t) destacado em amarelo; III—IV—segunda perna direita, em vista interior e externa respectivamente, (μ) e (λ) pequenos esporões no ápice da tíbia; V—VI—terceira perna direita, em vista interior e externa respectivamente, esporões subapicais e apicais estão destacados em amarelo.

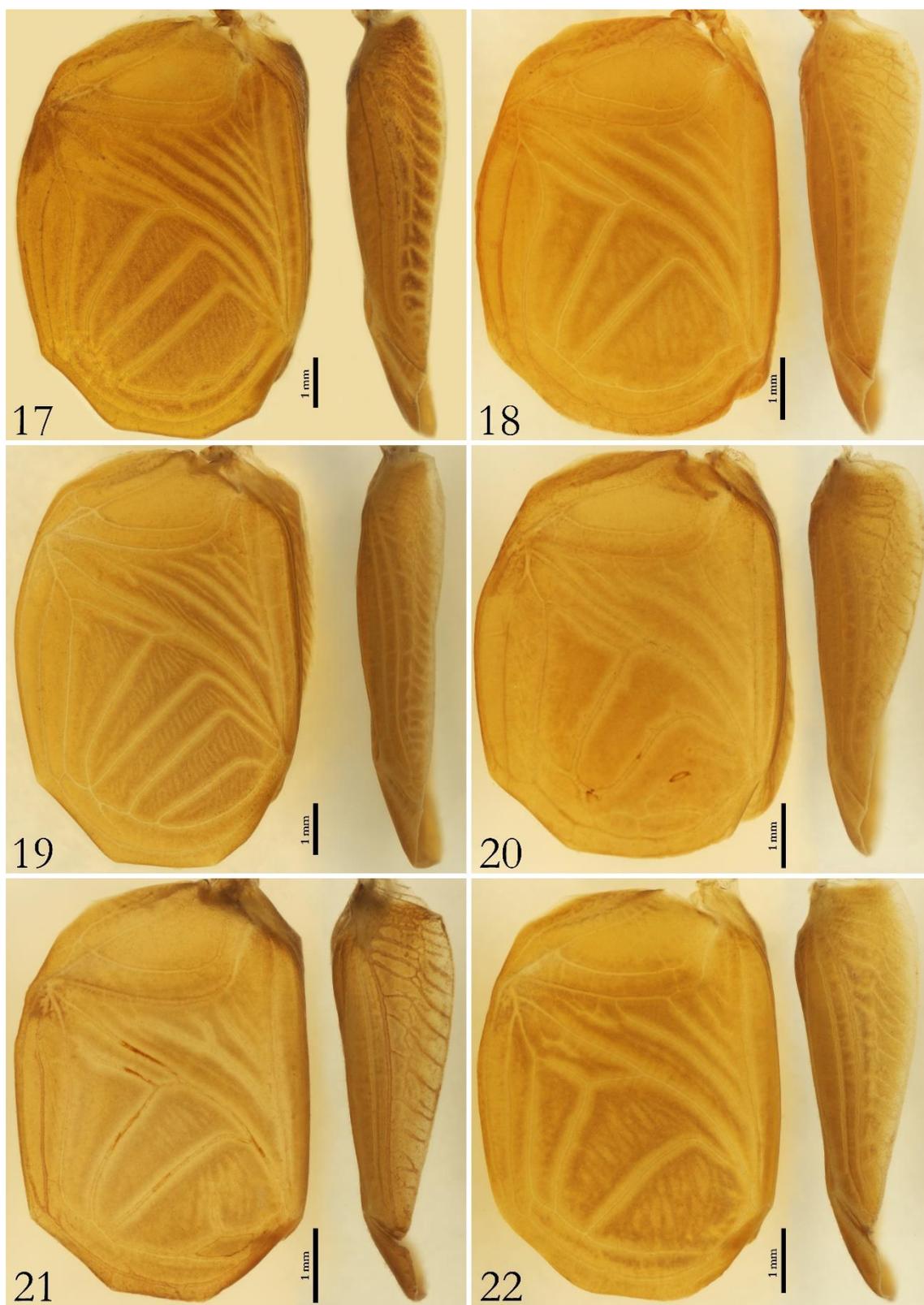
Observações nos parátipos e indivíduos examinados.

Esclerito fático ♂ (parátipo ISLA 59126, Figs. 2–6): complexo fático bem esclerotizado em vista geral (Figs 2 e 3). **Pseudopífalo:** braço do esclerito pseudopifático curto e ligeiramente inclinado para dentro do complexo fático (Figs. 2, Ps.Arm); ramo dorsal alongado, arredondado no ápice e com a presença de uma pequena quebra, onde se inclina em maior grau para o interior do complexo fático (Figs. 2, 4 e 6, Ps. db); esclerito A pouco desenvolvido, dilatado e fino (Figs. 3–5, A); parâmero pseudopifático discoidal e concaviforme (em vista dorsal, diagonal e frontal), parâmeros 1 são 2 são fusionados em uma única estrutura (Figs. 2–6, Ps. P); na região central, entre as bases dos parâmeros do pseudoepífalo (Ps.P), abaixo da porção posterior do esclerito endofático (End.Sc.p) se localiza uma pequena região que forma um arco parcialmente esclerotizado em forma de U (Fig. 2, seta azul); barras interiores de formato linear (Fig. 2 e 5, Ps.ib); escudo membranoso pouco desenvolvido, recobrimdo a porção proximal das apódemas do ectofálo (Fig. 2, Ps. ms). **Invaginação do ectofálo:** arco ectofático desenvolvido, curvado na parte superior e inferior central (Figs 2–3, Ect.Arc); apódema ectofático desenvolvido e dilatado dorsalmente, curvando-se para o interior do arco ectofático (Fig. 2, Ect.Ap); barras laterais do ectofálo bem desenvolvidas e esclerotizadas, de formato linear vertical da base até o ápice, onde se conecta ao espaço membranoso do parâmero pseudoepifático (Figs. 3–5, Ect.lb); projeção mediana do ectofálo pouco desenvolvida, orientando-se para o interior na base e para o exterior no seu ápice, formando dois arcos em vista vertical, que se conectam a porção posterior do esclerito ectofático (Figs. 2–3, Ect.mp). **Endófalo:** porção anterior do endófalo bem desenvolvida e esclerotizada, com um sulco (vista ventral), um apódema dilatado e alongado é evidente posteriormente ao sulco (Figs. 3–4, End.Sc.a, seta amarela); ducto do esclerito endofático membranoso em toda sua extensão (Fig. 3, End.Sc.d); porção posterior membranosa, ligeiramente desenvolvida e arredondada no ápice, não ultrapassando o parâmero pseudopifático em extensão (vista dorsal) (Figs. 2, 5–6, End.Sc.p).

Varição nos escleritos ectofáticos ♂♂ (Parátipos n° = 5, ISLA 59122; 59123; 59124; 59125; 59126 e (Indivíduos examinados n° = 21, ISLA 59133; 59134; 15381; 59135; 15349; 15394; 16085; 15362; 15380; 15346; 15412; 15411; 15364; 15352; 16082; 15382; 16071; 15385; 16076). **Pseudoepífalo:** ramo dorsal do esclerito pseudoepifático (Ps.db) com variação sutil de alongamento, e no grau de inclinação interior do esclerito pseudoepifático (Ps.db), assim como o braço do esclerito

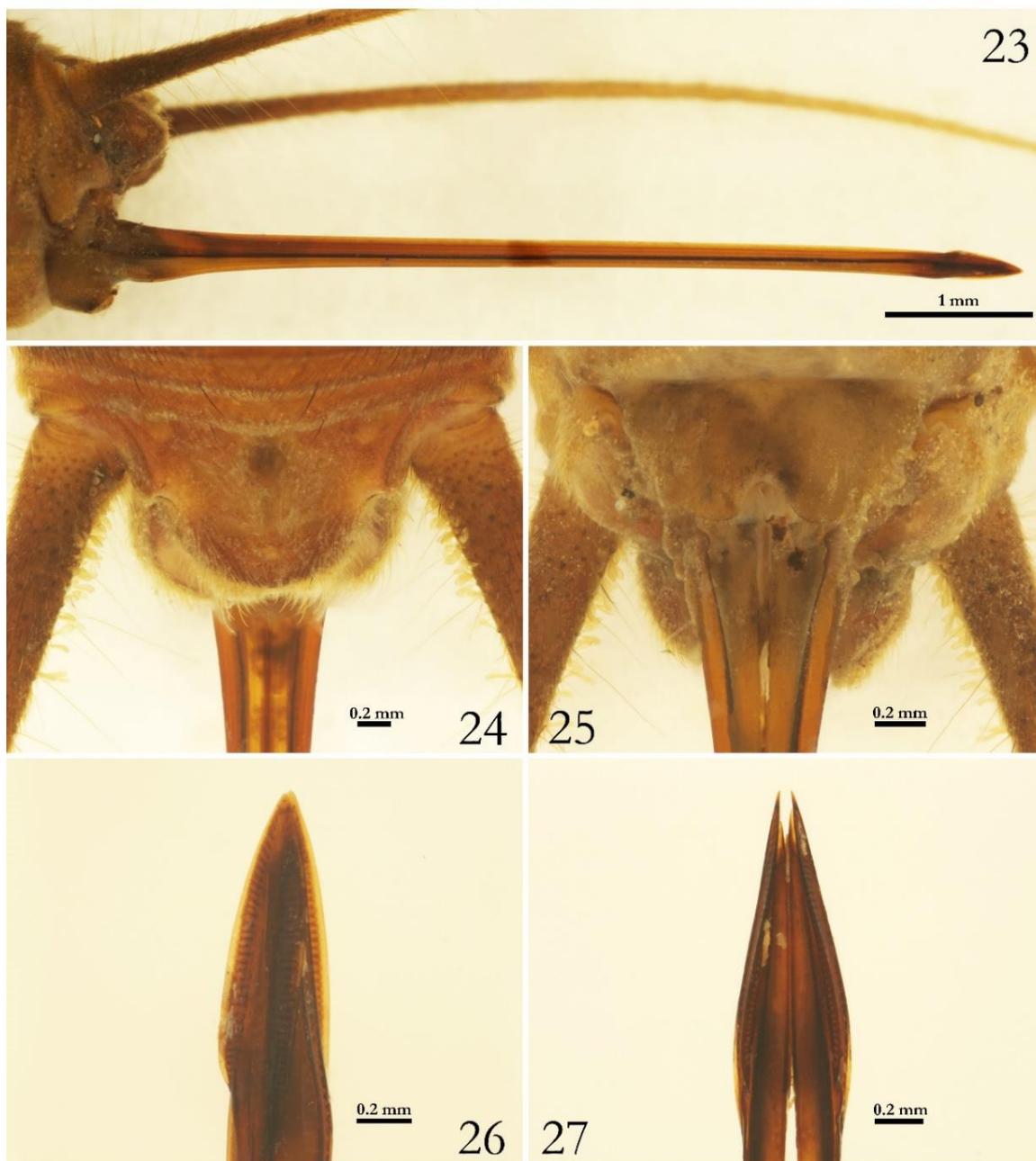
pseudepifálico (Ps.arm) e os parâmeros pseudoepifálicos (Ps.P) que são inclinados para o interior do esclerito pseudoepifálico (Ps.db); parâmero pseudoepifálico (Ps.P) com diferentes graus de esclerotização; as barras interiores do esclerito pseudoepifálico (Ps.ib) variam no grau de curvatura (ligeiramente no formato de U). **Invaginação do ectofalo:** a distância entre o par de projeções medianas do esclerito ectofálico (Ect.mp) pode ser reduzida; variação no comprimento dos apódemas do ectofálo (Ect.ap); variação na curvatura do arco ectofálico (Ect.arc); barras laterais do esclerito ectofálico (Ect.lb) variam quanto a inclinação em direção ao braço do esclerito pseudoepifálico (Ps.arm).

Tégmina direita dos Machos. Fileira estridulatória com $88,1 \pm 7,837$ dentes ($n^\circ = 10$, holótipo e parátipos); **espelho** com três (Figs. 18, 20–22) a quatro células (Figs. 17–19); célula secundária pode estar ausente (Figs. 18 e 22); penúltima veia caudal pode apresentar uma célula secundária (Figs. 17, 19 e 21) ou ramificações descontínuas que formam células secundárias (Fig. 20); **harpa** com uma veia diagonal pouco marcada pode estar presente entre as células ou ramificando-se a partir da veia principal, frequentemente na célula apical e superior (Figs. 19–22); com três (Fig. 20), quatro (Figs. 18, 21–22), cinco (Fig. 19) ou até seis (Fig. 17) veias cruzadas bem marcadas; **campo basal com** pequenas veias descontínuas na posição vertical e diagonal podem se projetar da nervura 1A e CU2 (Figs. 18, 19–20 e 22), algumas formando pequenas células ao longo da Cu2 (Figs. 18 e 22), também pode ocorrer ausência de veias (Figs. 17 e 21); veia 3A pode apresentar ramificações descontínuas (Fig. 18); **campo lateral com** veias acessórias recobrem toda porção lateral da tégmina, destas se projetam numerosas veias irregulares da parte mediana, formando um emaranhado de pequenas células entre as veias acessórias superiores e inferiores (Figs. 17–22).



Figuras 17–22. Tégmina direita de *Endecous (Endecous) 'painensis' sp. n.* em vista dorsal e lateral. 17—holótipo (ISLA 59121); 18—indivíduo examinado (ISLA 15349); 19—indivíduo examinado (ISLA 59135); 20—indivíduo examinado (ISLA 15381); 21—indivíduo examinado (ISLA 59133); 22—indivíduo examinado (ISLA 59134)

Fêmea: áptera e com um longo ovopositor (Fig. 23, 29); mesma aparência e proporção de tamanho corporal em relação aos machos ($\mu = 21,765 \pm 1,370$; $n^\circ = 3$); placa supranal castanha e pubescente, com longas cerdas rodeando o ápice da estrutura, parte basal com duas pequenas projeções (Fig. 24); placa subgenital curta e em forma de V, com poucas cerdas, apresentando uma pequena depressão no ápice (Fig. 25); ovopositor levemente alargado e no formato de espada em seu ápice ($\mu = 21,765 \pm 1,370$) (Figs. 26–27). **Genitália da fêmea** ♀ (ISLA 59126): papila copulatória curta e dilatada, com uma abertura em forma de arco na porção proximal dorsal, toda preenchida e rodeada por tecido membranoso (Fig. 7, a); ápice arredondado e pouco esclerotizado, com uma inclinação na face distal ventral (evidente em vista lateral) (Fig. 7, b); porção proximal dilatada em vista ventral, margem arredondada e membranosa (Fig. 7, c).



Figuras 23–27. *Endecous (Endecous) "painensis" sp. n.* ♀ ISLA (59131). 23—ovipositor, vista lateral; 24—placa supraanal, dorsal; 25—placa subgenital, ventral; 26 e 27, ápice do ovipositor, em vista lateral e ventral respectivamente.



Figuras 28–29. *Endecous* (*Endecous*) “*painensis*” **sp. n.** *in situ* dentro da Caverna do Brega. 28—macho adulto, 29—fêmea adulta.

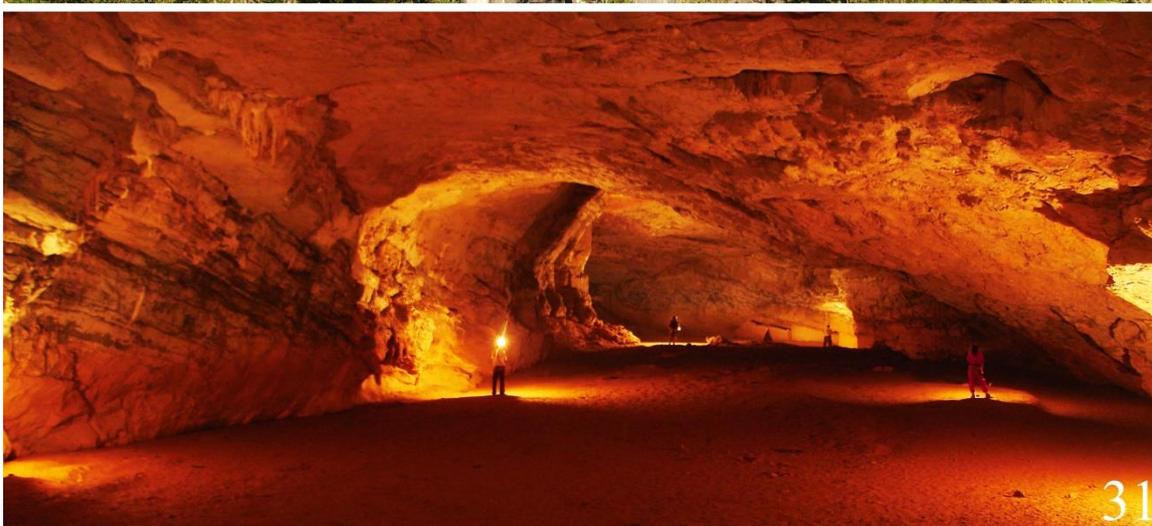
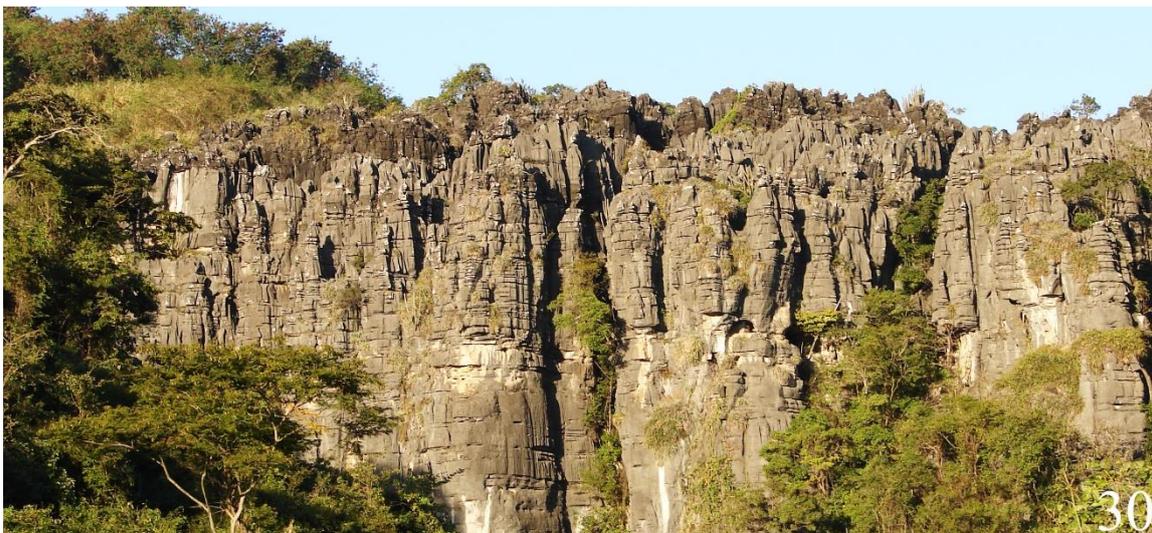
Aspectos ecológicos, habitat e história natural

Endecous “*painensis*” **sp. n.** se distribui por inúmeras cavernas inseridas no carste da província Arcos-Pains-Doresópolis (Fig. 30), e foram encontrados com mais frequência em cavernas com umidade elevada e/ou com a presença de cursos d’água, ao longo de zonas afóticas (Fig. 31). Tais organismos preferem substratos mais úmidos, o que pode indicar possível exigência de umidade para a ovoposição e sensibilidade à dessecação, como já demonstrado para espécies de grilos de cavernas da América do Norte (Lavoie et al. 2007; Yoder et al. 2002; Yoder et al. 2011). Entretanto, em função

dos ovos destes grilos serem relativamente pequenos ($\cong 3,5$ mm) (Castro-Souza, *Obs. pess.*), e das fêmeas perfurarem o substrato (*e.g.* areia) para ovoposição (Fianco et al. 2018), é praticamente impossível avistar os ovos dentro das cavernas (o que talvez possa indicar uma estratégia para antipredação destes ovos, interação observada entre *Neaphaenops tellkampfi* (Erichson 1844) e ovos de *Hadenocous subterraneus* (Scudder, 1861) em cavernas norte-americanas (veja, Studier 1996; Griffith 1991). Espécimes de *E. "painensis" sp. n.* normalmente são encontrados em regiões com algum tipo de recurso alimentar (*e.g.* guano, restos de matéria orgânica vegetal e/ou carcaças de animais), ou micro-habitats favoráveis ao abrigo quando não estão forrageando, normalmente debaixo de frestas de rocha ou na parede dos condutos da caverna.

Pelo fato de ocorrerem em elevada abundância nas cavernas, e serem encontrados em todos os estágios de desenvolvimento durante o ano, evidencia a aparente dependência das cavernas para a manutenção de muitas populações desta nova espécie. Além disso, merece menção o fato de que tais organismos servem de presas para inúmeros invertebrados associados às cavernas (especialmente aracnídeos), podendo atuar diretamente na estruturação das comunidades das cavernas onde suas populações são encontradas.

Além da presença de *Endecous "painensis" sp. n.* nas cavernas da região é possível observar, nas regiões de entrada ou zonas de penumbra (Fig. 32), a presença de outro grilo fangopsídeo, pertencente ao gênero *Eidmanacris* sp. (Fig. 33).



Figuras 30–33. 30—Aspecto geral do carste da região de Pains; 31—Conduto principal da Gruta do Brega, localidade tipo da nova espécie; 32—Região próxima à entrada da Gruta do Brega; 33—*Eidmanacris* sp., espécie que co-ocorre com *Endecous* (*Endecous*) “*painensis*” sp. n. em diversas cavernas da região.

Co-ocorrência e correlação com variáveis ambientais

A abundância de *Endecous "painensis" sp. n.* e *Eidmanacris sp.* nas 73 cavernas em que essas duas espécies co-ocorrem (Tabela 1) não apresentou correlação significativa ($p > 0,05$). A abundância de *Endecous "painensis" sp. n.* não mostrou-se relacionada à projeção horizontal das cavernas, enquanto para *Eidmanacris sp.* houve relação significativa ($p < 0,05$), embora fraca (+0,238). Já o número de entrada das cavidades e a Estabilidade Ambiental (IEA), não se relacionaram com a abundância de nenhuma das espécies ($p > 0,05$).

Assimetria flutuante (AF)

Dentre os sete traços examinados, todos apresentaram algum estado de AF. A área do olho e o comprimento da tíbia exibiram AF verdadeira para as três populações (Brega, Mastodonte e Paranoá) corroborando com a 1° e 2° premissas, $\mu = \text{zero}$ (Teste t) e distribuição normal (Shapiro-Wilk, $p^* > 0,05$) (Fig. 1(F), IV e VII). Os demais traços (comprimento do palpo I, II e III e área do tímpano) não exibiram assimetria flutuante verdadeira para todas as populações, em função da distribuição não apresentar-se normal (Fig. 1, (F): I, II, III e V, $p < 0,05$, embora a $\mu = \text{zero}$, para o teste t).

Para os traços que não corroboraram com pelo menos uma das premissas estabelecidas, pôde-se constatar, tendo como base Palmer e Strobeck (1992) que para os três palpômeros maxilares, os indivíduos da gruta Brega, para o palpo I (Fig. 1(F), I, curva em azul) exibiu elevada AF; já para os palpos II e III (Fig. 1(F), II e III, curva em azul), nota-se a presença de baixa AF. A população da gruta do Mastodonte apresentou AF verdadeira para os palpômeros I, II e III, uma vez que corroboraram com as premissas (Fig. 1(F), I, II e III, curva em vermelho). Já a população da gruta do Paranoá exibiu elevada AF para o palpo II (entretanto, $p < 0,05$), os demais palpos (I e II) exibiram AF verdadeira (Fig. 1(F), I, II e III, curva em verde). Por fim, a área do tímpano da população da gruta do Mastodonte exibiu uma baixa AF (entretanto, $p < 0,05$) (Fig. 1(F), V).

O fêmur III dos indivíduos da caverna do Brega exibiu AF combinada com AD ($\mu \neq 0$, formato normal), diferentemente dos indivíduos das cavernas Mastodonte e Paranoá, que apresentaram AF verdadeira para tal traço (Fig. 1(F), VI). Os valores médios de R e L, assimetrias, variância e desvio padrão dos sete traços podem ser observados na Tabela 3.

As comparações entre os coeficientes de assimetria de cada população de *E. (E.) "painensis" sp. n.* (Brega, Mastodonte e Paranoá) pela Análise de Variância (dados que atendessem a 1º e 2º premissa) e o teste de Kruskal Wallis ($\mu \neq 0$ pelo teste *t*, e/ou dados não normais) não demonstraram diferenças significativas entre as populações das três cavernas.

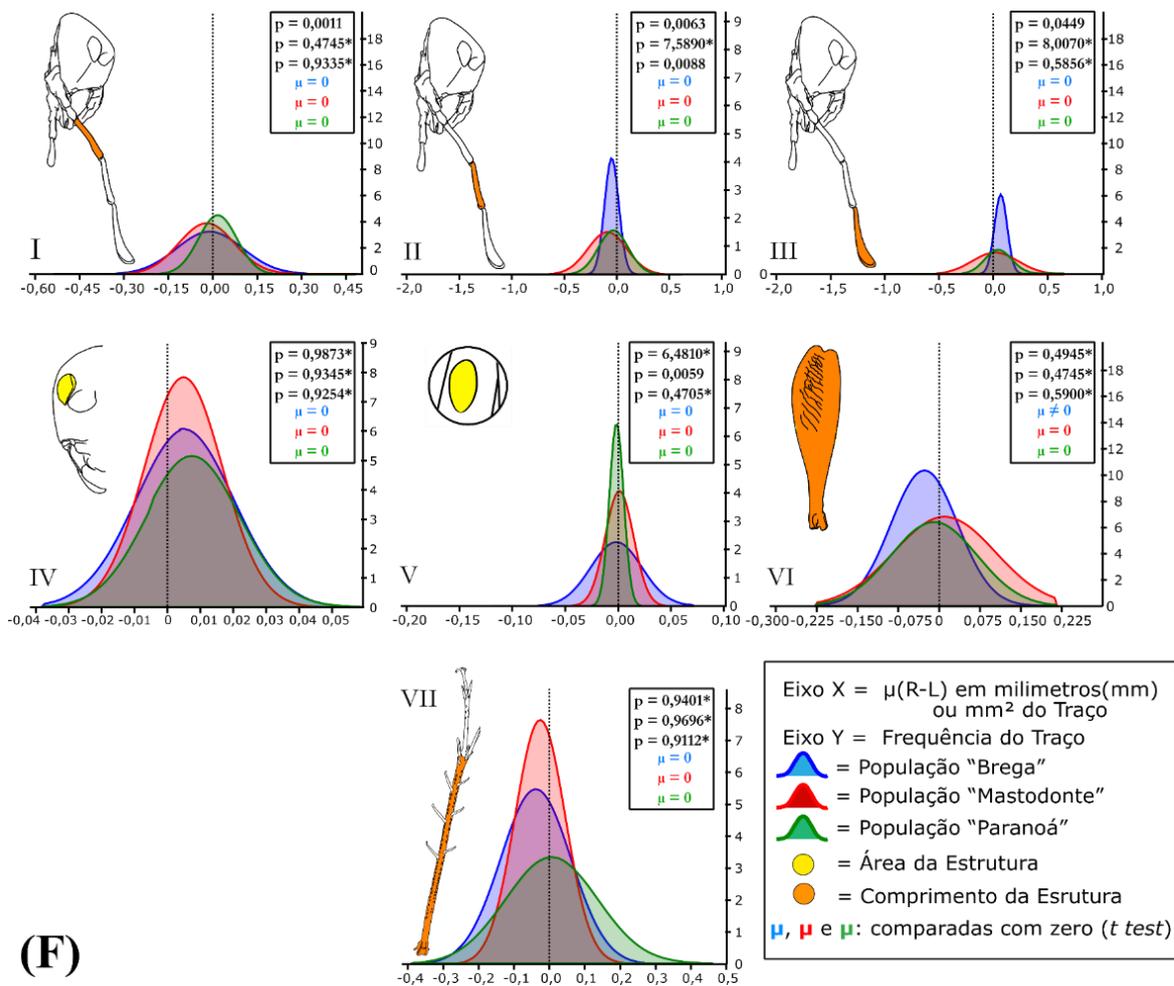


Figura 1, (F): Distribuição das médias dos traços referente a diferença de (R e L) de cada população de *Endecous (Endecous) "painensis" sp. n.* ♀♀ mensurada. Legenda: (*) — $p > 0.05^*$ representam distribuição normal, para o teste de Shapiro-Wilk; I, II e III—comprimento do primeiro, segundo e terceiro seguimentos presentes na porção apical do palpo maxilar; IV—área do olho composto; V—área do tímpano; 6—comprimento do fêmur III e 7—comprimento da tíbia III.

Discussão

Taxonomia

A morfologia do complexo fálico da nova espécie apresenta um pseudoepífalo e endófalo ligeiramente reduzidos, padrão bastante distinto da morfologia da genitália tipicamente observada em espécies do subgênero *Notendecous* (Gorochov 2014; Castro-

Souza et. al. 2017). Já com relação ao subgênero *Pedroecous*, que tem como aspecto geral um complexo fálico mais atarracado, e a projeção dorsal do pseudoepífalo (Ps.db) se curva para o interior do esclerito, similar ao formato de um gancho, o Ps. db. de *E. "painensis" sp. n.* se mostra bastante distinto, e apresenta um epifalo ligeiramente alongado (segundo, Gorochov 2014). Desta forma, *E. "painensis" sp. n.* pode ser alocada dentro subgênero *Endecous* (Gorochov 2014).

A nova espécie apresenta um pseudoepífalo alongado verticalmente, menor que o apresentado por *E. betariensis* e similar ao encontrado em *E. cavernicolus*, contudo, é menos desenvolvido que nesta última espécie. Além disso, se difere bastante de *E. aguassay*, *E. peruassuensis*, *E. itatibensis*, *E. alejomesai* e *E. ubajarensis*, uma vez que tais espécies possuem um Ps.db. curto, ou normalmente dobrado e projetado para o interior do esclerito. Já em *E. "painensis" sp. n.* o Ps.db é delgado e pouco curvado para interior do esclerito quando comparado com tais espécies, diferentemente do observado para *E. cavernicolus*, que apresenta inclinação acentuada e alongamento nestas projeções (ambas se diferindo de *E. betariensis*, que possui Ps.db. altamente desenvolvido e alargado). A invaginação do ectofalo desta nova espécie é bastante similar ao observado em *E. cavernicolus*, principalmente o arco e os apódemas do ectofalo que são bem desenvolvidas. Além disso, o parâmero do pseudoepífalo dessa nova espécie é totalmente fusionado (Ps. P1 + Ps. P2 = Ps.P), similar ao que ocorre em *E. chape* e *E. naipi*. No entanto, *E. "painensis"* não apresenta uma esfera membranosa ligada ao Ps. db (autapomorfia exclusiva de *E. naipi*) e também não possui um Ps. db delgado e dilatado como em *E. naipi*, o que permite uma fácil distinção entre estas duas espécies.

O tégmen direito também apresenta quatro regiões da asa bem definidas como nas demais espécies do gênero (exceto em *E. apterus*) de acordo com as células pré-definidas por Bennet-Clark (2003). Entretanto, ainda é difícil estipular números precisos de nervuras presentes nessas regiões para cada espécie de *Endecous* conhecida, uma vez que a variação intraespecífica da asa quase nunca foi abordada nas descrições. Contudo, já foi observado que a forma do espelho se mostra diferente entre os subgêneros de *Endecous* (Gorochov 2014), e inclusive dentro do mesmo subgênero, como é o caso de *Notendecous* (Castro-Souza et al. 2017). Deste modo, como ainda é problemático o uso destes caracteres como diagnósticos para espécies do gênero *Endecous*, optou-se por sua não utilização na diagnose.

A papila copulatória desta nova espécie também apresenta pequeno tamanho, sendo achatada lateralmente e exibindo uma dilatação proximal, como é evidente nas papilas conhecidas para outras espécies do gênero (Mello e Pellegatti-Franco 1998; Mews e Sperber 2008; Souza-Dias 2017). Tal estrutura também apresenta similaridade com a observada em *E. cavernicolus*, que possui uma papila um pouco mais alongada dorsalmente comparada a essa nova espécie. Além disso, *E. betariensis* apresenta a papila relativamente similar, contudo sua constrição lateral forma uma estrutura linear, não sinuosa, como é evidente em *E. cavernicolus* e *E. "painensis" sp. n.*

Co-ocorrência de grilos em cavernas

A literatura apresenta poucos registros de simpatria de espécies do gênero *Endecous* com outros grilos em cavernas, embora observações em campo sejam relativamente comuns (R.L. Ferreira, *Obs. pess.*). Trajano e Gnaspini (1990) relataram pela primeira vez a co-ocorrência de *Endecous* e *Eidmanacris* em cavernas do Vale do Ribeira (SP), São Domingos e Brasília (GO/DF), e nas províncias espeleológicas Areníticas da Serra Geral (SP). Os autores apontaram maior eficiência na colonização de cavernas por *Endecous*, quando comparado com os *Eidmanacris* que podem ser observados preferencialmente nas regiões de entradas das cavernas. Além disso, sob a ausência de *Endecous*, ou seja, sem a provável competição entre os dois gêneros, os *Eidmanacris* seriam capazes de estabelecer populações autossuficientes (troglófilas), sendo tal fenômeno destacado para a região de Intervalles e Espírito Santo (Trajano e Gnaspini-Netto 1990).

Posteriormente, Gnaspini e Trajano (1994) reconsideraram os grilos do gênero *Eidmanacris* do Vale do Ribeira como pertencentes ao gênero *Strinatia* (F.A.G. Mello, *pers. comm.*), e também destacaram sua presença em zonas de entradas. Além disso, de acordo com F.A.G. Mello (retirado de Gnaspini e Trajano 1994), o fato de espécies de *Endecous* e *Strinatia* possuírem poucos omatídeos em comparação a outros grilos que vivem na mesma área, sugere que estes gêneros possuam comportamento noturno especializado. Tal condição certamente representaria uma importante pré-adaptação para o modo de vida subterrâneo, corroborando com a condição de ausência permanente de luz destes ambientes (Culver e Pipan 2009).

Pellegatti-Franco (1997), investigou, em laboratório, a história natural de *Endecous itatibensis* e *Strinatia brevipennis* coletados em cavernas no Vale do Ribeira (SP), verificando que *S. brevipennis* não sobrevive quando em contato direto com *E.*

itatibensis. Tal estudo demonstrou a existência de exclusão competitiva entre essas duas espécies, pelo menos quando criadas em um ambiente confinado. Recentemente, Paixão e colaboradores (2017) estudaram o padrão de distribuição espacial de *Endecous aguassay* e *Eidmanacris dissimilis* que coabitavam uma cavidade ferrífera artificial. Ao longo de um monitoramento de 1 ano e 9 meses, tais autores observaram maior segregação de indivíduos destas duas espécies na estação chuvosa, onde os *Endecous* permaneceram em regiões profundas enquanto os *Eidmanacris* habitaram as regiões de entrada da cavidade. Na estação de seca, aparentemente os *Eidmanacris* tendem a adentrar mais para o interior da cavidade, podendo sobrepor suas distribuições com os *Endecous*.

A inexistência de correlação entre as abundâncias de *E. "painensis" sp. n.* e *Eidmanacris* sp. nas cavernas abordadas neste estudo sugerem que não existe uma exclusão direta entre estas espécies, isto é, a ocorrência de uma delas em uma dada caverna não exclui a ocorrência da outra. Tal "padrão" diferiu do observado em laboratório para a co-ocorrência de *E. itatibensis* e *S. brevipennis*, e em cavernas para a co-ocorrência de *Endecous* e *Eidmanacris* (Trajano e Ginaspini 1990), onde tais autores alertam para o fator da exclusão competitiva em um mesmo espaço de distribuição para essas espécies de falangopsídeos.

A co-ocorrência das duas espécies observadas neste estudo pode ser explicada pela segregação espacial que estas espécies apresentam dentro das cavernas (Paixão et al. 2017). As populações de *Endecous* possuem preferência por microhabitats presentes em regiões mais profundas das cavidades, diferentemente das populações de *Eidmanacris* que se distribuem preferencialmente em regiões próximas às entradas. Além disso, co-ocorrências de grilos cavernícolas já foram anteriormente observadas, entre *Endecous* sp. e *Eidmanacris*, e *Endecous* sp. e *Srinatia* sp. (Trajano e Ginaspini, 1990; Ginaspini e Trajano, 1994; Pellegatti-Franco, 1997).

Estudos populacionais com grilos de cavernas em regiões temperadas, demonstraram uma segregação espacial mediada pela resistência à dessecação (veja Lavoie et al. 2007 para uma revisão). Por exemplo, a espécie *Ceuthophilus stygius* (Scudder, 1861), é preferencialmente encontrada em regiões de entrada, sendo mais resistentes à dessecação e provavelmente possuindo sítios de ovoposição no meio epígeo. Já a espécie *Hadenoecus subterraneus* (Scudder, 1861), habita preferencialmente regiões mais profundas, conseguindo se reproduzir dentro das cavernas, embora necessitem forragear no meio epígeo (Lavoie et al. 2007)

Embora não existam dados de dinâmica populacional ou observações do comportamento das duas espécies deste estudo por um longo prazo, a segregação espacial observada pode estar relacionada a um aspecto morfológico distinto encontrado nestas espécies, visto que os *Endecous* não apresentam ocelos (de acordo com as descrições morfológicas disponíveis na literatura), diferentemente dos *Eidmanacris* que apresentam três ocelos (De Campos et al. 2017), o que sugere maior dependência de luz para os *Eidmanacris* em processos de orientação.

A projeção horizontal das cavernas, Estabilidade Ambiental (de acordo com o índice) e o número de entradas, não influenciam diretamente a abundância das populações de *Endecous*, ou seja, tanto cavernas grandes e pequenas, com uma ou várias entradas, podem permitir o adensamento destas espécies. Entretanto os *Endecous* preferem regiões mais profundas, a partir de um tamanho mínimo, que ainda é desconhecido, mas provavelmente seja uma dimensão que permita a existência de uma zona afótica e maior estabilidade ambiental), resultados corroborados previamente por Paixão et al (2017). Desta forma, passa a não fazer diferença o tamanho total da caverna, isto é, a caverna pode ter 100 metros ou 1km, pois ambas as projeções já possuem microhabitats adequados para as espécies de grilos, o que também permite evitar a sobreposição espacial (e.g. *Eidmanacris* e *Strinatia*). Deste modo, a condição mais importante, se torna a existência de zonas e micro-habitats que essas espécies possam utilizar dentro destas cavernas, como por exemplo, regiões com disponibilidade de recursos, que embora não tenha sido mensurada neste estudo, não possuem necessariamente uma relação direta com o tamanho da caverna.

Vale destacar, assim como discutido por Paixão et al (2017), que diferentes fatores, como variações sazonais, disponibilidade de recursos, comportamento reprodutivo e grau de adaptabilidade ao ambiente cavernícola podem ter influência sob a distribuição, e neste caso, sob a abundância destes grilos nas cavernas. Desta forma, são necessários novos estudos para compreender quais fatores, e como eles participam na estruturação das populações de grilos em cavernas neotropicais.

Assimetria Flutuante em grilos

Os grilos do gênero *Endecous* apresentam estratégias frequentemente generalistas, de acordo com o que é observado para insetos que colonizam as cavernas (Ortuño 2011). Tais organismos podem ser considerados onívoros/detrítívoros/saprófagos obtendo energia de um amplo espectro de recursos,

como matéria orgânica vegetal, carcaças de animais, fungos, guano (Ferreira e Martins 1999; Castro Souza et al. 2017; *obs. pess.*), e mesmo co-específicos (Pellegatti-Franco 1997). Desta forma, a dieta destes organismos provavelmente não limita sua ocorrência mesmo em ambientes considerados oligotróficos como as cavernas, fato suportado pela colonização de diversos Ensíferas em cavernas (preferencialmente onívoros), em contraste com os Caelifera que são herbívoros e não encontrados em cavernas (Deharveng e Bedos 2018). Além disso, estudos conduzidos em laboratório mostram que *Endecous itatibensis* e *Endecous chape* possui elevado esforço reprodutivo de ovoposição (Pellegatti-Franco 1997; Fianco et al. 2018, respectivamente), e nota-se em inventários faunísticos subterrâneos (Ferreira 2004; Zampaulo 2010) que as populações de *Endecous* normalmente são elevadas, e com a presença de diversos estágios de vida co-ocorrendo (ninfas, imagos e adultos). Apesar da história natural destes grilos ter sido pouco investigada, estima-se que ninfas de *Endecous itatibensis* criadas em laboratório alcançaram a fase adulta em aproximadamente cinco meses (Pellegatti-Franco 1997).

As quatro estratégias supracitadas podem ser um forte indicativo para a categorização de tais organismos como *r* estrategistas (Parry 1981; Ortuño 2011), embora estudos com a densidade populacional destes grilos ainda sejam escassos na literatura (Paixão et al. 2017). Consequentemente, mesmo com uma adversidade no ambiente ou estresse ambiental (aqui testado como efeito da mineração), o modo de vida generalista pode “atenuar” o efeito de agentes estressores, o que poderia explicar uma baixa ocorrência de AF na população da gruta Paranoá bem como a ausência de diferenças significativas entre as assimetrias observadas nos organismos desta caverna em comparação às demais cavernas avaliadas.

As AF exibidas pelas três populações reforçam o fato de que espécies generalistas tendem a possuir melhor desempenho diante de impactos como a perda de habitat e fragmentação, quando comparadas a espécies especialistas (Büchi, L e Vuilleumier 2014). Considerando o estado de oligotrofia presente em ambientes subterrâneos (Moldovan et al. 2018), que normalmente são suspensos por eventos estocásticos de entrada de recurso no sistema subterrâneo, uma dieta generalista confere vantagem frente a tal condição. Isso se deve ao comportamento oportunista destas espécies, que lhes permite utilizar qualquer alimento para manterem suas populações, mesmo diante de uma possível redução do aporte energético dentro da caverna, em função da presença de mineração.

A presença de assimetria flutuante verdadeira para a grande maioria dos caracteres nas populações, também deixa evidente a predominância deste tipo de assimetria nos traços bilaterais analisados. Além disso, a possível presença de assimetria direcional e/ou antissimetria nos traços que não apresentaram assimetria flutuante verdadeira podem ter gerado ruídos, que mascaram as alterações no desenvolvimento das estruturas bilaterais (Palmer and Stroobek 1994; Palmer 1996; Palmer 2004). Logo, pelo fato dos traços: área do olho, comprimento do fêmur e da tíbia posteriores responderem com AF verdadeira para todas as populações (exceto comprimento do fêmur da população Brega), e também pelo histórico dos traços, fêmur e tíbia posterior terem apresentado resultados significativos em outros estudos (Thomas et al. 1998; Hunt and Allen 1998, respectivamente), sugere-se principalmente o uso destes três traços em estudos futuros com AF para grilos (Grylloidea).

Conclusão

Nosso estudo reforça a grande capacidade de colonização de cavernas pelo gênero *Endecous* e destaca que a preferência por micro-habitats distintos e estratégias generalistas observada nestes grilos pode ser a chave para explicar a colonização e segregação com outras espécies no ambiente subterrâneo (e.g. *Eidmanacris* e *Strinatia*). Além disso, o modo de vida generalista pode explicar um baixo ruído de desenvolvimento (AF) em um ambiente que nos pareça estressante. Deste modo, vale ressaltar que tal estudo comparou apenas uma caverna sob determinado estresse, sendo extremamente importante que pesquisas futuras utilizando ortópteros como modelo sejam realizadas, elucidando assim novos *insights* e padrões de como estresses ambientais podem alterar o desenvolvimento de populações de grilos, e suas interações com habitats subterrâneos.

Referências

- Allegrucci, G., Trucchi, E., & Sbordoni, V. (2011) Tempo and mode of species diversification in *Dolichopoda* cave crickets (Orthoptera, Rhabdophoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60(1), 108–121. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.04.002>
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes, G., Leonardo, J. & Sparovek, G. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22 (6), 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

- Bhattacharya, M., Isvaran, K. & Balakrishnan, R. (2017) A statistical approach to understanding reproductive isolation in two sympatric species of tree crickets. *Journal of Experimental Biology*, 220, 1222–1232. <https://doi.org/10.1242/jeb.146852>
- Bailey, V. (1928) *Animal life of the Carlsbad cavern. Monographs of the American Society of Mammalogists*, no. 3, Williams and Wilkins Company, Baltimore, 195 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.5699>
- Beasley-Hall, P. G., Tierney, S. M., Weinstein, P., & Austin, A. D. (2018). A revised phylogeny of *Macropathine* cave crickets (Orthoptera: Rhabdophoridae) uncovers a paraphyletic Australian fauna. *Molecular phylogenetics and evolution*, 126, 153–161. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.04.024>
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2007) *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas 4ª Ed.* Artmed. 592 pp.
- Bennet-Clark, H.C. (2003) Wing resonances in the Australian field cricket *Teleogryllus oceanicus*. *Journal of Experimental Biology*, 206 (9), 1479–1496. <https://doi.org/10.1242/jeb.00281>
- Bento, D. de M., Ferreira, R.L., Prous, X., Souza-Silva, M. & Bellini, B.C. & Vasconcellos, A. (2016) Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil. *Journal of Cave and Karst Studies*, 78 (2), 61–71. <https://doi.org/10.4311/2015LSC0111>
- Büchi, L. & Vuilleumier, S. (2014) Coexistence of specialist and generalist species is shaped by dispersal and environmental factors. *The American Naturalist*, 183(5): 612–624. <https://doi.org/10.1086/675756>
- Campbell G.D. (1976) Activity rhythm of the cave cricket, *Ceuthophilus conicaudus* Hubbell. *The American Midland Naturalist*, 96 (2), 350–366. <https://doi.org/10.2307/2424075>
- Castro-Souza, R.A., Zefa, E. & Ferreira, R. L. (2017) Two new species of cave crickets *Endecous* (*Notoendecous*) Gorochov, 2014 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) from northeastern Brazil. *Zootaxa*, 4318 (3), 474–498. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4318.3.3>
- Caplan, E. B. (1966). Differential feeding and niche relationships among Orthoptera. *Ecology*, 47 (6), 1074–1076. <https://doi.org/10.2307/1935662>
- Cecav, (2018) Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas / Instituto Chico Mendes de Biodiversidade e Conservação (CECAV/ICMBIO). Base de Dados Geoespacializados das Cavernas do Brasil, situação de 03/xii/2018. Available from: <http://www.icmbio.gov.br/cecav/downloads/mapas.html> (accessed 05 February 2018)
- Cecav, (2019) Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas / Instituto Chico Mendes de Biodiversidade e Conservação (CECAV/ICMBIO). Pesquisa Cavidade Natural Subterrânea. Available from:

- http://www.icmbio.gov.br/cecav/index.php?option=com_icmbio_canie&controller=pesquisa&itemPesq=true (accessed 13 February 2019)
- Christiansen K. (1962) Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca*, 2: 76–78.
- Christman, M.C., Doctor, D.H., Niemiller, M.L., Weary, D.J., Young, J.A., Zigler, K.S. & Culver, D.C. (2016) Predicting the occurrence of cave-inhabiting fauna based on features of the earth surface environment. *PLoS one*, 11 (8), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160408>
- Cigliano, M.M., Braun, H., Eades, D.C. & Otte, D. (2019) Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0.. Available from: <http://Orthoptera.SpeciesFile.org> (accessed 20 July 2018).
- Culver, D.C. & White, W.B. (2005) *Encyclopedia of caves*. Elsevier. Amsterdam, 661 pp.
- Culver, D.C. & Pipan, T. (2009) *The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats*. Oxford University Press, UK, 273 pp. <https://doi.org/10.3986/ac.v38i2-3.168>
- De Campos, L.D., Souza-Dias, P.G., & Nihei, S.S. (2017) Taxonomic review of *Eidmanacris* Chopard, 1956 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). *Zootaxa*, 4321 (1), 1–93. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4321.1.1>
- Deharveng L., & Bedos A. (2018) Diversity of Terrestrial Invertebrates in Subterranean Habitats. In: Moldovan, O. T., Kováč, L. & Halse, S. (Ed.), *Cave Ecology*. Vol. 235. Springer, Cham, pp. 107-172. https://doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8_7
- De Jesus, F.M. (2015). Nicho trófico de grilos de Serrapilheira Florestal: uma análise utilizando isótopos estáveis de carbono e nitrogênio (Doctoral thesis, Universidade Federal de Viçosa 87 pp). <http://www.locus.ufv.br/handle/123456789/7390>
- Desutter, L. (1990) Etude phylogénétique, biogéographique et écologique des Gryllidea Neotropicaux (Insectes, Orthoptères) (Doctoral thesis, Université de Paris-Sud Centre d'Orsay, 347 pp).
- Desutter, L. (1987) Structure et évolution du complexe phallique des Gryllidea (Orthoptera) et classification des genres Néotropicaux de Grylloidea, Première Partie. *Annales de la Société Entomologique de France*, 23 (3), 213–239.
- Desutter, L. (1988) Structure et évolution du complexe phallique des Gryllidea (Orthoptera) et classification des genres Néotropicaux de Grylloidea. *Annales de la Société Entomologique de France*, 24, 343–373.
- Desutter-Grandcolas, L. (1998) II – faune souterraine II., 4 – Insecta, 56 – Orthoptera, B – Grylloidea. In: Juberthie, C. & Decu, V. (Eds.), *Encyclopaedia Biospeologica*, v. Tome II. Moulis (France): Société de Biospéologie, pp. 989–1001.
- 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>

- Fagan, W.F., Lutscher, F. & Schneider, K. (2007) Population and community consequences of spatial subsidies derived from central-place foraging. *The American Naturalist*, 170 (6), 902–915. <https://doi.org/10.2307/4541163>
- Ferreira, R.L. (2004) A medida da complexidade ecológica e suas aplicações na conservação e manejo de ecossistemas subterrâneos (Doctoral thesis, Universidade Federal de Minas Gerais, 158 pp).
- Ferreira, R.L. & Martins, R.P. (1999) Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves. *Tropical Zoology*, 12: 231–252.
- Ferreira R.L., Oliveira M.P.A. & Souza-Silva M. (2018) Subterranean Biodiversity in Ferruginous Landscapes. In: Moldovan, O. T., Kováč, L. & Halse, S. (Ed.), Cave Ecology. Vol. 235. Springer, Cham, pp. 435-447. https://doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8_21
- Fianco, M., Souza-Dias P.G.B., Farias-Martins, F., Magro, S., Prasniewski, V.M., Ricci, J., Zefa, E. & Szinwelski, N. (2018) Ethology of the cricket *Endecous (Endecous) chape Souza-Dias & de Mello*, 2017 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) I: Agonistic and reproductive behavior. *Journal of Orthoptera Research*, 27 (2), 193–201. <https://doi.org/10.3897/jor.27.29687>
- Free, Q. A. (2019) Open Source Geographic Information System. Available on: <https://www.qgis.org/en/site/>
- Graham, J.H., Raz, S., Hel-Or, H. & Nevo, E. (2010) Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications. *Symmetry*, 2 (2), 466–540. <https://doi.org/10.3390/sym2020466>
- Griffith, D.M. (1991) The effects of substrate moisture on survival of cave beetles (*Neaphaenops tellkampfi*) and cave cricket eggs (*Hadenocerus subterraneus*) in a sandy deep cave site. *Bulletin of the National Speleological Society*, 53(2): 98–103.
- Gnaspini, P., & Trajano, E. (1994) Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. *Revista brasileira de Entomologia*, 38 (3/4), 549–584.
- Gorochoy, 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.
- Hedwig, B. (2006) Pulses, patterns and paths: neurobiology of acoustic behaviour in crickets. *Journal of Comparative Physiology A*, 192 (7), 677–689. <https://doi.org/10.1007/s00359-006-0115-8>
- Hirtenlehner, S., Küng, S., Kainz, F. & Römer, H. (2013) Asymmetry in the song of crickets: preferences of females and proximate mechanism of discrimination. *Journal of Experimental Biology*, 216 (11), 2046–2054. <https://doi.org/10.1242/jeb.083774>
- Huber, F., Moore, T.E. & Loher, W. (1989) *Cricket behavior and neurobiology 1st Edition*. Cornell University Press, 536 pp.

- Hunt, J. & Allen, G.R. (1998) Fluctuating asymmetry, call structure and the risk of attack from phonotactic parasitoids in the bushcricket *Sciarasaga quadrata* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Oecologia*, 116 (3), 356–364. <https://doi.org/10.1007/s004420050598>
- Inkscape Team, (2004-2019) Inkscape: A vector drawing tool. Available from: <http://www.inkscape.org> (accessed 12 February 2019).
- Johnson, W., Gangestad, S.W., Segal, N.L., Bouchard, T.J., Jr. (2008) Heritability of fluctuating asymmetry in a human twin sample: the effect of trait aggregation. *American Journal of Human Biology*, 20(6): 651–658. <https://doi.org/10.1002/ajhb.20788>
- Jung, Y., Baek, M., Lee, S. & Jablonski, P.G. (2018) Microhabitat segregation among three co-existing species of grasshoppers on a rural meadow near Seoul, South Korea. *Journal of Orthoptera Research*, 27 (2), 173–175. <https://doi.org/10.3897/jor.27.28402>
- Katsnelson, A. (2016) Science and Culture: Fossilized cricket song brought to life in a work of art. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113 (35), 9661–9662. <https://doi.org/10.1073/pnas.1612144113>
- Lavoie, K., Helf K.L. & Poulson T.L. (2007) The biology and ecology of North American cave crickets. *Journal of Cave and Karst Studies*, 69 (1), 114–134.
- Leamy, L.J. & Klingenberg, C.P. (2005) The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 1–21. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152640>
- Lens, L.U.C., Van Dongen, S., Kark, S. & Matthysen, E. (2002) Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies? *Biological reviews*, 77 (1), 27–38. <https://doi.org/10.1017/s1464793101005796>
- Liebermann, J. (1965–1966) El genero *Endecous* Saussure, 1878, de la Region Neotropica con la Descripcion de Una Nueva Especie Argentina de Habitat Cavernicola (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina*, 27, 33–43.
- 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: Phalangopsinae: Luzarinae). *Journal of Orthoptera Research*, 7, 185–188. <https://doi.org/10.2307/3503517>
- Mesa, A. & Garcia-Novo, P. (1997) *Endecous onthophagus*: A New Combination, Phallic Sclerites and Karyology of the Species (Orthoptera: Grylloidea). *Journal of Orthoptera Research*, 6, 117–120. <https://doi.org/10.2307/3503544>
- Mews, C.M. & Sperber, C.F. (2008) A new species of *Endecous* Saussure, 1878 and redescription of *Endecous cavernicolus* CostaLima, 1940 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 43 (2), 159–167. <https://doi.org/10.1080/01650520701492389>

- Moldovan, O. T., Kováč, L. & Halse, S. (2018) Cave Ecology. Springer, Cham, 536pp.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8>
- McClenaghan, B., Gibson, J.F., Shokralla, S. & Hajibabaei, M. (2015) Discrimination of grasshopper (Orthoptera: Acrididae) diet and niche overlap using next-generation sequencing of gut contents. *Ecology and evolution*, 5 (15), 3046–3055. <https://doi.org/10.1002/ece3.1585>
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Northup, D.E. (1988) Community structure of the arthropods of Carlsbad Cavern emphasizing Rhabdiphoridae of the genus *Ceuthophilus* (Doctoral dissertation, University of New Mexico 53 pp).
- Novises, I. & Nuñez, O.M. (2014) Species richness and abundance of cave-dwelling crickets on Siargao Island, Surigao Del Norte, Philippines. *Extreme Life, Biospeology and Astrobiology*, 6 (1), 10–21.
- Oliveira, G.L.D. (2014) Processos ecológicos e evolutivos na comunicação acústica entre grilos: partição de nicho acústico e seleção de sítios de chamado (Master dissertation, Universidade Federal de Viçosa, 55 pp). <http://locus.ufv.br/handle/123456789/3230>
- Ortuño, V. (2011) Diversidad de los insectos, y sus afines, en las cuevas: una visión ecológica para la conservación., *In:* (Ed.), La Ciencia del Arte III. Ciencias experimentales y conservación del patrimonio. Subdirección General de Publicaciones, Información y Documentación. Ministerio de Cultura., pp.175–187.
- Paixão, E.A., Ferreira, R.L. & Paixão, C.A. (2017) Spatial distribution and seasonal behavior of *Endecous aguassay* and *Eidmanacris lencionii* (Orthoptera: Grylloidea, Phalangopsidae) in an artificial iron ore cave. *Speleobiology Notes*, 9, 23–33. <http://dx.doi.org/10.5563/spbn.v9i0.85>
- Palmer, A. R., & Strobeck, C. (1986) Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual review of Ecology and Systematics*, 17 (1), 391–421. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.17.1.391>
- Palmer, A.R. & Strobeck, C. (1992) Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zoologica Fennica*, 191, 57–72.
- Palmer, A.R. (1996). Waltzing with asymmetry. *BioScience*, 46 (7), 518–532. <https://doi.org/10.2307/1312930>
- Palmer, A.R. (2004) Symmetry breaking and the evolution of development. *Science*, 306 (5697), 828–833. <https://doi.org/10.1126/science.1103707>
- Parry, G.D. (1981) The meanings of r-and K-selection. *Oecologia*, 48 (2), 260–264. <https://doi.org/10.1007/bf00347974>

- Pellegatti-Franco, F. (1997) Estudo da história natural do grilo cavernícola *Strinatia brevipennis* (Ensifera: Phalangopsidae) em laboratório (Doctoral thesis, Universidade de São Paulo, 73 pp). <https://doi.org/10.11606/d.41.1998.tde-02022006-155601>
- Pellegrini, T., Sales, L.P., Aguiar, P. & Ferreira, R. L. (2016) Linking spatial scale dependence of land-use descriptors and invertebrate cave community composition. *Subterranean Biology*, 18, 17–38. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.18.8335>
- Pinto-da-Rocha, R. (1995) Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 39 (6), 61–173.
- Ride, W.D.J.L. (1999) International code of zoological nomenclature. International Trust for Zoological Nomenclature. <http://www.iczn.org/iczn/index.jsp>
- Sanseverino, A.M. & Messimian, J.L. (2008) Assimetria flutuante em organismos aquáticos e sua aplicação para avaliação de impactos ambientais. *Oecologia Brasiliensis*, 12 (3), 382–405. <https://doi.org/10.4257/oeco.2008.1203.03>
- Saussure, H. (1877–1878) Mélanges Orthoptérologiques. *Mémoires de la Société de Physique et D' Histoire Naturelle de Geneve*, VIme fascicule, Tome XXV, Seconde Partie, 1–705.
- Schmidt, A.K., Römer, H. & Riede, K. (2012) Spectral niche segregation and community organization in a tropical cricket assemblage. *Behavioral Ecology*, 24 (2), 470–480. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars187>
- Simmons, L.W. (1995) Correlates of male quality in the field cricket, *Gryllus campestris* L.: age, size, and symmetry determine pairing success in field populations. *Behavioral Ecology*, 6 (4), 376–381. <https://doi.org/10.1093/beheco/6.4.376>
- Simmons, L.W. & Ritchie, M.G. (1996) Symmetry in the songs of crickets. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263 (1375), 1305–1311. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0191>
- Sket B. (2008) Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? *Journal of Natural History*, 42 (21-22), 1549–1563. <https://doi.org/10.1080/00222930801995762>
- Soberón J. & Nakamura M. (2009) Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Science*, 106: 19644–19650. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- Song H. (2018) Biodiversity of Orthoptera. In: Foottit, R. G., and P. H. Adler. (Ed.), *Insect biodiversity: science and society, Vol. II*. John Wiley and Song Ltd. pp. 245–279 <https://doi.org/10.1002/9781118945582.ch10>
- 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. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3784.2.2>
- Souza-Dias, P.G.B., Szinwelski, N., Fianco M., De Oliveira, E.C., Mello, F.A.G. & Zefa, E. (2017) New species of *Endecous* (Grylloidea, Phalangopsidae, Luzarinae) from the Iguaçú

- National Park (Brazil), including bioacoustics, cytogenetic and distribution data. *Zootaxa*, 4237 (3), 454–470. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4237.3.2>
- Statsoft, I.N.C. (2004) STATISTICA für Windows. Software System für Datenanalyse. Version 6.
- Studier, E.H., Lavoie, K.H., Wares, II., W.D. & Linn, J.A.M. (1986) Bioenergetics of the cave cricket, *Hadenoecus subterraneus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 84(3): 431–436. [http://dx.doi.org/10.1016/0300-9629\(86\)90342-7](http://dx.doi.org/10.1016/0300-9629(86)90342-7)
- Studier, E. H. & Lavoie, K. H. (1989) Biology of cave crickets, *Hadenoecus subterraneus*, and camel crickets, *Ceuthophilus stygius* (Insecta: Orthoptera): Metabolism and water economies related to size and temperature. *Comparative Biochemistry & Physiology*, 95(I): 157–161. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(90\)90025-N](https://doi.org/10.1016/0300-9629(90)90025-N)
- Studier, E. H. (1996) Composition of bodies of cave crickets (*Hadenoecus subterraneus*), their eggs, and their egg predator, *Neapphaenops tellkampfi*. *American Midland Naturalist*, 136: 101–109. <https://doi.org/10.2307/2426635>
- Taylor, S. J. (2003) America, North: biospeleology. In: J. Gunn, (Ed.) *Encyclopedia of caves and karst Science 1st edition*. Routledge, Fitzroy Dearborn, New York. pp. 45–49. <https://doi.org/10.4324/9780203483855>
- Taylor, S.J., Krejca, J.K. & Denight, M.L. (2005) Foraging range and habitat use of *Ceuthophilus secretus* (Orthoptera: Rhaphidophoridae), a key troglodite in central Texas cave communities. *American Midland Naturalist*, 154 (1), 97–114. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2005\)154\[0097:frahuo\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2005)154[0097:frahuo]2.0.co;2)
- Taylor, S.J., Weckstein, J.D., Takiya, D.M., Krejca, J.K., Murdoch, J.D., Veni, G., Johnson K.P. & Reddell, J.R. (2007) Phylogeography of cave crickets (*Ceuthophilus* spp.) in central Texas: A keystone taxon for the conservation and management of federally listed endangered cave arthropods. *Illinois Natural History Survey*. 45pp.
- Trajano, E. & Gnaspini-Netto, P. (1990) Composição da fauna cavernícola brasileira, com uma análise preliminar da distribuição dos táxons. *Revista brasileira de Zoologia*, 7 (3), 383–407. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81751990000300017>
- Thomas, F., Ward, D. F. & Poulin, R. (1998). Fluctuating asymmetry in an insect host: a big role for big parasites?. *Ecology letters*, 1 (2), 112–117. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1998.00003.x>
- Uhlein, A. (2012) Coberturas cratônicas proterozóicas do Brasil. *Boletim Geociências Petrobras*, 21, 9–38.
- Van-Valen, L. (1962) A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*, 16 (2): 125–142. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1962.tb03206.x>

- Yoder, J.A., Hobbs III, H.H. & Hazelton, M.C. (2002) Aggregate protection against dehydration in adult females of the cave cricket, *Hadenoecus cumberlandicus* (Orthoptera, Rhaphidophoridae). *Journal of Cave and Karst Studies*, 64:140–144.
- Yoder, J.A., Benoit, J.B., Lacagnin, M.J. & Hobbs H. H. (2011) Increased cave dwelling reduces the ability of cave crickets to resist dehydration. *Journal of Comparative Physiology B*, 181 (5): 595–601. <https://doi.org/10.1007/s00360-011-0555-5>
- Zampaulo, R.A. (2010) Diversidade de invertebrados cavernícolas na Província Espeleológica de Arcos, Pains e Doresópolis (MG): subsídios para a determinação de áreas prioritárias para conservação (Master dissertation, Universidade Federal de Lavras, Lavras, 190 pp).
- Zefa, E. (2000) Comportamento, bioacústica, morfologia e citogenética de algumas espécies do gênero *Endecous* Saussure, 1878 (Orthoptera, Phalangopsidae) (Doctoral thesis, Universidade Estadual Paulista, 177 pp).
- Zefa, E. (2006) Comparison of calling songs in three allopatric populations of *Endecous itatibensis* (Orthoptera, Phalangopsinae). *Iheringia Série Zoológica*, 96 (1), 13–16. <https://doi.org/10.1590/s0073-47212006000100002>
- Zefa, E., Mesa, A., & Martins, L. D. P. (2010) New Brazilian species of *Endecous* Saussure, 1878: Phallic sclerites, calling song and tegmen morphometry (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsinae). *Entomological science*, 13(1): 150–155. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2010.00371.x>
- Zefa, E., Redu, D. R., Costa, M. K. M., Fontanetti, C. S., Gottschalk, M. S., Padilha, G. B., ... & Martins, L. P. (2014) A new species of *Endecous* Saussure, 1878 (Orthoptera, Gryllidae) from northeast Brazil with the first X1X20 chromosomal sex system in Gryllidae. *Zootaxa*, 3847(1): 125–132. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3847.1.7>
- Zuk, M., Rotenberry, J.T. & Tinghitella, R.M. (2006) Silent night: adaptive disappearance of a sexual signal in a parasitized population of field crickets. *Biology Letters*, 2 (4): 521–524. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0539>

Tabela 1: Cavernas onde co-ocorrem duas espécies de falangopsídeos (*Eidmanacris* e *Endecous* “*painensis*” **sp. n.**), com suas respectivas abundâncias observadas.

Cavidade	<i>Eidmanacris</i> sp.	<i>Endecous</i> sp. n.	PH	NE	IEA
Gruta Paranoá	2	15	249 m	7	21,87
Gruta do Cornélio I	1	1	100 m	1	5,00
Gruta do Cornélio II	5	5	14 m	1	4,00
Gruta da Fumaça II	1	12	45 m	1	2,00
Gruta Macacos II	3	19	86 m	3	4,00
Gruta da Ponte Velha I	16	3	92 m	2	5,30
Gruta Dimas II	13	61	58,5 m	2	2,30
Gruta Tamafi II	3	9	14,6 m	1	3,80
Gruta do Cornélio III	5	10	37,8 m	2	6,00
Loca dos Negros I (Água)	9	10	96 m	3	8,26
Loca dos Negros II (Seca)	1	43	60 m	2	7,00
Gruta do Sr. Francisco	17	7	24,7 m	1	2,20
Gruta Duas Bocas	5	9	35 m	2	7,00
Gruta do Físico	1	15	45 m	1	3,00
Gruta das Cerâmicas	25	9	80 m	6	28,00
Gruta do Paleopiso	1	10	50 m	3	5,00
Gruta Agua Limpa I	10	9	100 m	4	14,00
Gruta da Paca	7	20	400 m	1	1,50
Gruta do Zé Erpídio	1	2	32 m	1	4,00
Gruta do Zé Serafim	4	8	63 m	2	9,90
Gruta do Veado	1	4	28 m	1	2,70
Gruta dos Coqueiros	20	27	90 m	1	8,00
Gruta da Índia	14	15	40 m	2	12,00
Gruta da Água Limpa III	7	19	50 m	2	2,30
Loca Dágua (Sumidouro)	1	179	160 m	2	5,80
Loca Dágua (Ressurgência)	1	32	50 m	2	9,18
Sistema Conchas	10	4	400 m	6	16,00
Gruta da Ponte Velha II	3	3	20 m	2	2,00
Gruta do Sumidouro	71	9	170 m	3	7,10
Gruta do Sumidouro do Lixo	2	1	20 m	3	4,00
Gruta do Isaias	8	16	200 m	4	12,90
Gruta Cristais	3	2	50 m	1	10,00
Gruta do Mastodonte	1	40	103 m	2	7,80

Loca Feia	14	1	50 m	1	12,00
Gruta Dolina dos Angicos	5	11	70 m	1	0,80
Gruta Marinheiros	7	19	200 m	3	18,00
Gruta Dico Ramiro	1	40	15,5 m	1	0,40
Gruta do Helinho I	3	12	82 m	4	6,80
Buraco dos Curiós	11	20	280 m	1	2,00
Gruta Helinho II	5	12	76 m	1	7,80
Gruta do Éden	2	361	1,953 m	2	3,00
Gruta Terra Amarela I	40	1	140 m	2	24,10
Gruta Terra Amarela II	1	3	43 m	1	2,90
Gruta Cinderela	16	27	98,9 m	1	1,00
Gruta do Retiro	2	43	210,0 m	2	4,10
Gruta Lateral Direita Massambará	1	21	103,5 m	2	2,94
Massambará II	13	15	103,0 m	2	2,94
Gruta Buraco do Vento	13	29	130,0 m	2	3,59
Gruta do Davi	1	21	120,0 m	1	3,69
Gruta Lanchonete da Coruja	1	5	110,0 m	5	1,55
Gruta dos Estromatólitos	8	3	130,0 m	2	3,46
Gruta Agua Funda	4	22	90,0 m	4	2,51
Gruta do Militão (Bode)	21	2	74,0 m	2	3,32
Gruta do Canudos	2	5	130,0 m	2	2,71
Gruta Simone do Davi	1	9	60,0 m	1	2,30
Gruta do Capão	16	3	150,0 m	6	0,93
Gruta do Sobradinho	4	3	110,0 m	1	2,62
Gruta nº 10	4	2	30,0 m	1	2,30
Gruta Massambará-Passagem	6	1	180,0 m	6	2,03
Gruta da Sanguera	3	1	130,0 m	7	1,77
Gruta Tabocas III	3	2	110,0 m	4	1,70
Gruta SL 11	2	3	45,0 m	1	2,55
Gruta das Aranhas	3	2	100,0 m	2	2,40
Gruta C16	3	1	30,0 m	5	1,00
Gruta Dona Rita	1	23	120,0 m	1	3,40
Gruta do Funil	14	13	110,0 m	2	3,42
Gruta dos Três Salões	4	2	87,0 m	2	2,33
Gruta do Depósito	3	1	127,0 m	4	0,75
Gruta Teto Plano	6	5	105,0 m	3	1,69
Gruta do Paredão Descoberto	9	6	130,0 m	3	2,73
Gruta da Manganga	1	2	40,0 m	2	0,32
Gruta do Alto Boqueirão	9	7	145,0 m	8	0,86
Gruta G7	1	2	60,0 m	1	3,18

Legenda: Projeção Horizontal (PH), Número de Entradas (NE) e IEA, Índice de Estabilidade Ambiental conforme (Ferreira 2004).

Tabela 2: *Endecous (Endecous) "painensis" sp. n.*, medidas morfológicas em milímetros (mm), média (Med.) e desvio padrão (D.P.) de 13 espécimes examinados.

♂	59121	59122	59123	59124	59125	59126	59127	59128	59129	59130	Med.	D.P.
Head width	3,431	2,997	3,292	2,930	2,868	3,108	2,984	3,161	2,938	3,082	3,079	0,167
Head length	4,647	4,323	4,747	4,003	3,987	4,467	4,348	4,483	4,201	4,248	4,345	0,237
Femur III	14,143	11,328	12,462	11,974	12,017	12,902	11,580	12,080	12,580	12,678	12,374	0,752
Tibia III	15,215	13,803	14,269	13,150	12,941	14,323	13,344	13,441	13,429	13,927	13,784	0,644
Intraocular	1,880	1,520	1,750	1,607	1,579	1,673	1,648	1,706	1,617	1,718	1,686	0,086
Rright tegmina h*	5,681	5,455	5,634	5,004	5,003	5,245	5,813	5,309	5,744	5,076	5,396	0,296
Right tegmina v*	7,343	8,377	8,534	7,819	7,598	8,209	9,026	8,506	7,779	7,487	8,068	0,517
Body	21,025	16,859	19,434	18,931	17,315	21,379	16,156	20,639	20,362	21,965	19,407	1,927
Pronotum width	4,144	3,888	4,241	3,643	3,887	3,967	3,770	3,923	3,784	4,015	3,926	0,168
Pronotum length	3,344	2,870	3,269	2,882	3,021	2,941	2,804	3,050	3,087	3,228	3,050	0,174
<i>Pars stridens</i>	91	83	95	81	78	93	98	92	94	76	88,1	7,436
♀	59131	59132	59133	Med.	D.P.							
Head width	3,129	3,522	3,495	3,382	0,220							
Head length	4,877	4,896	4,793	4,855	0,055							
Femur III	12,777	14,381	13,437	13,532	0,806							
Tibia III	13,214	16,274	14,570	14,686	1,533							
Intraocular	1,735	1,861	1,827	1,808	0,065							
Body	20,250	22,129	22,916	21,765	1,370							
Pronotum width	4,211	4,312	4,226	4,250	0,055							
Pronotum length	3,779	3,364	3,163	3,435	0,314							
Ovopositor	12,028	13,858	14,265	13,384	1,192							

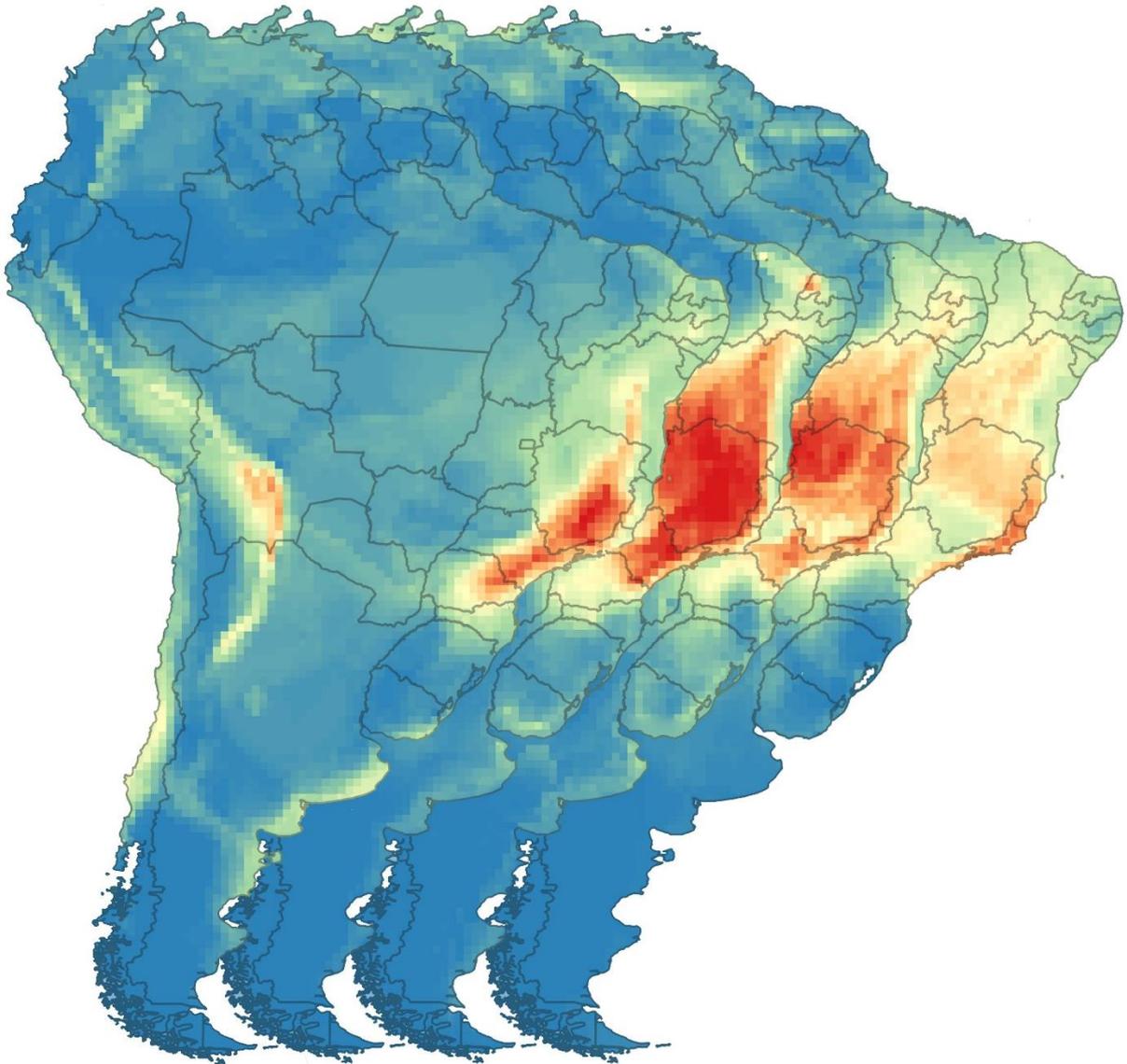
Tabela 3: Medidas dos traços de *Endecous "painensis" sp. n.* ♀♀.

G. Brega n°20	R/N	L/N	(R-L)/N	D.P.	VAR.	DIST.
Fêmur III	14,926166	14,956350	0,051520	0,042570	0,001810	AF+AD
Olho	0,561233	0,556483	0,011950	0,009840	0,000100	AF
Palpo I	2,343633	2,366966	0,068070	0,087100	0,007590	AF*
Palpo II	2,581850	2,593116	0,043700	0,055440	0,003070	AF*
Palpo III	3,159066	3,490800	0,037120	0,042090	0,001770	AF*
Tíbia III	15,953316	15,985816	0,076930	0,070660	0,004990	AF
Tímpano	0,109900	0,112416	0,011080	0,021280	0,000450	AF
G. Mastodonte n°20	R/N	L/N	(R-L)/N	DP.	VAR.	DIST.
Fêmur III	14,841566	14,835066	0,075470	0,002470	0,002470	AF
Olho	0,495216	0,491466	0,009950	0,000040	0,000040	AF
Palpo I	2,153016	2,187083	0,047930	0,007130	0,007130	AF
Palpo II	2,397483	2,451516	0,071330	0,034750	0,034750	AF
Palpo III	3,203150	3,239616	0,095300	0,032880	0,032880	AF
Tíbia III	16,458650	16,478733	0,056880	0,002190	0,002190	AF
Tímpano	0,098634	0,098833	0,012920	0,000470	0,000470	AF*
G. Paranoá n°16	R/N	L/N	(R-L)/N	DP.	VAR.	DIST.
Fêmur III	15,189229	15,201854	0,060820	0,042010	0,001760	AF
Olho	0,468104	0,461027	0,010350	0,011050	0,000120	AF
Palpo I	2,111104	2,103791	0,042180	0,043140	0,001860	AF
Palpo II	2,364937	2,358916	0,086490	0,114520	0,013120	AF*
Palpo III	3,186571	3,159066	0,082260	0,082700	0,006840	AF

Tíbia III	16,674041	16,66112	0,085180	0,094360	0,008900	AF
Tímpano	0,088729	0,090916	0,005240	0,004120	0,000020	AF

Legenda: R/N: média do traço direito; L/N: média do traço esquerdo; (R-L): diferença média dos traços direito e esquerdo; D. P.: desvio padrão; VAR: variância; DIST: tipo de simetria observado no traço conforme Palmer and Stroobek 1992 (AF: assimetria flutuante; AF*: assimetria flutuante não verdadeira ($\mu \neq 0$ pelo teste t, e/ou dados não normais (Shapiro-Wilk, $p < 0,05$); AD: assimetria direcional ($\mu \neq 0$ pelo teste t)).

ARTIGO II



ARTIGO 2

Artigo redigido conforme as normas para submissão no periódico *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*

Distribuição Multitemporal de grilos cavernícolas *Endecous* (Orthoptera, Phalangopsidae) para a América do Sul: Mudanças Climáticas e Impactos em Ecossistemas Subterrâneos diante de uma Perspectiva de Modelagem de Nicho Ecológico

RODRIGO ANTÔNIO CASTRO-SOUZA^{1*}, THADEU SOBRAL-SOUZA², LUCAS MENDES RABELO¹ & RODRIGO LOPES FERREIRA³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Cx Postal 3037, Campus Universitário, CEP 37200-000, Lavras, Minas Gerais, Brazil. E-mail: rodrigodesouzac@gmail.com

² Programa de Pós-Doutorado em Ecologia Aplicada, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Cx Postal 3037, Campus Universitário, CEP 37200-000, Lavras, Minas Gerais, Brazil. E-mail: thadeusobral@gmail.com

³ Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (www.biologiasubterranea.com.br), Setor de Biodiversidade Subterrânea, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Cx Postal 3037, Campus Universitário, CEP 37200-000, Lavras, Minas Gerais, Brasil. E-mail: drops@dbi.ufla.br

Resumo: Utilizando técnicas de modelagem de nicho ecológico (ENMs) a distribuição potencial de ocorrência no presente, passado (Holoceno médio - 6 mil anos - e no Último Máximo Glacial - LGM, 21 mil anos), e futuro (ano de 2100 – RCP8.5) foi determinada para um gênero de grilos amplamente distribuído em cavernas do Brasil na atualidade, *Endecous* Saussure 1878. Desta forma, utilizamos preditores abióticos do ambiente externo a fim de prever a potencial distribuição do gênero nos diferentes cenários, uma vez que, apesar de abundantes, os grilos desse gênero não são estritamente cavernícolas. Observou-se que possivelmente ancestrais destes grilos já colonizavam cavernas no passado, já que ocorreram rearranjos distintos para os diferentes cenários temporais preditos para o passado e presente. Além disso, diante do cenário de aquecimento global, o nicho potencial destes organismos pode sofrer severas alterações. É plausível assumir que o deslocamento do nicho potencial destes grilos no cenário futuro pode representar impactos severos na estruturação de boa parte das populações subterrâneas da espécie, com potenciais consequências para as comunidades subterrâneas terrestres, em função das diversas interações e abundância elevada desse grupo em cavernas brasileiras. Por fim, fica nítida a importância de estudos de ENMs para predição e conservação de organismos em cavernas, sendo evidente o papel das oscilações climáticas no rearranjo da distribuição de espécies do gênero *Endecous*. Além disso, destacamos a importância das cavernas como possíveis refúgios para manutenção de espécies deste gênero no futuro, diante do cenário de aquecimento global e a perda de habitats favoráveis em superfície.

Palavras Chave: Mudanças Climáticas, Cavernas, Phalangopsidae, Paisagem

1. Introdução

As cavernas compreendem à espaços subterrâneos vazios associados a diversos tipos de rochas (White e Culver, 2012). A maioria das cavernas conhecidas ao longo do mundo estão inseridas em rochas carbonáticas (*e.g.* calcários e dolomitos), em regiões Cársticas. Tais regiões, para o caso da América do Sul, representam cerca de 2,1% dos afloramentos de rocha terrestres (370,809 Km²), e dentre os países que compõem a América do Sul, o Brasil apresenta a maior ocorrência destes afloramentos, \cong 1,1% (200,000Km²), considerando também formações quartzíticas (veja Auler, 2004). Somado a isso, e principalmente para o caso do Brasil, nota-se que rochas não carbonáticas (*e.g.* rochas ferríferas, siliciclásticas e granitóides) estão muito susceptíveis à formação de cavernas e apresentam altas taxas de ocorrências destas feições (Auler et al., 2001; Auler, 2004; Auler, 2017; CECAV, 2019). Além disso, as rochas onde estão as cavernas possuem origem antiga, como pré-cambriano (Bolívia e Paraguai), Jurássico ao Terciário (Venezuela) e Cretáceo (áreas ao longo da cordilheira dos Andes, *e.g.* Bolívia, Colômbia, Equador, Peru). No Brasil, embora as cavernas estejam associadas a rochas de diferentes idades (desde Paleo-proterozóico até o Quaternário) (Auler, 2004) a maior parte das cavernas originou-se e passou a se expandir no Pleistoceno, visto que estudos com datações de espeleotemas em cavernas brasileiras (*e.g.* Cheng et al., 2013; Novello et al., 2017; Wang et al., 2017) relatam valores referentes a esta Idade. Desta forma, é possível inferir que as cavernas conhecidas atualmente já estavam presentes nas regiões cársticas há pelo menos algumas centenas de milhares de anos, e já permitiam a colonização de muitas formas de vida.

A partir do Cretáceo até o início da Era Cenozóica (Paleogeno) (145 – 65Ma) existiu uma grande mancha de floresta tropical contínua que cobria aproximadamente todo continente da América do Sul (Lavina e Fauth, 2011; Morley, 2000). Ao longo do tempo, fenômenos geofísicos como erupções vulcânicas (Lavina e Fauth, 2011) e elevação da cordilheira dos Andes (Insel et al., 2010; Hoorn et al., 2010; Lavina e Fauth, 2011) resultaram em diversos rearranjos climáticos, originando processos de separação da floresta tropical e o surgimento de novos tipos de vegetação que foram se expandindo para regiões mais secas e frias, e atualmente representando um cinturão diagonal de florestas secas (Behling et al., 2000; Behling, 2003). Diante destas oscilações climáticas, diversos estudos utilizando diferentes grupos ou abordagens (faunística, botânica, paleoclimática e de modelagem de nicho ecológico - ENMs) mostram que possivelmente ocorreram conexões e rearranjos de habitats que propiciaram a permanência de certos grupos em localidades hoje consideradas inapropriadas para determinadas espécies (Vivo, 1997; Vitorino et al., 2018; Novello et al., 2017; Sobral-Souza et al., 2015). Assim, muitos destes locais (Rangel et al., 2018) e muitos habitats subterrâneos representam, na atualidade, os chamados “refúgios” (Pointing et al., 2014).

Embora as cavernas sejam ambientes com um número crescente de estudos (Wynne et al., 2019) e geologicamente recentes, ainda existem inúmeras lacunas

referentes à compreensão de padrões de biodiversidade, distribuição de espécies cavernícolas, da história evolutiva e biogeográfica das cavernas da América do Sul. Nesse sentido, a utilização de ferramentas que priorizem a inferência de padrão de distribuição de espécies, padrões ecológicos em larga escala e o entendimento da biogeografia histórica de cavernas podem ser interessantes para preencher essas lacunas.

A distribuição geográfica das espécies na natureza é moldada como resultado direto da interação entre diversos fatores que delimitam os seus nichos ecológicos (Franklin, 2009). O diagrama BAM (Soberón e Peterson, 2005; Soberón, 2007; Soberón e Nakamura, 2009) permite entender como o cruzamento dos componentes dos fatores ecológicos (fatores bióticos, abióticos e de dispersão de uma dada espécie) se interagem ao longo do espaço e do tempo, para delimitar a distribuição potencial de uma espécie (Soberón, 2007; Soberón e Nakamura, 2009). Logo, a partir da associação entre os componentes abióticos e bióticos do nicho, é possível prever a potencialidade de ocorrência de uma espécie em um dado espaço a partir do conhecimento prévio da variação das variáveis climáticas (Soberón e Peterson, 2005), que são mais fáceis de compilar e reunir em uma escala ampla. Neste contexto, nos últimos anos, uma série de estudos têm utilizado a teoria do nicho como pilar para entender a potencialidade de distribuição das espécies a partir de modelos de nicho correlativos (ENM) (Franklin, 2009; Peterson et al., 2011), englobando espécies de diferentes grupos taxonômicos, com diferentes padrões de distribuição e evolução, incluindo espécies que colonizam ambientes subterrâneos (Christman et al., 2016; Mammola, 2017; Mammola e Leroy, 2017).

Nesta perspectiva, organismos encontrados em cavernas, que podem manter populações viáveis tanto dentro como fora de cavernas, (como grilos da família Phalangopsidae) podem representar um ótimo grupo para se testar modelos de biogeografia histórica dos animais de cavernas e suas potenciais conexões e retrações. Dentre estes, destaca-se um gênero de grilos neotropicais, *Endecous* (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae), que apresenta espécies com elevada associação às cavernas na América do Sul, muitas delas, consideradas troglófilas e/ou cavícolas, pois completam seu ciclo de vida inteiramente no ambiente subterrâneo ou em habitats externos) (veja, Souza-Dias et al., 2014). Além disso, tais grilos ocorrem em todos os biomas brasileiros (Souza-Dias et al., 2014). Tal gênero apresenta elevado sucesso na colonização, estabelecimento e algumas vezes até mesmo na especialização em ambientes cavernícolas (Souza-Dias et al., 2014; Bolfarini e Bichuette, 2015; Cigliano et al., 2019), provavelmente em função de possuírem hábitos noturnos, e serem encontrados sob troncos, rochas e serapilheira (Zefa, 2006).

Embora as cavernas possuam produtividade primária decorrente de fotoautotrofia apenas nas regiões de entrada, sendo consideradas ambientes oligotróficos, estudos indicam que os recursos derivados de grilos, como fezes, corpos, carcaças e ovos podem atuar diretamente na estruturação de comunidades subterrâneas (Taylor, 2003; Taylor et al., 2005; Lavoie et al., 2007). A abundância destes grilos é relativamente elevada quando comparada a outros organismos cavernícolas, o que os torna um grupo de

referência para diversos estudos (Lavoie et al., 2007; Fagan et al., 2007). Entretanto, como os ortópteros são ectotérmicos, os processos essenciais para a manutenção fisiológica são fortemente influenciados pela temperatura ambiental, e consequentemente, por condições abióticas (Willott e Hassall, 1998), o que os torna sensíveis a mudanças climáticas severas.

A partir da análise da morfologia (especialmente das genitálias), estima-se que mais de 50% das espécies de *Endecous* presentes em coleções científicas ainda não foram identificadas, ou possuem identificações taxonômicas duvidosas, fato agravado pela grande lacuna na amostragem e carência de taxonomistas para grilos neotropicais. Boa parte da informação sobre as espécies do gênero se encontra em coleções e/ou banco de dados oriundos dos processos de licenciamento ambiental, o que gerou lacuna de informação da distribuição destes grilos. Como existe grande complexidade na identificação e principalmente pelos dados já coletados ainda não estarem corretamente identificados, optamos por estudar o gênero *Endecous* nos modelos, ao invés de espécies, como sugerido por Mamola e Leroy (2017) para grupos com pouco conhecimento taxonômico.

Diante das condições de estabilidade presente nos ambientes subterrâneos (e.g. umidade e temperatura relativamente constantes) (Moldovan et al., 2018), estudos demonstram que populações de grilos de regiões temperadas que passam a maior parte do seu ciclo de vida dentro de cavernas, como *Hadenoecus subterraneus* (Scudder, 1861), apresentam maior sensibilidade a aumentos de temperatura e dessecação (Studier et al., 1986; Studier e Lavoie, 1989; Lavoie et al. 2007). Visto que as atividades voluntárias de forrageamento destes grilos na superfície, muitas vezes são impedidas, pois tais ambientes selecionam e exigem uma taxa metabólica distinta para a sua manutenção (Studier e Lavoie, 1989; Helf, 2003). Embora não existam estudos em regiões neotropicais que tenham verificado adaptações no balanço hídrico e nas taxas metabólicas para grilos falangopsídeos, o fato de *Endecous* apresentar populações viáveis tanto dentro como fora de cavernas (Cigliano et al., 2019), indica que estes organismos possuem estratégias que os permitem transpor barreiras de dispersão e colonização entre as cavernas e os habitats de superfície, diferentemente do que já se conhece para grilos de regiões temperadas (Lavoie et al., 2007).

Assim, partindo do pressuposto que espécies do gênero *Endecous* são importantes para a estruturação de muitas comunidades cavernícolas terrestres Neotropicais e principalmente capazes de explicar possíveis inferências sobre a biogeografia histórica de ambientes cavernícolas, o presente trabalho teve como objetivos determinar a provável distribuição do gênero para quatro cenários temporais: Último Máximo Glacial (21 mil a.a.), Holoceno médio (6 mil a.a.), presente e futuro (ano de 2100 – RCP8.5), utilizando técnicas de modelagem de nicho ecológico, a fim de testar as seguintes hipóteses: *i*) A distribuição desses grilos se sobreponha a regiões onde ocorriam cavernas no passado (LGM e HM); *ii*) Frente ao cenário de aquecimento global, a distribuição potencial destes organismos no futuro (ano de 2100) sofrerá

restrições que podem representar impactos significativos em suas populações e potencialmente sobre as comunidades subterrâneas às quais se associam.

2. Metodologia

2.1 Dados de ocorrência para *Endecous* Saussure, 1878

Para compreender a distribuição atual do gênero *Endecous*, utilizamos dados de ocorrência obtidos de três fontes: *i*) estudo desenvolvido por Zefa (2000); *ii*) registros oriundos de observações por especialistas mencionados em literatura (e.g. Mello F.A.G., Zefa E., Souza-Dias P.G.B) disponíveis no *Orthoptera Species File* (Cigliano et al., 2019); e *iii*) consulta à coleção de invertebrados subterrâneos de Lavras (ISLA), Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Brasil. Os dados obtidos de literatura foram divididos em duas categorias: “literatura” (dados com coordenadas exatas da ocorrência) e “literatura aproximado” (dados inexatos baseados em referência descritiva do local da coleta, e.g. município, cidade, etc.). Para os dados de literatura aproximados incorporamos, por meio de análises de imagem de satélite, a coordenada geográfica da mancha de habitat (floresta) mais próxima ao centróide da referência descrita na bibliografia. Destaca-se que dados provenientes de artigos cujas informações de identificação não eram conclusivas ou não confirmadas não foram incorporados ao banco de dados deste trabalho.

A fim de garantir maior confiabilidade aos dados levantados, utilizamos apenas os registros de indivíduos machos adultos encontrados na coleção ISLA (Invertebrados Subterrâneos de Lavras). A identificação dos espécimes até a categoria taxonômica de gênero foi baseada na chave proposta por Mello e colaboradores (2013), assim como toda literatura existente para o grupo (Cigliano et al., 2019). O complexo fállico de cada espécime presente na referida coleção foi dissecado com o auxílio de pinças, fixado em álcool 70% e armazenado em microtubos, sendo posteriormente tratados com solução de KOH a 10% durante cerca de 5 a 15 minutos para remoção de tecidos musculares e membranas. As estruturas genitais foram comparadas utilizando estereoscópio Stemi 2000 (ZEISS), permitindo assim identificar as espécies (ou separar, no caso das ainda não descritas) a partir dos critérios de distinção taxonômica do complexo fállico para as espécies atualmente conhecidas (Souza-Dias, 2015; Cigliano et al., 2019) (Tabela 1, sp1–sp19).

2.2 Modelagem de Nicho para o gênero *Endecous* Saussure, 1878

Foram compilados 214 pontos de ocorrência para o gênero *Endecous*, dos quais 28 são oriundos de literatura, um deles de observação pessoal e 185 extraídos do material depositado na coleção ISLA (Tabela 1, Figura 1). Com base nas ocorrências georeferenciadas, sintetizamos um *grid* de células com resolução de 0,5° x 0,5° 50km x 50km na região do Equador, que posteriormente foi traduzido em uma matriz de presença, utilizando o software QGIS (Free, 2019). Tal resolução foi utilizada em função da grande área de ocorrência para o gênero na América do Sul, e que o efeito das variáveis ambientais na distribuição geográfica do gênero são reflexos de mecanismos que ocorrem em escala ampla. A utilização de células dessa dimensão reduz o erro das

coordenadas geográficas compiladas, eliminando a sobreposição de pontos, e conseqüentemente, reduzindo o viés de amostragem. Além disso, este procedimento permite extrapolar o modelo para uma área maior, uma vez que grande parte dos registros são para cavernas e existem grandes lacunas na amostragem deste gênero para ambientes de superfície.

A fim de representar as características atuais, paleoclimáticas e futuras da América do Sul utilizamos dados quantitativos bioclimáticos extraídos de cinco Modelos Globais Acoplados Oceano-Atmosfera AOGCMs adaptados por Lima-Ribeiro et al. (2015): 1) CCSM4 (*National Center for Atmospheric Research, USA*); 2) CNRM-CM5 (*Centre National de Recherches Meteorologiques / Centre Europeen de Recherche et Formation Avancees en Calcul Scientifique, France*); 3) IPSL-CM5ALR (*Institut Pierre Simon Laplace, France*); 4) MIROC-ESM (*Atmosphere and Ocean Research Institute (University of Tokyo), National Institute for Environmental Studies, and Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology, Japan*); 5) MRI-CGCM3 (*Meteorological Research Institute, Japan*). Estes modelos representam a dinâmica temporal das condições climáticas da Terra (e.g. correntes de vento, correntes oceânicas, radiação solar, ciclos biogeoquímicos, concentração de CO₂ etc.) permitindo simular o clima tanto em períodos passados, presentes e futuros. Entretanto, em função dos possíveis padrões distintos apresentados por tais AOGCMs, é estimulada a utilização simultânea de projeções climáticas sintetizadas por vários destes modelos (Varela et al., 2015). Para cada AOGCMs foram utilizadas seis variáveis bioclimáticas da base de dados EcoClimate (<http://www.ecoclimate.org>): Bio02 (intervalo médio diurno de temperatura mensal ($T_{max} - T_{min}$)); Bio03 (Isotermalidade); Bio10 (temperatura média do trimestre mais quente); Bio16, Bio17, Bio18 (precipitação do trimestre mais chuvoso, seco e quente, respectivamente). Estas variáveis foram selecionadas dentre um total de 19 disponíveis (Lima-Ribeiro et al., 2015), por meio da análise fatorial de rotação Varimax (Fávero et al., 2009). As seis variáveis selecionadas apresentaram baixa correlação entre si e elevada representatividade na explicação dos eixos ortogonais. Somado a isso também foi consultada a opinião de um especialista do grupo (Rodrigo Antônio Castro Souza), afim de aumentar a confiabilidade biológica das variáveis sob o gênero (Tabela 2).

Em função da existência de diferentes algoritmos matemáticos capazes de inferir os padrões geográficos (ENM) (Barry e Elith, 2006; Diniz-Filho et al., 2009), foram utilizados oito algoritmos para testar a distribuição potencial do gênero *Endecous* nos quatro cenários preditos (21 mil anos (ka), 6 mil anos (ka), atual e 2100 (futuro)). Tais algoritmos podem ser categorizados como: *i*) Algoritmos de presença: Bioclim (Nix, 1986); Mahalanobis Distance (Farber e Kadmon, 2003), Domínio - distância de Gower (Carpenter et al., 1993); *ii*) Algoritmos de presença e ausência: Modelo Linear Generalizado (GLMz) (Guisan et al., 2002), Modelo Aditivo Generalizado (GAM) (Guisan et al., 2002); e *iii*) algoritmos de aprendizagem de máquina: *Support Vector Machines* (SVM) (Tax e Duin, 2004), Máxima Entropia (Phillips e Dudik, 2008), Floresta Aleatória (RDNFOR) (Guisan et al., 2002).

Para cada algoritmo foram realizadas 10 repetições aleatórias, por meio de *bootstrap*, com particionamento duplo para os pontos de ocorrência (70% treino e 30% teste), a fim de avaliar o poder de predição estatístico do modelo (*True Skill Statistic-TSS*) (Allouche et al., 2006). O particionamento duplo por reamostragem é empregado para verificar o poder de predição do modelo, onde utilizando-se apenas uma porcentagem dos dados de ocorrência (70%) procura-se prever a ocorrência integral (70% + 30%). Logo, se o modelo é robusto, tal predição se mostra eficiente e corrobora os demais 30% dos registros de ocorrência. Assim, modelos com valores de TSS próximos a 1, são considerados bons, modelos com valores iguais a 0 considerados modelos aleatórios e modelos com valores negativos (próximos a -1) considerados modelos ruins.

Como forma de concatenar todos os modelos construídos, em um mapa único, foi realizado o método de *ensemble* (Araújo e New, 2007), primeiramente para os modelos gerados em cada algoritmo (10 réplicas), depois entre os algoritmos (8 algoritmos), seguido dos AOGCM (5 AGCMs). Logo, foram obtidos um total de 400 modelos (10 réplicas x 6 algoritmos x 5 AOGCMs) para cada período (21ka, 6ka, atual e 2100). Assim, cada célula do mapa final, apresenta um valor de adequabilidade que vai de 0 até 400, representando a frequência de predição de ocorrência para *Endecous* dentro do *grid*.

Finalmente, os resultados foram sobrepostos com as principais áreas cársticas da América do Sul (*shapefile*, Mapa mundial de afloramentos de rochas carbonáticas, disponível em: https://www.fos.auckland.ac.nz/our_research/karst/index.html; v3.0), assim como as Áreas de Ocorrência de Cavernas do Brasil, que considera áreas de ocorrências em cavernas em diferentes tipos de rochas (*shapefile* disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/cecav/projetos-e-atividades/provincias-espeleologicas.html>. Acessado em 20 de fevereiro de 2019). Desta forma, foi possível testar as hipóteses deste trabalho bem como detectar áreas de estabilidade onde ocorrem o gênero *Endecous* nos quatro cenários preditos pelos ENMs (21ka, 6ka, atual e 2100).

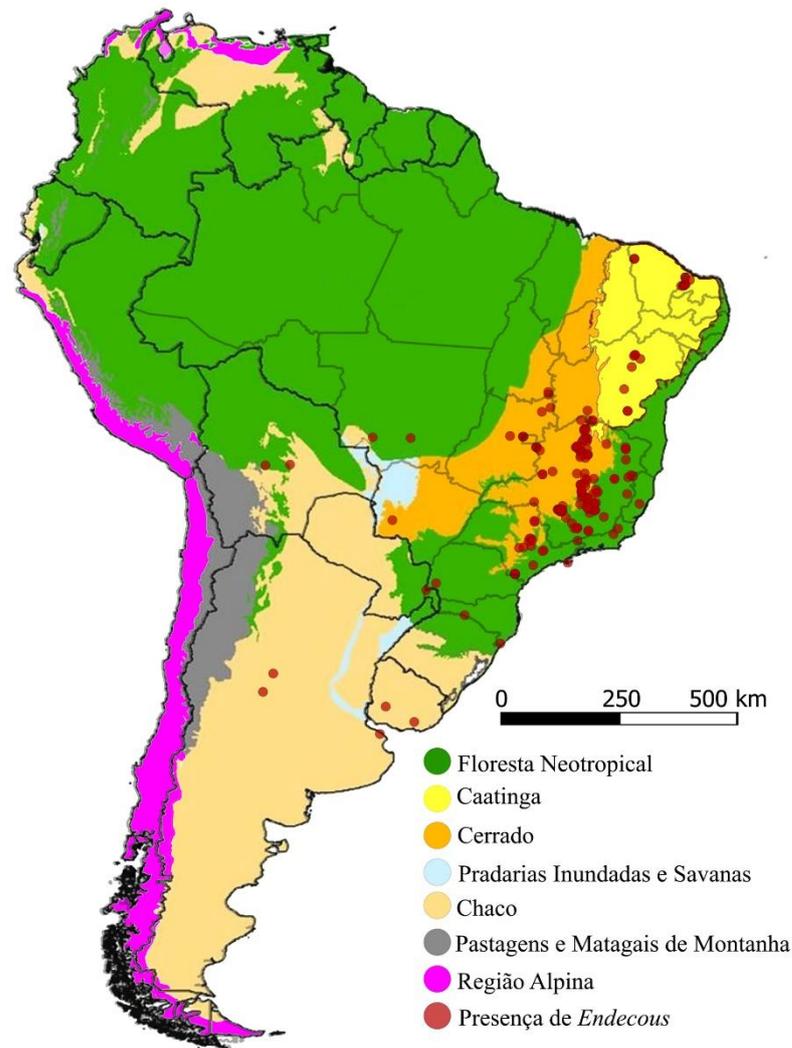


Figura 1: Registros de ocorrência conhecidas do gênero *Endecous* Saussure, 1878 na América do Sul (Principais florestas Neotropicais, adaptado de Olson et al., 2001).

As análises de ENMs foram realizadas no software R, utilizando o pacote *dismo* (Hijmans et al., 2017). Já para o recorte dos rasters (imagens em quadrícula com as informações climáticas contínuas de uma determinada área) da América do Sul em cada um dos cinco AOGCMs nos cenários temporais preditos, foi utilizada a plataforma GRAM-GIS. Por fim, para a sobreposição dos resultados foram utilizados os programas QGIS 3.4 Madeira e Inkscape. Todos os programas apresentam versões gratuitas (disponíveis em: www.rstudio.com; www.qgis.org; www.inkscape.org).

3. Resultados

Os modelos nicho gerados demonstram ótimos ajustes, visto que os valores TSS (*True Skill Statistic*) apresentados para cada algoritmo foram superiores a 0,5 (Tabela 2). As seis variáveis bioclimáticas selecionadas explicaram aproximadamente 91% das variações ambientais da América do Sul. No eixo I a variável com maior poder

explicativo foi Bio10 (temperatura média do trimestre mais quente), seguida pelas variáveis Bio16 (precipitação do trimestre mais chuvoso); Bio17 (precipitação do trimestre mais seco); Bio03 (isotermalidade); Bio02 (variação diurna média de temperatura) e Bio18 (precipitação do trimestre mais quente), distribuídas nos eixos II, III, IV, V e VI respectivamente (Tabela 3).

Os modelos foram capazes de prever a distribuição potencial do gênero *Endecous* nos quatro cenários (21ka, 6ka, 0ka e 2100). Os modelos temporais (21ka, 6ka, atual e futuro) demonstram um rearranjo distinto ao longo desses cenários temporais. A distribuição geográfica de *Endecous* há 21ka era ampla e se estendia principalmente ao longo da região central e Oeste da América do Sul, somado a duas manchas na porção noroeste do continente. Além disso, a paleodistribuição nessa época já se sobrepunha às principais áreas cársticas do Brasil muito embora não fosse coincidente com outras áreas cársticas observadas em outros países sul-americanos (Figura 2, 21ka).

No Holoceno médio (6ka) a distribuição potencial se mostrava fragmentada, ocorrendo perda de área de distribuição na região central da América do Sul, juntamente com algumas regiões cársticas (em especial nos estados do Mato Grosso e Mato Grosso do Sul). Nota-se, também, que nesse período existam manchas ao norte, centro, e sul da região Andina (Figura 2, 6ka). Atualmente a distribuição é bem similar ao padrão observado há 6ka e apresenta perdas e rearranjos ao longo das manchas de distribuição na região andina (Figura 2, 0ka).

Para a projeção da distribuição da espécie no futuro, a distribuição potencial parece que irá se concentrar em uma área contínua compreendida à nordeste da região sul (estado do Paraná), leste da região sudeste (São Paulo, Minas Gerais, Rio de Janeiro e sul do Espírito Santo) e porção central do estado da Bahia, área localizada predominantemente sobre um *Hotspot* de biodiversidade altamente ameaçado, a Mata Atlântica, somado a áreas esparsas na região Andina em especial na Bolívia). Além disso, grandes partes das áreas cársticas da região sudeste e nordeste da América do Sul, tenderão a não ter ocorrência da espécie (Figura 2, 2100-RCP8.5).

Considerando a colonização potencial dos ecossistemas subterrâneos, tendo como base os modelos temporais construídos sobrepostos às áreas de ocorrência de cavernas apenas para o Brasil, pode-se observar que há 21 mil anos a distribuição potencial do gênero *Endecous* se sobrepunha a amplas regiões onde ocorriam cavernas no Brasil (Figura 3, 21ka). Há 6 mil anos e no cenário atual nota-se redução da distribuição potencial na parte central do Brasil (Figura 3, 6ka e 0k). No futuro (2100-RCP8.5) ocorre um rearranjo, onde observa-se diminuição acentuada da distribuição potencial do gênero sob regiões com cavernas na parte central, sudeste e nordeste do Brasil (Figura 3, 2100).

Sobrepondo as áreas de distribuição potencial do gênero *Endecous* ao longo dos quatro cenários temporais estudados pode-se observar regiões de “estabilidade temporal”. A distribuição do gênero se manteve estável em regiões dominadas por florestas úmidas atlânticas (LGM+HM+P+RCP8.5 na figura 4), embora também esteja

abrangendo duas pequenas regiões onde atualmente situam-se a Caatinga e o Cerrado (Figura 4).

Tabela 2: Valores de *True Skill Statistic* (TSS) referentes cada combinação de algoritmos e AOGCMs para os ENMs do gênero *Endecous*.

Algoritmo/AOGCMs	BIOCLIM	GAM	GLM	GOWER	MAHALANOBIS	MAXENT	RANDOMFOREST	SVM	Média	Desvio Padrão
CCSM	0,7038	0,7886	0,6519	0,6946	0,8496	0,7964	0,8386	0,8167	0,7675	0,0739
CNRM	0,6493	0,7948	0,5467	0,6440	0,7947	0,7948	0,8073	0,8135	0,7306	0,1021
IPSL	0,7795	0,8352	0,6074	0,7361	0,8376	0,8306	0,8584	0,8663	0,7939	0,0868
MIROC	0,6735	0,8164	0,4783	0,5573	0,8494	0,8288	0,8289	0,8226	0,7319	0,1445
MRI	0,6820	0,8119	0,5005	0,6213	0,8730	0,8432	0,8668	0,8463	0,7556	0,1382

Tabela 3: Resultados da Análise Fatorial de Rotação Varimax, utilizada para a seleção de variáveis bioclimáticas dentre as 19 variáveis para explicação dos modelos de potencial distribuição do gênero *Endecous* Saussure, 1878. Var.Exp. = valor de contribuição da variável explicativa selecionada; S.C.Q. = Soma das Cargas Quadradas de todas as variáveis presentes no Eixo; Proporção = Peso do eixo; Acumulação = Valor de explicação do eixo para o modelo, levando em consideração o eixo antecessor. Bio10 = temperatura média do trimestre mais quente; Bio16 = precipitação do trimestre mais chuvoso; Bio17 = precipitação do trimestre mais seco; Bio3 = isotermalidade ((bio2/bio7) (*100)); Bio2 = variação diurna média de temperatura (média mensal ($T_{max}-T_{min}$)); Bio18 = precipitação do trimestre mais quente. Veja o esquema a baixo para maiores informações referentes as variáveis bioclimáticas:

Eixos Vetoriais	I	II	III	IV	V	VI
Bio1	0.94	0.12	0.16	0.27	0.05	0.01
Bio2	0.06	0.13	0.32	0.16	0.91	0.15
Bio3	0.35	0.23	0.01	0.78	0.02	0.17
Bio4	0.34	0.34	0.03	0.79	0.28	0.02
Bio5	0.94	0.07	0.2	0	0.2	0.16
Bio6	0.83	0.2	0.06	0.44	0.24	0.11
Bio7	0.16	0.24	0.15	0.7	0.64	0.02
Bio8	0.92	0.01	0.15	0.07	0.03	0.19
Bio9	0.8	0.19	0.11	0.42	0.12	0.26
Bio10	0.98	0.02	0.16	0.01	0.05	0.05
Bio11	0.86	0.2	0.13	0.43	0.11	0.03
Bio12	0.11	0.89	0.25	0.24	0.04	0.24
Bio13	0.16	0.93	0.13	0.22	0.09	0.1
Bio14	0.25	0.08	0.91	0	0.17	0.08
Bio15	0.25	0.18	0.78	0.18	0.06	0.03
Bio16	0.12	0.93	0.13	0.18	0.06	0.21
Bio17	0.11	0.2	0.92	0.16	0.13	0.09
Bio18	0.17	0.39	0.19	0.16	0.15	0.71
Bio19	0.09	0.6	0.18	0.04	0.12	0.31
S.C.Q.	6.135	3.507	2.716	2.598	1.547	0.917
Proporção	0.323	0.185	0.143	0.137	0.081	0.048
Acumulação	0.323	0.507	0.650	0.787	0.869	0.917

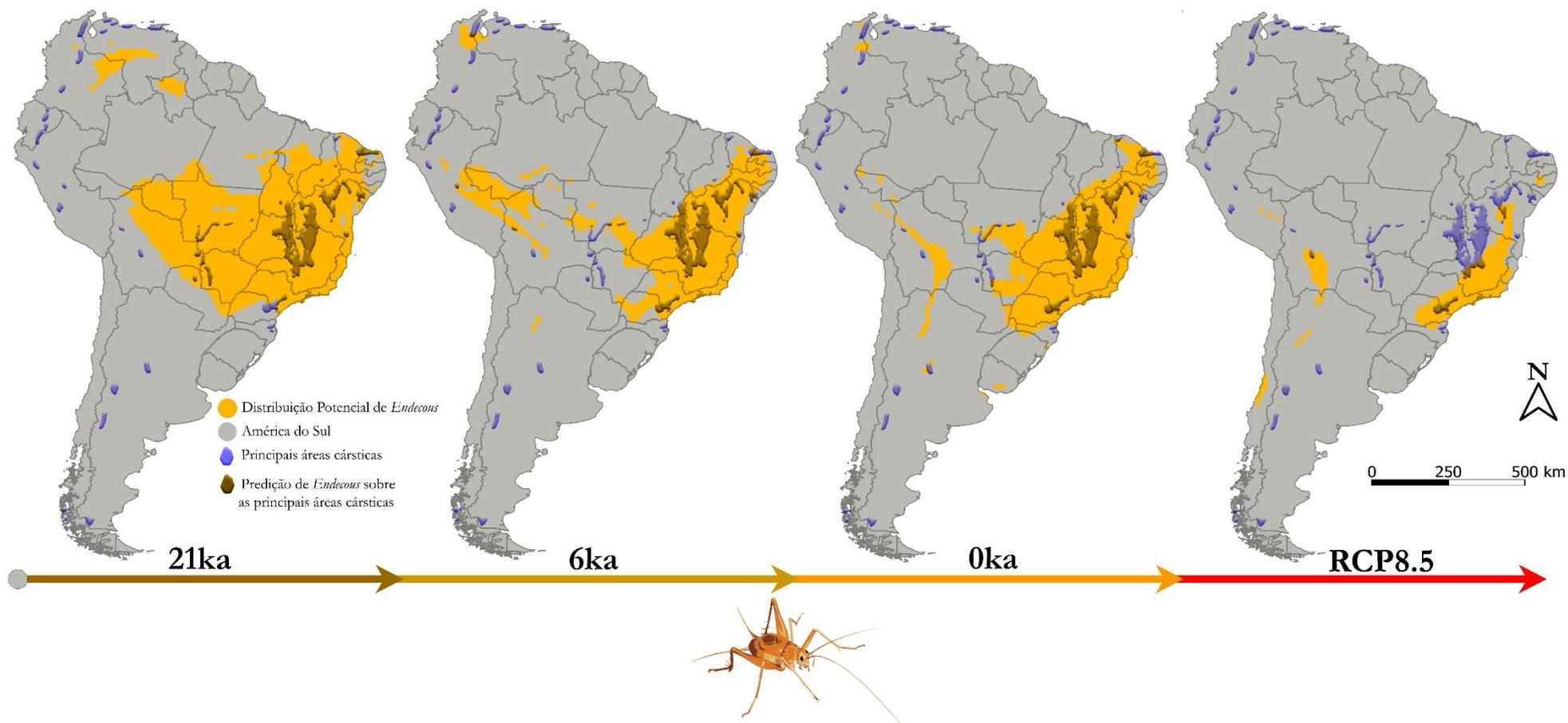


Figura 2: Consenso dos mapas referentes aos modelos de distribuição potencial do gênero *Endecous* Saussure, 1878 para a América do Sul, baseados em modelos de nicho correlativos durante o LGM (21 mil), Holoceno-Médio (6 mil), Presente (0ka), e Futuro (2100 - RCP8.5). Além disso, os ENMs foram sobrepostos às principais áreas cársticas da América do Sul, visto que tal gênero é facultativo em cavernas (exceto *E. apterus* e *E. peruassuensis*). A coloração das setas representa o aumento de temperatura em cada cenário (frio \Rightarrow quente).

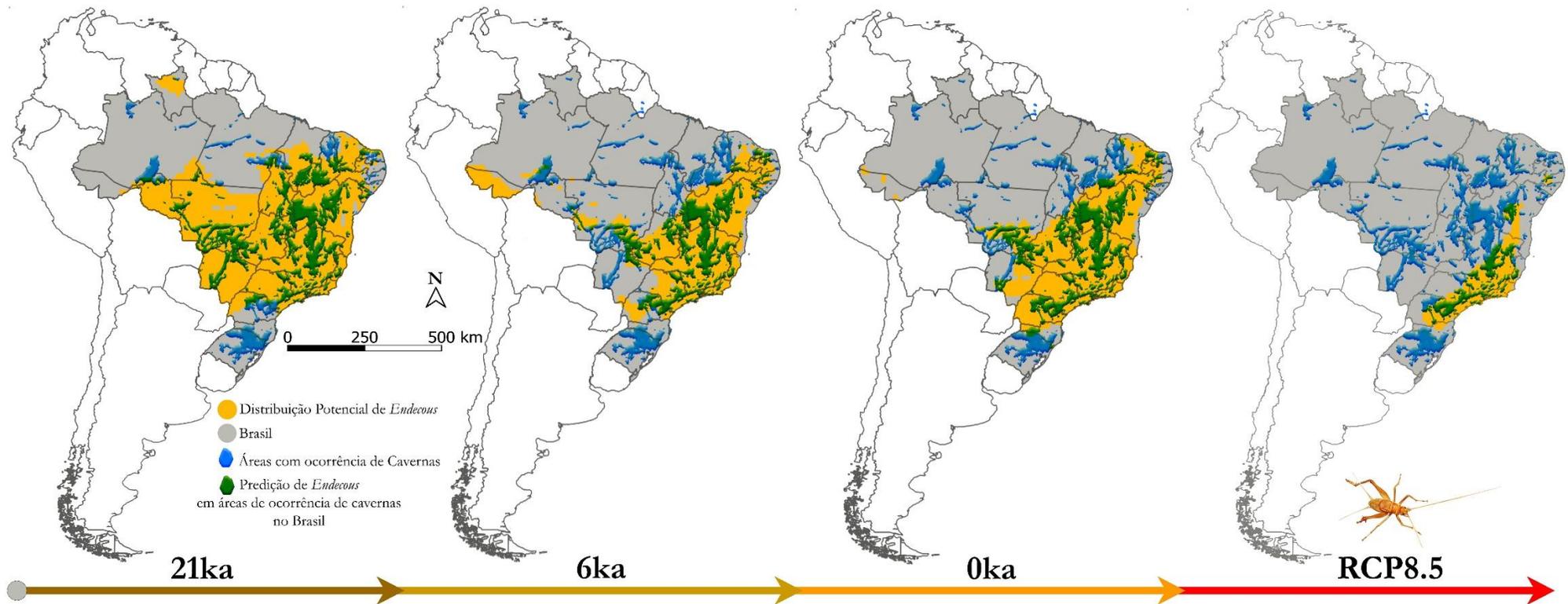


Figura 3: Consenso dos mapas referente aos modelos de distribuição potencial do gênero *Endecous* Saussure, 1878 restritos ao Brasil, baseados em modelos de nicho correlativos durante o LGM (21 mil), Holoceno-Médio (6 mil), Presente (0ka), e Futuro (ano de 2100 - RCP8.5). Além disso, os ENMs foram sobrepostos às principais áreas com ocorrência de cavernas (CECAV 2019) visto que a maioria dados conhecidos provêm destes ambientes. A coloração das setas representa o aumento de temperatura em cada cenário (frio ⇔ quente).

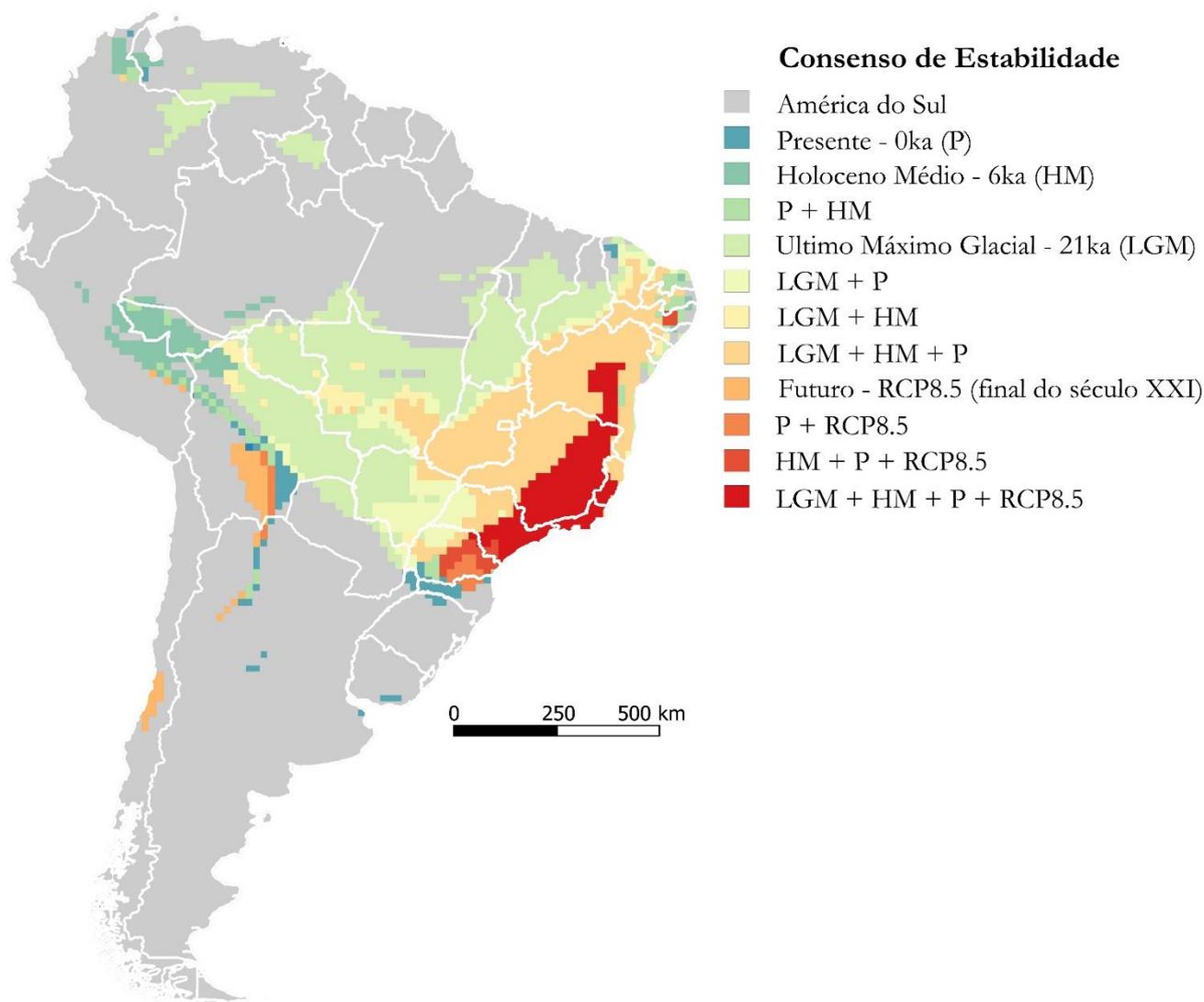


Figura 4: Consenso de estabilidade comparando os quatro cenários de distribuição (21ka, 6ka, 0ka, e 2100 – RCP8.5) para o nicho potencial do gênero *Endecous* Saussure, 1878 na América do Sul. Legenda: LGM = Último Máximo Glacial; HM = Holoceno Médio; P = Presente; RCP8.5 = 2100.

4. Discussão

4.1. O nicho potencial de *Endecous* nos diferentes cenários de tempo

Nossos resultados permitiram conferir as duas hipóteses (*i*, *ii*), indicando que a distribuição potencial do gênero se sobrepunha com as áreas em que ocorrem cavernas desde o passado (*i*), e que diante do aquecimento global ocorre um rearranjo problemático que pode ter efeitos negativos sob muitas comunidades de animais cavernícola no futuro (*ii*). A distribuição potencial do gênero apresentou de forma geral, um rearranjo que provocou uma diminuição da paleodistribuição (LGM, HM) e no presente, comparado com o cenário futuro (2100-RCP8.5). Além disso, ficou evidente que a área mais estável para a distribuição do gênero dentre os quatro cenários temporais preditos abrangeu principalmente o bioma Mata Atlântica.

No passado, durante o último máximo glacial (LGM - 21ka) a distribuição potencial do gênero *Endecous* se sobrepunha a paleodelimitação geográfica do bioma de mata atlântica (já relatado em estudos ENMs e paleoecológicos) tanto para a região central, margem sudeste, litorânea, e nordeste da América do Sul (Figura 2) (Sobral-Souza et al., 2015; Sobral-Souza e Lima-Ribeiro, 2017; Ledo e Colli, 2017). A região central de distribuição potencial do gênero há 21 mil anos era parcialmente sobreposta a uma das rotas mais importantes de conexão entre Amazônia e Mata Atlântica (corredor “sudeste - oeste ocidental”) (Ledo e Colli, 2017). Isso indica a presença de habitats florestais favoráveis para a ocorrência do gênero possibilitando a dispersão entre carvernas. Além disso, simulações climáticas para a América do Sul indicam que as taxas anuais de precipitação há 21 mil anos eram similares às observadas na atualidade, embora apresentasse redução de precipitação onde hoje se situa a Bacia Amazônica (Cook e Vizy, 2006). Essa mudança de precipitação pode ser a causa da ausência de informações sobre a ocorrência deste gênero na região norte da América do Sul, mesmo em áreas consideradas potenciais de acordo com as nossas previsões para o LGM (Roraima, Colômbia e Venezuela). Além disso, os modelos permitiram inferir que a distribuição potencial do gênero foi similar aos ciclos de expansão e retração pleistocênicas das florestas úmidas da América do Sul ressaltando a dependência de umidade como condição delimitadora da distribuição potencial.

Ao se comparar a distribuição do gênero ao longo da região central-leste da América do Sul entre 21 e 6 mil anos atrás percebe-se elevada redução da distribuição geográfica (Figura 2 e 3, 21ka \Rightarrow 6ka). Esse padrão pode ser resultante possivelmente em função de mudanças climáticas que levaram a um clima mais úmido no HM em comparação ao clima mais seco no LGM (veja Salgado-Labouriau, 2005; Novello et al., 2017). Além disso, dados paleoclimáticos obtidos a partir de datações e análises químicas em espeleotemas (Cruz et al., 2009) e simulações de AOGCMs (Harrison et al., 2003; Liu et al., 2003; Liu et al., 2004) inferem a presença de condições climáticas úmidas na região semi-árida do Nordeste entre 21ka e 6ka, o que pode explicar a distribuição potencial do gênero para essas regiões no passado e que se mantêm até os dias de hoje. A distribuição potencial atual do gênero é muito similar a distribuição predita há 6 mil anos, mas, com uma expansão da distribuição no extremo da região nordeste do Brasil (Figura 3), o que corrobora com um possível aumento da Monção na América do Sul, como apontam modelos de simulações climáticas (Prado et al., 2013).

O fato de a distribuição potencial do gênero se sobrepor a certas porções diagonal de florestas secas na atualidade, assim como há 6 mil e 21 mil anos, permite o estabelecimento de hipóteses sobre a distribuição, que podem estar ocorrendo simultaneamente ou independentemente entre si: *i*) a Mata Atlântica se expandiu nos cenários (HM e LGM), o que possibilitou a colonização e expansão de habitats favoráveis a ocorrência de *Endecous*; *ii*) a presença de *Endecous* em locais áridos na atualidade representa pequenos refúgios (subterrâneos e/ou de florestas úmidas e matas de galerias) ou até mesmo uma certa preferência por fitofisionomias de maior sombreamento (e.g. Cerradão e Matas Ciliares). Além disso, Méio et al. (2003) reforça essa hipótese demonstrando alta similaridade da flora de regiões de ambientes secos

com espécies típicas de florestas úmidas. Logo, pequenos relictos isolados ao longo da diagonal seca são capazes de manter espécies originalmente oriundas de locais úmidos.

Há 21 mil anos não havia áreas potenciais de ocorrência em regiões circum-Andinas, mas o aparecimento de áreas potenciais nestas regiões nos três cenários preditos sequencialmente (há 6 mil anos, presente e 2100), pode indicar que durante o LGM o clima mais frio e seco predominava nos Andes, como indica simulações propostas por Cook e Vizy (2006). Logo, a fidelidade de *Endecous* a regiões úmidas limitava a distribuição do gênero à áreas menos elevadas. A partir do aumento da temperatura e precipitação nas oscilações climáticas após o LGM, o gênero expandiu sua distribuição para regiões mais altas em áreas próximas aos Andes, sofrendo rearranjos geográficos nestes três cenários (6ka, 0ka e 2100). Além disso, a distribuição ao longo de regiões aos arredores oeste dos Andes há 6 mil anos e no presente é corroborada pela inferência de potencial distribuição de florestas úmidas atlânticas nessas regiões (Sobral-Souza et al., 2015; Ledo e Colli, 2017).

Paralelamente, é possível observar que nos diferentes cenários estudados (21ka, 6ka, presente e 2100) a distribuição de *Endecous* quase não adentra ao norte do bioma Amazônico (exceto algumas pequenas manchas que apareceram distribuídas ao longo dos domínios políticos da Colômbia, Venezuela e Roraima (estado localizado ao norte do Brasil) nos cenários do passado e presente) (Figura 3). Durante a compilação dos dados deste estudo, a partir de dados na plataforma *Orthoptera Species File Online* (Cigliano et al., 2019) é possível notar a presença de Phalangopsídeos pertencentes a outros gêneros (e.g. *Uvaroviella* Chopard, 1923 e *Phalangopsis* Serville, 1831) ocorrendo no bioma amazônico. Somado a isso, estudos de levantamentos de fauna subterrânea em 844 cavernas já foram conduzidos para a região de Carajás, estado do Pará, Brasil (disponível em dados suplementares taxonômicos, Jaffe et al., 2016), e até então nunca foi observada a presença de *Endecous* em cavernas nesta região, o que corrobora com o padrão exibidos pelos modelos construídos. Além disso, a dispersão potencial do gênero *Endecous* pode estar sendo limitada por um fenômeno de exclusão competitiva interespecífica dinâmico com outros grilos que podem apresentar um nicho potencial semelhante (e.g. *Uvaroviella* e *Phalangopsis*). Entretanto, só diante de estudos comparativos e amostragens no futuro para a corroboração dessa hipótese.

As predições para o futuro demonstram que apenas uma parte da região Atlântica, à sudeste e nordeste do Brasil, irá apresentar áreas potenciais para ocorrência de *Endecous* (Figuras 2 e 3; ano de 2100). Essas regiões abrangem áreas de dois *hotspots* de biodiversidade da América do Sul, o Cerrado e a Mata Atlântica (Myers, 2000; Mittermeier, 2004). Desta forma, a expansão agrícola, urbanização e mineração em muitas destas áreas (Ferreira et al., 2014), somado ao deslocamento das áreas potenciais para a distribuição, as populações de diversas espécies deste gênero poderão sofrer perdas consideráveis.

Deste modo, em função da área de Mata Atlântica ter apresentado maior estabilidade para a distribuição potencial de tal grupo. Fica nítido que a utilização de metodologias multitemporais e de dinâmica paleoclimáticas podem ser importantes para

a construção de medidas conservacionistas atuais (Sobral-Souza et al. 2018). Embora não existam trabalhos com essa finalidade para o ambiente cavernícola, diante das mudanças climáticas futuras, possivelmente tais metodologias associadas com ENMs possam ser a chave para conservação de muitos grupos endêmicos e facultativos que ocorrem em cavernas e que se encontram dentro de *hotspots* de biodiversidade Neotropicais.

4.2 Cavernas como refúgios, uma solução que se torna problemática no futuro

Os resultados dos modelos de distribuição obtidos neste trabalho, embora representem um táxon mais abrangente (todas as espécies - descritas ou não - até agora conhecidas para *Endecous*), permitem entender os efeitos decorrentes das mudanças climáticas pretéritas, em uma larga escala, assim como consequências bem marcantes para o clima futuro. Somado a isso, em função da utilização de uma resolução espacial grosseira ($0,5^\circ \times 0,5^\circ$) os ENMs podem apresentar dificuldade para predição de espécies em uma escala local (Vitorino et al., 2018). Tais áreas, denominadas na literatura como refúgios (e.g. refúgios de Mata Atlântica ao longo de biomas de savana; manchas de vegetação ao longo dos Andes; e cavernas em regiões temperadas), podem ser representados, neste estudo, pelas áreas com ocorrência de cavernas, e pelos locais com florestas úmidas (em função da maior estabilidade nos quatro cenários temporais, como mostram os nossos resultados). Desta forma, em função dos ambientes subterrâneos exibirem uma condição tamponada de temperatura, quando comparado com o clima em superfície (Badino, 2010; Brookfield et al., 2016), muitas populações de *Endecous* podem ter ficado menos vulneráveis em períodos de mudança climática que ocorreram na superfície no passado e que provavelmente irão ocorrer no futuro (ano de 2100). Além disso, tais refúgios, geograficamente isolados, podem ter contribuído para o aumento da espéciação dentro de cada caverna e aumentando a complexidade taxonômica do gênero (Castro-Souza R.A e Ferreira R.L., dados não publicados, a partir de análises de DNA barcoding).

As medidas mitigadoras do aquecimento global requererem esforços de âmbito internacional (Moss et al., 2010), onde por exemplo, cada país apresenta metas distintas para a redução de gases do efeito estufa. Afim de minimizar os impactos do aquecimento global na distribuição potencial dos grilos, a preservação de cavernas no Brasil se torna primordial, visto que dependendo da conformação estrutural, muitos destes ambientes podem apresentar um *time lag*, que permite tamponar as oscilações climáticas externas e manter populações viáveis por mais tempo (Badino, 2010; Brookfield et al., 2016). Somado a isso, existem evidências de uma biota endêmica de cavernas, cujos ancestrais são oceânicos, de florestas ou de serapilheira, que sobreviveram e sobrevivem às diversas mudanças climáticas e da paisagem dentro do ambiente cavernícola (Botosaneanu e Holsinger, 1991; Moldovan et al., 2018).

O gênero *Endecous* possivelmente pode se tornar limitado a paisagens cársticas no cenário futuro. Diante das alterações climáticas futuras a presença de cavernas pode ser um fator chave para a manutenção deste gênero e uma gama de organismos subterrâneos visto que grilos são considerados um grande aporte biomassa,

principalmente para regiões distantes de entrada de caverna. Além disso, estes grilos são alimento para predadores e representam uma possível fonte de dispersão para fungos; parasitas; e outros organismos (Castro-Souza et al., 2018). Logo, a manutenção de *Endecous* dentro de caverna é papel chave para a manutenção da estruturação de comunidades subterrâneas neotropicais.

No Brasil, a legislação referente à proteção do patrimônio espeleológico prevê a categorização das cavernas em níveis de relevância (máximo, alto, médio ou baixo), sendo as cavernas de "máxima relevância" as únicas integralmente protegidas (Ganem, 2009; Decreto n ° 6640 de 7 de novembro de 2008 e Instrução Normativa n. 01/2017). Entretanto, a maior parte das espécies de *Endecous* é troglófila (facultativa em cavernas), não se enquadrando como restritas ao modo de vida subterrâneo, um dos atributos biológicos significativos para conferir o grau máximo de relevância para as cavernas. Assim, é nítida a dificuldade de encontrar formas de conservação para tal grupo. Contudo, associar medidas conservacionistas que englobem a conservação do ambiente cavernícola e das vegetações adjacentes podem ser ações prioritárias para essas regiões.

A vegetação das áreas potenciais para ocorrência da espécie no futuro (ano de 2100) já encontra-se ameaçada por paisagens associadas às atividades antrópicas (MapBiomas 2019; Myers, 2000; Sugai et al., 2015). O cenário sócio-econômico atual regulamenta inúmeros processos de licitação e/ou empreendimentos em regiões de cavernas denominadas "protegidas" (Ferreira et al., 2014). Logo, à susceptibilidade de perda de importantes habitats subterrâneos que seriam refúgio para o gênero *Endecous* pode tornar, em conjunto, os efeitos das mudanças climáticas futuras ainda mais graves.

5. Conclusão

Tal estudo salienta a importância de abordagens baseadas na dinâmica temporal da distribuição de espécies para predição e conservação de organismo facultativos de cavernas. Além disso, destaca-se a importância das cavernas como possíveis refúgios para manutenção do gênero no futuro, especialmente diante do cenário de aquecimento global.

Agradecimentos

Agradecemos ao apoio de campo da equipe do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea – CEBS. Somos eternamente gratos ao *database* Ecoclimate e às instituições e plataformas que fomentaram e/ou permitiram a obtenção de dados para tal estudo: CAPES, CECAV; CNPq, FAPEMIG, FAPESP, OSF, UFLA e VALE S.A.. Em especial agradecemos ao professor Dr. Edison Zefa e Ms. Riuler Acosta pelo incentivo e ensinamentos na taxonomia e comportamento de grilos.

Dados Suplementares

Figura suplementar 1, ao final desta dissertação.

Referências

- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* .43, 1223–1232.
- Araújo, M.B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trend in Ecology and Evolution*. 22, 42–47.
- Auler, A. S., Rubbioli, E., Brandi, R., 2001. As grandes cavernas do Brasil. Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas. pp. 228.
- Auler, A., 2004. America, South. In: Gunn, J. (Ed.), *Encyclopedia of cave and karst science*. New York: Fitzroy Dearborn, pp. 110–118pp.
- Auler, A.S. 2017. Hypogene Caves and Karst of South America. In: Klimchouk A., Palmer, A.N., De Waele, J., Auler, A.S., Audra, P. (Eds.), *Hypogene karst regions and caves of the world*. Springer, pp. 817–826.
- Badino, G., 2010. Underground meteorology - What's the weather underground? *Acta Carsologica*. 39, 427–448.
- Barry, S., Elith, J., 2006. Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*. 43, 413–423.
- Behling, H., Arz, H.W., Pätzold, J., Wefer, G., 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Reviews*. 19, 981–994.
- Behling, H., 2003. Late glacial and Holocene vegetation, climate and fire history inferred from Lagoa Nova in the southeastern Brazilian lowland. *Vegetation History and Archaeobotany*. 12, 63–270.
- Bolfarini, M.P., Bichuette, M.E., 2015. *Endecous peruassuensis* n. sp. (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) from caves of Eastern Brazil: evidence of isolation in the subterranean realm and discussion about troglomorphisms. *Zootaxa*. 4032, 297–308.
- Botosaneanu, L., Holsinger, J., 1991. Some aspects concerning colonization of the subterranean realm – especially subterranean waters: a response to Rouch and Danielopol, 1987. *Stygologia* 6, 11–39.
- Brookfield, A.E., Macpherson, G.L., Covington, M.D., 2016. Effects of changing meteoric precipitation patterns on groundwater temperature in karst environments. *Groundwater*. 55, 227–236.
- Carpenter, G., Gillison, A.N., Winter, J., 1993. DOMAIN: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of animals and plants. *Biodiversity and Conservation*. 2, 667–680.
- Castro-Souza, R.A., de Oliveira-Bernardi, L. F., Ferreira, R.L., 2018. First record of a phoretic mite (Histiotomatidae) on a cave dwelling cricket (Phalangopsidae) from Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*. 13, 171–176.
- CECAV., 2019. Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas / Instituto Chico Mendes de Biodiversidade e Conservação (CECAV/ICMBIO). Áreas de Ocorrência de Cavernas do Brasil. Available from: <http://www.icmbio.gov.br/cecav/projetos-e-atividades/provincias-espeleologicas.html> (accessed 13 February 2019).
- Cheng, H., Sinha, A., Cruz, F.W., Wang, X., Edwards, R.L., d’Horta, F.M., Ribas C.C., Vuille, M., Stott, L.D., Auler, A.S. 2013. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature communications*, 4, 1411.
- Christman, M.C., Doctor, D.H., Niemiller, M.L., Weary, D.J., Young, J.A., Zigler, K.S., Culver, D.C., 2016. Predicting the occurrence of cave-inhabiting fauna based on features of the earth surface environment. *PloS one*. 11, e0160408.

- Cigliano, M.M., Braun, H., Eades, D.C., Otte, D., 2019. Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0.. Available from: <http://Orthoptera.SpeciesFile.org> (accessed 20 January 2019).
- Cook, K.H., Vizy, E.K., 2006. South American climate during the Last Glacial Maximum: Delayed onset of the South American monsoon. *Journal of Geophysical Research*. 111, 1–61.
- Cruz, F.W., Vuille, M., Burns, S.J., Wang, X., Cheng, H., Werner, M., Edwards R.L., Karmann, I., Auler, A.S., Nguyen, H., 2009. Orbitally driven east–west antiphasing of South American precipitation. *Nature Geoscience*. 2, 210.
- Diniz-Filho, J.A., Bini, L.M., Rangel, T.F., Loyola, R.D., Hof, C., Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*. 32, 897–906.
- Farber, O., Kadmon, R., 2003. Assessment of alternative approaches for bioclimatic modeling with special emphasis on the Mahalanobis distance. *Ecological Modelling*. 160, 115–130.
- Fagan, W.F., Lutscher, F., Schneider, K., 2007. Population and community consequences of spatial subsidies derived from central-place foraging. *The American Naturalist*. 170, 902–915.
- Fávero, L.P.L., Belfiore, P.P., Silva, F.L.D., Chan, B.L., 2009. Análise de dados: modelagem multivariada para tomada de decisões. 544pp.
- Ferreira, J., Aragão, L.E.O.C., Barlow, J., Barreto, P., Berenguer, E., Bustamante, M., Gardner T.A., Lees A.C, Lima A., Louzada J., Pardini R., Parry L., Peres C.A., Pompeu P.S., Tabarelli M., Zuanon, J., 2014. Brazil's environmental leadership at risk. *Science*. 346, 706–707.
- Franklin, J., 2009. Mapping Species Distribution. Spatial inference and prediction. Cambridge University Press. 320pp.
- Free, Q.A., 2019. Open Source Geographic Information System. Available on: <https://www.qgis.org/en/site/>
- Guisan, A., Edwards Jr, T.C., Hastie, T., 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological modelling*. 157, 89–100.
- Ganem, R.S., 2009. As cavidades naturais subterrâneas e o Decreto nº 6.640/2008. Available from: <http://bd.camara.gov.br> (accessed 25 March 2019).
- Harrison, S.P.A., Kutzbach, J.E., Liu, Z., Bartlein, P.J., Otto-Bliesner, B., Muhs, D., Prentice I.C., Thompson, R.S., 2003. Mid-Holocene climates of the Americas: a dynamical response to changed seasonality. *Climate Dynamics*. 20, 663–688.
- Helf, K.L., 2003. Foraging Ecology of the Cave Cricket *Hadenoeus subterraneus*: Effects of Climate, Ontogeny, and Predation. (Ph.D. dissertation: Chicago, University of Illinois at Chicago, 170 pp).
- Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J., Hijmans, M.R.J. 2017. Package ‘dismo’. *Circles*. 9, 1–68.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A., 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*. 330, 927–931.
- Insel, N., Poulsen, C.J., Ehlers, T.A., 2010. Influence of the Andes Mountains on South American moisture transport, convection, and precipitation. *Climate Dynamics*. 35, 1477–1492.
- Jaffe, R., Prous, X., Zampaulo, R., Giannini, T.C., Imperatriz-Fonseca, V.L., Maurity, C., Oliveira, G., Brandi, I.V., Siqueira, J.O., 2016. Reconciling mining with the conservation of cave biodiversity: a quantitative baseline to help establish conservation priorities. *PloS one*. 11, e0168348.

- Lavina, E.L., Fauth, G., 2010. Evolução geológica da América do Sul nos últimos 250 milhões de anos. In: Almeida E.A.B. (Ed.), *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos*. No. 574.9 (8) BIO Editora Roca, pp. 3–13.
- Lavoie, K., Helf K.L., Poulson T.L., 2007. The biology and ecology of North American cave crickets. *Journal of Cave and Karst Studies*. 69, 114–134.
- Ledo, R.M.D., Colli, G.R., 2017. The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. *Journal of Biogeography*. 44, 2551–2563.
- Lima-Ribeiro, M.S., Varela, S., González-Hernández, J., de Oliveira, G., Diniz-Filho, J.A.F., Terribile, L.C., 2015. EcoClimate: a database of climate data from multiple models for past, present, and future for macroecologists and biogeographers. *Biodiversity Informatics*. 10, 1–21.
- Liu, Z., Otto-Bliesner, B., Kutzbach, J., Li, L., Shields, C., 2003. Coupled climate simulation of the evolution of global monsoons in the Holocene. *Journal of Climate*. 16, 2472–2490
- Liu, Z., Harrison, S.P., Kutzbach, J.E., 2004. Otto-Bliesner, Global monsoons in the mid-Holocene and oceanic feedback. *Climate Dynamics*. 22, 157–182.
- Mammola, S., 2017. Modelling the future spread of native and alien congeneric species in subterranean habitats—the case of *Meta* cave-dwelling spiders in Great Britain. *International Journal of Speleology*. 46, 427–437.
- Mammola, S., Leroy, B., 2017. Applying species distribution models to caves and other subterranean habitats. *Ecography*. 41, 1194–1208.
- MapBiomas, P., 2019. Coleção 3 da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso de Solo do Brasil. Available from: <http://mapbiomas.org/map#coverage> (accessed 27 March 2019).
- Méio, B.B., Freitas, C.V., Jatobá, L., Silva, M.E., Ribeiro, J.F., Henriques, R.P., 2003. The influence of Amazonian and Atlantic flora in the vegetation of cerrado sensu stricto. *Brazilian Journal of Botany*, 26(4), 437–444.
- 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, 87–93.
- Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J., Da Fonseca, G.A.B., 2004. Hotspots revisited. CEMEX and Agrupación Sierra Madre, 390 pp.
- Moldovan, O.T., Kováč, E., Halse, S., 2018. *Cave Ecology*. Springer, Cham, 536 pp.
- Morley, R.J., 2000. *Origin and Evolution of Tropical Rainforests*. Wiley. 378 pp.
- Moss, R.H., Edmonds, J.A., Hibbard, K.A., Manning, M.R., Rose, S.K., Van Vuuren, D.P., Carter, T.R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G.A., Mitchell, J.F.B., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S.J., Stouffer, R.J., Thomson, A.M., Weyant, J.P., Wilbanks, T.J., 2010. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*. 463, 747–756.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403, 853–858.
- Nix, H.A., 1986. A Biogeographic Analysis of Australian Elapid Snakes. In: Longmore, R. (Ed.), *Atlas of Elapid Snakes of Australia*. Australian Flora and Fauna Series No. 7, Australian Government Publishing Service, Canberra, 4–15.
- Novello, V.F., Cruz, F. W., Vuille, M., Strikis, N.M., Edwards, R.L., Cheng, H., Emerick, S., De Paula, M.S., Li, X., Barreto E.S., Karmann, I., Santos, R.V., 2017. A high-resolution history of the South American Monsoon from Last Glacial Maximum to the Holocene. *Scientific reports*. 7, 1–8.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V., Underwood, E.C., D'amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C. J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y.,

- John, F., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., Kassem, K.R., 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*. 51, 933–938.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M.B., 2011. Ecological niches and geographic distributions (MPB-49) (Vol. 56). Princeton University Press. 316 pp.
- Phillips, S.J., Dudik, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*. 31, 161–175.
- Pointing, S.B., Bollard-Breen, B., Gillman, L.N. 2014. Diverse cryptic refuges for life during glaciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 111, 5452–5453.
- Prado, L.F., Wainer, I., Chiessi, C.M., 2013. Mid-Holocene PMIP3/CMIP5 model results: Intercomparison for the South American monsoon system. *The Holocene*. 23, 1915–1920.
- Rangel, T.F., Edwards, N.R., Holden, P.B., Diniz-Filho, J.A.F., Gosling, W.D., Coelho, M.T.P., Cassemiro, F.A.S., Rahbek, C., Colwell, R.K., 2018. Modeling the ecology and evolution of biodiversity: biogeographical cradles, museums, and graves. *Science*. 361, eaar5452.
- Salgado-Labouriau, M.L., 2005. Alguns aspectos sobre a Paleocologia dos Cerrados. *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. Ministério do Meio Ambiente. Brasília, DF, 109–118.
- Soberón, J., Nakamura, M., 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Science*. 106, 19644–19650.
- Soberón, J., Peterson, A.T., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niche and species' distributional areas. *Biodiversity Informaticas*. 2, 1–10.
- Soberón, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*. 12, 1115–1123.
- Sobral-Souza, T., Lima-Ribeiro, M.S., Solferini, V.N., 2015. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. *Evolutionary Ecology*. 29, 643–655.
- Sobral-Souza, T., Lima-Ribeiro, M. S., 2017. De volta ao passado: revisitando a história biogeográfica das florestas neotropicais úmidas. *Oecologia Australis*. 21, 93–107.
- Sobral-Souza, T., Vancine, M.H., Ribeiro, M.C., Lima-Ribeiro, M.S., 2018. Efficiency of protected areas in Amazon and Atlantic Forest conservation: A spatio-temporal view. *Acta oecologica*. 87, 1–7.
- 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, 120–130
- Souza-Dias, P.G.B., 2015. Análise cladística e morfologia do complexo fálico de Phalangopsidae, com ênfase em Luzarinae (Orthoptera, Ensifera, Grylloidea). (Doctoral thesis, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 164 pp.).
- Studier, E.H., Lavoie, K.H., Wares, I.I., William, D., Linn, J.A.M., 1986. Bioenergetics of the cave cricket, *Hadenoecus subterraneus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 84: 431–436.
- Studier, E.H., Lavoie, K.H., 1989. Biology of cave crickets, *Hadenoecus subterraneus*, and camel crickets, *Ceuthophilus stygius* (Insecta: Orthoptera): Metabolism and water economies related to size and temperature. *Comparative Biochemistry & Physiology*. 95, 157–161.
- Sugai, L.S.M., Ochoa-Quintero, J.M., Costa-Pereira, R., Roque, F.O., 2015. Beyond aboveground. *Biodiversity and Conservation*. 24, 2109–2112.
- Tax, D.M.J., Duin, R.P.W., 2004. Support vector data description. *Machine Learning*. 54, 45–66.

- Taylor, S.J., 2003. America, North: biospeleology. In: J. Gunn, (Ed.), *Encyclopedia of caves and karst Science* 1st edition. Routledg, Fitzroy Dearborn, New York. pp. 45–49.
- Taylor, S.J., Krejca, J.K., Denight, M.L., 2005. Foraging range and habitat use of *Ceuthophilus secretus* (Orthoptera: Rhaphidophoridae), a key troglone in central Texas cave communities. *American Midland Naturalist*. 154, 97–114.
- Varela, S., Lima-Ribeiro, M.S., Terribile, L.C., 2015. A short guide to the climatic variables of the last glacial maximum for biogeographers. *PloS one*. 10, 1–15.
- Vitorino, L.C., Lima-Ribeiro, M.S., Terribile, L.C., Collevatti, R.G., 2018. Demographical expansion of *Handroanthus ochraceus* in the Cerrado during the Quaternary: implications for the genetic diversity of Neotropical trees. *Biological Journal of the Linnean Society*. 123, 561–577.
- Vivo, M., 1997. Mammalian evidence of historical ecological change in the Caatinga semiarid vegetation of northeastern Brazil. *Journal of Computational Biology*. 2, 65–73.
- Wang, X., Edwards, R.L., Auler, A.S., Cheng, H., Kong, X., Wang, Y., Cruz, F.W., Jeffrey, A., Dorale J.A., Chiang, H.W., 2017. Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. *Nature*. 541, 204–219.
- White, W.B., Culver D.C., 2012. *Encyclopedia of caves*. Elsevier Academic Press, Burlington, 966 pp.
- Willott, S. J., Hassall, M., 1998. Life-history responses of British grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) to temperature change. *Functional Ecology*. 12, 232–241.
- Wynne, J.J., Howarth, F.G., Sommer, S., Dickson, B.G., 2019. Fifty years of cave arthropod sampling: techniques and best practices. *International Journal of Speleology*. 48, 33–48.
- Zefa, E., 2000. Comportamento, bioacústica, morfologia e citogenética de algumas espécies do gênero *Endecous* Saussure, 1878 (Orthoptera, Phalangopsidae). (Doctoral thesis, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 177 pp.).
- Zefa, E., 2006. Comparison of calling songs in three allopatric populations of *Endecous itatibensis* (Orthoptera, Phalangopsinae). *Iheringia Série Zoológica*. 96, 13–16.

Tabela 1: Pontos de ocorrência do gênero *Endecous* Sauvassure, 1878 utilizados para construção dos modelos correlativos de nicho ecológico (ENMs).

Localidade	Data	Origem	Latitude	Longitude	Táxon	Referência
Itaúçu (C)	27/III/2014	Literatura	-13.824722°	-41.345833°	<i>E. apterus</i>	Souza-Dias et al. (2014)
Vila Propício (C)	29/III/1998	Literatura	-15.475846°	-49.010234°	<i>E. alejomesai</i>	Zefa et al. (2010)
Viçosa (E)	1/XI/1993	Literatura	-20.795368°	-42.881776°	<i>E. aguassay</i>	Mews e Speber (2007)
Concórdia (E)	28/XII/2010	Literatura	-27.260556°	-51.976944°	<i>E. chape</i>	Souza-Dias et al. (2017)
Foz do Iguaçu (E)	3/XII/2010	Literatura	-25.618333°	-54.482222°	<i>E. naipi</i>	Souza-Dias et al. (2017)
Céu Azul (E)	10/X/2012	Literatura	-25.155556°	-53.842778°	<i>E. naipi</i>	Souza-Dias et al. (2017)
Lavalleja Dep. (C)	1997	Literatura	-34.287091°	-55.268067°	<i>E. onthophagus</i>	Mesa e Garcia-Novo (1997)
Flores Dep. (C)	1997	Literatura	-33.276100°	-57.133300°	<i>E. onthophagus</i>	Mesa e Garcia-Novo (1997)
Province del Sara/Portacnuelo (?)	3/IV/1913	Literatura, aproximado	-17.357200°	-63.390600°	<i>E. ferruginosus</i>	Bruner (1916)
Itatiba (E)	1918	Literatura, aproximado	-22.998915°	-46.822130°	<i>E. itatibensis</i>	Rehn (1918)
Fronteira entre Cordoba and San Luiz (E)	1918	Literatura, aproximado	-32.309502°	-65.151293°	<i>E. lizeri</i>	Rehn (1918)
La Cumbre (E)	1918	Literatura, aproximado	-31.100053°	-64.483214°	<i>E. lizeri</i>	Rehn (1918)
Magdalena-Buenos Aires (E)	5/IV/1963	Literatura, aproximado	-35.077900°	-57.511092°	<i>E. hubbelli</i>	Liebermann (1965)
Anhembi (E)	7/XII/1998	Literatura, Mello Obs. Pessoal, aproximado	-22.798529°	-48.123368°	<i>E. itatibensis</i>	Mello e Pellegatti-Franco (1998)
Botucatu (E)	7/XII/1998	Literatura, Mello Obs. Pessoal, aproximado	-22.837268°	-48.425685°	<i>E. itatibensis</i>	Mello e Pellegatti-Franco (1998)
Rio Claro (E)	7/XII/1998	Literatura, Mello Obs. Pessoal, aproximado	-22.339726°	-47.567206°	<i>E. itatibensis</i>	Mello e Pellegatti-Franco (1998)
Tapiraí (E)	7/XII/1998	Literatura, Mello Obs. Pessoal, aproximado	-23.974112°	-47.501335°	<i>E. itatibensis</i>	Mello e Pellegatti-Franco (1998)
Itatiaia (E)	7/XII/1998	Literatura, Mello Obs. Pessoal, aproximado	-22.370286°	-44.604529°	<i>E. itatibensis</i>	Mello e Pellegatti-Franco (1998)
Lagoa Santa (C)	19-22/X/1998	Tese Zefa	-19.561132°	-43.960394°	<i>E. cavernicolus</i>	Zefa (2000)
Iporanga (C)	3-6/X/1997	Tese Zefa	-24.542200°	-48.676900°	<i>E. betariensis</i>	Zefa (2000)
Iporanga (C)	3-6/X/1997	Tese Zefa	-24.555152°	-48.664816°	<i>E. betariensis</i>	Zefa (2000)
Iporanga (C)	3-6/X/1997	Tese Zefa	-24.583333°	-48.683007°	<i>E. betariensis</i>	Zefa (2000)
Iporanga (C)	3-6/X/1997	Tese Zefa	-24.549167°	-48.720833°	<i>E. betariensis</i>	Zefa (2000)
Iporanga (C)	3-6/X/1997	Tese Zefa	-24.530833°	-48.701667°	<i>E. betariensis</i>	Zefa (2000)
Iporanga (C)	3-6/X/1997	Tese Zefa	-24.520556°	-48.695278°	<i>E. betariensis</i>	Zefa (2000)
Corumbataí (E)	10/V/1996	Tese Zefa	-22.225236°	-47.626873°	<i>E. itatibensis</i>	Zefa (2000)

Piracicaba (E)	3/XI/1999	Tese Zefa	-22.714795°	-47.626508°	<i>E. itatibensis</i>	Zefa (2000)
Itatiba (E)	20/XI/1999	Tese Zefa	-23.049305°	-46.884073°	<i>E. itatibensis</i>	Zefa (2000)
Itirapina (C)	24/IX/1997	Tese Zefa, aproximado	-22.219505°	-47.740641°	<i>E. itatibensis</i>	Zefa (2000)
Carrasco National Park (C)	18/XII/2013	Ferreira, Obs. Pessoal, aproximado	-17.410329°	-64.991575°	<i>E. ferruginosus</i>	Dos Autores
Altinópolis (C)	2/II/2006	ISLA	-21.124069°	-47.413538°	<i>E. itatibensis</i>	Dos Autores
Altinópolis (C)	1/III/2006	ISLA	-21.052491°	-47.418427°	<i>E. itatibensis</i>	Dos Autores
Apodi (C)	6/I/2007	ISLA	-5.597742°	-37.827942°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Ataléia (C)	3/IV/2017	ISLA	-18.194022°	-41.292654°	sp6	Dos Autores
Ataléia (C)	9/I/2009	ISLA	-18.044823°	-41.101963°	sp6	Dos Autores
Ataléia (C)	10/VII/2003	ISLA	-18.129753°	-40.98006°	sp6	Dos Autores
Aurora do Tocantins (C)	1/V/2017	ISLA	-12.582004°	-46.516696°	sp14	Dos Autores
Barão de Cocais (C)	16/IV/2013	ISLA	-19.851520°	-43.392233°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Barão de Cocais (C)	19/V/2015	ISLA	-19.915451°	-43.485484°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Barão de Cocais (C)	26/IX/2014	ISLA	-19.932136°	-43.523862°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Baraúna (C)	25/IV/2007	ISLA	-5.036878°	-37.560178°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Baraúna (C)	12/VI/2008	ISLA	-5.034225°	-37.571122°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Bonito (C)	19/IX/2004	ISLA	-21.011896°	-56.696056°	sp15	Dos Autores
Brasília de Minas (C)	20/IV/2014	ISLA	-16.400322°	-44.493255°	sp3	Dos Autores
Brazlândia (C)	30/I/2004	ISLA	-15.523547°	-48.170729°	<i>E. alejomesai</i>	Dos Autores
Brazlândia (C)	20/XII/2002	ISLA	-15.512047°	-48.167629°	<i>E. alejomesai</i>	Dos Autores
Brazlândia (C)	1/IV/2004	ISLA	-15.510447°	-48.123729°	<i>E. alejomesai</i>	Dos Autores
Brumadinho (C)	19/X/2017	ISLA	-20.180324°	-43.979135°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Brumadinho (C)	26/XI/2014	ISLA	-20.126665°	-43.974835°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Brumadinho (C)	20/XI/2015	ISLA	-20.090661°	-43.990993°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Brumadinho (C)	19/X/2018	ISLA	-20.185517°	-43.974106°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Brumadinho (C)	19/X/2016	ISLA	-20.182583°	-43.971513°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Buenópolis (C)	29/III/2015	ISLA	-17.93817°	-44.130059°	sp5	Dos Autores
Caeté (C)	18/VII/2009	ISLA	-19.94719°	-43.74017°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores

Cambuci (C)	12/XI/2005	ISLA	-21.566188°	-41.952460°	sp18	Dos Autores
Campo Belo (C)	24/III/2012	ISLA	-20.843161°	-45.364955°	sp1	Dos Autores
Campo Formoso (C)	12/VII/2008	ISLA	-10.209369°	-40.918481°	<i>E. bahiensis</i>	Dos Autores
Campo Formoso (C)	9/I/2008	ISLA	-10.400689°	-40.504443°	<i>E. bahiensis</i>	Dos Autores
Campo Formoso (C)	10/VII/2008	ISLA	-10.140670°	-40.848686°	<i>E. bahiensis</i>	Dos Autores
Campo Formoso (C)	10/VII/2008	ISLA	-10.128897°	-40.837961°	<i>E. bahiensis</i>	Dos Autores
Canta Galo (C)	13/VII/2005	ISLA	-21.937100°	-42.253300°	sp18	Dos Autores
Carinhanha (C)	15/X/2017	ISLA	-13.800787°	-43.951323°	sp2	Dos Autores
Carrancas (C)	20/XI/2004	ISLA	-21.511032°	-44.607642°	sp8	Dos Autores
Carrancas (C)	21/I/2017	ISLA	-21.552966°	-44.635911°	sp8	Dos Autores
Carrancas (C)	26/I/2002	ISLA	-21.550528°	-44.634539°	sp8	Dos Autores
Chapada dos Gumarães (C)	24/X/2006	ISLA	-15.614000°	-55.499138°	<i>E. naipi</i>	Dos Autores
Conceição do Mato Dentro (C)	11/XII/2013	ISLA	-19.167922°	-43.273610°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Conceição do Mato Dentro (C)	19/XI/2013	ISLA	-19.004081°	-43.398861°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Confins (C)	7/VI/2018	ISLA	-19.663778°	-43.95217°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Coração de Jesus (C)	20/IV/2014	ISLA	-16.471129°	-44.369996°	sp3	Dos Autores
Coração de Jesus (C)	28/I/2015	ISLA	-16.466653°	-44.348604°	sp3	Dos Autores
Coração de Jesus (C)	29/I/2015	ISLA	-16.752209°	-44.395385°	sp3	Dos Autores
Coração de Jesus (C)	28/I/2015	ISLA	-16.467581°	-44.347542°	sp3	Dos Autores
Coração de Jesus (C)	25/IX/2013	ISLA	-16.873080°	-44.418455°	sp3	Dos Autores
Cordisburgo (C)	11/XI/2010	ISLA	-19.197744°	-44.332784°	sp9	Dos Autores
Cordisburgo (C)	10/XI/2010	ISLA	-19.081591°	-44.358186°	sp9	Dos Autores
Cordisburgo (C)	14/XI/2010	ISLA	-19.171889°	-44.313071°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Cordisburgo (C)	12/XI/2010	ISLA	-19.172019°	-44.311387°	sp9	Dos Autores
Cordisburgo (C)	16/XII/2009	ISLA	-19.168830°	-44.338914°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Curvelândia (C)	19/VI/2004	ISLA	-15.565556°	-57.988056°	<i>E. arachnopsis</i> ?	Dos Autores
Curvelo (C)	17/I/2015	ISLA	-18.667236°	-44.409988°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores

Curvelo (C)	17/I/2015	ISLA	-18.705144°	-44.403056°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Curvelo (C)	17/I/2015	ISLA	-18.706448°	-44.402519°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Diamantina (C)	10/I/2018	ISLA	-18.279563°	-43.535995°	sp13	Dos Autores
Diamantina (C)	16/III/2012	ISLA	-18.367358°	-43.962601°	sp13	Dos Autores
Doresópolis (C)	I-VIII/2009	ISLA	-20.305401°	-45.905873°	sp1	Dos Autores
Doresópolis (C)	6/V/2015	ISLA	-20.328439°	-45.810687°	sp1	Dos Autores
Doresópolis (C)	I-VIII/2009	ISLA	-20.286262°	-45.794494°	sp1	Dos Autores
Doresópolis (C)	2/VII/2009	ISLA	-20.309647°	-45.846487°	sp1	Dos Autores
Doresópolis (C)	20/I/2009	ISLA	-20.345695°	-45.858342°	sp1	Dos Autores
Doresópolis (C)	19/I/2009	ISLA	-20.343400°	-45.863800°	sp1	Dos Autores
Doresópolis (C)	25/I/2009	ISLA	-20.337830°	-45.614839°	sp1	Dos Autores
Felipe Guerra (C)	9/VII/2005	ISLA	-5.563636	-37.665760	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Felipe Guerra (C)	9/VII/2015	ISLA	-5.560617°	-37.663978°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Felipe Guerra (C)	25/IV/2007,	ISLA	-5.564183°	-37.665914°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Felipe Guerra (C)	3/VIII/2010	ISLA	-5.530069°	-37.616242°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Felipe Guerra (C)	4/VI/2010	ISLA	-5.560769°	-37.658761°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Felipe Guerra (C)	14/IX/2008	ISLA	-5.564025°	-37.665936°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Felipe Guerra (C)	8/I/2007	ISLA	-5.592861°	-37.687433°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Felipe Guerra (C)	25/IV/2007	ISLA	-5.578233°	-37.643233°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Felipe Guerra (C)	4/VIII/2010	ISLA	-5.562619°	-37.621089°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Governador Dix-Sept Rosado (C)	2/II/2009	ISLA	-5.514172°	-37.555983°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Governador Dix-Sept Rosado (C)	20/VII/2010	ISLA	-5.495586°	-37.545067°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Ibiracatu (C)	21/I/2015	ISLA	-15.725786°	-44.206214°	sp11	Dos Autores
Ibiracatu (C)	20/I/2015	ISLA	-15.76560°	-44.23410°	sp3	Dos Autores
Ilha Bela (C)	22/IV/2006	ISLA	-23.812947°	-45.239020°	sp17	Dos Autores
Ipeúna (C)	11/XI/2014	ISLA	-22.410278°	-47.792972°	<i>E. itatibensis</i>	Dos Autores
Itabirito (C)	10/VII/2003	ISLA	-20.169479°	-43.624591°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores

Itabirito (C)	18/X/2011	ISLA	-20.211044°	-43.853541°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Itabirito (C)	18/X/2011	ISLA	-20.230545°	-43.85826°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Itabirito (C)	18/X/2011	ISLA	-20.266063°	-43.887816°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Itabirito (C)	21/I/2000	ISLA	-20.213442°	-43.841114°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Itabirito (C)	26/III/2012	ISLA	-20.218339°	-43.857229°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Itabirito (C)	18/X/2011	ISLA	-20.223233°	-43.853994°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Itacarambi (C)	25/I/2015	ISLA	-15.012456°	-44.12189°	<i>E. peruassuensis</i>	Dos Autores
Itacarambi (C)	23-14/X/2013	ISLA	-15.113615°	-44.169447°	<i>E. aguassay</i>	Dos Autores
Itacarambi (C)	25/I/2015	ISLA	-15.009719°	-44.132069°	<i>E. peruassuensis</i>	Dos Autores
Itacarambi (C)	25/I/2015	ISLA	-15.006745°	-44.117087°	<i>E. peruassuensis</i>	Dos Autores
Itacarambi (C)	26/I/2015	ISLA	-15.056174°	-44.184377°	<i>E. peruassuensis</i>	Dos Autores
Itaúçu (C)	8/VIII/2013	ISLA	-13.839481°	-41.315478°	<i>E. apterus</i>	Dos Autores
Iuiú (C)	10/VI/2016	ISLA	-14.499784°	-43.669371°	sp3	Dos Autores
Iuiú (C)	9/IX/2016	ISLA	-14.435169°	-43.623675°	sp3	Dos Autores
João Pinheiro (C)	15/X/2010	ISLA	-17.811744°	-46.232914°	<i>E. aguassay</i>	Dos Autores
Lagoa da Prata (C)	3/V/2003	ISLA	-20.076595°	-45.578378°	sp1	Dos Autores
Lagoa Santa (C)	12/X/2011	ISLA	-19.542311°	-43.941396°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Lagoa Santa (C)	7/VII/2011	ISLA	-19.561595°	-43.959199°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Lassance (C)	19/II/2015	ISLA	-17.947182°	-44.639623°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Lavandeira (C)	13/IV/2017	ISLA	-12.749014°	-46.497054°	sp14	Dos Autores
Lavras (E)	6/I/2017	ISLA	-21.220877°	-44.963984°	<i>E. aguassay</i>	Dos Autores
Lima Duarte (C)	2/IV/2005	ISLA	-43.883749°	-21.700479°	sp10	Dos Autores
Lima Duarte (C)	11/VIII/2014	ISLA	-43.903194°	-21.719923°	sp10	Dos Autores
Lontra (C)	27/I/2015	ISLA	-15.894507°	-44.323164°	sp3	Dos Autores
Luislândia (C)	12/IV/2017	ISLA	-16.148575°	-44.627803°	sp3	Dos Autores
Luislândia (C)	12/IV/2017	ISLA	-16.148575°	-44.627803°	sp4	Dos Autores
Luminárias (C)	17/XII/2017	ISLA	-21.543162°	-44.80835°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores

Mariana (C)	24/III/2012	ISLA	-20.345071°	-43.448591°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Mariana (C)	11/VI/2009	ISLA	-20.54384°	-43.81015°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Mariana (C)	1-2/V/2009	ISLA	-20.35245°	-43.43990°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Mariana (C)	20/III/12	ISLA	-20.350202°	-43.445494°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Mateus Leme (C)	4/IV/2008	ISLA	-19.966863°	-44.429113°	sp1	Dos Autores
Matozinhos (C)	7/I/2018	ISLA	-19.516497°	-44.06821°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Medina (A)	14/VII/09	ISLA	-16.21460°	-41.46815°	sp7	Dos Autores
Medina (A)	15/VII/2009	ISLA	-16.34362°	-41.45138°	sp7	Dos Autores
Medina (A)	15/VII/2009	ISLA	-16.344126°	-41.451744°	sp7	Dos Autores
Monjolos (C)	15/IV/2017	ISLA	-18.276726°	-44.102193°	sp5	Dos Autores
Monjolos (C)	2/V/2017	ISLA	-18.278727°	-44.102996°	sp5	Dos Autores
Montalvânia (C)	I-VIII/2009	ISLA	-14.428985°	-44.38300°	<i>E. aguassay</i>	Dos Autores
Montes Claros (C)	31/III/2015	ISLA	-16.707038°	-43.920924°	sp3	Dos Autores
Montes Claros (C)	7/VI/2015	ISLA	-16.331289°	-43.994569°	sp3	Dos Autores
Montes Claros (C)	3/IV/2015	ISLA	-16.679251°	-43.994084°	sp3	Dos Autores
Montes Claros (C)	9/V/2015	ISLA	-16.704291°	-43.940288°	sp3	Dos Autores
Montes Claros (C)	2/V/2017	ISLA	-16.91720°	-44.08370°	sp3	Dos Autores
Montes Claros (C)	2/IV/2015	ISLA	-16.706672°	-43.942910°	sp3	Dos Autores
Montes Claros (C)	8/VI/2015	ISLA	-16.681556°	-43.992281°	sp3	Dos Autores
Montes Claros (C)	30/III/2015	ISLA	-16.712649°	-43.941677°	sp3	Dos Autores
Morro do Pilar (C)	1/IX/2018	ISLA	-19.221419°	-43.390223°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Mossoró (C)	10/VI/2010	ISLA	-5.212322°	-37.264153°	<i>E. potiguar</i>	Dos Autores
Nova Lima (C)	22/VII/2015	ISLA	-19.967987°	-43.864206°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Nova Lima (C)	11/V/2015	ISLA	-19.967687°	-43.864007°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Nova Lima (C)	19/X/2015	ISLA	-20.129109°	-43.928518°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Nova Lima (C)	14/X/2015	ISLA	-19.976501°	-43.900557°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Nova Roma (C)	8/VIII/2015	ISLA	-13.881544°	-46.928975°	<i>E. alejomesai</i>	Dos Autores
Ouro Preto (C)	27/XI/2009	ISLA	-20.38608°	-43.49930°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores

Ouro Preto (C)	28/XI/2009	ISLA	-20.38757°	-43.49346°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Ourolândia (C)	2/I/2008	ISLA	-10.930783°	-41.057631°	<i>E. bahiensis</i>	Dos Autores
Padre Paraíso (C)	19/VII/2008	ISLA	-17.039069°	-41.443539°	sp7	Dos Autores
Pains (C)	6/VIII/2018	ISLA	-20.426232°	-45.631437°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	26/VI/2009	ISLA	-20.388247°	-45.626088°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	3/IV/2009	ISLA	-20.404295°	-45.597544°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	10/XII/2016	ISLA	-20.423623°	-45.692810°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	26/I/2009	ISLA	-20.466384°	-45.661524°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	28/I/2009	ISLA	-20.302281°	-45.669378°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	6/X/2018	ISLA	-20.384788°	-45.667127°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	26/III/2009	ISLA	-20.372400°	-45.673944°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	22/I/2009	ISLA	-20.340395°	-45.782537°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	27/I/2009	ISLA	-20.365064°	-45.669016°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	21/I/2009	ISLA	-20.356303°	-45.834085°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	24/I/2009	ISLA	-20.413178°	-45.664690°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	1/IV/2009	ISLA	-20.401034°	-45.669343°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	3/II/2017	ISLA	-20.423846°	-45.601013°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	4/I/2017	ISLA	-20.414527°	-45.684967°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	3/III/2017	ISLA	-20.326751°	-45.690270°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	20/IV/2018	ISLA	-20.326222°	-45.691494°	sp1	Dos Autores
Pains (C)	20/I/2018	ISLA	-20.418125°	-45.772408°	sp1	Dos Autores
Palmeiras (C)	31/XII/2007	ISLA	-12.393722°	-41.553741°	<i>E. bahiensis</i>	Dos Autores
Pedro Leopoldo (C)	30/IX/2015	ISLA	-19.597711°	-43.985360°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Peixe Bravo/Serra Geral (C)	18/IV/2017	ISLA	-16.009917°	-42.703642°	sp3	Dos Autores
Presidente Juscelino (C)	31/I/2015	ISLA	-18.563372°	-44.128192°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Sacramento (C)	26/II/2006	ISLA	-19.812577°	-47.437515°	<i>E. aguassay</i>	Dos Autores
Santa Barbara (C)	18/V/2017	ISLA	-20.040057°	-43.658474°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Santa Rita do Itueto (C)	2/IV/2000	ISLA	-19.289307°	-41.359211°	sp12	Dos Autores

Santa Teresa (C)	4/II/2005	ISLA	-19.937500°	-40.562500°	sp19	Dos Autores
Santana do Riacho (C)	17/IV/2017	ISLA	-19.295742°	-43.616758°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
São Domingos (C)	7/IV/2000	ISLA	-13.612943°	-46.36847°	sp14	Dos Autores
São João da Ponte (C)	22/01/2015	ISLA	-15.806633°	-44.001919°	sp3	Dos Autores
São José da Safira (C)	13/VII/2009	ISLA	-18.29455°	-42.18781°	sp6	Dos Autores
São José da Safira (C)	11/VII/2009	ISLA	-18.296970°	-42.181210°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Sete Lagoas (C)	16/I/2000	ISLA	-19.474911°	-44.328141°	<i>E. cavernicolus</i>	Dos Autores
Sete Lagoas (C)	3-4/XI/2011	ISLA	-19.495690°	-44.282510°	sp1	Dos Autores
Sombrio (C)	20/V/2008	ISLA	-29.122429°	-49.650208°	sp16	Dos Autores
Ubaí (C)	19/IV/2014	ISLA	-16.214083°	-44.706553°	sp3	Dos Autores
Ubaí (C)	19/IV/2014	ISLA	-16.215654°	-44.707148°	sp3	Dos Autores
Ubajara (C)	3/I/2007	ISLA	-3.802738°	-40.878886°	<i>E. ubajarensis</i>	Dos Autores
Ubajara (C)	3/I/2007	ISLA	-3.831611°	-40.898599°	<i>E. ubajarensis</i>	Dos Autores
Unai (C)	9/III/2011	ISLA	-16.213800°	-47.288702°	<i>E. aguassay</i>	Dos Autores
Unai (C)	6/III/2011	ISLA	-16.217004°	-47.323905°	<i>E. aguassay</i>	Dos Autores
Unai (C)	11/VIII/2011	ISLA	-16.425699°	-47.060930°	<i>E. aguassay</i>	Dos Autores
Unai (C)	8/III/2011	ISLA	-16.216208°	-47.252001°	<i>E. aguassay</i>	Dos Autores
Varzelândia (C)	19/I/2015	ISLA	-15.623438°	-43.976243°	sp3	Dos Autores
Varzelândia (C)	19/I/2015	ISLA	-15.62166°	-43.965252°	sp3	Dos Autores
Varzelândia (C)	23/I/2015	ISLA	-15.607221°	-44.054907°	sp3	Dos Autores
Varzelândia (C)	19/I/2015	ISLA	-15.6228°	-43.9656°	sp3	Dos Autores
Vazante (C)	7/IV/2009	ISLA	-17.983206°	-46.891002°	<i>E. aguassay</i>	Dos Autores
Vazante (C)	12/I/2011	ISLA	-18.012688°	-46.892714°	<i>E. aguassay</i>	Dos Autores

Legenda: (C): espécie presente em caverna; (E): espécie presente no ambiente externo (superfície); (?): informação desconhecida; (A): espécie presente em cavidade artificial.

Material Suplementar

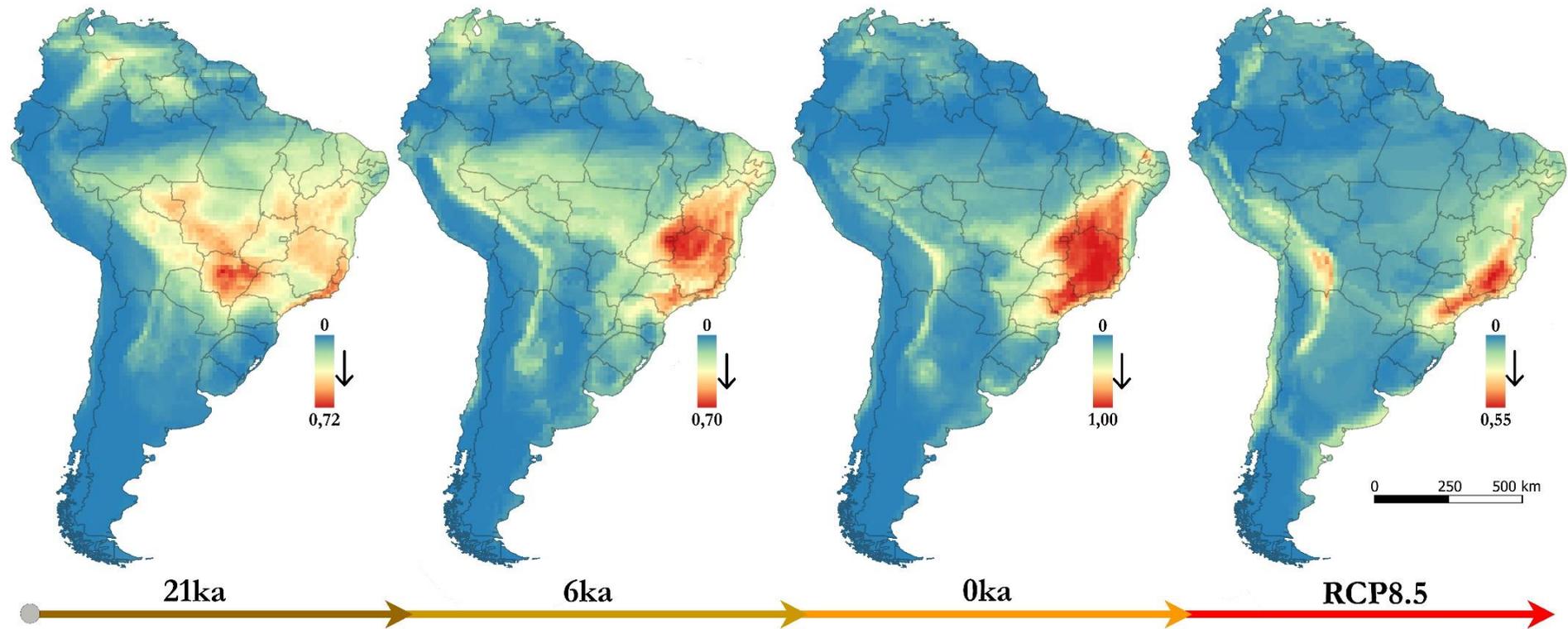


Figura S1: Frequências de adequabilidade para os mapas de consenso de potencial distribuição do gênero *Endecous* Saussure, 1878 na América do Sul, durante o LGM (21ka), Holoceno-Médio (6ka), Presente (0ka), e Futuro (ano de 2100 - RCP8.5). A coloração das setas representa o aumento de temperatura em cada cenário (frio \Rightarrow quente).