

DANIELA CHAVES RESENDE

**FILOGENIA DE LIBELLULIDAE (ANISOPTERA: ODONATA) E EFEITOS
DO TAMANHO CORPORAL E DA TERMORREGULAÇÃO SOBRE A
EVOLUÇÃO DO COMPORTAMENTO**

**Tese apresentada à Universidade Federal
de Viçosa, como parte das exigências do
Programa de Pós-graduação em
Entomologia, para obtenção do título de
*Doctor Scientiae***

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2005**

DANIELA CHAVES RESENDE

FILOGENIA DE LIBELLULIDAE (ANISOPTERA: ODONATA) E EFEITOS DO
TAMANHO CORPORAL E DA TERMORREGULAÇÃO SOBRE A EVOLUÇÃO
DO COMPORTAMENTO

Tese apresentada à Universidade Federal de
Viçosa como parte das exigências do
programa de Pós-graduação em Entomologia
para obtenção do título de *Doctor Scientiae*

APROVADA: 31 de março de 2005

Lúcio Antônio de Oliveira Campos
(conselheiro)

Fernando Amaral da Silveira
(conselheiro)

Glauco Machado

José Alexandre Felizola Diniz Filho

Paulo De Marco Júnior
(orientador)

AGRADECIMENTOS

Alguns momentos são especiais na nossa vida, não pelos acontecimentos em si, mas por nos fazerem parar e pensar sobre tudo o que somos e tudo o que devemos. Hoje, sem dúvida, é um desses momentos... Aliás, todo momento de transição costuma ser assim.

Eu sou a quinta, da pequena tropa de seis filhos que meus pais tiveram. “Mestres”, no melhor que esta palavra representa, meus pais viveram sempre com o salário que nossa sociedade destina aos professores de ensino médio e básico... A ausência de luxos se agravava a cada filho que saía de casa para estudar... E foi assim para todos! Mas, meus pais resistiram bravamente, não só nos incentivando a fazer o que queríamos, mas também nos ensinando que aqueles ‘luxos’ que perdíamos valeriam a pena. O Amor compensa qualquer perda! E, hoje, tudo o que posso fazer é agradecer imensamente a eles pelo amor, incentivo, dedicação e toda confiança que recebi. Pai e Mãe, esta tese e tudo o que ela representa para mim são parte dos frutos que vocês plantaram em meu coração!

Um dos maiores presentes que recebi de meus pais, sem dúvida, foram meus irmãos! Eu me sinto eternamente grata, por ter nascido entre pessoas tão especiais! Hoje, eu posso dizer que eles representam “lições” na minha vida! Lições sobre respeito e cuidado, humildade e carinho, luta e diversidade, fé e coragem, amizade e cumplicidade. E a família cresceu... Os oito membros viraram dezessete... Dezessete grandes (mas alguns bem pequenos ainda!) motivos e alegrias para as nossas reuniões mensais! Hoje, eu quero dizer que uma parte de mim é vocês! Eu amo muito vocês!

Anderson, quem pode explicar o que é capaz de unir pessoas tão diferentes em uma única vida? Eu não sou capaz de explicar. Sou apenas capaz de sentir! Quando olho para trás e penso nos problemas que tivemos... eles me parecem muito pequenos. Mas, hoje, nós somos um e dois ao mesmo tempo! Parte de nós se mesclou... Gostamos de estar juntos, de passar o tempo juntos, de fazer coisas juntos! Tudo fica melhor quando estamos juntos! Mas parte de nós permanece separada. E é esta parte que me torna capaz de te olhar e admirar a cada dia, um pouco mais! Quem também é capaz de explicar isto? Eu não. Sou apenas capaz de viver! E de ser feliz! Hoje, eu acho que não preciso dizer o quanto você me ajudou nesta tese! Mas acho que preciso dizer o quanto te amo! Mas, não sou capaz de dizer. Sou apenas capaz de amar!

E com o Anderson, eu ganhei uma nova família: Léo, Lúcia, Fabiano, João e Ricardo! Obrigada por terem me recebido tão bem e terem ajudado a transformar Viçosa em um novo lar para mim! Obrigada pelos muitos momentos de alegria e boa convivência. Meu carinho por vocês aumenta a cada dia!

Bom, além destas pessoas, ainda há várias a quem devo agradecer! A primeira, sem dúvida, é a meu orientador, Paulo! Não sei se a palavra “orientador” descreve o que o Paulo é para todos nós... Acho que “educador” descreve melhor (mas essa definição não é minha). Educador, porque ele não se preocupa apenas com a tese, apenas com a qualidade do papel que devemos entregar! Ele se preocupa com a nossa “formação” como cientistas, como professores, como cidadãos, como pessoas! E com isto ele transformou o Laboratório de Ecologia Quantitativa em algo muito maior do que um simples local de trabalho... Ele o transformou em uma pequena comunidade, na qual todos os membros, cada um a sua forma, têm um único objetivo: tornar o mundo um pouco melhor!

Laboratório de Ecologia Quantitativa... Talvez agora fique um pouco mais fácil entender o que este nome significa para nós, que participamos dele! E este nome, hoje, não me lembra apenas o Paulo... Ele me lembra as pessoas que passaram por ele e que fizeram parte da minha “formação”... Ele me lembra o Anderson, o Leandro (Scoss), a Patrícia, a Tania, a Flávia(inha), o Pedro, a Flávia, o Francisco, a Karina, o Mateus, o Ricardo, o Dilermando, a Lorena, a Francisca, a Joana, o Leandro, a Géssia, o Henrique, a Dana, a Marília, o Paulo Enrique, o Marquinhos, o Fadini e, é claro, meus primeiros orientados, a Miriam, o Daniel e a Letícia. A vocês, muito obrigada por terem transformado tudo isso em algo muito especial. Eu admiro muito todos vocês!

Esta tese recebeu o apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), através do financiamento de uma bolsa de estudos. Agradeço à Universidade Federal de Viçosa pela oportunidade e pela estrutura disponibilizada para a execução deste trabalho.

Obrigada a todos!

ÍNDICE

RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
INTRODUÇÃO GERAL	1
CAPÍTULO 1	2
INTRODUÇÃO	3
1. Descrição geral	3
2. Histórico taxonômico da família Libellulidae	5
METODOLOGIA	11
1. Taxa estudados	11
2. Os caracteres	13
3. O grupo externo	15
4. Análise cladística	15
RESULTADOS	18
DISCUSSÃO	22
1. Homoplasia e robustez dos cladogramas	22
2. Evolução do grupo e congruência com a classificação tradicional	22
3. Evolução dos caracteres	26
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	36
CAPÍTULO 2	40
INTRODUÇÃO	41
METODOLOGIA	48
1. Dados ecológicos	48
1.1 Tamanho e forma do corpo	48
1.2. Comportamento	48
2. O Teste das hipóteses	51
2.1. Obtenção das amostras independentes	51
2.2. Testes estatísticos	54
RESULTADOS	55
1. Correlação filogenética das variáveis morfométricas e de comportamento	55
2. Tamanho corporal, morfologia e capacidade de vôo	58
DISCUSSÃO	66
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	75
CONCLUSÕES GERAIS	81
APÊNDICE I	82
APÊNDICE II	90

RESUMO

RESENDE, Daniela Chaves. DS. Universidade Federal de Viçosa, Março de 2005.
Filogenia de Libellulidae (Anisoptera: Odonata) e efeitos do tamanho corporal e da termorregulação sobre a evolução do comportamento. Orientador: Paulo De Marco Júnior. Conselheiros: Lúcio Antônio de Oliveira Campos e Fernando Amaral da Silveira

Machos adultos de Libellulidae (Anisoptera: Odonata) são classificados em *pousadores* ou *voadores* em função do tempo que permanecem voando. A termorregulação, relacionada ao tamanho corporal, imprime uma série de restrições ao comportamento. A família teve seu monofiletismo corroborado em várias hipóteses filogenéticas propostas para a ordem, mas, ainda não há uma filogenia para a evolução de gêneros. Neste trabalho, propus uma hipótese filogenética para Libellulidae, incluindo 33 gêneros do Brasil e quatro gêneros de outras regiões, com base em caracteres morfológicos. Usando esta filogenia, testei a hipótese de que a capacidade de vôo depende do tamanho, assumindo que espécies maiores controlam melhor a temperatura corporal, e testei também se espécies que voam mais teriam um aumento da área anal da asa posterior e um aumento da superfície do abdômen como adaptações à termorregulação. Espécies de Cordulidae foram utilizadas para a polarização dos caracteres na filogenia. O suporte dos ramos foi calculado pelo Bootstrap. Dados de comportamento foram obtidos de um banco de dados de orçamento temporal de Odonata e a autocorrelação filogenética foi utilizada para retirar o efeito da filogenia. Os gêneros *Macrothemis*, *Miathyria*, *Tamea*, *Oligoclada*, *Rhodopygia*, *Erythemis*, *Brachymesia*, *Uracis*, *Perithemis*, *Diastatops*, *Zenithoptera*, *Nephepeltia* e *Elasmothemis* surgiram como grupos monofiléticos. Palpopleurinae é um grupo parafilético e Brachydiplacinae, Leucorrhinae, Trithemistinae, Libellulinae, Sympetrinae e Tameinae são grupos polifiléticos. Os dados de morfometria e de comportamento apresentaram elevada dependência filogenética. O tempo de vôo das espécies dependeu do tamanho corporal. Não houve relação entre a área anal da asa ou a superfície estimada do abdômen com o tempo de vôo, mas a área total da asa aumenta com o tamanho, o que sugere uma seleção favorecendo a capacidade de planar. É possível que espécies basais, maiores e dependentes do sol, ocorram em áreas abertas, enquanto, a ocupação de ambientes de mata tenha levado a uma redução do tamanho. Esta redução pode ter afetado a distribuição geográfica e a diversificação das espécies, trazendo, portanto, implicações para as estratégias de conservação do grupo.

ABSTRACT

RESENDE, Daniela Chaves. DS. Universidade Federal de Viçosa, March 2005.
Libellulidae (Anisoptera: Odonata) phylogeny and body size and thermoregulation effects on behavioral evolution. Adviser: Paulo De Marco Júnior. Committee members: Lúcio Antônio de Oliveira Campos and Fernando Amaral da Silveira

Adult males of Libellulidae (Anisoptera: Odonata) are classified as *perchers* or *fliers* as a function of the time spent in flight. Insect thermoregulation depends on body length and may restrict behavior. The family Libellulidae (Anisoptera: Odonata) had its monophyly corroborated by several phylogenetic hypothesis. I proposed here a phylogenetic hypothesis for Libellulidae using morphologic characters, including 33 Brazilian genera and four genera from other regions. Using this phylogeny, I tested if flight ability depends on body length, expecting that larger species control better the body temperature. I also tested if species that spent more time in flight have an increase in their hind wing anal area or an increase in their abdomen surface as adaptations to thermoregulation. Three Cordulidae species were used to polarize the characters in the phylogeny and branch support was estimated by Bootstrap. Species behaviour was obtained from an Odonata data bank and I was used a phylogenetic autocorrelation to exclude phylogenetic dependence of species. *Macrothemis*, *Miathyria*, *Tamea*, *Oligoclada*, *Rhodopygia*, *Erythemis*, *Brachymesia*, *Uracis*, *Perithemis*, *Diastatops*, *Zenithoptera*, *Nephepeltia* and *Elasmothemis* genera had their monophylies corroborated. Palpopleurinae is a paraphyletic group and Brachydiplacinae, Leucorrhinae, Trithemistinae, Libellulinae, Sympetrinae and Trameinae were polyphyletic groups. Morphometric and behavioral measures showed high phylogenetic dependence. Flying time was dependent on species body weight. There was no relationship between hind wing anal area or abdomen surface and species flying time. However, total wing area increased with species body length, suggesting a possible natural selection leading to passive fly in larger species. There was a reduction in body length during Libellulidae evolution. It is possible that basal species, with large bodies and solar radiation dependence, are more restricted to open areas and that occupation of shadow environments caused a directional body length reduction. Decreasing of body length may have affected geographic distribution and diversification rates, affecting the conservation strategies to this group.

INTRODUÇÃO GERAL

Esta tese faz parte de uma seqüência de trabalhos que se iniciaram em 1996, quando eu me interessei em compreender a evolução do comportamento reprodutivo em Odonata. A publicação destes trabalhos começou em 2002, com o artigo intitulado *Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage*. Neste artigo, já estava claro que a termorregulação e o tamanho corporal das espécies de Odonata poderiam influenciar diretamente a evolução de seus comportamentos. Entretanto, todos os trabalhos que se seguiram a este, sempre esbarraram em um mesmo problema: a dependência filogenética entre as espécies.

Assim, no primeiro capítulo desta tese, eu propus uma hipótese filogenética para a evolução de gêneros de Libellulidae (Odonata: Anisoptera), com base em uma matriz de caracteres morfológicos. Como já havia uma proposta de polarização de caracteres da venação das asas e de evolução das subfamílias deste grupo (Fraser 1957), realizei uma comparação desta hipótese filogenética com a classificação tradicional, verificando a monofilia das subfamílias e analisando a evolução dos caracteres utilizados na classificação proposta por Fraser.

No segundo capítulo, testei a hipótese de que a habilidade de vôo depende do tamanho corporal e de adaptações como o aumento da área anal da asa posterior e um aumento da superfície do abdômen, assumindo que a habilidade de vôo depende da termorregulação das espécies. Por fim, proponho um modelo de como o tamanho corporal e a termorregulação afetariam a escolha do habitat, a capacidade de dispersão dos indivíduos, a distribuição geográfica das espécies e a taxa de diversificação das espécies de Libellulidae.

CAPÍTULO 1

FILOGENIA E EVOLUÇÃO DE GÊNEROS DA FAMÍLIA LIBELLULIDAE

RAMBUR, 1842 (ODONATA)

INTRODUÇÃO

1. Descrição geral

Uma consequência direta da evolução é que as diferenças entre as entidades biológicas devem surgir a partir de mudanças que ocorrem nos caracteres ao longo de um processo histórico. Assim, a variedade de grupos e espécies existentes, bem como as diferenças existentes entre eles só se tornam inteligíveis se reconhecermos que estes evoluíram ao longo de um processo histórico que denominamos filogenia (Hennig 1965).

A princípio, qualquer forma de vida apresenta algum tipo de relação filogenética com outras formas. A “relação filogenética”, discutida aqui, é um conceito relativo uma vez que a questão seria saber se uma espécie ou um grupo taxonômico qualquer seria mais relacionado com uma espécie ou com um grupo do que com outras espécies ou grupos (Hennig 1965). A investigação das relações filogenéticas entre todas as espécies existentes e a sistematização de uma nomenclatura que defina grupos naturais é o trabalho da chamada Sistemática Filogenética (Wiley 1981; Brower *et al.* 1996).

A ordem Odonata compreende 5538 espécies e é atualmente dividida em três subordens (Corbet 1962; 1999; Silsby 2001): Zygoptera, que compreende 19 famílias; Anisozygoptera, conhecida principalmente por fósseis jurássicos, mas compreendendo duas espécies atuais pertencentes à família Epiophlebiidae e Anisoptera, que compreende 9 famílias e apresenta a maior riqueza em espécies da ordem (International Dragonfly Fund 2003; Rehn 2003). No Brasil, são listadas 654 espécies pertencentes às famílias Dictyodidae, Amphipterigidae, Polythoridae, Megapodagrionidae, Protoneuridae, Lestidae, Coenagrionidae, Perilestidae, Pseudoestigmatidae (Zygoptera) e Aeshnidae, Gomphidae, Cordulidae e Libellulidae (Anisoptera) (Garrison 2000; Paulson 2002; Hamada & Oliveira 2003).

O conhecimento das relações filogenéticas dentro da ordem Odonata ainda é muito escasso (Needham *et al.* 2000). Talvez, parte deste desconhecimento seja decorrente do fato de importantes trabalhos de classificação da ordem terem surgido anteriormente às idéias publicadas por Hennig (1965), que destacaram a importância das características derivadas (apomorfias) para a reconstrução da história filogenética dos organismos. Grande parte das classificações propostas, até agora, foi baseada na

similaridade morfológica total entre as espécies, sem que houvesse uma clara distinção entre estados de caracteres derivados e ancestrais (plesiomórficos).

Apesar das inúmeras discussões e diferentes propostas de modificação da classificação atual dentro da ordem Odonata, em um trabalho recente de reconstrução filogenética, Rehn (2003) verificou o monofiletismo da subordem Zygoptera, resultado contraditório ao encontrado por Trueman (1996) e Saux *et al.* (2003). Já a subordem Anisozygoptera surgiu como um grupo parafilético no trabalho de Trueman (1996) e como um grupo polifilético no trabalho de Rehn (2003). O monofiletismo da subordem Anisoptera vem sendo corroborada em todos os trabalhos (Trueman 1996; Rehn 2003; Saux *et al.* 2003). Já a posição de Libellulidae ainda não está totalmente definida. A classificação tradicional considera este grupo como uma família distinta de Macromiidae e Cordulidae (Fraser 1957; Silsby 2001), entretanto, tem-se discutido que estas famílias foram definidas a partir de caracteres plesiomórficos (Davies & Tobin 1985; Misof *et al.* 2001). Os gêneros que compõem a família Libellulidae surgiram como um grupo monofilético em vários trabalhos (Misof *et al.* 2001; Bechley 2002; Saux *et al.* 2003), mas, em uma das filogenias propostas isto não ocorreu (Trueman 1996). Talvez por isto, alguns autores ainda consideram o status desta família ainda não resolvido (Needham *et al.* 2000). Entretanto, frente às evidências do monofiletismo de Libellulidae, neste trabalho ela será considerada como uma família distinta de Cordulidae e Macromiidae.

De modo geral, as espécies da família Libellulidae não apresentam coloração metálica e os machos freqüentemente exibem uma pruinose sobre o corpo (Davies & Tobin 1985). Os olhos se encontram no topo da cabeça em maior ou menor extensão, formando uma estrutura contínua (Needham *et al.* 2000), com exceção do gênero *Diastatops* cujos olhos se encontram separados (Montgomery 1940). A borda posterior do protórax é grande, destacada, algumas vezes bilobada e com numerosos pêlos, formando o chamado “lobo posterior do protórax”. Nesta família, a venação das asas apresenta uma diferença marcante entre as asas anteriores e posteriores (Belle 1972). Os triângulos das asas anteriores e posteriores são diferentes na forma e no posicionamento, sendo o das asas anteriores, mais distante do árculo do que o das asas posteriores (Figura 1). A separação das veias medial e radial tende a ocorrer mais distante do árculo, formando o árculo pedunculado e uma característica bastante evidente na venação das asas desta família é a extensão e a forma da alça anal, que na grande maioria dos gêneros, apresenta uma forma de bota (Needham *et al.* 2000).

Dentro dos Libellulidae, há um considerável desenvolvimento das planates (conjunto de células organizadas e alinhadas), principalmente, da radial e da medial (Figura 1). O subtriângulo das asas anteriores é bastante desenvolvido, geralmente, dividido em várias células e esta modificação ocorreu de tal forma que, em alguns gêneros, a distinção deste das demais células da região foi dificultada (Needham *et al.* 2000). Nas asas posteriores, o subtriângulo encontra-se ausente na grande maioria das espécies, com exceção de alguns gêneros, como *Libellula*, *Uracis*, *Zenithoptera* e *Diastatops*. Características importantes para a diferenciação entre as famílias Libellulidae e Cordulidae são a ausência do triângulo anal na asa posterior e a ausência de aurículas no segundo segmento abdominal (Fraser 1957; Davies e Tobin 1985; Carvalho e Calil 2000).

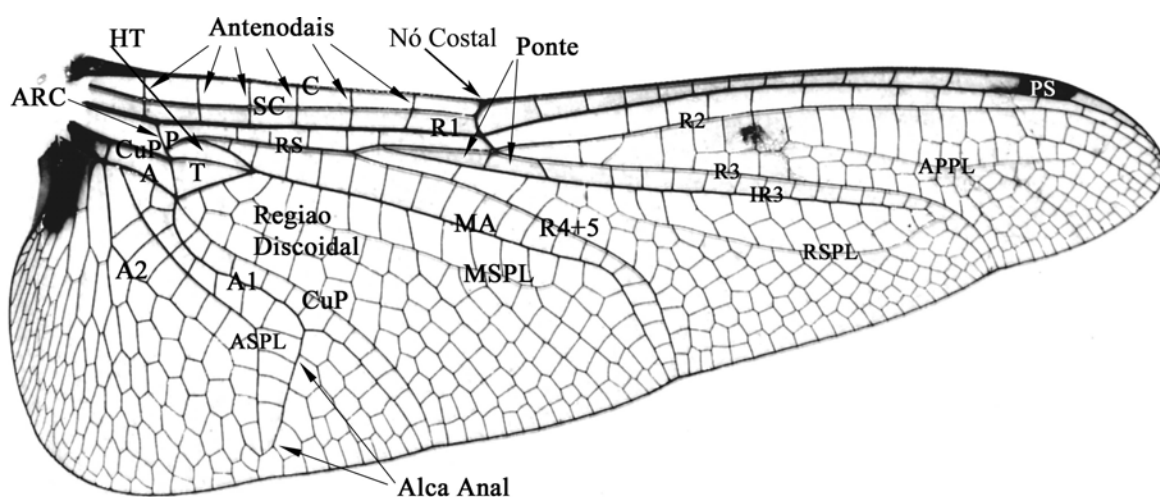


Figura 1 – Foto de asa posterior de fêmea de *Tramea binotata*. Na figura estão representados: as Antenodais, as nervuras Costal (C) e Subcostal (SC), o Árculo (ARC) pedunculado (P), a Radial que se divide nas nervuras R1 e no Setor Radial (RS), que se divide novamente em R2, R3 e R4+5, a Medial (MA), a nervura Cubital Posterior (CuP), a Anal (A) que se bifurca nas nervuras Anal 1 (A1) e Anal 2 (A2), o Triângulo (T), o Hipertriângulo (HT) e a Região Discoidal, as ‘Planates’ Apical (APPL), Medial (MSPL) e Radial (RSPL). Estão também representados a Alça Anal, com a nervura interna ASPL, a Ponte, o Nó Costal e o Pterostigma (PS).

2. Histórico taxonômico da família Libellulidae

Libellulidae parece ser a família mais recente dentro dos Anisoptera e o fóssil mais antigo da família data de cerca de 60 milhões de anos (Fleck *et al.* 1999). O gênero tipo de Libellulidae é *Libellula* que foi originalmente estabelecido em 1758 por Carol Linnaeus para incluir todas as espécies de Odonata conhecidas e, posteriormente, foi dividido em mais de 100 gêneros (Kambhampati & Charlton 1999). De acordo com a

classificação atual, Libellulidae é a família com maior número de gêneros e espécies dentro da ordem Odonata (Needham *et al.* 2000; Misof 2002). Em função desta elevada diversidade, algumas subfamílias foram propostas na tentativa de estabelecer relações entre os vários gêneros. Estas subfamílias são Tetrathemistinae, Brachydiplacinae, Leucorrhinae, Libellulinae, Sympetrinae, Trithemistinae, Onychothemistinae, Palpopleurinae, Trameinae, Urothemistinae e Zygonychinae (Silsby 2001) e foram propostas com base principalmente em caracteres da venação das asas.

As principais nervuras longitudinais aparentes nas asas de Odonata, ordenadas da borda anterior para a posterior, são (Borror 1945; Carvalho & Calil 2000): costal (C), subcostal (SC), radial (R) e medial fundidas (MA), cubital posterior (CuP) e anal (A). A veia costal não se ramifica, constituindo a borda anterior da asa em toda a sua extensão; a subcostal também não se ramifica encontrando-se com a costal aproximadamente no meio da asa e formando o chamado nó costal. A radial e a medial estão fundidas na origem, mas se separam a partir de uma nervura transversal espessada, chamada de árculo (ARC). Assim, a partir do árculo, a medial e a radial se separam, transformando-se imediatamente em dois ramos independentes ou separando-se um pouco depois do árculo e formando um pedúnculo (P - árculo pedunculado). A medial constitui o lado superior da região discoidal (conjunto de células organizadas distalmente ao Triângulo), enquanto a cubital posterior apresenta uma trajetória irregular e constitui o lado inferior da região discoidal. Por fim, a veia anal apresenta um número maior de ramificações, formando a chamada alça anal (Figura 1).

Fraser (1942; 1957) propôs a polarização dos caracteres da venação das asas da ordem Odonata, baseada em estudos de ontogenia e, apesar desta polarização não ter sido embasada em estudos filogenéticos, ela ainda é aceita e citada em estudos mais recentes (Davies & Tobin 1985, Silsby, 2001). A célula discoidal da asa anterior é dividida por uma forte veia longitudinal entre os chamados hipertriângulo e triângulo (Figura 2C), fazendo com que este último seja formado por três lados (Silsby 2001). Entretanto, em alguns gêneros de Libellulidae, esta veia longitudinal não é reta (Figura 2A), originando um 'triângulo' de quatro lados (Davies & Tobin 1985; Silsby 2001) e este estado é considerado plesiomórfico. A Tabela I e a Figura 2 apresentam simplificada a polarização dos principais caracteres propostos por Fraser (1942; 1957) e alguns exemplos de asas de espécies de Libellulidae.

Tabela I: Polarização dos estados de caracteres da venação das asas da Ordem Odonata, propostos por Fraser (1942; 1957).

Caráter	Estado plesiomórfico	Estado apomórfico
1 - Árculo	Entre antenodais 2 e 3	Entre antenodais 1 e 2
2 - Antenodal distal da asa anterior	Completa (continuando abaixo da subcostal)	Incompleta
3 - Lado costal do triângulo na asa anterior	Largo	Estreito
4 - Área da base anal da asa posterior	Reduzida	Larga
5 - Alça anal da asa posterior	Reduzida e sem forma típica	Desenvolvida, em forma de bota
6 - Veias acessórias da ponte	Presentes	Ausentes
7 - Veias acessórias no espaço cúbito-anal	Presentes	Ausentes
8 - Triângulo na asa posterior	Afastado distalmente do árculo	Alinhado com o árculo

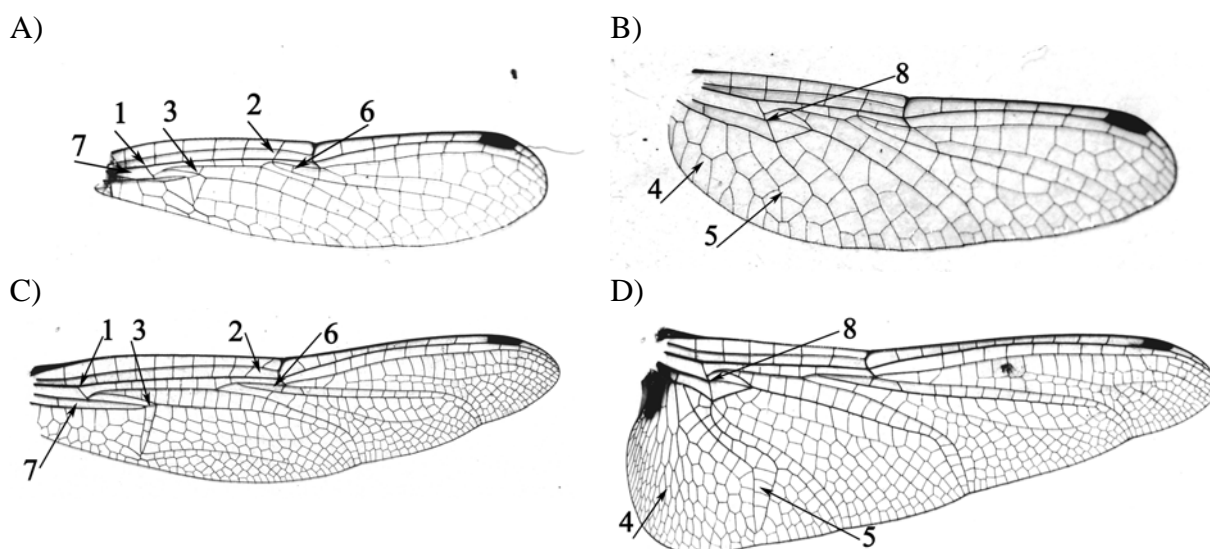


Figura 2 – Foto das asas anterior (A) e posterior (B) de *Nephepeltia phryne*, espécie considerada basal e das asas anterior (C) e posterior (D) de *Tramea binotata*, considerada uma espécie apical dentro de Libellulidae. Os números indicam os caracteres, de acordo com a Tabela I.

Tetrathemistinae é considerada um grupo basal (Fraser 1957; Vick 2000), pois apresenta a alça anal reduzida, a presença de veias transversais acessórias na Ponte e no espaço Cúbito-Anal (Bechley 2002), a última antenodal distal completa e árculo posicionado entre as antenodais 2 e 3 para a maioria das espécies (Davies & Tobin 1985). Uma característica típica desta subfamília é a presença do triângulo com quatro lados (Davies & Tobin 1985; Silsby 2001). Entretanto, ainda não há confirmação de que

os gêneros com triângulos de quatro lados constituam um grupo monofilético (Vick 2000). É possível que, pelo menos, três grupos de espécies com triângulos de quatro lados tenham se originado, independentemente: i) um no velho mundo, que inclui os gêneros *Tetrathemis* e *Nannophlebia*; ii) um segundo ainda no velho mundo, representado pelos gêneros *Bironides* e *Microtrigonia* e iii) um terceiro origem no novo mundo que originou o grupo formado pelos gêneros *Nannothemis*, *Fylgia*, *Argyrothemis* e *Nephepeltia* (Silsby 2001).

Brachydiplacinae está distribuída pela África, leste da Ásia, Austrália, América Central e América do Sul (Silsby 2001). Esta subfamília apresenta características de venação das asas supostamente plesiomórficas como o triângulo posicionado distalmente ao árculo e alça anal pouco desenvolvida (Silsby 2001) e apresenta outras características consideradas apomórficas, como o árculo posicionado entre as antenodais 1 e 2. As relações entre os 25 gêneros que compõem esta subfamília ainda são muito discutidas e, aparentemente, eles não representam um grupo monofilético (Silsby 2001). Bechley (2002) considera que as subfamílias Tetrathemistinae e Brachydiplacinae isoladamente, não formam grupos monofiléticos, pois vários gêneros das duas subfamílias teriam origens comuns. Entretanto, unidas elas seriam um grupo monofilético.

Libellulinae é um grupo amplamente distribuído por todo o mundo, composta por 275 espécies e 29 gêneros (Silsby 2001). A venação deste grupo compreende caracteres como o lado costal do triângulo na asa anterior estreito, o árculo pedunculado, a última antenodal distal incompleta em algumas espécies e a alça anal bastante desenvolvida (Davies & Tobin 1985).

A venação de Leucorrhinae apresenta características consideradas apomórficas (Silsby 2001) como o triângulo na asa posterior alinhado com o árculo e apresenta características consideradas plesiomórficas como o árculo pedunculado (Bechley 2002), o lado costal do triângulo da asa anterior largo e as veias acessórias na ponte (Davies & Tobin 1985).

Sympetrinae é composta por 24 gêneros com ampla distribuição no mundo (Silsby 2001). Esta subfamília apresenta o árculo posicionado entre as antenodais 1 e 2, a última antenodal distal incompleta, o lado costal do triângulo curto e a alça anal desenvolvida (Silsby 2001), características consideradas apomórficas e também apresenta características plesiomórficas como o árculo pedunculado e as veias transversais

acessórias presentes na ponte e no espaço cúbito-anal (Davies & Tobin 1985). Bechley (2002) considera Leucorrhinae e Sympetrinae um grupo monofilético.

Trithemistinae é representada por 13 gêneros com distribuição na África, Ásia, Nova Guiné e nas Américas (Silsby 2001) e a principal característica da venação deste grupo é a presença do nó costal afastado distalmente do meio da asa, tornando a região apical da asa mais curta (Bechley 2002). Uma característica supostamente plesiomórfica presente nesta subfamília é o árculo pedunculado, enquanto o árculo posicionado entre as antenodais 1 e 2, a última antenodal distal incompleta, lado costal do triângulo na asa anterior estreito e triângulo na asa posterior alinhado com o árculo (Davies & Tobin 1985) seriam características apomórficas.

Palpopleurinae é encontrada na Ásia, África do Sul e Central e nas Américas, composta por quatro gêneros (Silsby 2001). Os gêneros *Diastatops* e *Zenithoptera* são encontrados apenas na América do Sul. Apresentam o árculo posicionado entre as antenodais 1 e 2 e a última antenodal incompleta. Caracteres supostamente apomórficos deste grupo são as asas largas e curtas e, na grande maioria das espécies, coloridas ou com grandes manchas escuras (Davies & Tobin 1985; Silsby 2001; Bechley 2002).

Zygonychinae é considerado um grupo derivado, composto por quatro gêneros: *Zygonychidium* e *Olpogastra* que ocorrem na África, *Celebothemis* que ocorre na Indonésia (Silsby 2001) e *Zygonix* que ocorre na África e Oceania. Já Onychothemistinae é composta por um único gênero *Onychothemis* encontrado no sudeste da Ásia (Silsby 2001). Em função de características como a última antenodal distal incompleta e as garras sem unhas, este grupo é considerado recente entre os Libellulidae (Davies & Tobin 1985; Silsby 2001).

Trameinae compreende espécies que apresentam a área anal da asa posterior bastante larga, o que parece estar associado ao comportamento voador ('flier') da grande maioria das espécies deste grupo (Corbet 1999). Com relação à venação é considerado um grupo apical (Davies & Tobin 1985; Silsby 2001), apresentando o árculo posicionado entre as antenodais 1 e 2, a antenodal distal incompleta, o lado costal do triângulo na asa anterior estreito, o triângulo na asa posterior alinhado com o árculo e ausência de veias transversais acessórias na ponte e no espaço cúbito-anal. Este grupo é dividido normalmente em três tribos distintas: i) Rhyothemistini, ii) Trameini e iii) Zyxommatini (Davies & Tobin 1985; Silsby 2001). A tribo Rhyothemistini é composta por um único gênero *Rhyothemis* que ocorre na Ásia, Austrália e África. A tribo

Trameini é composta por nove gêneros que apresentam o abdômen bastante desenvolvido e, no geral, apresentam a capacidade de permanecer voando por muito tempo, durante os períodos de atividade. A tribo Zygommatini (gêneros *Zygomma* e *Tholymis*) pode ser reconhecida pelo abdômen mais longo do que as asas, a alça anal aberta posteriormente e os olhos grandes e fundidos em uma grande extensão, semelhante a alguns grupos de Aeshnidae (Bechley 2002). A elevada heterogeneidade morfológica observada entre as espécies que compõem estes grupos levou ao questionamento do monofiletismo desta subfamília (Samways *et al.* 1998) e Bechley (2002) recentemente sugeriu que as subfamílias Onychothemistinae, Zygonychinae e a tribo Rhyothemistini formariam um grupo monofilético e que as tribos Zygommatini e Trameini deveriam ser consideradas como famílias distintas.

Finalmente, Urothemistinae é formada por quatro gêneros consideravelmente distintos dos demais gêneros da família Libellulidae, principalmente, por possuírem um pequeno número de antenodais, entre as quais há duas primárias (Davies & Tobin 1985; Silsby 2001). Em função destas diferenças, esta família foi considerada como um grupo distinto de todas as outras subfamílias por Bechley (2002).

Neste capítulo, eu propus uma hipótese cladística para a evolução de 37 gêneros da família Libellulidae Rambur, 1842. Esta filogenia foi produzida com base nos gêneros presentes no Brasil e, por isto, a ênfase é o teste do monofiletismo de gêneros e de subfamílias presentes na América do Sul, ampliando o conhecimento sobre a taxonomia e a evolução desta família.

METODOLOGIA

1. Taxa estudados

A filogenia foi proposta com base em indivíduos adultos, depositados na coleção do Laboratório de Ecologia Quantitativa, da Universidade Federal de Viçosa, totalizando 70 espécies representantes de 37 gêneros (Tabela II), do total de 143 gêneros descritos de Libellulidae (Garrison 2000). No Brasil, estão descritos 35 gêneros e 207 espécies de Libellulidae (Paulson 2002; Vianna 2004), não estando representados, neste trabalho, apenas dois gêneros: *Edonis* e *Ypirangathemis*. Além dos gêneros que ocorrem no Brasil, foram incluídos nas análises, os gêneros *Neurothemis*, *Sympetrum*, *Crocothemis*, *Orthetrum* e as espécies do gênero *Libellula*, *L. depressa* e *L. quadrimaculata*, que ocorrem em outras regiões.

As espécies foram consideradas como grupos terminais e, em função disso, foram utilizados pelo menos duas espécies por gênero nas análises, sempre que possível, uma vez que a utilização de apenas uma espécie por gênero levaria a assumir como pressuposto o monofiletismo do táxon (Rehn 2003). O uso de mais de uma espécie por gênero, por outro lado, além de permitir uma análise preliminar do monofiletismo dos gêneros estudados, evita que autapomorfias induzam a erros na análise das relações filogenéticas. Para os gêneros *Erythrodiplax* e *Micrathyria* que, entre os gêneros tropicais, são os que apresentam o maior número de espécies conhecidas (Garrison 2000) e também para os gêneros *Planiplax*, *Oligoclada* e *Dasythemis*, foi incluído um número maior de espécies nas análises para um teste mais rigoroso do monofiletismo destes grupos.

Tabela II: Espécies utilizadas na construção da hipótese filogenética, o número de indivíduos observados (N), representatividade das subfamílias e a distribuição geográfica conhecida das espécies. O símbolo * mostra a distribuição do gênero, nos casos em que a determinação da espécie não foi possível.

Espécie	N	Subfamília	Distribuição geográfica
<i>Anatya januaria</i>	4	Brachydiplacinae	Brasil
<i>Antidytthemis</i> sp.	1	Trameinae	Brasil e Venezuela *
<i>Argyrothemis argentea</i>	2	Brachydiplacinae	América do Sul
<i>Brachymesia furcata</i>	4	Leucorrhiniinae	Américas
<i>Brachymesia herbida</i>	3	Leucorrhiniinae	Américas
<i>Brechmorhoga predatrix</i>	4	Trithemistinae	Brasil
<i>Cannaphila vibex</i>	1	Libellulinae	América do Sul e Central
<i>Crocothemis erythraea</i>	1	Sympetrinae	Eurásia
<i>Dasythemis essequiiba</i>	1	Libellulinae	Brasil e Equador
<i>Dasythemis mincki</i>	3	Libellulinae	América do Sul
<i>Dasythemis</i> sp.	1	Libellulinae	
<i>Dasythemis venosa</i>	1	Libellulinae	América do Sul
<i>Diastatops intensa</i>	1	Palpoleurinae	Brasil
<i>Diastatops obscura</i>	4	Palpoleurinae	América do Sul
<i>Dytthemis multipunctata</i>	4	Trithemistinae	América do Sul e Central
<i>Elasmothermis cannaerioides</i>	4	Trithemistinae	América do Sul e Central
<i>Elasmothermis constricta</i>	2	Trithemistinae	Brasil
<i>Elga newtonsantosi</i>	1	Brachydiplacinae	Brasil
<i>Erythemis haematogastra</i>	2	Sympetrinae	América do Sul e Central
<i>Erythemis peruviana</i>	4	Sympetrinae	América do Sul e Central
<i>Erythemis vesiculosa</i>	4	Sympetrinae	Américas
<i>Erythrodiplax amazonica</i>	3	Sympetrinae	América do Sul
<i>Erythrodiplax juliana</i>	3	Sympetrinae	Brasil
<i>Erythrodiplax latimaculata</i>	4	Sympetrinae	Brasil
<i>Erythrodiplax media</i>	4	Sympetrinae	Brasil
<i>Erythrodiplax ochracea</i>	3	Sympetrinae	América do Sul e Central
<i>Erythrodiplax pallida</i>	3	Sympetrinae	Brasil
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	4	Sympetrinae	Américas
<i>Fylgia amazonica</i>	2	Brachydiplacinae	Brasil
<i>Gynothemis heteronycha</i>	1	Trithemistinae	América do Sul
<i>Gynothemis venipunctata</i>	4	Trithemistinae	Brasil
<i>Idiataphe amazonica</i>	4	Trameinae	América do Sul e Central
<i>Libellula depressa</i>	1	Libellulinae	Europa
<i>Libellula quadrimaculata</i>	2	Libellulinae	Eurásia
<i>Libellula</i> sp1	1	Libellulinae	
<i>Libellula</i> sp2	1	Libellulinae	
<i>Macrothemis imitans</i>	3	Trithemistinae	Américas

<i>Macrothemis rupicula</i>	4	Trithemistinae	Brasil e Venezuela
<i>Miathyria marcela</i>	4	Trameinae	Américas
<i>Miathyria simplex</i>	4	Trameinae	América do Sul e Central
<i>Micrathyria artemis</i>	2	Brachydiplacinae	Brasil
<i>Micrathyria hesperis</i>	4	Brachydiplacinae	América do Sul
<i>Micrathyria hypodidyma</i>	4	Brachydiplacinae	Brasil
<i>Misagria parana</i>	1	Libellulinae	América do Sul
<i>Nephepeltia flavifrons</i>	1	Brachydiplacinae	América do Sul
<i>Nephepeltia phryne</i>	3	Brachydiplacinae	América do Sul e Central
<i>Neurothemis</i> sp.	1	Sympetrinae	Ásia, Índia e Oceania *
<i>Oligoclada borrhori</i>	1	Brachydiplacinae	Brasil
<i>Oligoclada pachystigma</i>	1	Brachydiplacinae	América do Sul
<i>Oligoclada rainey</i>	1	Brachydiplacinae	Brasil e Guiana
<i>Orthemis</i> sp.	3	Libellulinae	
<i>Orthetrum cancellatum</i>	1	Libellulinae	Eurásia
<i>Pantala flavescens</i>	4	Trameinae	Cosmopolita
<i>Perithemis icteroptera</i>	4	Palpopleurinae	América do Sul
<i>Perithemis mooma</i>	4	Palpopleurinae	América do Sul e Antilhas
<i>Planiplax arachne</i>	3	Leucorrhiniinae	América do Sul
<i>Planiplax erythrogyga</i>	2	Leucorrhiniinae	América do Sul
<i>Planiplax phoenicura</i>	4	Leucorrhiniinae	América do Sul e Central
<i>Rhodopygia cardinalis</i>	2	Sympetrinae	América do Sul
<i>Rhodopygia hollandi</i>	4	Sympetrinae	América do Sul
<i>Sympetrum sanguineum</i>	1	Sympetrinae	Europa
<i>Tauriphila argo</i>	3	Trameinae	América do Sul e Central
<i>Tauriphila xiphea</i>	4	Trameinae	América do Sul
<i>Tholymis citrina</i>	2	Trameinae	América do Sul e Central
<i>Tramea binotata</i>	4	Trameinae	América
<i>Tramea cophysa</i>	3	Trameinae	América
<i>Uracis imbuta</i>	4	Brachydiplacinae	América do Sul e Central
<i>Uracis siemensii</i>	2	Brachydiplacinae	Amazônia
<i>Zenithoptera americana</i>	4	Palpopleurinae	América do Sul
<i>Zenithoptera anceps</i>	1	Palpopleurinae	Brasil

2. Os caracteres

Nenhum atributo de um organismo é exatamente similar ao mesmo atributo de um outro organismo, principalmente, se considerarmos caracteres quantitativos (Wiley 1981). Entretanto, do ponto de vista do método filogenético, os possíveis estados de um caráter são hipóteses de homologias, ou seja, cada estado compartilhado entre dois ou mais organismos é, implicitamente, uma hipótese de que este atributo seja

compartilhado em função de uma ancestralidade comum (Wiley 1981; Barriel & Tassy 1993).

A análise cladística foi baseada em caracteres da morfologia do exoesqueleto de indivíduos, na sua grande maioria, machos. Foram incluídos nas análises caracteres de venação das asas, caracteres da cabeça, do tórax, do abdômen, dos apêndices anais e da genitália externa dos machos. Foram utilizados 110 caracteres, que totalizam 299 estados apomórficos. A lista de caracteres e seus estados são apresentados no Apêndice I.

Caracteres quantitativos ou semiquantitativos (séries de transformação) foram tratados como não ordenados. Este critério foi adotado, pois, a inclusão de uma hipótese *a priori* de evolução ordenada dos caracteres, sem que haja evidências claras (como, por exemplo, dados de genética) de que os caracteres que se assemelham a séries de transformações tenham evoluído, de fato, de forma ordenada, apresenta um problema epistemológico, pois representaria uma contradição ao princípio da parcimônia (Michevich 1982). De modo similar, o uso de pesos nos caracteres com base no grau de homoplasia destes envolve o uso de explicações *ad hoc*, pois se baseiam em um cladogram já construído e, por isto, esta metodologia não foi utilizada neste trabalho (Brower *et al.* 1996; Desutter-Grandcolas *et al.* 2003).

A terminologia dos caracteres foi baseada em Borror (1945) e Carvalho & Calil (2000). Quando foi necessário utilizar alguma terminologia específica ou que não há uma denominação comum entre os trabalhos de Odonata, a fonte da terminologia utilizada ou uma descrição específica do caráter foi fornecida na lista final de caracteres (Apêndice I).

Com exceção de algumas espécies cuja abundância é naturalmente baixa ou cuja distribuição do gênero abrange predominantemente regiões extra-neotropicais como, por exemplo, *Antidymis* sp., *Misagria parana*, *Sympetrum sanguineum*, *Neurothemis* sp. e *Crocothemis erythrea*, foram utilizados mais de um espécime por espécie, sempre que possível, quatro indivíduos. O uso de mais de um espécime permitiu uma compreensão melhor da variabilidade intraespecífica, fornecendo indícios de possíveis polimorfismos. Além disso, este procedimento certamente minimiza a ocorrência de erros provenientes de anomalias individuais. Os polimorfismos, quando detectados, foram incluídos na matriz de caracteres, já que os programas para a análise permitiram este procedimento. A matriz final de caracteres é apresentada no Apêndice II.

Informações não disponíveis (como por exemplo, a não codificação de um caráter em função da qualidade ou do sexo do material disponível) foram tratadas como dados ausentes.

A independência entre caracteres, ou seja, a garantia de que cada caráter utilizado em uma análise filogenética evoluiu independentemente, em locais ou momentos diferentes ao longo da história da linhagem estudada, é um pressuposto básico para a filogenia (Kluge & Wolf 1993). É difícil demonstrar que este pressuposto esteja sendo cumprido para todos os caracteres, entretanto, uma forma de se maximizar a independência entre caracteres foi eliminar caracteres que fossem altamente redundantes.

3. O grupo externo

Cordulia aenea, *Schysocordulia rustica* e *Dorocordulia errans* (Cordulidae) foram utilizados como grupo externo para as análises, como sugerido por Misof *et al.* (2001) e Rehn (2003). O uso de mais de uma espécie como grupo externo teve como objetivo evitar que autapomorfias específicas pudessem dificultar a polarização dos caracteres (Kitching *et al.* 1998), além de permitir uma análise adicional da monofilia do grupo interno (Nixon & Carpenter 1993; Barriel & Tassy 1998).

4. Análise cladística

A análise cladística ordena as sinapomorfias (caracteres apomórficos compartilhados) em um arranjo hierárquico (Hennig 1965), de modo que o maior número possível de caracteres seja arranjado da forma mais simples possível (Kitching *et al.* 1998). Para a construção de uma hipótese filogenética, o procedimento sugerido por Hennig assume que os estados ancestrais dos caracteres são conhecidos, que a evolução de um estado para outro de um caráter é irreversível e que cada caráter pode evoluir uma única vez na árvore filogenética (Harvey & Pagel 1991). Entretanto, seria muito difícil a construção de uma hipótese filogenética usando estes critérios para todos os caracteres e, por isto, foi usado o método de Wagner de relaxamento dos pressupostos de Hennig (Kluge & Farris 1969), no qual múltiplas derivações e múltiplas perdas são permitidas com a consequência de que os ancestrais não são conhecidos (Harvey & Pagel 1991).

Um procedimento básico para a escolha entre múltiplas alternativas possíveis (vários cladogramas possíveis) é a escolha do cladograma mais simples ou mais

parcimonioso. Assim, a parcimônia foi usada para a construção de uma hipótese filogenética básica para a evolução de gêneros de Libellulidae. Entretanto, é preciso ter em mente que a parcimônia é uma perspectiva epistemológica da ciência (Kluge 1984; Brower 2000) e, por isto, é apenas um dos possíveis critérios para a construção de uma hipótese filogenética (Felsenstein 1983), algumas vezes, considerado mais robusto na escolha entre diferentes soluções (Kitching *et al.* 1998). O uso deste critério não é uma afirmação sobre como a evolução deve ter ocorrido.

Para garantir a determinação do cladograma mais parcimonioso, seria necessário o uso de métodos exaustivos de procura, nos quais todos os cladogramas possíveis fossem construídos e o número de mudanças evolutivas fosse quantificado para a determinação de seu tamanho (Goloboff 1996; Kitching *et al.* 1998). Entretanto, em função do número de espécies presentes na matriz de dados deste trabalho, o uso destes métodos foi impossibilitado em função de limitações computacionais e, assim, foram utilizados métodos heurísticos de busca dos cladogramas mais parcimoniosos, encontrados no programa NONA (Goloboff 1994), integrado ao programa Winclada 1.00.08 (Nixon 2002). O método TBR ('Tree Bisection and Reconnection') foi utilizado para rearranjar cladogramas. Este método consiste da quebra do cladograma, independente da posição de sua raiz e sua reconexão em um novo cladograma. Todas as possíveis quebras, novas raízes e reconexões são quantificadas. Eu realizei 1000 iterações distintas, a partir de 100 árvores iniciais, sendo que o programa reteve 100 cladogramas de menor tamanho (menor número de mudanças evolutivas) para cada iteração. O programa Winclada foi utilizado para a implementação da Parcimônia 'Ratchet' (Nixon 1999) para procurar possíveis ilhas de cladogramas não descobertas. Este método utiliza uma parte dos caracteres para construir um possível cladograma e, posteriormente, quantifica este cladograma utilizando todos os dados, de modo a maximizar as diferenças das árvores iniciais. Foram realizadas 20 procuras pelo método 'Ratchet', cada uma com 1000 iterações, 10 árvores retidas por iteração, utilizando 15 caracteres para a construção inicial dos cladogramas e 10% dos clados com restrições.

Qualquer filogenia é apenas uma hipótese de como a evolução de um grupo pode ter ocorrido e, por isto, foi estimado o suporte para cada ramo, na tentativa de avaliar a proporção de incerteza sobre a hipótese filogenética proposta neste trabalho. O índice de consistência (IC) e o índice de retenção (IR) foram estimados para os todos cladogramas obtidos, para uma avaliação do nível de homoplasia e da contribuição do conjunto de dados para a formação de grupos na filogenia. Estes índices variam de 0 a 1 e valores

mais próximos de 1 indicam um menor número de homoplasia (IC) e uma maior contribuição dos dados para a formação de grupos (IR). O suporte para as árvores obtidas também foi calculado, a partir do método de Bootstrap (Felsenstein 1985), utilizando o Winclada e realizando 250 repetições, cada uma com 250 iterações para a busca de um novo cladograma mais parcimonioso. O Bootstrap é uma técnica de reamostragem do conjunto original de dados, com reposição, para a inferência da variabilidade da estimativa (Kitching *et al.* 1998; Krebs 1999). Aplicando esta técnica para filogenias, são criadas várias novas matrizes de dados com o mesmo conjunto de espécies, mas com alguns caracteres duplicados e outros retirados da matriz original de dados (Felsenstein 1985). É possível imaginar que cada caráter evoluiu independentemente ao longo de uma história evolutiva e, portanto, o arranjo de cada caráter seria uma amostra aleatória das topologias possíveis de evolução do grupo estudado (Felsenstein 1985). Mesmo que os processos de evolução de cada caráter da matriz original sejam diferentes, é razoável assumir que se eles evoluíram ao longo de uma filogenia (de uma determinada topologia), uma boa parte destes caracteres deve preservar esta topologia e, com base nisto, seria possível estimar o grau de confiança de cada topologia proposta (Farris *et al.* 1970; Davis 1993).

A argumentação utilizada para justificar o uso do Bootstrap na estimativa filogenética pode ser comparada à argumentação utilizada para a construção de um cladograma de consenso (Felsenstein 1985). O cladograma de consenso é aquele no qual cada ramo surgiu de forma comum em todo o conjunto de cladogramas possíveis. Assim, com o conjunto total de cladogramas resultantes de uma série de reamostragens do conjunto original de dados, é possível registrar a frequência total de surgimento de cada ramo e, conseqüentemente, qual o grau de consistência destes ramos entre o conjunto de dados. A acurácia do Bootstrap foi testada por Hillis e Bull (1993), que mostraram que o método é bastante conservador. Simulações mostraram que valores acima de 35% a 45% estimados pelo Bootstrap tendem subestimar a probabilidade real de um grupo estar presente na filogenia.

A polarização de alguns caracteres, no cladograma final obtido, foi exibida utilizando o programa Winclada, que otimiza os estados dos caracteres em cada ramo através da parcimônia.

RESULTADOS

A análise heurística da matriz de caracteres morfológicos não ordenados e não ponderados produziu 4 árvores igualmente mais parcimoniosas de 1413 passos evolutivos. O índice de consistência (IC) foi de 0,19 (evidenciando um elevado nível de homoplasia no cladograma encontrado) e o índice de retenção (IR) foi de 0,49 (evidenciando que o conjunto final de caracteres contribui de forma moderada para a formação de grupos dentro do cladograma).

O cladograma de consenso estrito (Figura 3) mostra que apenas dois ramos não foram resolvidos: i) o ramo 21 que estabelece a relação entre as espécies de *Tauriphila*, *T. argo* e *T. xiphea* com o gênero *Tramea* e ii) o ramo 43 que estabelece a relação entre as espécies do gênero *Erythrodiplax*, *E. juliana*, *E. media*, *E. pallida* e o grupo formado por outras espécies do mesmo gênero *E. umbrata*, *E. ochracea* e *E. latimaculata*, por espécies do gênero *Uracis*, *Perithemis*, *Zenithoptera*, *Diastatops*, *Antidythemis*, *Neurothemis*, *Micrathyria*, *Anatia*, *Elga*, *Fylgia*, *Argyrothemis*, *Nephepeltia* e *Dasythemis*.

Uma análise mais detalhada deste cladograma, considerando o suporte dos ramos estimado pelo Bootstrap para todo o cladograma de consenso, mostra que os diversos grupos propostos apresentam graus de confiança bastante distintos. A separação entre as espécies *C. aenea*, *S. rustica* e *D. errans* (grupo externo) das demais espécies (grupo interno) apresentou um suporte de 89% (ramo 3), o que corrobora a hipótese de que Libellulidae representa, de fato, um grupo monofilético (Figura 3). Entretanto, com exceção deste ramo, todos os ramos mais basais apresentaram valores de suporte baixos, na sua grande maioria, menores de 1% (Figura 3), o que evidencia que a relação exata entre os ramos propostos nesta filogenia pode ainda não estar resolvida.

Por outro lado, pode-se verificar que os gêneros *Macrothemis*, *Miathyria*, *Tramea*, *Oligoclada*, *Rhodopygia*, *Erythemis*, *Brachymesia*, *Uracis*, *Perithemis*, *Diastatops*, *Zenithoptera* e *Nephepeltia* apresentaram valores de Bootstrap estimados elevados (todos acima de 70%) e que, portanto, tiveram o seu monofiletismo corroborado. As espécies do gênero *Elasmothermis* também foram unidas em um grupo monofilético, apesar deste, apresentar um baixo valor estimado de Bootstrap de 33% (ramo 13).

Pela hipótese filogenética abaixo, os gêneros *Libellula* (ramo 24) e *Micrathyria* (ramo 58) são grupos parafiléticos, o primeiro abrangendo também o gênero *Orthemis* e o segundo tendo surgido na base do grupo formado pelos gêneros *Anatia*, *Elga*, *Fylgia*,

Argyrothemis, *Nephepeltia* e *Dasythemis*. O gênero *Erythrodiplax* (ramo 27 e 43) é um grupo polifilético, apesar da grande maioria das espécies deste gênero, representadas nesta análise, terem tido uma origem comum.

Alguns gêneros permaneceram próximos, sugerindo que a relação entre eles esteja parcialmente resolvida como os gêneros *Brechmorhoga* e *Macrothemis* que formaram um grupo monofilético com suporte de 53% (ramo 10), os gêneros *Dythemis* e *Elasmothemis* (suporte de 13% - ramo 12) e *Idiataphe* e *Miathyria* (suporte de 25% - ramo 15), o grupo formado pelas espécies de *Erythemis* e de *Rhodopygia* (suporte de 36% - ramo 33), o grupo formado pelo gênero *Brachymesia* e pelas espécies *P. phoenicura* e *P. arachne* (suporte de 12% - ramo 38). Além disso, os gêneros *Zenithoptera*, *Diastatops* e *Antidythemis* formaram um grupo cujo suporte foi de 26% (ramo 53), enquanto os gêneros *Elga*, *Fylgia*, *Argyrothemis*, *Nephepeltia* e duas espécies de *Dasythemis* permaneceram unidos em um grupo com suporte de 29% (ramo 62).

Os gêneros que, pela hipótese sugerida abaixo, seriam polifiléticos foram *Gynothemis*, *Dasythemis* e *Planiplax*. Apenas parte das espécies do gênero *Dasythemis* (*D. essequiba* e *Dasythemis* sp. – ramo 67) e do gênero *Planiplax* (*P. phoenicura* e *P. arachne* - ramo 39) permaneceram unidas.

De modo geral, os ramos cujas estimativas do Bootstrap apresentaram valores mais elevados coincidem com os ramos formados com os maiores números de sinapomorfias (Figura 4). Assim, o ramo 3 que confirma o monofiletismo do grupo interno é sustentado por 14 sinapomorfias, das quais 3 são não homoplásicas. Da mesma forma, os gêneros *Macrothemis* (suporte de 96%), *Tramea* (suporte de 92%), *Rhodopygia* (suporte de 97%), *Erythemis* (suporte de 87%), *Uracis* (suporte de 98%), *Diastatops* (suporte de 100%) e *Zenithoptera* (suporte de 93%) também apresentaram números mais elevados de sinapomorfias. O número de sinapomorfias não homoplásicas foi bastante baixo em todo o cladograma.

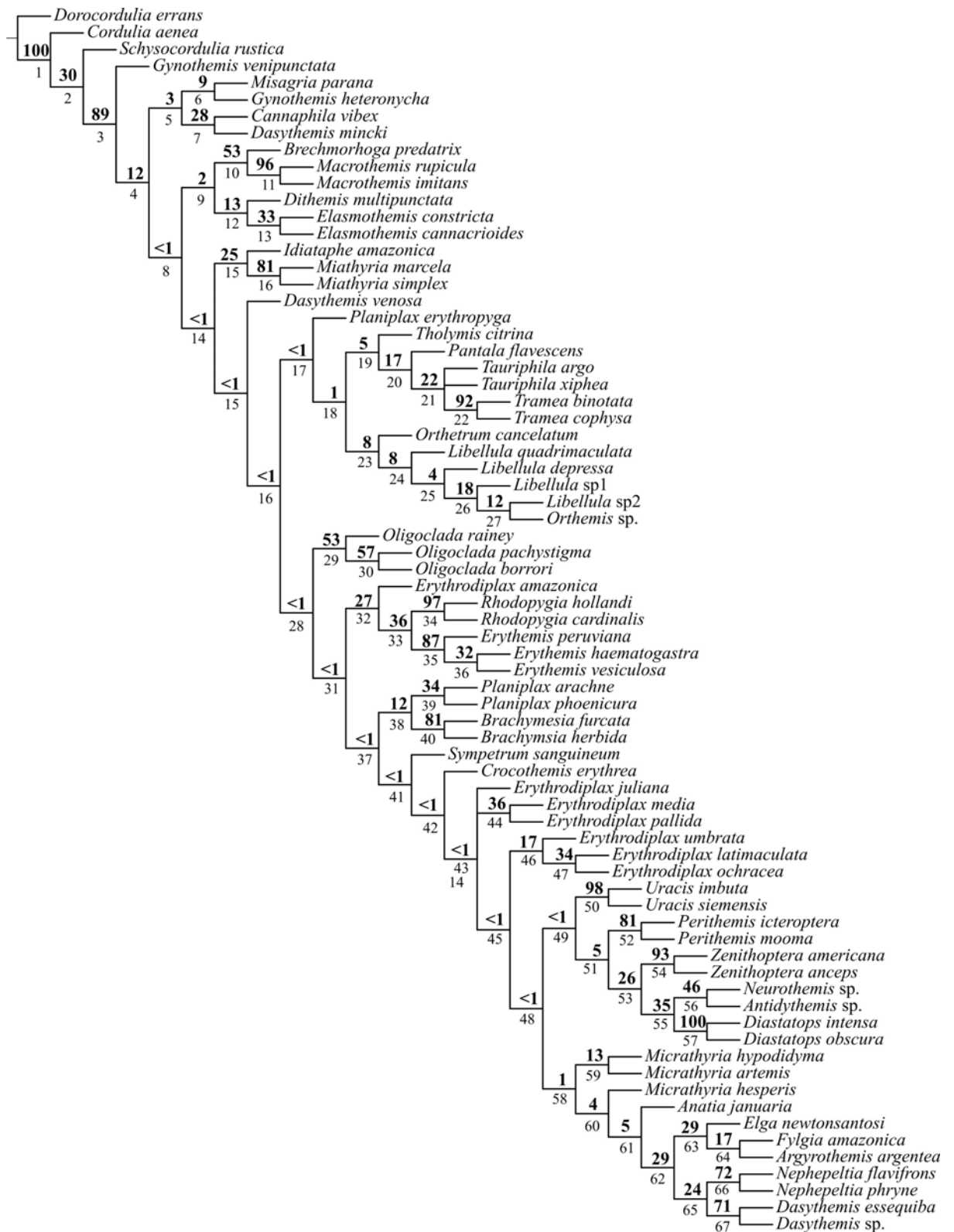


Figura 3: Consenso estrito dos quatro cladogramas igualmente parcimoniosos encontrados pelo NONA, considerando os dados não ponderados e não ordenados (tamanho = 1413 passos, IC = 0,19 e IR = 0,49). Os números em negrito (acima dos ramos) indicam o suporte dos ramos, calculado pelo método de Bootstrap. Os números abaixo indicam o número do ramo.

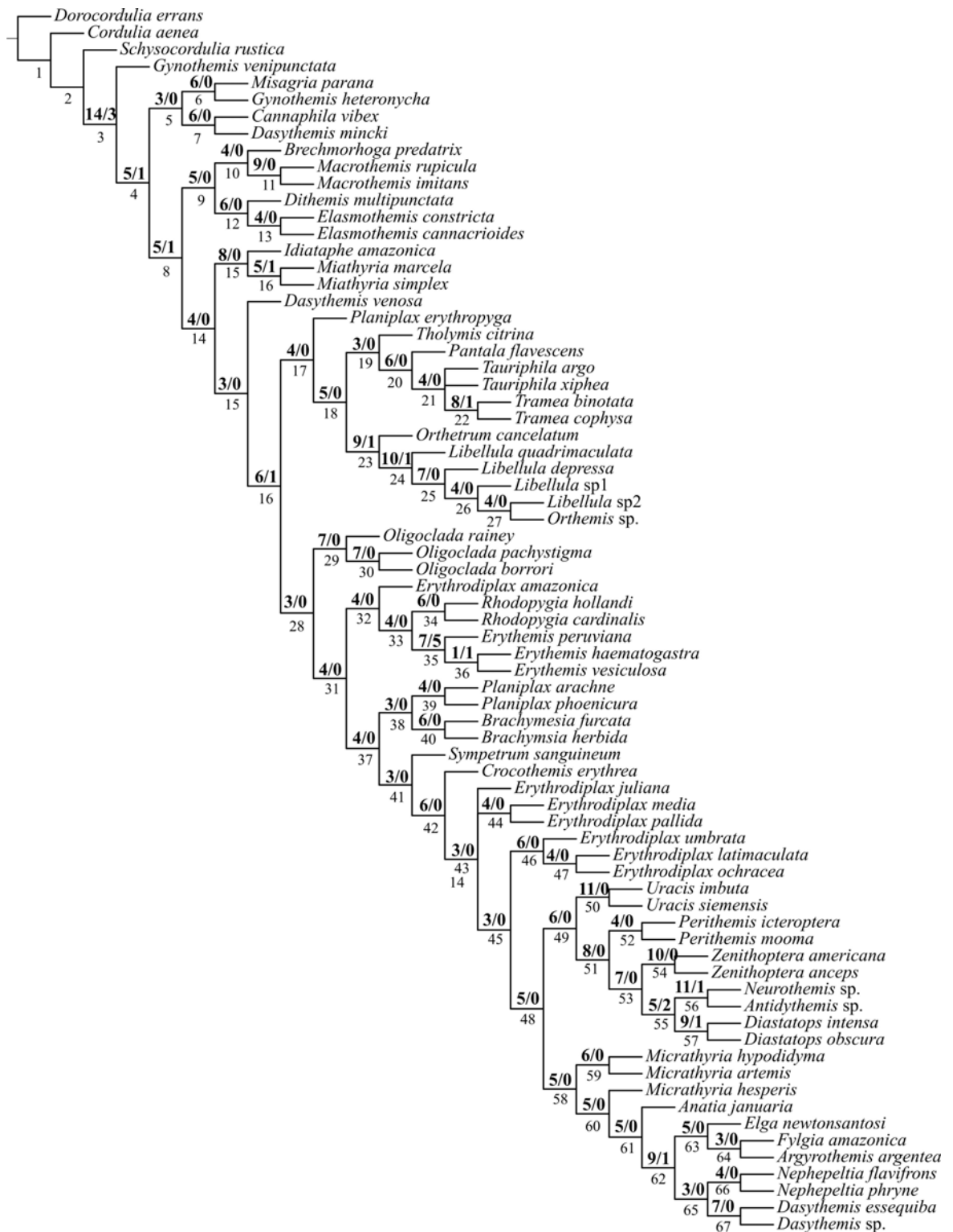


Figura 4: Consenso estrito dos quatro cladogramas igualmente parcimoniosos encontrados pelo NONA, considerando os dados não ponderados e não ordenados (tamanho = 1413 passos, IC = 0,19 e IR = 0,49). Os números em negrito (acima do ramo) indicam o número de sinapomorfias / sinapomorfias não homoplásticas que suportam os ramos. Os números abaixo indicam o número do ramo.

DISCUSSÃO

1. Homoplasia e robustez dos cladogramas

Os valores do índice de consistência e do índice de retenção foram baixos para todos os cladogramas obtidos neste trabalho, indicando um elevado grau de inconsistência entre os caracteres e a ocorrência de um elevado número de homoplasias. A ocorrência de homoplasias é frequentemente vista como uma fonte de erros na reconstrução filogenética, uma vez que elas significam uma hipótese de homologia primária rejeitada (Barriel & Tassy 1993). Entretanto, é importante destacar que homoplasias podem, de fato, ocorrer ao longo da história evolutiva de qualquer grupo e que para a biologia evolutiva elas deixam de ser vistas como erros e podem se tornar evidências de eventos de adaptação (Desutter-Grandcolas *et al.* 2003; Brower *et al.* 1996).

Já foi demonstrado que o valor de IC é inversamente proporcional ao número de taxa analisado (Sanderson & Donoghue 1989) e que os valores de IC e IR são afetados pelo número de mudanças evolutivas em cada evento de cladogênese (Hauser & Boyajian 1997). A correlação entre estas características é relativamente intuitiva, já que à medida que o número de eventos de cladogênese aumenta ou, ainda, que o número de mudanças evolutivas em cada um destes eventos é maior, se tornam maiores as chances de ocorrerem homoplasias que afetariam o cálculo de IC e IR (Hauser & Boyajian 1997). Logo, o nível taxonômico estudado e a história evolutiva de cada grupo específico devem afetar o nível de homoplasia observado e, conseqüentemente, os valores de IC e IR. Assim, é possível que o elevado nível de homoplasia observado neste estudo seja uma característica intrínseca à evolução de toda a ordem Odonata, já que outras hipóteses filogenéticas de níveis taxonômicos mais elevados do grupo também apresentaram valores de IC e IR, relativamente, baixos [IC = 0,48 e IR = 0,63 em Saux *et al.* (2003) e IC = 0,41 e IR = 0,82 em Rehn (2003)] e, mais ainda, da própria família Libellulidae, já que é a mais rica em número de espécies.

2. Evolução do grupo e congruência com a classificação tradicional

Qualquer árvore filogenética é composta por dois elementos básicos: as espécies e os eventos de especiação (Wiley 1981). As espécies são unidades evolutivas, ou um contínuo genealógico de populações (Brower *et al.* 1996), enquanto um evento de especiação pode ser qualquer evento que promova o surgimento de novas espécies.

Entretanto, em função do sistema hierárquico tradicional de classificação, cada espécie carrega consigo todo um conjunto de relações esperadas, entre ela e as outras espécies do grupo, e, em função disso, farei aqui uma discussão sobre as principais divergências encontradas entre a classificação tradicional da família Libellulidae e a hipótese filogenética proposta neste trabalho.

A união dos gêneros *Micrathyria*, *Anatia*, *Elga*, *Fylgia*, *Argyrothemis* e *Nephepeltia* em um grupo monofilético concorda, em grande parte, com a subfamília Brachydiplacinae (Davies & Tobin 1985), apesar de espécies do gênero *Dasythemis* (Libellulinae) terem sido incluídas neste grupo. Os gêneros *Uracis* e *Oligoclada*, que também pertencem a Brachydiplacinae, tiveram origens fora deste grupo e distintas entre si, evidenciando que esta subfamília não é um grupo monofilético. Dentre os gêneros originalmente propostos para a subfamília Brachydiplacinae, apenas *Micrathyria* teve sua hipótese de monofiletismo não corroborada, sendo um grupo parafilético. Bechley (2002) propôs que os gêneros que compõem as subfamílias Tetrathemistinae e Brachydiplacinae poderiam não representar, isoladamente, um grupo monofilético, pois, compartilhariam muitos caracteres comuns. Esta hipótese, entretanto, não pôde ser testada neste trabalho em função da ausência de gêneros de Tetrathemistinae.

O gênero *Dasythemis*, pela hipótese filogenética proposta, é um grupo polifilético, uma vez que duas espécies deste gênero foram agrupadas a gêneros da subfamília Brachydiplacinae, enquanto *D. venosa* e *D. mincki* tiveram origens distintas deste grupo e distintas entre si. A proximidade de *D. mincki* com *C. vibex* concorda em parte com a literatura, uma vez que *Dasythemis* e *Cannaphila* pertenceriam à Libellulinae (Davies & Tobin 1985). Entretanto, estas duas espécies tiveram origens bem distintas dos demais gêneros que também pertencem à Libellulinae. Esta separação de *Dasythemis* e *Cannaphila* dos demais gêneros da subfamília já havia sido proposta por Geijskes (1951). *Orthetrum*, *Libellula* e *Orthemis*, por sua vez, formam um grupo monofilético na filogenia proposta, apesar de *Libellula* ser um grupo parafilético. Em um trabalho anterior, os gêneros *Ladona*, *Plathemis* e *Libellula* tiveram seu monofiletismo corroborado (Kambhampati & Charlton 1999), o que contraria o resultado obtido aqui para este último gênero, mas, o não monofiletismo da subfamília Libellulinae já havia sido proposto em trabalhos anteriores (Bechley 2002).

A relação entre espécies dos gêneros *Planiplax* e *Brachymesia* (Montgomery 1940; Davies & Tobin 1985) foi confirmada, mas o monofiletismo do gênero *Planiplax*

não foi corroborado. Entretanto, a hipótese de que os gêneros *Miathyria* e *Brachymesia* pudessem ser próximos (Byers 1936) foi descartada, sugerindo que a semelhança entre as larvas destes dois gêneros seja uma convergência.

O monofiletismo de Sympetrinae também não foi corroborado neste trabalho. Os gêneros *Rhodopygia* e *Erythemis* tiveram origens distintas de todos os demais gêneros da subfamília presentes na análise. Os demais gêneros tiveram uma origem comum, mas formaram um grupo parafilético. O monofiletismo do gênero *Sympetrum* foi confirmado em um trabalho anterior (Westman *et al.* 2000). Bechley (2002) sugeriu que Sympetrinae e Leucorrhinae formariam um grupo monofilético, mas isto não foi confirmado pela hipótese filogenética, proposta aqui, apesar da proximidade de vários dos gêneros pertencentes às duas subfamílias.

Davies & Tobin (1985) consideraram que o gênero *Rhodopygia* pertenceria à subfamília Sympetrinae, mas a posição deste gênero dentro de Libellulidae ainda foi questionada (Belle 1998). Apesar do polifiletismo desta subfamília, de fato, o gênero *Rhodopygia* surgiu como grupo irmão do gênero *Erythemis*. Santos (1945) sugeriu que o gênero *Erythrodiplax* fosse estreitamente ligado aos gêneros *Ypirangathemis* e *Tarnetrum*, enquanto Borror (1942) sugeriu que os gêneros mais próximos de *Erythrodiplax* fossem *Erythemis*, *Rhodopygia*, *Micrathyria* e *Uracis*. *Ypirangathemis* e *Tarnetrum* não fizeram parte das análises deste trabalho e, dentre as relações sugeridas por Borror (1942) para *Erythrodiplax*, apenas a proximidade de *Uracis* foi corroborada. Entretanto, Borror (1942) sugere a existência de 12 grupos distintos dentro de *Erythrodiplax*, dos quais sete estão representados neste trabalho e apenas *E. amazonica* (grupo castanea) apresentou uma origem distinta das demais espécies do gênero. Mas, mesmo excluindo esta espécie, o gênero ainda seria um grupo parafilético.

Na literatura, o gênero *Uracis* foi considerado um grupo próximo do gênero *Argyrothemis* em função de características do ovopositor e da nervação da asa (Costa & Oldrini 2003). Pela filogenia proposta, *Argyrothemis* é o grupo irmão de *Fylgia* enquanto *Uracis* teria evoluído na base do grupo formado pelos gêneros *Perithemis*, *Zenithoptera*, *Neurothemis*, *Antidythemis* e *Diastatops*, o que seria mais um indicativo da ocorrência de convergências dentro de Libellulidae.

Com exceção de *Gynothemis*, os gêneros pertencentes à subfamília Trithemistinae tiveram uma origem comum e formam um grupo monofilético pela hipótese filogenética

sugerida aqui. A proximidade dos gêneros *Brechmorhoga* e *Macrothemis* concorda com o esperado pela literatura, uma vez que a própria distinção destes dois gêneros tem sido questionada (Ramírez & Novelo-Gutiérrez 1999), já que várias espécies apresentam características intermediárias a estes dois gêneros (Donnelly 1984; Costa 1991). Algumas características que suportaram, nesta filogenia, a distinção entre estes dois gêneros foram a ‘planate’ medial (ausente em *Macrothemis* e presente em *Brechmorhoga*), a ‘planate’ radial (aberta em *Macrothemis* e fechada em *Brechmorhoga*), a estrutura apical no Vértex (ausente em *Macrothemis* e presente em *Brechmorhoga*), as unhas tarsais (grandes em *Macrothemis* e de normais em *Brechmorhoga*), fêmur posterior (longo em *Macrothemis* e mediano em *Brechmorhoga*) e a forma do final do abdômen (alargado em *Macrothemis* e não alargado em *Brechmorhoga*).

O gênero *Gynothemis* é considerado na literatura um grupo próximo dos gêneros *Dythemis*, *Scapanea* e *Macrothemis* (Geijskes 1972), a tal ponto que a distinção entre *Gynothemis* e *Macrothemis* também é questionada (Belle 1983), principalmente, pela forma semelhante dos espinhos externos no fêmur posterior. Entretanto, nesta filogenia, as espécies de *Gynothemis*, apesar de não formarem um grupo monofilético, tiveram origens distintas do gênero *Macrothemis*.

O monofiletismo de Trameinae também já havia sido questionado por Bechley (2002), que propôs que duas das tribos que formam este grupo teriam origens distintas e, por isto, deveriam ser consideradas como duas subfamílias distintas: Zyommantinae e Pantalinae. Entretanto, pela filogenia do grupo proposta aqui, *Tholimis* (Zyommantini), *Pantala*, *Tauriphila* e *Tramea* (Trameini) formaram um grupo monofilético. Entretanto, *Antidythemis*, *Idiataphe* e *Miathyria* não estão incluídas neste grupo, evidenciando o polifiletismo desta subfamília. *Idiataphe* e *Miathyria* são grupos irmãos, mas surgiram numa posição basal dentro dos Libellulidae. *Antidythemis*, por sua vez, é grupo irmão de *Neurothemis* (Sympetrinae).

Palpopleurinae, por sua vez, é um grupo parafilético já que os gêneros *Neurothemis* e *Antidythemis* também fariam parte deste grupo. Os gêneros *Diastatops*, *Zenithoptera* e *Palpopleura* são considerados grupos muito próximos, principalmente, pela presença de uma ondulação costal antes do nó das asas anteriores e, a princípio, formariam um grupo distinto e isolado dos demais gêneros da subfamília (Montgomery 1940). Além disso, *Diastatops* e *Zenithoptera* apresentam inúmeras características comuns, tais como a coloração escura, a forma do corpo (cabeça e tórax pequenos e

abdômen curto), número de veias transversais na ponte e veias cúbito-anais, que sempre fizeram com que fossem considerados grupos muito próximos (Montgomery 1940; Bechley 2002). Apesar de todas estas características similares, nesta filogenia, *Diastatops* surgiu como um grupo mais próximo de *Neurothemis* e *Antidytthemis* do que de *Zenithoptera*. As semelhanças observadas entre *Perithemis* e *Palpopleura* já foram sugeridas como um possível caso de convergência (Montgomery 1940), mas nesta hipótese filogenética e em outro estudo recente da filogenia de Odonata (Bechley 2002), o gênero *Perithemis* evoluiu na base de Paupopleurinae.

3. Evolução dos caracteres

Uma vez que apenas as sinapomorfias fornecem evidências para a construção das relações filogenéticas entre os organismos (Hennig 1965), determinar os estados apomórficos e plesiomórficos de um caráter (polarização) é essencial para a Sistemática Filogenética (Bryant 1997). Para isto, é necessária a construção de um ancestral hipotético que permitiria a polarização dos estados dos caracteres e, a partir da comparação com um grupo externo, é hipotetizado o último ancestral comum aos dois grupos (externo e interno) (Bryant 1997).

Diversos estados considerados pela literatura como sendo plesiomórficos na evolução dos gêneros da família Libellulidae, segundo a hipótese filogenética proposta neste trabalho, apresentaram uma polarização bastante distinta e, algumas vezes, estas características não apresentaram uma evolução direcional, apresentando em vários momentos reversões aos estados ancestrais (Figura 7). Assim, segundo a classificação tradicional, o árculo estaria posicionado entre as antenodais 2 e 3 nos grupos basais e teria evoluído para a posição entre as antenodais 1 e 2 (Davies & Tobin 1985). Entretanto, o estado ancestral hipotético dos Libellulidae seria o árculo posicionado entre as antenodais 1 e 2 e, ao longo da evolução da família, surgiram espécies e grupos com o árculo posicionado entre as antenodais 2 e 3. Assim, *G. heteronycha* e *M. parana* apresentam o árculo posicionado abaixo e distal à antenodal 2, respectivamente, *D. venosa*, *Libellula* sp.2 e *M. hypodidyma* apresentam o árculo posicionado abaixo da segunda antenodal, enquanto, *Libellula* sp.2, os gêneros *Rhodopygia*, *Uracis* e *Dasythemis* apresentam o árculo posicionado entre as antenodais 2 e 3.

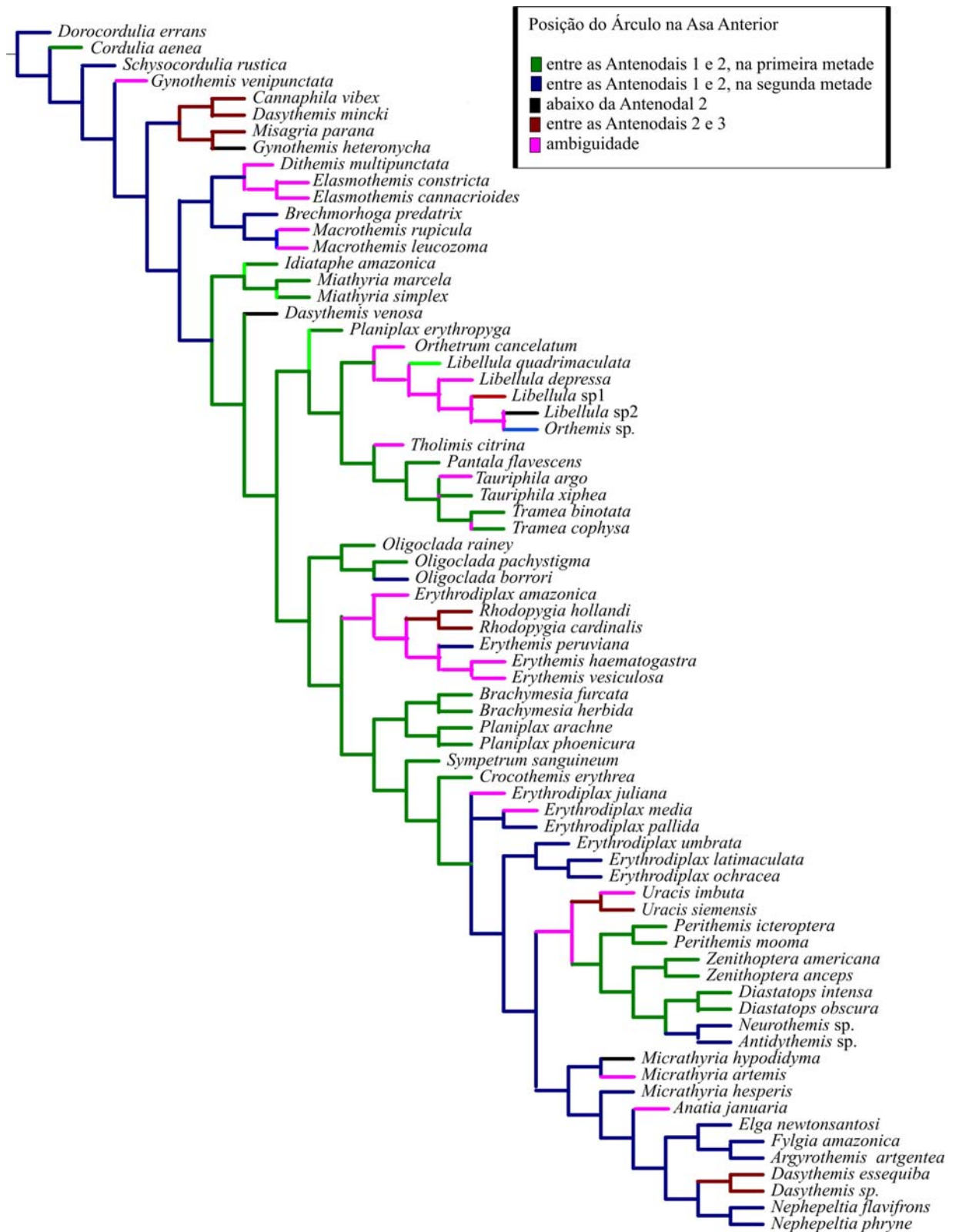


Figura 7: Evolução da posição do árculo na asa anterior, com relação às primeiras antenodais (Caráter 1, Tabela I), no cladograma de consenso estrito gerado pela análise, considerando os dados não ponderados e não ordenados. As cores indicam o estado do caráter no ramo.

A continuidade da antenodal distal abaixo da veia subcosta, segundo a filogenia proposta aqui, evoluiu de forma mais similar ao esperado pela literatura (Davies & Tobin 1985). Analisando a evolução desta característica percebe-se que o grupo externo, de fato, apresentava a antenodal distal completa e, apesar de não ter sido possível estabelecer o estado presente no ancestral hipotético de Libellulidae, a antenodal distal incompleta surgiu na maior parte dos grupos apicais (Figura 8). Entretanto, ocorreram, independentemente, diversas reversões ao caráter ancestral durante a evolução de Libellulidae como na espécie *D. venosa*, no grupo formado por *O. cancelatum*, pelas espécies de *Libellula* e *Orthemis* sp., nas espécies *P. phoenicura* e *P. argo* e no grupo formado por *D. essequiba*, *Dasythemis* sp. e pelas espécies de *Nephepeltia* (Figura 8).

Da mesma forma, a evolução da forma do triângulo da asa anterior nas espécies de Libellulidae foi semelhante ao esperado pela literatura que predisse que tenderia a haver um estreitamento no lado costal, originando um triângulo mais comprido do que largo (Davies & Tobin 1985). De fato, o estado presente no grupo externo é um triângulo com o lado costal mais largo e, aparentemente, os grupos apicais apresentam o triângulo com o lado costal mais curto. Entretanto, ocorreu a mudança na forma do triângulo, independentemente, em vários pontos da filogenia (Figura 9): em *M. parana*, no grupo formado por *I. amazonica* e pelas espécies de *Miathyria*, no grupo formado a partir do ramo 17 (Figura 3), já que *P. erythropiga* apresenta um estado distinto das demais espécies, no grupo formado pelas espécies de *Oligoclada*; em *S. sanguineum*, no grupo formado pelas espécies de *Perithemis*, *Zenithoptera*, *Diastatops*, *Neurothemis* e *Antidythemis* e no grupo formado por *Elga*, *Fylgia*, *Argyrothemis*, *Nephepeltia* e *Dasythemis*.

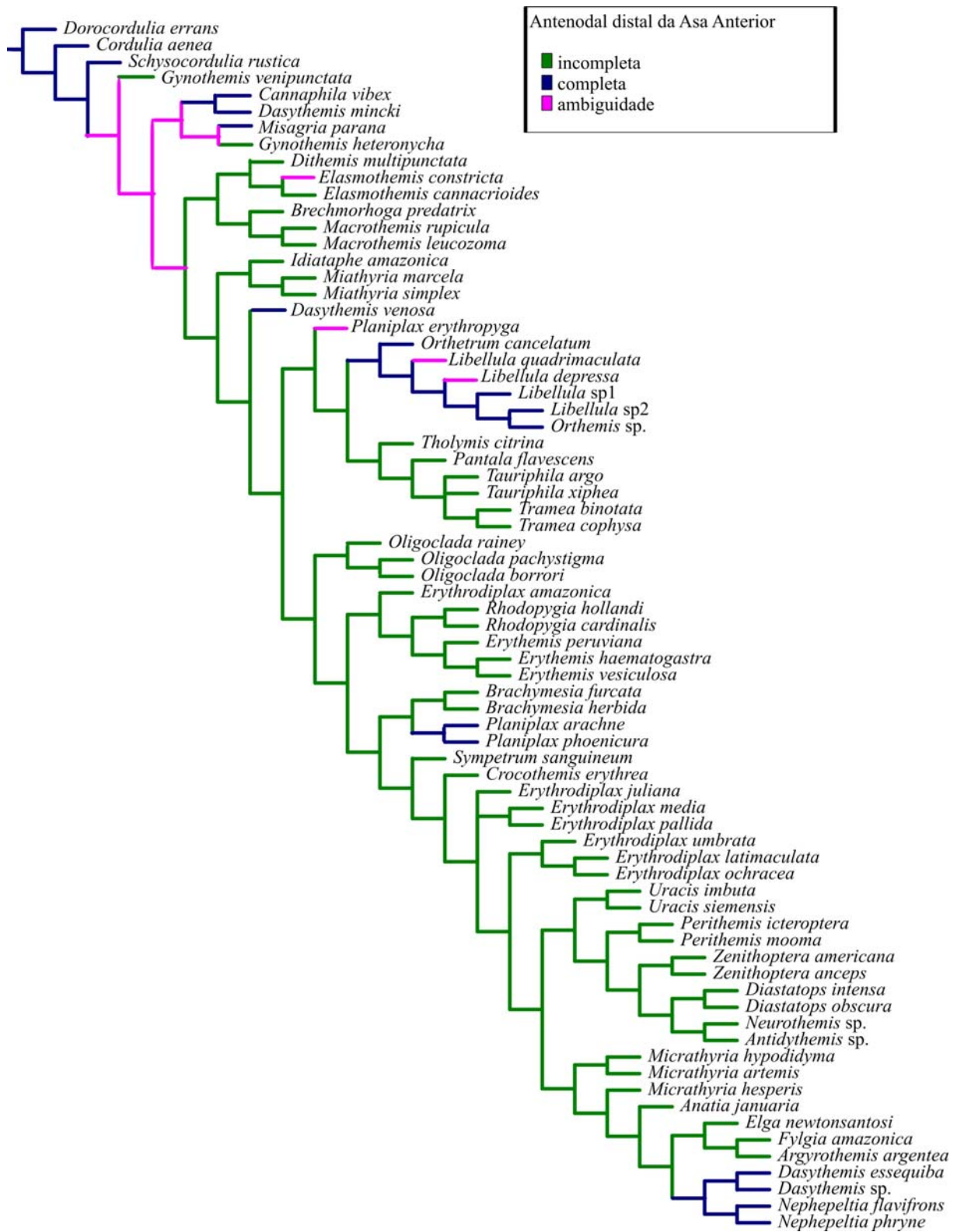


Figura 8: Evolução da continuidade da antenodal distal da asa anterior (Caráter 2, Tabela 1), no cladograma de consenso estrito gerado pela análise, considerando os dados não ponderados e não ordenados. As cores indicam o estado do caráter no ramo.

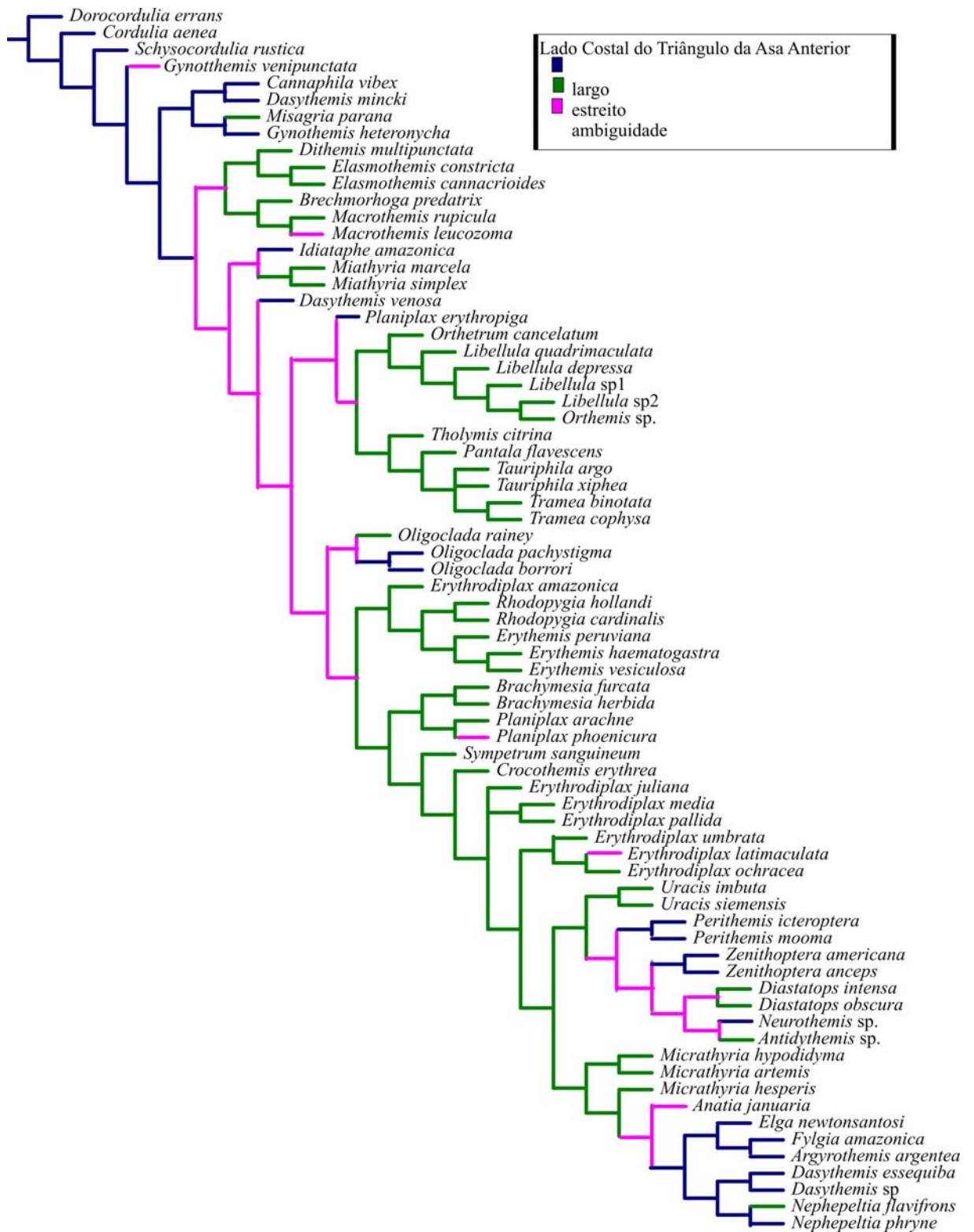


Figura 9: Evolução da forma do triângulo na asa anterior (Caráter 3, Tabela I), no cladograma de consenso estrito gerado pela análise, considerando os dados não ponderados e não ordenados. As cores indicam o estado do caráter no ramo.

Davies e Tobin (1985) também defenderam que a área anal da asa posterior dos Libellulidae teria se desenvolvido, tornando-se muito alargada e essa seria a principal característica que embasaria a formação da subfamília Trameinae. Entretanto, é possível perceber que o alargamento na área da base anal da asa posterior teria surgido independentemente pelo menos quatro vezes e que a redução acentuada desta área também é uma característica derivada na evolução dos Libellulidae (Figura 10). Assim, ocorreu o alargamento na área da base anal da asa posterior no ramo que originou os gêneros *Idiataphe* e *Miathyria*, no ramo que originou os demais gêneros de Trameinae (*Tholymis*, *Pantala*, *Tauriphila* e *Tramea*); no ramo que originou ao gênero *Rhodopygia* e no grupo formado por *D. obscura*, *D. intensa*, *Neurothemis* sp. e *Antidythemis* sp.. Por outro lado, ocorreu uma redução na área da base anal da asa posterior em *M. parana* e *C. vibex*; no ramo que deu origem ao gênero *Uracis* e no ramo que originou o grupo formado por *A. januaria*, *E. newtonsantosi*; *F. amazonica*, *A. argentea*, *D. essequiba*, *Dasythemis* sp., *N. flavifrons* e *N. phryne* (Figura 10). A convergência na área da base anal, sugerida pela hipótese filogenética apresentada aqui, não parece ser tão improvável, principalmente, uma vez que este caráter pode estar ligado à capacidade de vôo das espécies (Corbet 1962). Durante a evolução dos Anisoptera parece ter havido pressões seletivas distintas (períodos estáveis intercalados por eventos sucessivos de extinções), que levou a uma série de reinvasões de habitats de água lânticas (Carle 1995), entre eles, ambientes de poça temporária ou alagados. Estas sucessivas reinvasões poderiam ter levado a convergências morfológicas, como o aumento do tamanho corporal ou da base anal da asa posterior.

De forma similar, era esperado que espécies basais de Libellulidae apresentassem a alça anal pouco desenvolvida e sem uma forma característica e que espécies apicais tivessem a alça anal mais desenvolvida e com a forma característica de uma bota. Entretanto, pela filogenia proposta aqui, pode-se observar que a característica ancestral é a alça anal em forma de bota e que a redução da alça anal é uma característica apomórfica, que ocorreu independentemente quatro vezes na evolução dos Libellulidae: em *M. parana*; em *D. venosa* e no grupo formado *D. essequiba*, *Dasythemis* sp., *N. flavifrons* e *N. phryne* (Figura 11).

Ao contrário do sugerido pela classificação tradicional, a hipótese filogenética proposta aqui, sugere que a característica ancestral nos Libellulidae é a ausência de veias acessórias na ponte e que, em diversos momentos da evolução dos Libellulidae, tenham surgido espécies ou grupos com veias acessórias na ponte. A presença de veias

acessórias no espaço cúbito-anal na asa anterior, por sua vez, é uma característica bastante variável dentro dos grupos ou espécies que a apresentam, tendo apresentado inúmeros polimorfismos. Desta forma, esta característica, apesar de sempre ter sido citada como um caráter importante na classificação do grupo, não se mostrou um caráter, de fato, informativo sobre a evolução de Libellulidae.

A posição do triângulo com relação ao árculo, na asa posterior, também apresentou um padrão de evolução bastante distinto do esperado pela literatura, não só porque a característica ancestral seria o triângulo afastado do árculo no sentido proximal [e não distal como defendido por (Davies & Tobin 1985)], mas também, porque apresentou um padrão de evolução bastante complexo, apresentando inúmeras derivações e reversões (Figura 12). Após o alinhamento do triângulo com o árculo, houve novamente reversão nesta característica nas espécies *P. flavescens*, *B. furcata*, *S. sanguineum*, *P. icteroptera*, *Antidythemis* sp. e *M. artemis*, mas houve também um deslocamento do triângulo no sentido distal em *M. parana*, *C. erythrea* e no ramo que deu origem ao gênero *Uracis*. Esta característica também se apresentou polimórfica em diversas espécies.

Além dessas características, a principal característica da venação das asas que suportaria a subfamília Tetrathemistinae seria a presença de um ‘triângulo’ com quatro lados, mas já havia sido sugerido que este caráter deveria ter evoluído em vários momentos em Libellulidae (Silsby 2001). De fato, apesar de nenhuma das espécies estudadas serem classificadas na subfamília Tetrathemistinae, esta característica evoluiu, independentemente, pelo menos três vezes: em *O. rainey*; em *E. amazonica* e *R. cardinalis* e no grupo formado por *A. januaria*, *E. newtonsantosi*, *F. amazonica*, *A. argentea*, *D. essequiba*, *Dasythemis* sp., *N. flavifrons* e *N. phryne*.

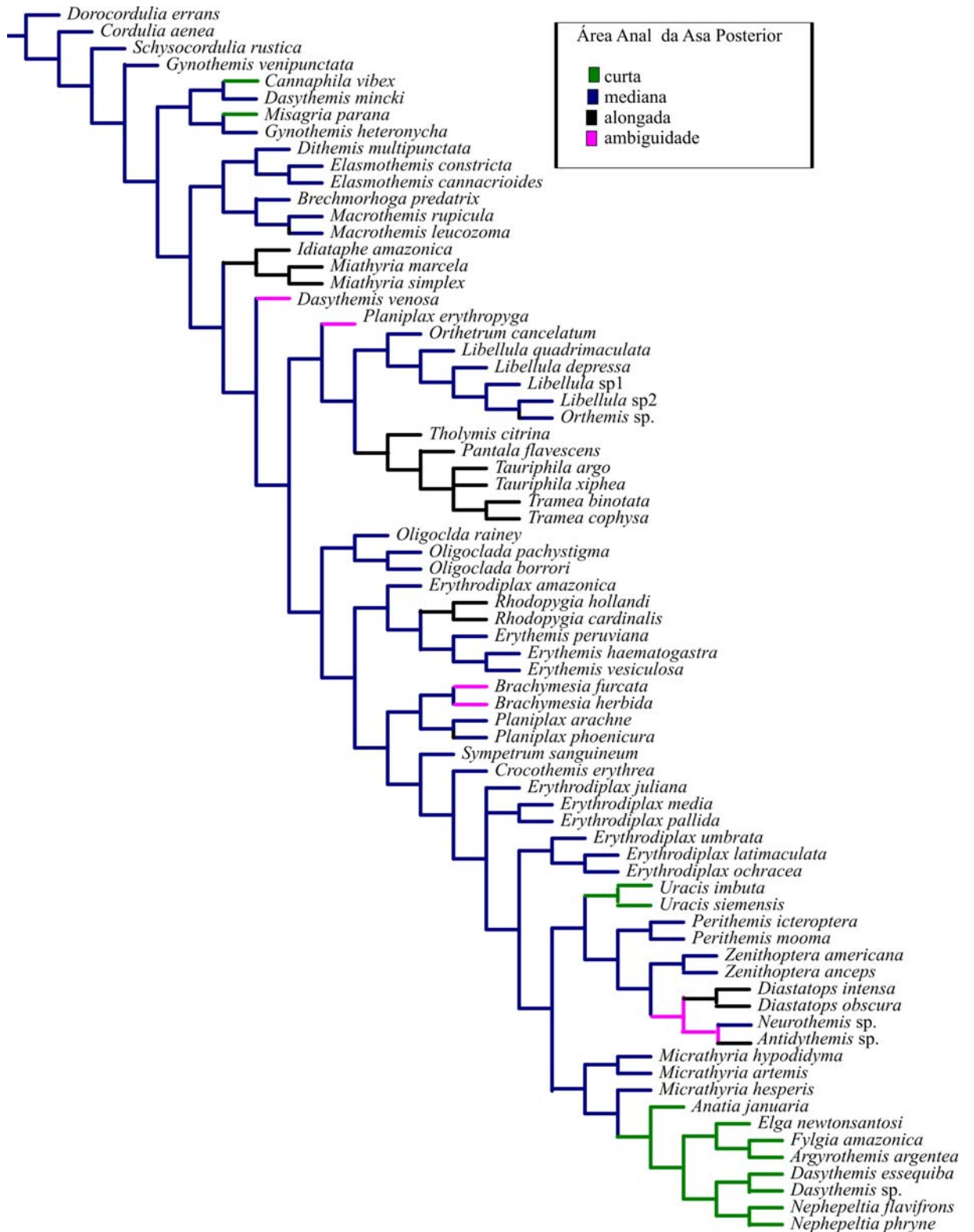


Figura 10: Evolução da área da base anal da asa posterior (Caráter 4, Tabela I), no cladograma de consenso estrito gerado pela análise, considerando os dados não ponderados e não ordenados. As cores indicam o estado do caráter no ramo.

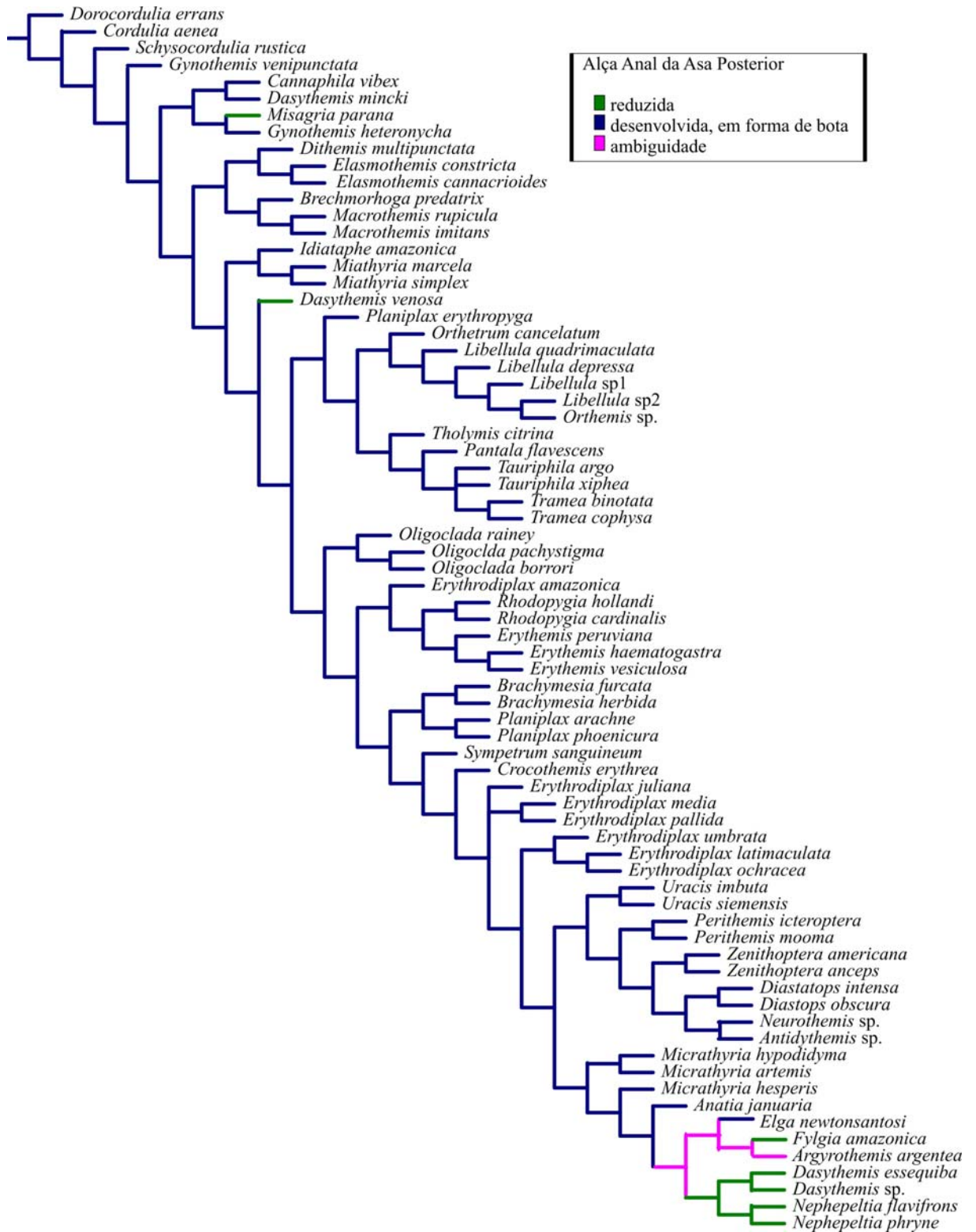


Figura 11: Evolução da forma da alça anal da asa posterior (Caráter 5, Tabela I), no cladograma de consenso estrito gerado pela análise, considerando os dados não ponderados e não ordenados. As cores indicam o estado do caráter no ramo.

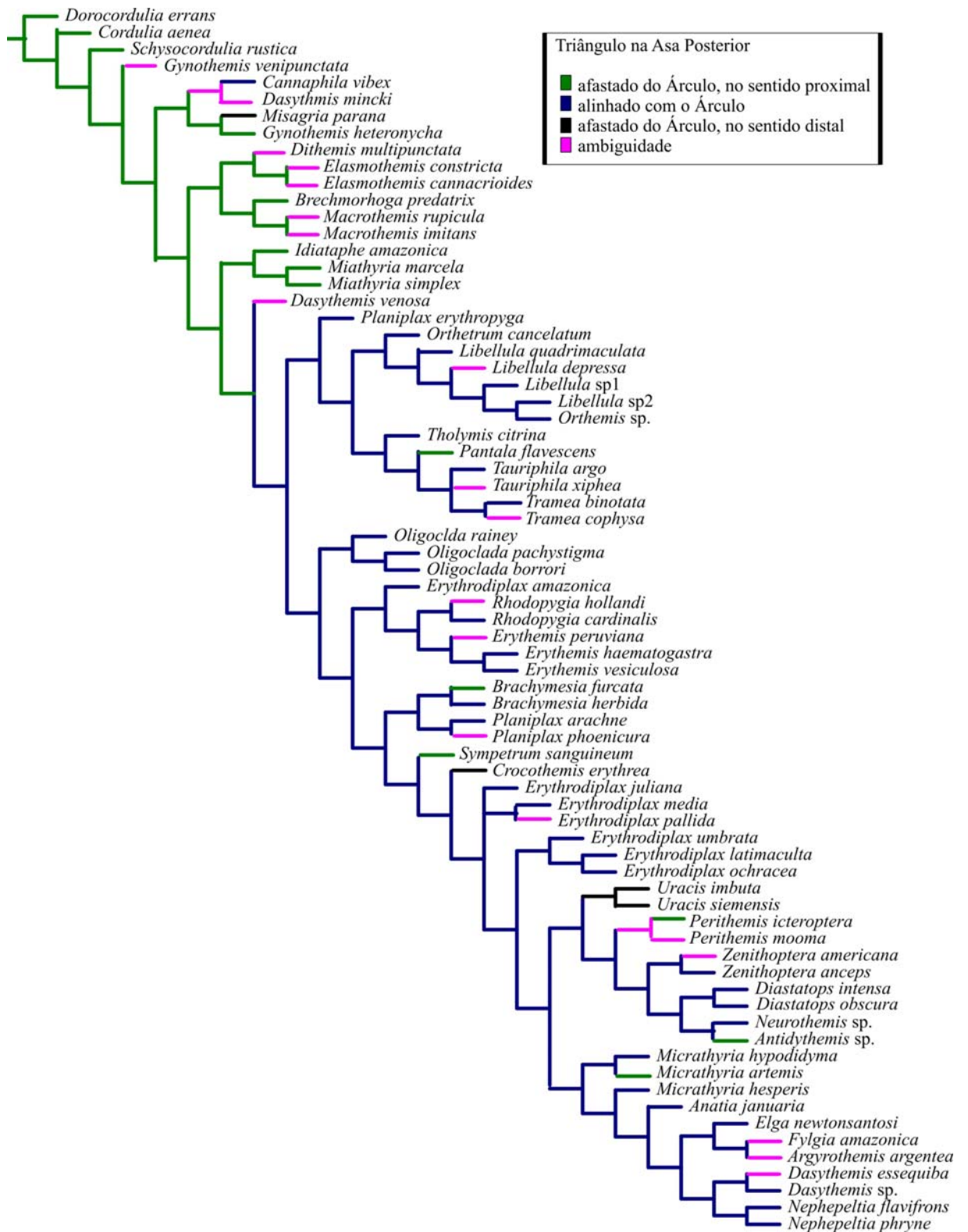


Figura 12: Evolução da Posição do triângulo na asa posterior, com relação ao árculo (Caráter 8, Tabela I), no cladograma de consenso estrito gerado pela análise, considerando os dados não ponderados e não ordenados. As cores indicam o estado do caráter no ramo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barriel, V. & P. Tassy. 1993. Characters, observations and steps: Comment on Lipscomb's "Parsimony, homology and the analysis of multistates characters". *Cladistics* 9:223-232.
- Barriel, V. & P. Tassy. 1998. Rooting with Multiple Outgroups: Consensus Versus Parsimony. *Cladistics* 14:193-200.
- Bechley, G. 2002. The phylogenetic systematics of Odonata. <http://www.bechly.de/phylosys.htm> . Electronic Citation
- Belle, J. 1972. An unknown gomphid larva from Surinam, possibly *Progomphus geijskesi* Needham, 1944 (Odonata). *Odonatologica* 1:113-116.
- Belle, J. 1983. *Macrothemis brevidens*, a new species from Surinam (Odonata: Libellulidae). *Entomologische Berichten* 43:156-158.
- Belle, J. 1998. Synopsis of the neotropical genus *Rhodopygia* Kirby, 1889 (Odonata: Libellulidae). *Zoologische Mededelingen Leiden*. 72:1-13.
- Borror, D. J. 1942. A revision of the Libellulinae genus *Erythrodiplax* (Odonata). The Ohio State University, Columbus, 286p.
- Borror, D. J. 1945. A key to the new world genera of Libellulidae (Odonata). *Annals of the Entomological Society of America* 38:169-194.
- Brower, A. V. Z. 2000. Evolution Is Not a Necessary Assumption of Cladistics. *Cladistics* 16:143-154.
- Brower, A. V. Z., R. DeSalle, & A. Vogler. 1996. Gene trees, species trees, and systematics: A cladistic perspective. *Annual Review in Ecology and Systematics* 27:423-450.
- Bryant, H. N. 1997. Hypothetical Ancestors and Rooting in Cladistic Analysis. *Cladistics* 13:337-348.
- Byers, C. F. 1936. The immature form of *Brachymesia gravida*, with notes on the taxonomy of the group (Odonata: Libellulidae). *Entomological News* XLVII:35-37-60-64.
- Carle, F. L. 1995. Evolution, taxonomy, and biogeography of ancient Gondwanian libelluloides, with comments on anisopteroid evolution and phylogenetic systematics (Anisoptera: Libelluloidea). *Odonatologica* 24:383-424.
- Carvalho, A. L. & E. Calil. 2000. Chaves de identificação para as famílias de Odonata (Insecta) ocorrentes no Brasil, adultos e larvas. *Papéis Avulsos de Zoologia* 41:223-241.
- Corbet, P. S. 1962. A biology of dragonflies. Witherby, London.
- Corbet, P. S. 1999. Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. Comstock Publishing Associates, Ithaca, NY.
- Costa, J. M. 1991. *Macrothemis absimile* spec. nov., a remarkable new species of Libellulidae from Brazil (Anisoptera). *Odonatologica* 20:233-237.
- Costa, J. M. & B. B. Oldrini. 2003. Descrição da fêmea de *Argyrothemis argentea* (Odonata: Libellulidae). *Iheringia* 93:271-276.

- Davies, A. L. & P. Tobin. 1985. The dragonflies of the world: A systematic list of the extant species of Odonata. *Societas Internationalis Odonatologica Rapid Communication (Supplements)*, Utrecht.
- Davis, J. I. 1993. Character removal as a means for assessing stability of clades. *Cladistics* 9:201-210.
- Desutter-Grandcolas, L., C. D'Haese, & T. Robillard. 2003. The problem of characters susceptible to parallel evolution in phylogenetic analysis: A reply to Marquès and Gnaspini (2001) with emphasis on cave life phenotypic evolution. *Cladistics* 19:131-137.
- Donnelly, T. W. 1984. A new species of *Macrothemis* from Central America with notes on the distinction between *Brachmorhoga* and *Macrothemis* (Odonata: Libellulidae). *Florida Entomologist* 67:169-174.
- Farris, J. S., A. Kluge, & M. J. Eckhardt. 1970. A numerical approach to phylogenetic systematics. *Systematic Zoology* 19:172-189.
- Felsenstein, J. 1983. Parsimony in systematics: biological and statistical issues. *Annual Review in Ecology and Systematics* 14:313-333.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783-791.
- Fleck, G., A. Nel, & X. Martínez-Delclòs. 1999. The oldest record of libellulid dragonflies from the Upper Cretaceous of Kazakhstan (Insecta: Odonata, Anisoptera). *Cretaceous Research* 20:655-658.
- Fraser, F. C. 1942. A note on the evolution of some venational structures in the dragonfly wing. *Proceedings of Royal Entomological Society of London (A)* 17:64-69.
- Fraser, F. C. 1957. A reclassification of the order Odonata. *Royal Zoological Society of New South Wales Sydney Publ.* 12:1-133.
- Garrison, R. W. 2000. A synonymic list of the New World Odonata. <http://www.calopteryx.de/idf/index.html> . 20-5-2003. Electronic Citation.
- Geijskes, D. C. 1951. Notes on Odonata of Surinam. V. A new species of *Misagria* with a redescription on the genus (Odonata: Libellulidae). *Entomological News* LXII:70-76.
- Geijskes, D. C. 1972. Notes on Odonata of Surinam .XII. A new species of *Gynothemis* and its larva (Odonata, Libellulidae). *Zoologische Mededelingen* 47:401-409.
- Goloboff, P. 1994. Nona: A tree searching program. Computer Program.
- Goloboff, P. 1996. Methods for faster parsimony analysis. *Cladistics* 12:199-220.
- Hamada, N. & S. J. Oliveira. 2003. Food items of larvae of *Rimanella arcana* (Needham, 1933) (Odonata: Amphipterygidae) in Central Amazonia, Brazil. *Entomotropica* 18:153-155.
- Harvey, P. H. & M. D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hauser, D. L. & G. Boyajian. 1997. Proportional change and patterns of homoplasy: Sanderson and Donoghue revisited. *Cladistics* 13:97-100.
- Hennig, W. 1965. *Phylogenetic Systematics*. *Annual Review of Entomology* 10:97-116.

- Hillis, D. M. & J. J. Bull. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 42:182-192.
- International Dragonfly Fund. 2003. World species list. www.iori.idf.org . Electronic Citation.
- Kambhampati, S. & R. E. Charlton. 1999. Phylogenetic relationship among *Libellula*, *Ladona* and *Plathemis* (Odonata: Libellulidae) based on DNA sequence of mitochondrial 16S rRNA gene. *Systematic Entomology* 25:37-49.
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries, & D. M. Williams. 1998. *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis*. Oxford University Press, New York.
- Kluge, A. 1984. The relevance of Parsimony to Phylogenetic inference. Pages 24-35 in T. Duncan & T. F. Stuessy, eds. *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of Evolutionary History*. Columbia University Press, New York.
- Kluge, A. & J. S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 8:117-118.
- Kluge, A. & A. Wolf. 1993. Cladistics: what's in a word. *Cladistics* 9:199.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California.
- Michevich, M. F. 1982. Transformation series analysis. *Systematic Zoology* 31:461-478.
- Misof, B. 2002. Diversity of Anisoptera (Odonata): Inferring speciation processes from patterns of morphological diversity. *Zoology* 105:355-365.
- Misof, B., A. M. Rickert, T. R. Buckley, G. Fleck, & K. P. Sauer. 2001. Phylogenetic signal and its decay in mitochondrial SSU and LSU rRNA gene fragments of Anisoptera. *Molecular Biology and Evolution* 18:27-37.
- Montgomery, B. E. 1940. A revision of the genus *Diastatops* (Libellulidae, Odonata) and a study of the leg characters of related genera. *Lloydia* 3:213-278.
- Needham, J. G., M. J. Jr. Westfall, & M. L. May. 2000. *Dragonflies of North America*. Scientific Publishers, Gainesville.
- Nixon, K. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 15:407-414.
- Nixon, K. 2002. Winclada (BETA). [ver 1.00.08]. Ithaca, N.Y., Published by the author. Computer Program.
- Nixon, K. & J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics*.
- Paulson, D. R. 2002. List of the Odonata of South America, by Country. <http://www.ups.edu/biology/museum/ODofSA.html>. Electronic Citation.
- Ramírez, A. & R. Novelo-Gutiérrez. 1999. The neotropical dragonfly genus *Macrothemis*: a new larval description and an evaluation of its generic status based on larval stages (Odonata: Libellulidae). *Journal of the North American Benthological Society* 18:67-73.
- Rehn, A. C. 2003. Phylogenetic analysis of higher-level relationship of Odonata. *Systematic Entomology* 28:181-239.

- Samways, M. J., G. Carchini, M. Di Domenico, & G. Whiteley. 1998. Description of the last instar larva of *Rhyothemis s. semihyalina* (Desjardins, 1832) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 27:111-116.
- Sanderson, M. J. & M. J. Donoghue. 1989. Patterns of variation in levels of homoplasy. *Evolution* 43:1781-1795.
- Santos, N. 1945. *Ypirangathemis calverti*, novo gênero e nova espécie (Odonata, Libellulidae). *Revista de Entomologia* 16:457-462.
- Saux, C., C. Simon, & G. S. Spicer. 2003. Phyogeny of the dragonfly and damselfly order Odonata as inferred by mitochondrial 12S Ribosomal RNA sequences. *Annals of the Entomological Society of America* 96:693-699.
- Silby, J. 2001. Dragonflies of the world. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Trueman, J. 1996. A preliminary cladistic analysis of Odonate wing venation. *Odonatologica* 25:59-72.
- Vianna, D. M. 2004. Uso de níveis taxonômicos superiores e dados abióticos para predizer a riqueza de espécies de Odonata (Insecta) no Brasil. Dissertação. Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre, Universidade Federal de Minas Gerais.
- Vick, G. S. 2000. *Mesumbethemis takamandensis* gen. nov., spec. nov., a new genus and species of the Tetrathemistinae from Cameroon, with a key to the African genera of the subfamily (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 29:225-237.
- Westman, A., E. Johansson, & A. Nilsson. 2000. The phylogeny of the genus *Leucorrhinia* and the evolution of larval spines (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 29:129-136.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetics systematics*. John Wiley & Sons, New York.

CAPÍTULO 2

TAMANHO CORPORAL DETERMINANDO A EVOLUÇÃO DO COMPORTAMENTO DE LIBELLULIDAE (ODONATA): FILOGENIA OU ADAPTAÇÃO À TERMORREGULAÇÃO?

INTRODUÇÃO

De modo geral, machos adultos de Odonata competem pela manutenção de territórios associados com as oportunidades de aquisição de fêmeas (Jacobs 1955; Johnson 1964) e com as chances de sobrevivência da prole (Buskirk & Sherman 1985). Este comportamento de defesa de territórios é bastante acentuado em Libellulidae (Falchetti & Utzeri 1974; Harvey & Hubbard 1987; De Banois 1993; Switzer 1997; Clausnitzer 1998) e, em muitos casos, envolve disputas com custos energéticos bastante elevados (Fried & May 1983; Parr 1983; Van Buskirk 1986; Marden & Waage 1990).

Os territórios defendidos por machos de Libellulidae podem ser encontrados próximos a diversos tipos de ambientes aquáticos, sejam eles perenes, como lagos, rios e riachos, ou temporários, como poças e alagados. O tipo de habitat escolhido para a defesa de territórios está relacionado às características da história de vida de uma espécie, uma vez que parece ser resultante de um balanço entre a tolerância a condições abióticas extremas (como as condições físico-químicas presentes em uma poça temporária) e a pressão por predadores presentes, principalmente, nos sistemas aquáticos perenes (Steiner *et al.* 2000; Johansson 2003; Suhling *et al.* 2005).

Seja na aquisição dos territórios reprodutivos ou em outras atividades, os adultos de Odonata podem depender fortemente das características da matriz de condições do habitat onde estão inseridos, o que torna cada vez mais freqüente o uso deste grupo como indicador de mudanças no ambiente, tanto em uma escala local (Castella 1987; Gorham & Vodopich 1992; Ferreira-Peruquetti & De Marco 2002), como em uma escala regional, tornando-o bom indicador de áreas prioritárias para conservação (De Marco *et al.* dados não publicados).

Odonata é um grupo basal na evolução dos insetos (Ogden & Whiting 2003) e apresenta uma habilidade de vôo incontestável, principalmente, em algumas famílias da sub-ordem Anisoptera (Brodsky 1994). Com relação ao comportamento e à capacidade de vôo, os adultos da ordem são usualmente divididos em dois grandes grupos: os chamados *pousadores* ('perchers'), que defendem territórios reprodutivos próximos a corpos d'água e permanecem a maior parte do tempo pousados sobre poleiros dentro destes territórios e os *voadores* ('fliers'), que podem ou não defender territórios e apresentam o comportamento de permanecer voando por mais tempo (Corbet 1962; 1999). Esta classificação foi muito útil durante os últimos anos e auxiliou bastante na compreensão da biologia do grupo, principalmente, na comparação entre as grandes

sub-ordens e famílias. Entretanto, quando se comparam espécies mais próximas, por exemplo, dentro de uma mesma família, esta classificação parece perder seu poder preditivo, representando uma simplificação de um processo contínuo de mudanças no tamanho corporal das espécies (May 1976; De Marco, Jr. *et al.* 2004).

Tem sido discutida a existência de uma série de vantagens ecológicas ligadas ao aumento do tamanho corporal de uma espécie (Brown & Maurer 1986). As espécies de maior tamanho corporal são usualmente dominantes nas disputas interespecíficas, o que pode levar à exclusão de espécies menores do uso de determinados recursos (Giannasi *et al.* 2000). O tamanho corporal também pode ser importante para diminuir a suscetibilidade de uma espécie à predação (Petri 1984; Wahle 1992; Hone & Benton 2005). Indivíduos maiores tendem a apresentar mecanismos homeostáticos mais eficientes e maior mobilidade e, por isto, eles tendem a tolerar condições ambientais mais diversificadas e a alcançar regiões mais distantes de suas regiões de origem (Hoekstra & Fagan 1998; Hughes *et al.* 2000; Tschardtke *et al.* 2002). Além disso, um aumento no tamanho corporal permite ao indivíduo gastar menos energia por unidade de biomassa na sua própria manutenção (Peters 1987; Hallgrímsson 2000), o que o torna mais eficiente na extração de energia de fontes de recursos de baixa qualidade e, portanto, uma mesma quantidade de energia disponível no ambiente pode suportar uma maior biomassa de espécies de maior tamanho corporal do que de espécies menores. Logo, de modo geral espécies maiores tendem a monopolizar a maior parte dos recursos disponíveis em um ecossistema (Brown & Maurer 1986; Makarieva *et al.* 2004).

Apesar da discordância entre trabalhos publicados analisando a relação entre o tamanho corporal com características da história de vida das espécies de Odonata, o conjunto de dados parece suportar a hipótese de que o aumento do tamanho corporal incrementa o sucesso reprodutivo durante a vida dos indivíduos (Sokolovska *et al.* 2000). Assim, o tamanho corporal pode afetar diretamente a longevidade (Anholt 1991) e a fecundidade de espécies de Odonata (Fincke 1992; Marden & Cobb 2004). Entretanto, estes efeitos não puderam ser demonstrados para todas as espécies estudadas, tais como, *Sympetrum rubicundulum* (Libellulidae) (Van Buskirk 1987), *Pyrrosoma nymphyla* (Coenagrionidae) (Gribbin & Thompson 1991) e *Pachydiplax longipennis* (Libellulidae) (Dunham 1993). O tamanho corporal também pode afetar o sistema de acasalamento das espécies (Marden & Waage 1990; Anholt 1991; Dunham 1993; Marden & Rollins 1994; Marden & Cobb 2004) e a capacidade de dispersão dos indivíduos (Anholt 1990; Michiels & Dhondt 1991; Conrad *et al.* 1999; Angelibert &

Giani 2003), mas estas também não são regras gerais (Gribbin & Thompson 1991; Conrad *et al.* 2002). A relação entre tamanho corporal e características da história de vida das espécies pode ser observada, em parte, por causa da intensa competição entre os machos pelas oportunidades de acasalamento através da defesa de territórios reprodutivos (Wildermuth 1994; Clausnitzer 1996) e, pelo menos parte da variação encontrada entre os estudos já realizados, pode ser explicada pelo fato de algumas espécies não apresentarem um comportamento territorial (Sokolovska *et al.* 2000). Entretanto, alguns autores sugerem que o mecanismo que levaria às mudanças no tamanho corporal em Odonata, mesmo em espécies territoriais, seria uma seleção estabilizadora, resultante de um balanço entre a seleção natural e a seleção sexual: machos maiores apresentariam maior longevidade, aumentando seu sucesso reprodutivo durante a vida, mas, apresentariam menores taxas diárias de acasalamentos, em função de uma seleção pelas fêmeas (Stoks 2000; Thompson & Fincke 2002).

Uma outra característica importante na evolução do tamanho corporal das espécies de Odonata deve ser a estreita ligação entre o tamanho corporal e a habilidade de termorregulação dos organismos (Heinrich 1974; May 1976; 1979; Peters 1987; De Marco, Jr. & Resende 2002; De Marco, Jr. *et al.* 2004). A troca de calor de um organismo com o ambiente externo deve ocorrer, principalmente, através da convecção e da irradiação. A troca por convecção é dependente da razão superfície/volume de um corpo, enquanto, a troca de calor por irradiação depende principalmente da superfície diretamente exposta ao sol. Espécies de menor tamanho corporal apresentam uma elevada razão superfície/volume, o que as torna muito suscetíveis à termorregulação por convecção (May 1976; 1981). À medida que o tamanho corporal de uma espécie aumenta, a razão superfície/volume diminui, diminuindo também o efeito da convecção sobre a temperatura corporal. Entretanto, à medida que a superfície de um organismo aumenta, aumenta também a sua suscetibilidade à troca de calor com o ambiente pela irradiação solar (May 1976; 1981).

A capacidade de termorregulação de um organismo pode ser medida por dois componentes distintos: i) pela sua capacidade de manter a temperatura corporal estável diante da variação na temperatura ambiente e ii) pela sua capacidade de elevar a temperatura corporal quando a temperatura ambiente estiver muito baixa (Heinrich 1940; May 1976; 1979; Bishop & Armbruster 1999). De modo geral, a troca de calor com o ambiente em indivíduos vivos ocorre de forma mais eficiente do que em indivíduos mortos, exceto para espécies de tamanho corporal muito pequeno (May

1976). Esta diferença entre organismos vivos e mortos deve ocorrer porque os animais podem aumentar a taxa de troca de calor por mecanismos fisiológicos ou comportamentais e esta diferença não deve ocorrer para espécies de menor tamanho corporal porque estas são mais suscetíveis à troca de calor por convecção.

O controle fisiológico da temperatura em Odonata ocorre, principalmente, através do controle da circulação da hemolinfa, o que permite a manutenção do calor produzido pelo corpo no tórax (musculatura torácica), quando a temperatura ambiente ainda está baixa, ou o redirecionamento deste calor para o abdômen, quando a temperatura ambiente está elevada (Heinrich 1974; May 1976). Este controle da circulação apresenta uma eficiência bastante elevada, principalmente, porque o tórax é o órgão que produz calor durante o voo e o formato cilíndrico do abdômen favorece consideravelmente a dissipação do calor para o ambiente por convecção (Heinrich 1940; 1974). Se o abdômen apresenta uma elevada capacidade de troca de calor com o ambiente, é possível propor que possa ter ocorrido uma seleção favorecendo o aumento da superfície do abdômen, associado ao comportamento de voo das espécies de Libellulidae.

Esta diferença entre o tórax e o abdômen com relação à capacidade de troca de calor com o ambiente talvez seja a explicação para um comportamento já observado para algumas espécies de *Tamea* e *Tauriphila* (Libellulidae) que, durante momentos de elevada temperatura ambiente, permaneceram voando com o abdômen abaixado (May 1976). Foi sugerido que este comportamento pudesse ter relação com a termorregulação destes indivíduos porque, além de diminuir a exposição do abdômen ao sol, ele também aumentaria a perda de calor do corpo para o ambiente por convecção.

Logo, o controle da temperatura corporal também poderia ser realizado através do comportamento, o que parece ser freqüente em espécies de Libellulidae, como *Pachydiplax longipennis*, *Erythemis simplicicollis*, *Libellula auripennis*, *L. needhami* e *Perithemis mooma* (May 1976; De Marco, Jr. & Resende 2002; De Marco, Jr. et al. 2004). Este controle ocorre através da manutenção de certas posturas que maximizam ou minimizam a interceptação da luz solar ou através da escolha de um microhabitat específico como, por exemplo, pelo controle da altura do poleiro utilizado (Heinrich 1974; May 1976; Tracy et al. 2005).

O controle da temperatura corporal, através do comportamento, evidencia ainda mais o elevado custo envolvido na atividade de voo pelas espécies de Libellulidae. De

modo geral, espécies de Libellulidae que permanecem grande parte do tempo voando (*voadoras*) não apresentam um controle da temperatura corporal tão eficiente quanto espécies *pousadoras* de tamanho corporal similar (May 1976). Aparentemente, esta diferença na habilidade de termorregulação ocorre pelo fato das espécies de Libellulidae não apresentarem um mecanismo fisiológico elaborado (controle da circulação da hemolinfa) (Heinrich & Casey 1978; Polcyn 1994) e, durante a atividade de voo, o corpo permanece mais exposto à irradiação solar (May 1976). Uma forma de minimizar este descontrole da temperatura corporal, durante o voo, poderia ser a diminuição da produção de calor resultante da atividade da musculatura torácica e, de fato, as espécies de libélulas *voadoras* parecem apresentar a área da asa posterior larga o suficiente para sustentar o peso do corpo planando (Heinrich 1974; May 1976).

A relação entre o tamanho corporal e a capacidade de voo das espécies ainda é bastante controversa. Alguns autores sugerem que o aumento na massa corporal aumentaria o custo energético da atividade de voo, o que poderia diminuir o tempo total que o indivíduo permaneceria ativo (Anholt *et al.* 1991). Entretanto, há indícios de que espécies maiores de Libellulidae permanecem mais tempo ativas nos corpos d'água (De Marco, Jr. & Resende 2002). O voo ativo representa, de fato, um custo energético mais elevado para insetos de maior tamanho corporal, mas, insetos pequenos apresentam um elevado custo referente à atividade de voo associado à resistência do ar (Peters 1987; Lehmann 2002). Considerando que para algumas espécies de Libellulidae já foi comprovada uma relação direta entre o peso corporal e o desenvolvimento da musculatura de voo (Marden & Cobb 2004), é possível que espécies de menor tamanho corporal apresentem menor capacidade de voo. Além disso, o aumento no peso e no tamanho dos insetos pode também aumentar a capacidade destes em manter vôos passivos, uma vez que a força motriz para a planagem é a gravidade e o fluxo de ar ao redor do corpo (Brodsky 1994), o que, conseqüentemente, levaria a uma diminuição dos custos associados ao voo. Mas, nem todas as espécies grandes são capazes de planar e é possível que esta distinção ocorra em função do tamanho relativo das asas e, principalmente, da área da base das asas. O aumento do tamanho das asas deve conferir uma vantagem para espécies que planam (Eyre & Foster 1989; Brodsky 1994). De fato, o aumento no tamanho das asas parece estar relacionado à capacidade de voo de algumas espécies (Conrad *et al.* 2002) e Corbet (1962) sugeriu que espécies de Odonata, entre eles os pertencentes à subfamília Trameinae (Libellulidae), apresentam a área da

base anal da asa posterior aumentada, o que estaria relacionado à capacidade destas espécies se manterem planando.

A ocorrência de fêmeas é um evento raro nos corpos d'água e, por isto, a competição entre os machos pode ser bastante intensa e uma característica muito importante para o sucesso reprodutivo dos machos deve ser o período total em que eles permanecem defendendo seus territórios (Alcock 1987; Clausnitzer 1996; Wolf et al. 1997). Além disso, durante todo o período em atividade, machos de Odonata devem estar prontos para responder rapidamente a diversos estímulos e aptos a voar, por exemplo, para a captura de presas, para a interação com outros machos e com as fêmeas ou, ainda, para escapar da predação. Em função destas necessidades deve ser bastante vantajoso manter a temperatura corporal dentro de uma faixa ótima (May 1976; Clausnitzer 1998). Assim, a distinção na habilidade de termorregulação entre indivíduos, em função do tamanho corporal ou de diferenças alométricas, deve imprimir uma série de restrições à ecologia, ao comportamento e ao habitat ocupado pelas espécies (Corbet 1999).

Neste trabalho, eu testei a hipótese da existência de relação entre o tamanho corporal e a capacidade de vôo de espécies de Libellulidae (Odonata) e da ocorrência, em consequência dessa relação, de possíveis adaptações morfológicas que aumentariam a capacidade de vôo das espécies.

Com relação a estas hipóteses, eu testei as seguintes predições:

1) a capacidade de vôo (tempo que permanece voando) das espécies de Libellulidae está diretamente relacionada ao tamanho corporal das espécies, de modo que espécies de maior tamanho corporal estão menos sujeitas à termorregulação por convecção e, conseqüentemente, estão menos sujeitas à temperatura ambiente do que espécies menores. Esse melhor controle da temperatura corporal poderia levar a um aumento na capacidade de manter atividades em vôo por mais tempo;

2) a capacidade de vôo e, conseqüentemente, o tamanho corporal das espécies estão relacionados a características morfológicas, tais como:

i) a manutenção da relação entre o tamanho do corpo e a área da asa posterior, pois para manter-se por mais tempo em atividade de vôo, espécies de maior tamanho corporal necessitam manter um peso reduzido por unidade de área da asa, o que favoreceria a planagem. Esta relação se torna mais esperada se

considerarmos que, durante o vôo as espécies de Libellulidae apresentam uma maior dificuldade em termorregular, pois o corpo permanece mais exposto à radiação solar;

ii) o aumento da área da base anal da asa posterior, pois também é razoável esperar que um aumento desta área favorecesse a planagem, diminuindo a necessidade de manter vôos ativos por mais tempo, já que a atividade de vôo representa um custo elevado para a termorregulação das espécies de Libellulidae;

iii) o aumento da superfície específica do abdômen, pois a musculatura de controle das asas e, conseqüentemente, do vôo se encontram no tórax e, por isto, seria esperado um aumento na capacidade de vôo diretamente ligada ao aumento do volume do tórax. Entretanto, a maior atividade de vôo implicaria em uma produção excessiva de calor que deveria ser trocada com o meio ambiente e, por isto, é razoável esperar que houvesse uma seleção favorecendo o aumento da superfície do abdômen nas espécies que se mantêm por muito tempo em atividades que envolvem o comportamento de vôo.

METODOLOGIA

1. Dados ecológicos

1.1 Tamanho e forma do corpo

Os espécimes utilizados para a construção da hipótese filogenética proposta no primeiro capítulo foram fotografados em câmara digital com 8 megapixels de definição, em vista lateral e em vista dorsal. A partir do programa Arc View 3.2 (ESRI 1999), foram feitas as medidas de comprimento das asas anterior e posterior, área da base anal da asa posterior, da área total da asa posterior, do comprimento, altura e largura do tórax e do comprimento e altura do abdômen. As três medidas realizadas no tórax foram usadas para uma estimativa de seu volume, enquanto, as medidas do abdômen foram usadas para estimar sua superfície, o que forneceria uma estimativa da habilidade de troca de calor com o ambiente. Todas as medidas foram realizadas em pixels e foram calibradas pelo uso de uma etiqueta padrão de dimensão conhecida, presente em todas as fotos, permitindo a transformação das medidas para milímetros.

Para obter uma estimativa do tamanho corporal das espécies estudadas, foi realizada uma Análise de Componentes Principais (ACP), a partir das medidas realizadas. A análise utilizando a matriz de correlação produziu resultados semelhantes à análise com a matriz de covariância e, por isto, os resultados da primeira foram apresentados. Os escores das espécies no eixo gerado pelo ACP, interpretado como tamanho corporal [cargas das variáveis originais semelhantes e na mesma direção (Jolicoeur 1963; Humphries et al. 1981)], foram usados para comparações do tamanho corporal.

1.2. Comportamento

Para obter informações sobre a capacidade de vôo de espécies de Libellulidae, foi utilizado o banco de dados de comportamento de Odonata do Laboratório de Ecologia Quantitativa. Este banco de dados é composto pelo orçamento temporal de diversas espécies de Odonata, onde é possível obter a proporção de tempo gasto pelas espécies em atividades de vôo, em pouso e em comportamentos reprodutivos. As amostragens e os comportamentos observados neste banco de dados seguem a padronização apresentada em De Marco (1998).

As atividades de vôo envolvem os comportamentos de forrageamento, patrulha dos territórios, disputas territoriais, além de outros vôos esporádicos. Uma vez que as disputas territoriais ocorrem, geralmente, quando um indivíduo invade o território defendido por outro indivíduo, este comportamento poderia ser resultado de um estímulo demasiado, que mascarasse os efeitos da restrição de termorregulação propostos neste trabalho. Assim, foram utilizadas duas medidas distintas do tempo gasto pelas espécies em atividades de vôo, uma que incluiu as disputas territoriais e uma segunda que abrangeu apenas os comportamentos de patrulha, forrageamento e outras formas de deslocamentos em vôo, sem as disputas territoriais.

Foi obtido o orçamento temporal de 20 espécies de Libellulidae a partir do banco de dados, apesar do número de amostras disponíveis para algumas delas ter sido muito baixo (Tabela 1).

Tabela 1: Lista das espécies de Libellulidae, com o número de amostras (n) e os locais de observação dos dados de comportamento disponíveis no Banco de Dados do Laboratório de Ecologia Quantitativa, da UFV. A coluna C indica a classificação do comportamento, usada neste trabalho; P indica que a espécie foi classificada como pousadora e F, como voadora.

Pesquisar em Espécie	n	Locais de Observação	C
<i>Brachymesia furcata</i>	109	Parque Estadual do Rio Doce, Marliéria, MG.	F
<i>Brachymesia herbida</i>	108	Parque Estadual do Rio Doce, Marliéria, MG; Passo do Lontra, Corumbá, MS; Ilha da Marchantaria, Manaus, AM.	F
<i>Diastatops obscura</i>	5	Parque Estadual do Rio Doce, Marliéria, MG.	P
<i>Elasmothermis cannaecioides</i>	3	Parque Estadual do Rio Doce, Marliéria, MG.	P
<i>Erythemis haematogastra</i>	7	Área da Companhia Agrícola Florestal, Marliéria, MG.	P
<i>Erythemis peruviana</i>	108	Área da Companhia Agrícola Florestal e Parque Estadual do Rio Doce, Marliéria, MG; Passo do Lontra, Corumbá, MS.	P
<i>Erythemis vesiculosa</i>	4	Área da Companhia Agrícola Florestal, Marliéria, MG; Passo do Lontra, Corumbá, MS.	P
<i>Erythrodiplax latimaculata</i>	71	Serra de São José, Tiradentes, MG.	P
<i>Erythrodiplax media</i>	88	Parque Estadual do Rio Doce, Marliéria, MG.	P
<i>Erythrodiplax ochracea</i>	41	Parque Estadual do Rio Doce, Marliéria, MG.	P
<i>Erythrodiplax pallida</i>	55	Serra de São José, Tiradentes, MG.	P
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	6	Baía das Pedras, Corumbá, MS; Serra de São José, Tiradentes, MG.	P
<i>Fylgia amazonica</i>	8	Fazendas Colosso e Dimona, Manaus, AM.	P
<i>Idiataphe amazonica</i>	123	Parque Estadual do Rio Doce, Marliéria, MG.	F
<i>Micrathyria hesperis</i>	53	Parque Estadual do Rio Doce, Marliéria, MG.	P
<i>Orthemis</i> sp.	33	Parque Est. do Rio Doce, Marliéria, MG; Campus da Univ. Federal de Viçosa, MG; Faz. Colosso, Manaus, AM.	P
<i>Pantala flavescens</i>	3	Viçosa, MG.	F
<i>Perithemis mooma</i>	25	Campus da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.	P
<i>Planiplax phoenicura</i>	14	Área da Companhia Agrícola Florestal, Marliéria, MG.	F
<i>Tramea binotata</i>	21	Parque Estadual do Rio Doce, Marliéria, MG.	F

2. O Teste das hipóteses

Um número cada vez maior de hipóteses filogenéticas tem sido utilizado, não somente para re-organizar as classificações sistemáticas ou o conhecimento biológico, mas, sobretudo, para testar hipóteses sobre a evolução dos padrões moleculares, morfológicos, comportamentais ou ecológicos. As hipóteses filogenéticas são úteis porque são capazes de preservar a história evolutiva dos processos ecológicos que deram origem a toda diversidade existente atualmente (Pagel 1999). Usualmente, a hipótese da evolução de um caráter pode ser testada a partir de uma hipótese filogenética, pela distribuição deste no cladograma. Entretanto, é desnecessário afirmar que a independência entre a construção da hipótese filogenética e da hipótese a ser testada deve ser garantida.

Como as espécies compartilham uma história evolutiva elas não podem ser utilizadas como amostras independentes nos testes estatísticos. Assumir esta independência entre as espécies, resultaria no aumento errôneo dos graus de liberdade e, conseqüentemente, tornaria o cálculo da densidade probabilidade inválido (Felsenstein 1985). Assim, as hipóteses filogenéticas são extremamente úteis, pois permitem testes de hipóteses com menos erros de dependência de amostragem (Felsenstein 1985).

2.1. Obtenção das amostras independentes

A autocorrelação filogenética (Cheverud *et al.* 1985) usa o modelo linear de autocorrelação para particionar a variância total de uma característica observada em um conjunto de espécies, na soma da variância resultante da relação filogenética entre as espécies e a variância específica. Esta partição é feita de acordo com o modelo:

$$y = \rho W y + e$$

onde, y é o vetor de tamanho n contendo dados de interesse para n espécies, ρ é o coeficiente escalar de autocorrelação filogenética, W é uma matriz de conectividade filogenética $n \times n$, $\rho W y$ é o vetor que descreve os valores de y preditos pela variância resultante da relação filogenética entre as espécies e e representa os valores residuais. A matriz de conectividade filogenética W é construída assumindo valores elevados para espécies mais próximas (espécies irmãs recebem o valor 1) e valores menores para espécies mais distantes, obtidos a partir da distância delas no cladograma filogenético.

Uma vez que as características presentes nas espécies estão correlacionadas em função do componente filogenético, para testarmos com clareza as hipóteses propostas neste trabalho foi necessário o uso exclusivo da variação excendente, ou seja, da variação observada nas variáveis que não pode ser explicada pelo componente filogenético. Assim, os valores de e obtidos a partir da equação acima foram usados para testar a relação entre as características de interesse, uma vez que estes valores são independentes do efeito filogenético entre as espécies.

Para retirar o efeito filogenético das espécies foi utilizada a hipótese filogenética proposta para a família Libellulidae no capítulo anterior (Figura 1). Esta hipótese filogenética foi proposta para 37 gêneros de Libellulidae, sendo 33 ocorrentes no Brasil e quatro (*Neurothemis*, *Sympetrum*, *Crocothemis*, *Orthetrum*) de outras regiões. Além destes gêneros, as espécies *Libellula depressa* e *L. quadrimaculata*, que não ocorrem no Brasil, também foram incluídas nesta filogenia.

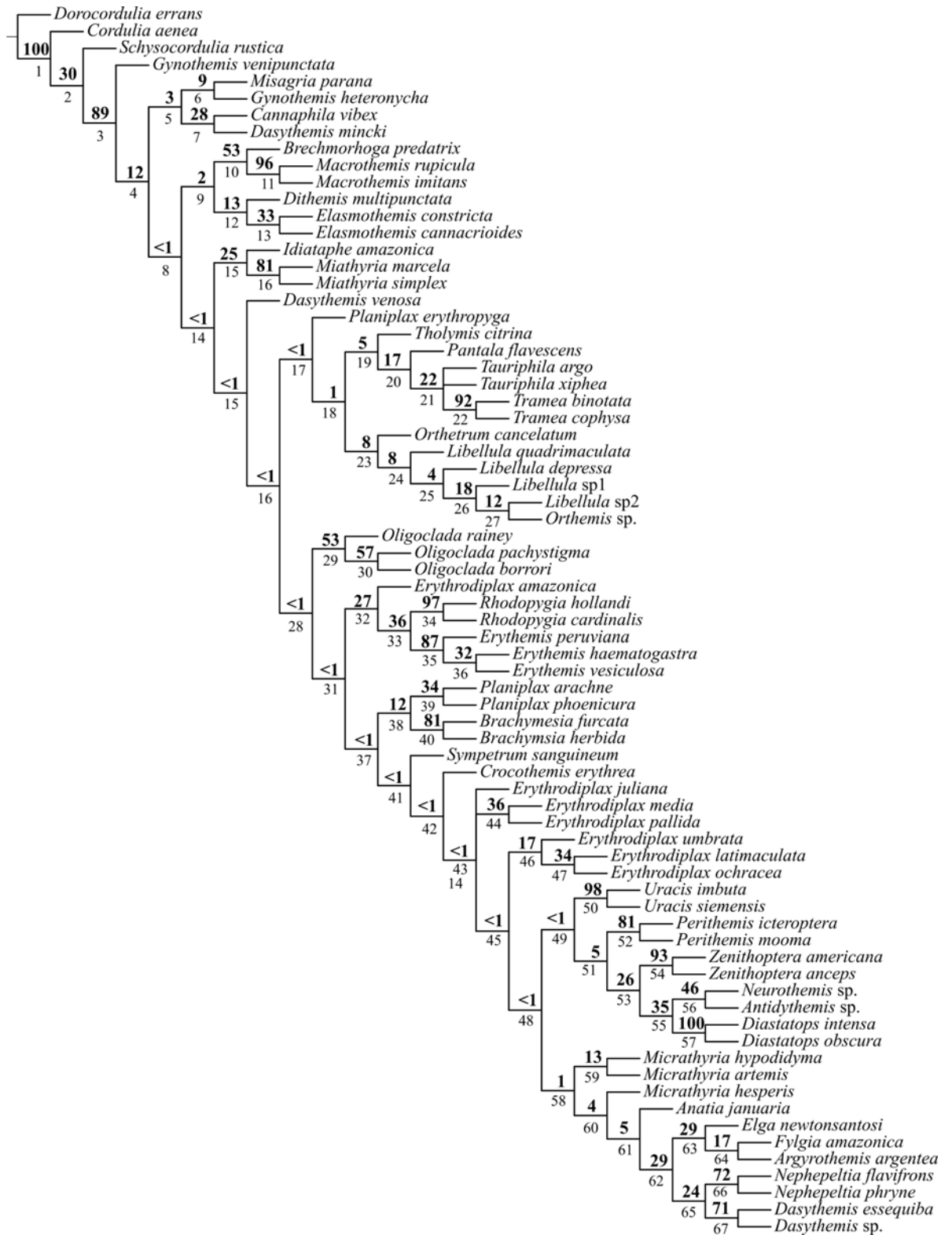


Figura 1: Cladograma (tamanho = 1413 passos, IC = 0,19 e IR = 0,49) que mostra a hipótese filogenética proposta no capítulo anterior, para a evolução de gêneros de Libellulidae (Odonata). Os números em negrito (acima dos ramos) indicam o suporte dos ramos estimado pelo Bootstrap e os números abaixo indicam o número do ramo.

2.2. Testes estatísticos

Uma vez obtidas as amostras independentes e retirado o efeito da relação filogenética entre as espécies, foram realizados testes de regressão linear tipo I (Preditiva) e regressão linear tipo II (Funcional).

A regressão tipo I assume que é possível prever uma variável aleatória (Y_i) a partir de uma variável matemática (X_i), como uma função linear, segundo o modelo abaixo:

$$Y_i = \alpha + \beta X_i + \varepsilon_i$$

onde, α e β são constantes e ε_i é o resíduo.

O modelo da regressão tipo II, por sua vez, assume que as duas variáveis Y_i e X_i são aleatórias, ou seja, ambas estão sujeitas a erros, como pode ser descrito pelas equações abaixo:

$$X_i = \psi_i + \delta_i$$

$$Y_i = \varphi_i + \varepsilon_i$$

Neste caso, o modelo estabelece a relação média entre Y_i e X_i para a população de dados estudada, de acordo com o modelo:

$$Y_i = \alpha + \beta \psi_i + \varepsilon_i$$

onde, α e β são constantes e ψ_i é o valor médio da variável X_i e ε_i é o resíduo da variável Y_i .

A principal diferença resultante dos modelos acima é que na regressão tipo I o ajuste da reta é feito minimizando o erro apenas da variável Y_i , enquanto na regressão tipo II o ajuste minimiza o erro das duas variáveis (Y_i e X_i). Assim, a completa ausência de relação entre as variáveis Y_i e X_i pode ser verificada, no modelo tipo I, por uma reta paralela ao eixo X, enquanto, no modelo tipo II, por uma reta de ângulo de 45° com o eixo X.

O modelo de regressão tipo I foi usado para testar hipóteses quando era esperado que a variável X_i fosse preditora da variável Y_i , enquanto o modelo de regressão tipo II foi usado para testar hipóteses quando não havia uma relação de dependência tão clara entre as duas variáveis em questão.

RESULTADOS

1. Correlação filogenética das variáveis morfológicas e de comportamento

As espécies de Libellulidae apresentaram uma elevada correlação filogenética nos caracteres morfológicos estudados (Figura 2). Cerca de 70% da variação observada no volume estimado do tórax entre as espécies pode ser explicada pelas relações filogenéticas entre elas ($R^2 = 0,70$; $b = 0,23$; $t = 19,78$; $N = 60$; $p < 0,001$; Figura 2A) e, de forma bastante similar, a superfície estimada do abdômen também apresentou um forte componente filogenético, com 63% da variação explicada ($R^2 = 0,63$; $b = 0,22$; $t = 22,16$; $N = 60$; $p < 0,001$; Figura 2B). A área da asa posterior ($R^2 = 0,35$; $b = 0,39$; $t = 13,41$; $N = 20$; $p < 0,001$; Figura 2C) e a área da base anal da asa posterior ($R^2 = 0,65$; $b = 0,22$; $t = 27,52$; $N = 60$; $p < 0,001$; Figura 2D) também apresentaram um padrão filogenético entre as espécies de Libellulidae.

O comportamento de defesa territorial, mais especificamente, a proporção de tempo gasto em atividades de vôo também apresentou um claro padrão filogenético entre as espécies de Libellulidae (Figura 3). A proporção do tempo gasto em atividades de vôo, como forrageamento, patrulha e disputas territoriais, apresentou 56% do total da variação observada entre as espécies de Libellulidae explicada pelo componente filogenético ($R^2 = 0,56$; $N = 20$; $b = 0,48$; $t = 8,31$; $N = 20$; $p < 0,0001$; Figura 3A). Como seria esperado, a proporção de tempo gasto em atividades de vôo, excluindo as disputas territoriais, apresentou um padrão filogenético similar e ainda um pouco mais elevado, com 63% da variação explicada por este fator ($R^2 = 0,63$; $N = 20$; $b = 0,52$; $t = 8,04$; $N = 20$; $p < 0,001$; Figura 3B).

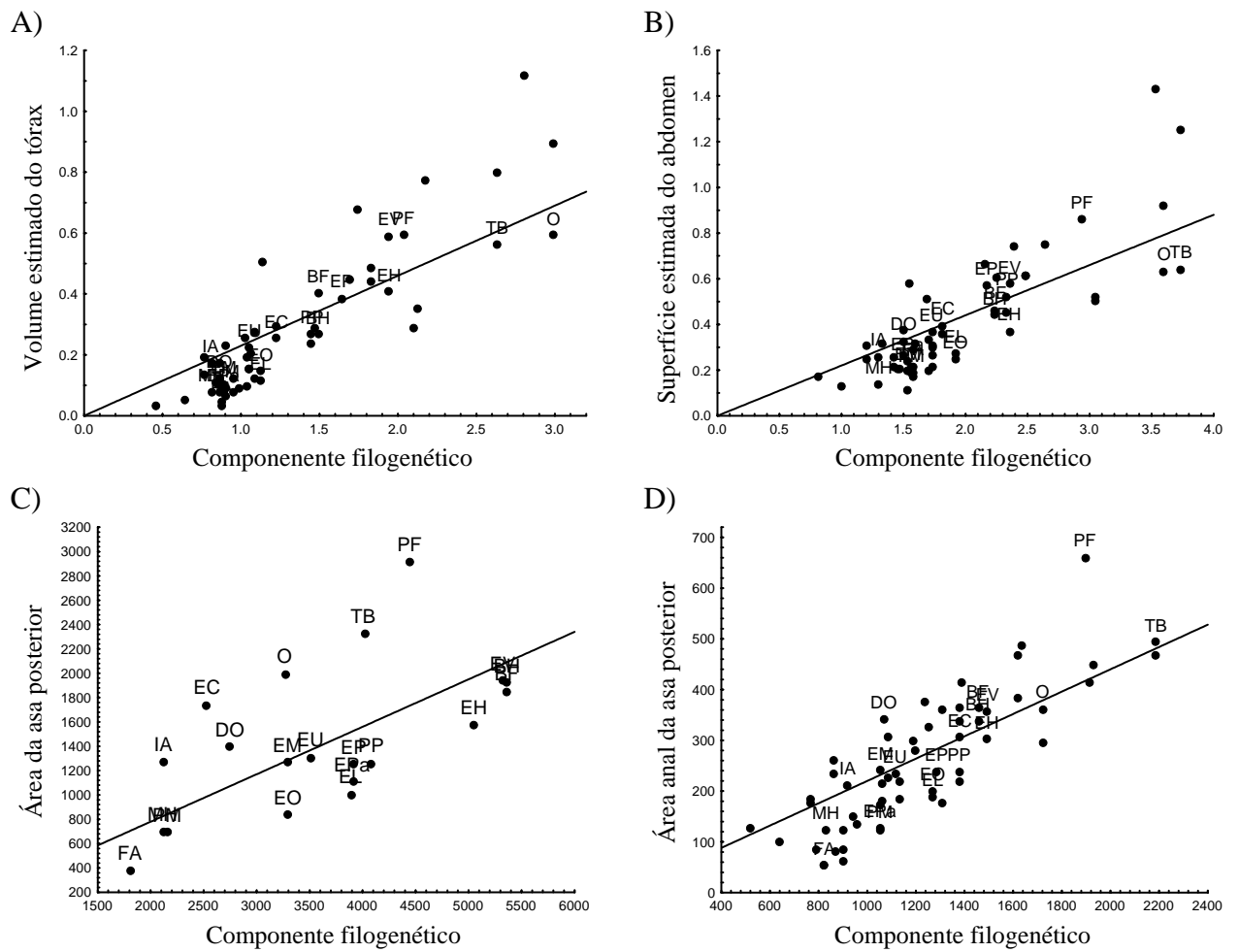


Figura 2: Relação filogenética (dada pelo eixo denominado de Componente Filogenético) dos caracteres morfológicos analisados para as espécies de Libellulidae (Odonata): volume estimado do tórax (A), superfície estimada do abdômen (B), área da asa posterior (C) e área da base anal da asa posterior (D). As espécies destacadas no gráfico são *B. furcata* (BF), *B. herbida* (BH), *D. obscura* (DO), *E. cannacrioides* (EC), *E. haematogastra* (EH), *E. peruviana* (EP), *E. vesiculosa* (EV), *E. latimaculata* (EL), *E. media* (EM), *E. ochracea* (EO), *E. pallida* (EPa), *E. umbrata* (EU), *F. amazonica* (FA), *I. amazonica* (IA), *M. hesperis* (MH), *Orthemis* sp. (O), *P. flavescens* (PF), *P. mooma* (PM), *P. phoenicura* (PP), *T. binotata* (TB), para as quais foram obtidos os dados de comportamento.

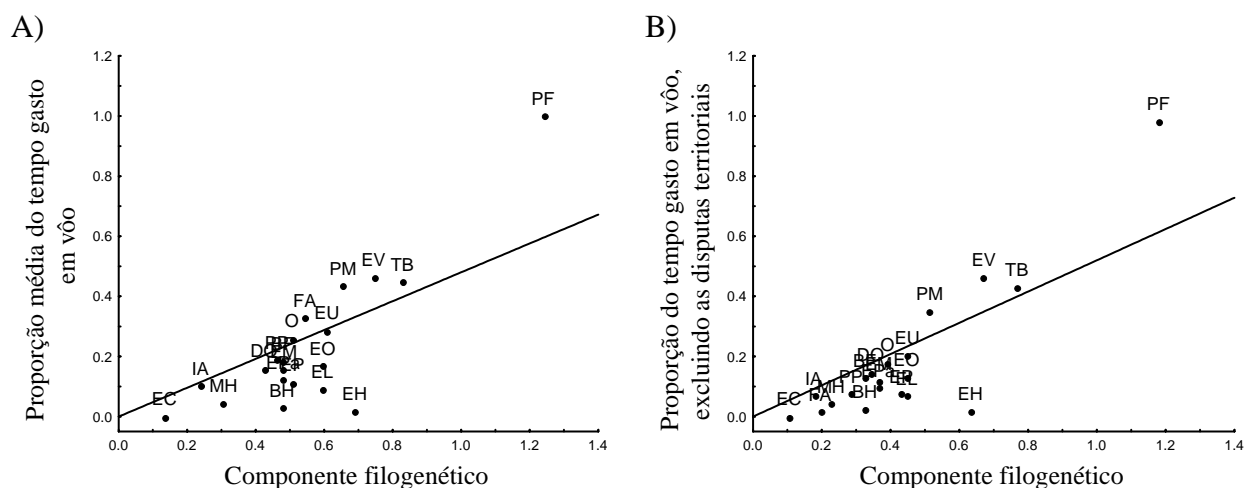


Figura 3: Relação filogenética (dada pelo eixo denominado de Componente Filogenético) da proporção do tempo total gasto em atividades de vôo (2A) e proporção do tempo gasto em atividades de vôo, excluindo as disputas territoriais (2B) por espécies de Libellulidae (Odonata). As espécies destacadas nos gráficos são *B. furcata* (BF), *B. herbida* (BH), *D. obscura* (DO), *E. cannaerioides* (EC), *E. haematogastra* (EH), *E. peruviana* (EP), *E. vesiculosa* (EV), *E. latimaculata* (EL), *E. media* (EM), *E. ochracea* (EO), *E. pallida* (EPa), *E. umbrata* (EU), *F. amazonica* (FA), *I. amazonica* (IA), *M. hesperis* (MH), *Orthemis* sp. (O), *P. flavescens* (PF), *P. mooma* (PM), *P. phoenicura* (PP), *T. binotata* (TB), para as quais foram obtidos os dados de comportamento.

Este padrão de dependência filogenética observado para as características de interesse, sejam nas variáveis morfométricas ou nas variáveis de comportamento, evidencia a dificuldade de realização de qualquer teste de hipóteses sem um controle deste efeito. Entretanto, analisando os resíduos resultantes das regressões acima poderemos entender desvios do padrão filogenético esperado, como, o fato de *P. flavescens* apresentar um volume estimado do tórax, a superfície estimada do abdômen e, principalmente, a área da base anal da asa posterior bastante desenvolvidos, enquanto, as espécies *T. binotata* e *Orthemis* sp. apresentam uma diminuição destas características. Através da análise dos resíduos, poderemos verificar se estes desvios podem ser explicados pelo fato de *P. flavescens* também apresentar uma proporção de tempo gasto em atividades de vôo acima da esperada pela sua posição filogenética.

2. Tamanho corporal, morfologia e capacidade de vôo

A Análise de Componentes Principais gerou o primeiro eixo com 91% (Tabela 2) de explicação da variação observada. Uma vez que todas as variáveis apresentaram cargas positivas (no mesmo sentido), este eixo foi utilizado como estimativa do tamanho corporal das espécies.

Tabela 2: Peso das variáveis morfométricas (resíduos da regressão filogenética) estudadas sobre o eixo gerado pela Análise de Componentes Principais, para as espécies de Libellulidae (Odonata).

Variáveis	Fatores
Comprimento do Corpo	0,966
Volume Estimado do Tórax	0,921
Superfície Estimada do Abdômen	0,956
Comprimento da Asa Anterior	0,982
Comprimento da Asa Posterior	0,983
Área da Base Anal da Asa Posterior	0,956
Área da Asa Posterior	0,916
Variância explicada	6,378
Proporção da variância explicada	91%

É possível observar uma relação entre o tamanho corporal das espécies de Libellulidae e sua capacidade de vôo. O tamanho corporal explicou cerca de 32% da variação total observada na proporção de tempo gasto em atividades de vôo pelas espécies de Libellulidae ($R^2 = 0,32$; $b = 0,09$; $t = 2,93$, $N = 20$; $p < 0,01$; Figura 4A) e 31% da variação observada na proporção do tempo ativo, excluindo as disputas territoriais ($R^2 = 0,31$; $b = 0,08$; $t = 2,87$, $N = 20$; $p = 0,01$; Figura 4B).

Um dos parâmetros que deve indicar o custo das atividades de vôo para um organismo é a proporção da área da asa e o peso do corpo, conhecido como peso por unidade de área. Assim, podemos perceber que não houve uma diminuição nesta proporção, uma vez que o tamanho corporal também explicou a maior parte da variação observada na área da asa posterior ($R^2 = 0,82$; $b = 445,4$; $t = 9,04$; $N = 20$; $p < 0,001$; Figura 5) e, portanto, a capacidade de vôo das espécies deve ter-se mantido relativamente estável, independente do tamanho corporal.

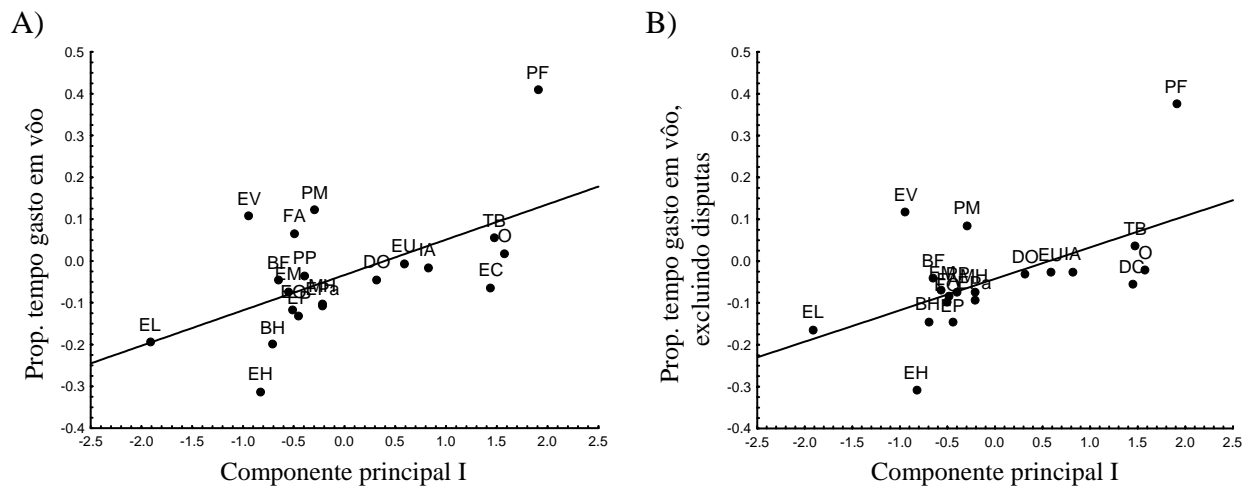


Figura 4: Relação entre o eixo principal da Análise de Componentes Principais (tamanho corporal) e o resíduo da Regressão Filogenética da proporção do tempo gasto em atividades de vôo (A) e o resíduo da proporção do tempo gasto em atividades de vôo, excluindo as disputas territoriais (B) pelas espécies de Libellulidae (Odonata): *B. furcata* (BF), *B. herbida* (BH), *D. obscura* (DO), *E. cannacioides* (EC), *E. haematogastra* (EH), *E. peruviana* (EP), *E. vesiculosa* (EV), *E. latimaculata* (EL), *E. media* (EM), *E. ochracea* (EO), *E. pallida* (EPa), *E. umbrata* (EU), *F. amazonica* (FA), *I. amazonica* (IA), *M. hesperis* (MH), *Orthemis* sp. (O), *P. flavescens* (PF), *P. mooma* (PM), *P. phoenicura* (PP), *T. binotata* (TB), para as quais foram obtidos os dados de comportamento.

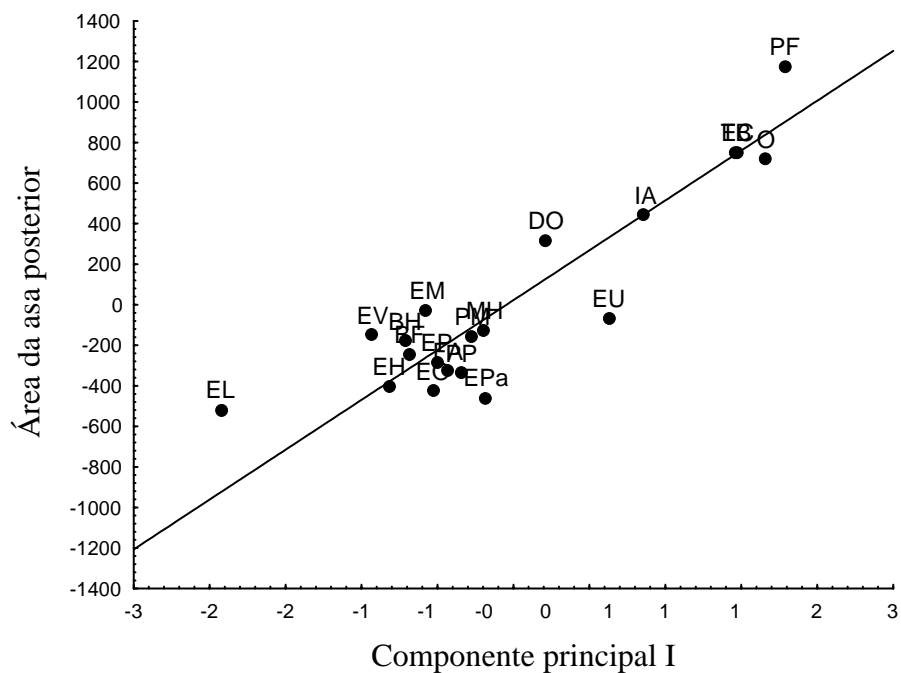


Figura 5: Relação entre o eixo principal da Análise de Componentes Principais (tamanho corporal) e o resíduo da Regressão Filogenética da área da asa posterior das espécies de Libellulidae (Odonata): *B. furcata* (BF), *B. herbida* (BH), *D. obscura* (DO), *E. cannacioides* (EC), *E. haematogastra* (EH), *E. peruviana* (EP), *E. vesiculosa* (EV), *E. latimaculata* (EL), *E. media* (EM), *E. ochracea* (EO), *E. pallida* (EPa), *E. umbrata* (EU), *F. amazonica* (FA), *I. amazonica* (IA), *M. hesperis* (MH), *Orthemis* sp. (O), *P. flavescens* (PF), *P. mooma* (PM), *P. phoenicura* (PP), *T. binotata* (TB), para as quais foram obtidos os dados de comportamento.

A figura 6A mostra a relação esperada entre o resíduo da regressão filogenética do volume estimado do tórax e o resíduo da superfície estimada do abdômen para as espécies de Libellulidae. É possível perceber que espécies como *P. flavescens*, *E. cannacrioides*, *D. obscura*, *P. phoenicura*, *F. amazonica* e *E. latimaculata* apresentam uma superfície do abdômen maior do que seria esperado pelo tamanho do seu tórax, da mesma forma como *E. umbrata*, *E. ochracea*, *B. furcata* e *E. vesiculosa* apresentam uma superfície do abdômen menor do que a esperada. De modo análogo, *P. flavescens*, *E. cannacrioides*, *D. obscura*, *P. phoenicura*, *F. amazonica* e *E. latimaculata* apresentam o tórax com um volume estimado acima do esperado pela superfície do abdômen, enquanto *E. umbrata*, *E. ochracea*, *B. furcata* e *E. vesiculosa* apresentam um volume estimado do tórax abaixo do valor estimado pela relação entre o tórax e abdômen.

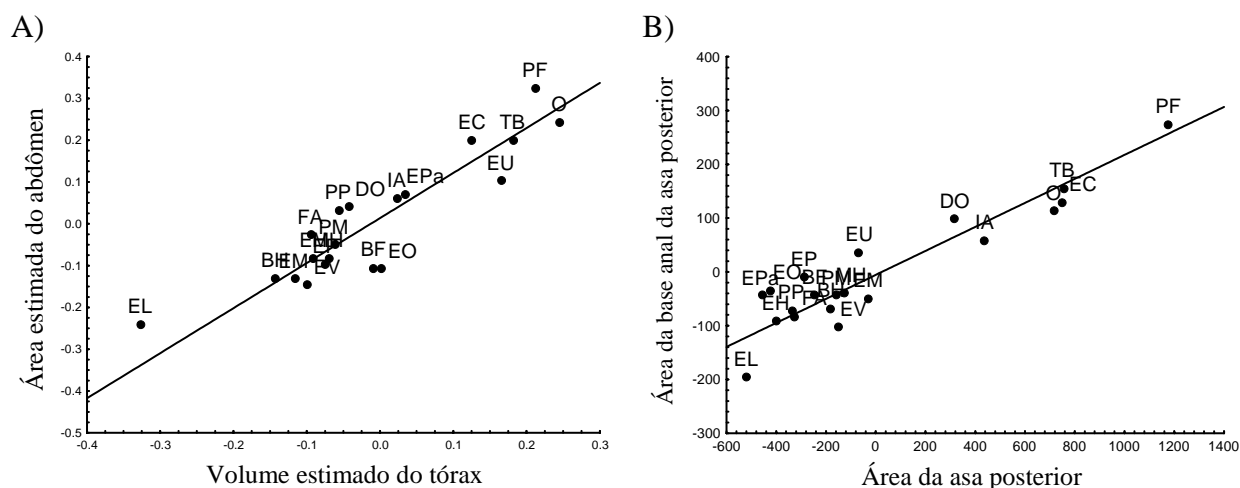


Figura 6: Regressão Funcional entre os resíduos da Regressão Filogenética do volume estimado do tórax e da superfície estimada do abdômen (A) e entre os resíduos da área da asa posterior e a área da base anal da asa posterior (B) das espécies de Libellulidae (Odonata): *B. furcata* (BF), *B. herbida* (BH), *D. obscura* (DO), *E. cannacrioides* (EC), *E. haematogastra* (EH), *E. peruviana* (EP), *E. vesiculosa* (EV), *E. latimaculata* (EL), *E. media* (EM), *E. ochracea* (EO), *E. pallida* (EPa), *E. umbrata* (EU), *F. amazonica* (FA), *I. amazonica* (IA), *M. hesperis* (MH), *Orthemis* sp. (O), *P. flavescens* (PF), *P. mooma* (PM), *P. phoenicura* (PP), *T. binotata* (TB), para as quais foram obtidos os dados de comportamento.

A relação entre o resíduo da regressão filogenética da área da base anal da asa posterior e o resíduo da área da asa posterior (Figura 6B) mostra que *E. pallida*, *E. ochracea*, *E. peruviana*, *B. furcata*, *E. umbrata*, *D. obscura* e *P. flavescens* apresentam a área da base anal da asa posterior maior do que seria esperado pela área total da asa posterior, enquanto, *E. latimaculata*, *E. vesiculosa*, *E. media*, *I. amazonica*, *Orthemis*

sp. e *E. cannacrioides* apresentam a área da base anal da asa posterior menor do que seria esperado.

De acordo com as hipóteses propostas neste trabalho, essas variações de forma podem estar relacionadas ao comportamento destas espécies e às adaptações necessárias ao controle da temperatura corporal, no caso das espécies que permanecem muito tempo voando, principalmente, nas espécies de menor tamanho corporal. Para testar esta hipótese foi realizada uma comparação entre o tempo gasto em atividades de vôo com a superfície estimada do abdômen, com a área da base anal da asa posterior e com os resíduos resultantes das regressões citadas acima, para possibilitar uma comparação entre estes três resultados.

A superfície estimada do abdômen explicou cerca de 34% da variação total observada no tempo total gasto em atividades de vôo ($R = 0,58$; $b = 0,99$; $N = 20$; Figura 7A) e cerca de 30% da variação total observada no resíduo do tempo gasto em atividades de vôo, excluindo as disputas territoriais ($R = 0,55$; $b = 0,89$; $N = 20$; Figura 7B). De forma similar, o resíduo da regressão filogenética da área da base anal da asa posterior explicou cerca de 37% da variação total observada no resíduo do tempo total gasto em atividade de vôo ($R = 0,61$; $b = 0,002$; $N = 20$; Figura 7C) e 40% da variação observada no resíduo do tempo gasto em atividades de vôo, excluindo as disputas territoriais ($R = 0,63$; $b = 0,001$; $N = 20$; Figura 7D).

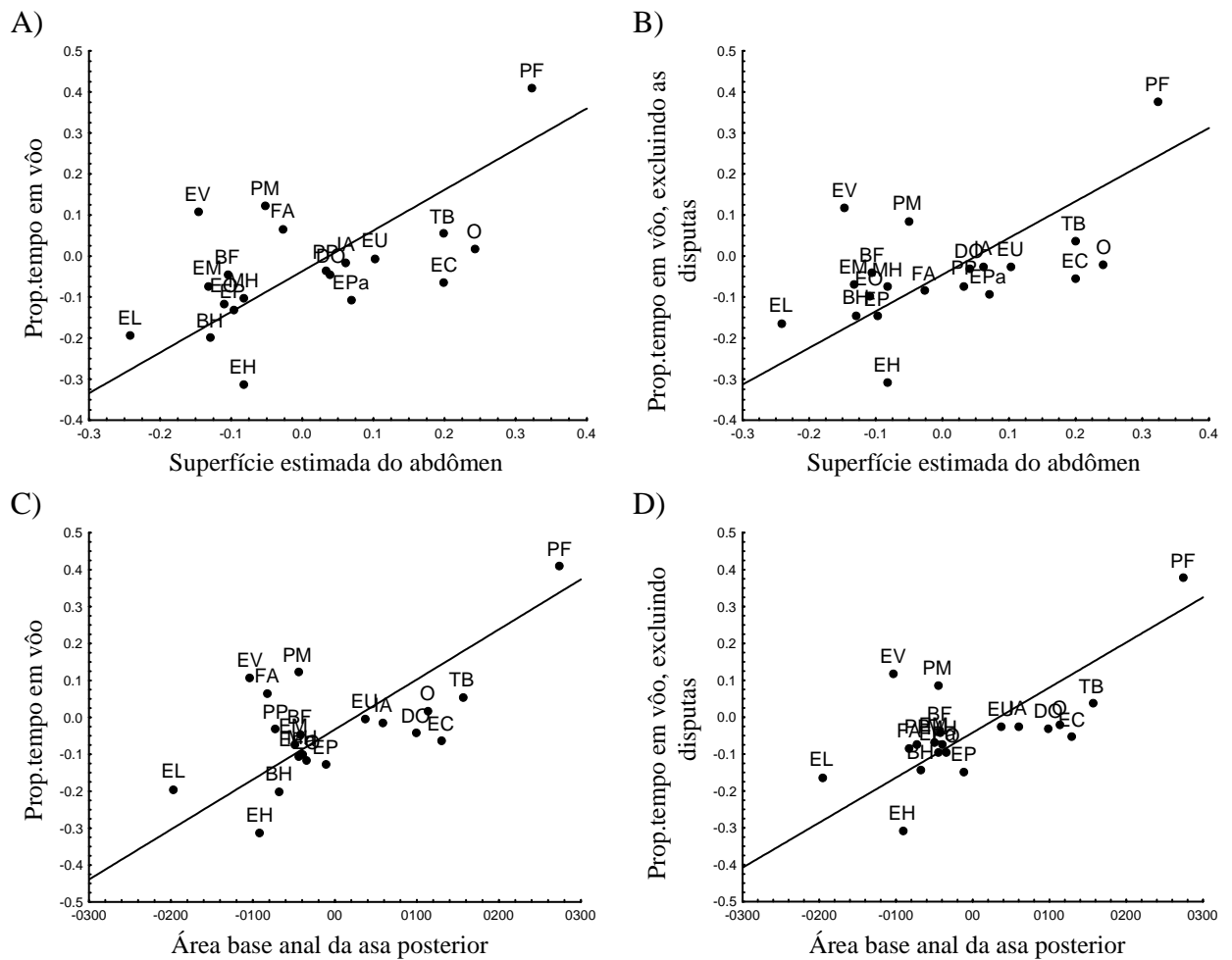


Figura 7: Regressão Funcional entre os resíduos da Regressão Filogenética da superfície estimada do abdômen com a proporção de tempo gasto em voo (A), com a proporção de tempo gasto em voo, excluindo as disputas territoriais (B) e entre os resíduos da área da base anal da asa posterior com a proporção de tempo gasto em voo (C) e com a proporção de tempo gasto em voo, excluindo as disputas territoriais (D) das espécies de Libellulidae (Odonata): *B. furcata* (BF), *B. herbida* (BH), *D. obscura* (DO), *E. cannacrioides* (EC), *E. haematogastra* (EH), *E. peruviana* (EP), *E. vesiculosa* (EV), *E. latimaculata* (EL), *E. media* (EM), *E. ochracea* (EO), *E. pallida* (EPa), *E. umbrata* (EU), *F. amazonica* (FA), *I. amazonica* (IA), *M. hesperis* (MH), *Orthemis* sp. (O), *P. flavescens* (PF), *P. mooma* (PM), *P. phoenicura* (PP), *T. binotata* (TB), para as quais foram obtidos os dados de comportamento.

A aparente relação da superfície do abdômen e da área da base anal da asa posterior com o tempo gasto em atividades de voo pelas espécies de Libellulidae pode ser explicada pelo fato destas duas variáveis estarem correlacionadas com o tamanho corporal. Utilizando a análise de regressão sobre os resíduos da regressão entre a superfície estimada do abdômen e o volume estimado do tórax, e retirando, portanto, o efeito do tamanho corporal, é possível perceber que não existe uma relação entre a superfície estimada do abdômen com a proporção de tempo gasto em atividades de voo ($R = 0,14$; $b = 2,34$; $N = 20$; Figura 8A). Da mesma forma, não existe uma relação entre

a superfície estimada do abdômen e a proporção de tempo gasto em atividades de vôo, excluindo as defesas territoriais ($R = 0,09$; $b = 2,10$; $N = 20$; Figura 8B). Não houve também relação entre a área da base anal da asa posterior com a proporção de tempo gasto em vôo ($R = -0,02$; $b = -0,0036$; $N = 20$; Figura 8C) ou com a proporção de tempo gasto em vôo, excluindo as disputas territoriais ($R = -0,05$; $b = -0,00324$; Figura 8D), após a retirada do efeito do tamanho corporal. A síntese destes resultados é que, excluindo a história filogenética das espécies, o tamanho corporal é a principal variável que afeta a capacidade de vôo das espécies.

A classificação tradicional do comportamento das espécies de Odonata em voadores e pousadores apresenta problemas consideráveis, pois categoriza uma variável (tempo de vôo) que possui natureza contínua. Entretanto, podemos avaliar a distribuição geral de espécies de Libellulidae consideradas como voadoras e pousadoras, comparando a relação entre a superfície do abdômen e o volume do tórax e entre a área da base anal da asa posterior e a área da asa posterior, como um teste adicional da hipótese proposta neste trabalho.

Considerando esta classificação, aparentemente também não existe um efeito da superfície do abdômen sobre o comportamento de vôo das espécies de Libellulidae. A Figura 9A mostra a relação entre a superfície estimada do abdômen e o volume estimado do tórax para 60 espécies de Libellulidae. É possível perceber que diversas espécies apresentam uma superfície estimada do abdômen maior do que seria esperada pelo volume do tórax, da mesma forma, como várias espécies apresentam uma superfície do abdômen menor do que a esperada. Entretanto, estas diferenças de forma não devem estar relacionadas ao comportamento das espécies, pois não houve qualquer padrão aparente na distribuição das espécies voadoras (F) e pousadoras (P) no gráfico.

Da mesma forma, a área da base anal da asa posterior não parece estar relacionada ao comportamento das espécies de Libellulidae, considerando a classificação tradicional. A relação entre a área da base anal e a área total da asa posterior ($N = 20$; Figura 9B) mostra que, de fato, algumas espécies apresentam a área anal mais desenvolvida do que seria esperado pela área total da asa posterior. Entretanto, não houve um padrão na distribuição das espécies voadoras que suportasse a hipótese de que esta característica esteja relacionada com o tempo gasto em atividades de vôo pelas espécies. Ao contrário, várias espécies pousadoras apresentaram a área da base anal bastante desenvolvida.

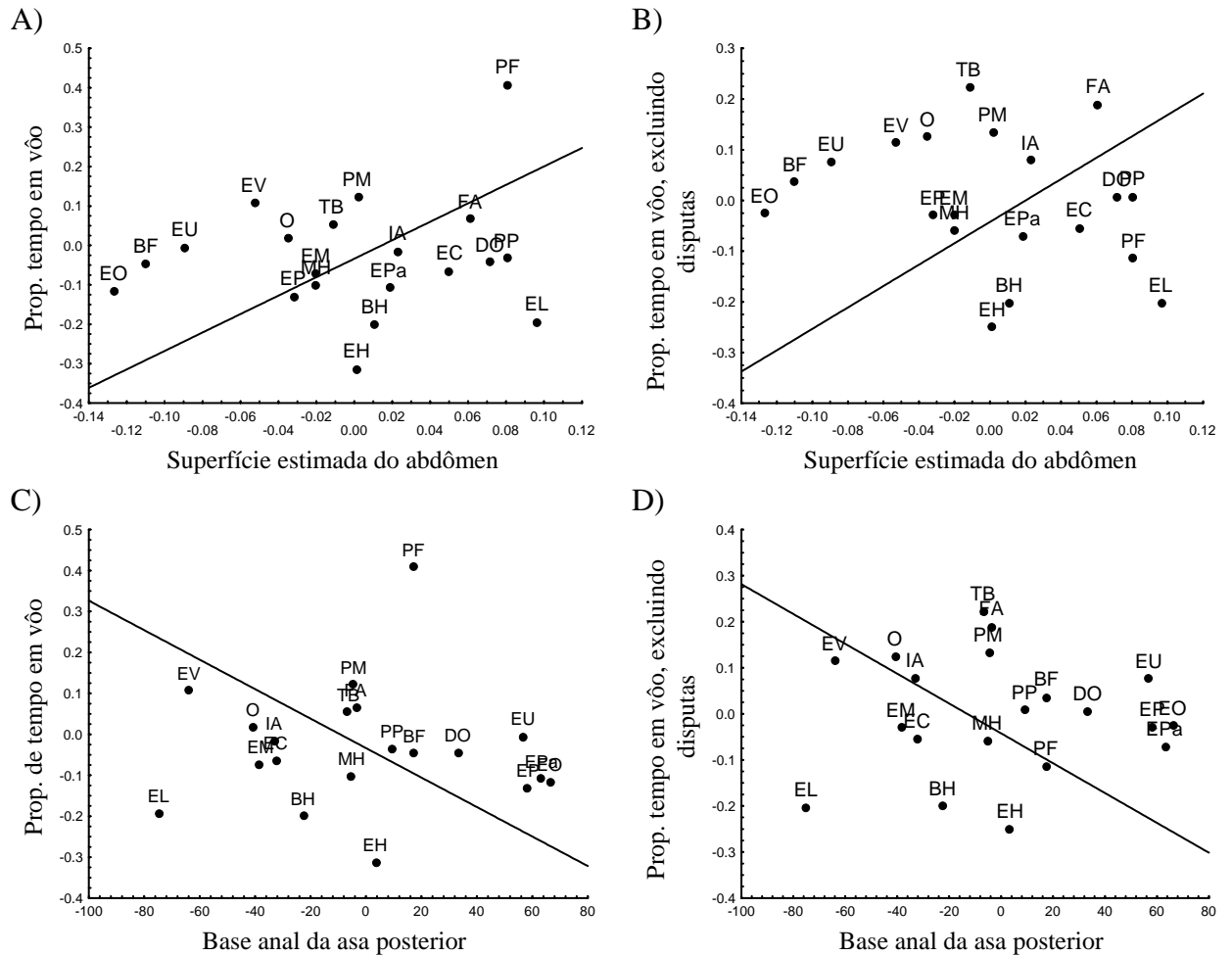


Figura 8: Regressão Funcional entre os resíduos resultantes da relação entre a superfície estimada do abdômen e do volume estimado do tórax com a proporção de tempo gasto em vôo (A) e com a proporção de tempo gasto em vôo, excluindo as disputas territoriais (B) e entre os resíduos resultantes da relação entre a área da base anal da asa posterior e da área da asa posterior com a proporção de tempo gasto em vôo (C) e com a proporção de tempo gasto em vôo, excluindo as disputas territoriais (D) das espécies de Libellulidae (Odonata): *B. furcata* (BF), *B. herbida* (BH), *D. obscura* (DO), *E. cannaerioides* (EC), *E. haematogastra* (EH), *E. peruviana* (EP), *E. vesiculosa* (EV), *E. latimaculata* (EL), *E. media* (EM), *E. ochracea* (EO), *E. pallida* (EPa), *E. umbrata* (EU), *F. amazonica* (FA), *I. amazonica* (IA), *M. hesperis* (MH), *Orthemis* sp. (O), *P. flavescens* (PF), *P. mooma* (PM), *P. phoenicura* (PP), *T. binotata* (TB), para as quais foram obtidos os dados de comportamento.

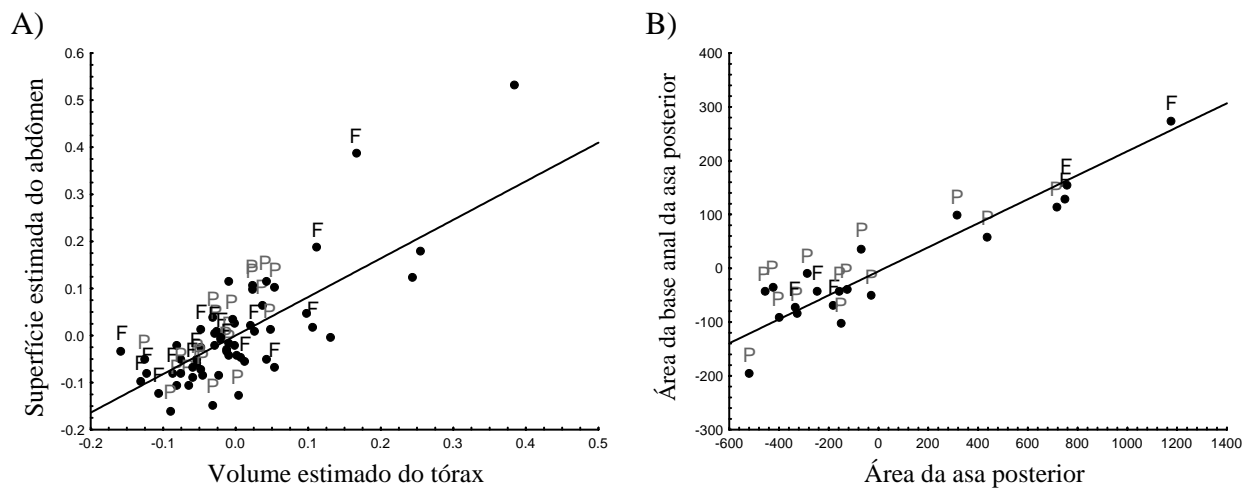


Figura 9: Regressão Funcional entre os resíduos filogenéticos da superfície estimada do abdômen e do volume estimado do tórax (A) e da área da base anal da asa posterior e a área da asa posterior (B) para espécies de Libellulidae. As espécies foram classificadas, em função do comportamento, em voadoras (F) e pousadoras (P), segundo Corbet (1962).

DISCUSSÃO

O comportamento é uma característica bastante moldável pelo ambiente e que, portanto, poderia ser resultante das pressões seletivas sofridas pela espécie ao longo de sua história evolutiva (Jacobs 1955; Johnson 1964; Conrad & Pritchard 1992; Gordon 1997). Entretanto, os resultados deste trabalho mostram que cerca de 60% da variação observada no comportamento de vôo das espécies de Libellulidae pode ser explicada pela filogenia apenas. Este claro padrão de dependência filogenética evidencia, mais uma vez, a necessidade do conhecimento da história evolutiva de um organismo para que estudos de biologia evolutiva possam ser realizados (Harvey & Pagel 1993).

Por que uma característica que apresenta alta plasticidade fenotípica como o comportamento (Petri 1984; Tsubaki & Ono 1986; Convey 1989; Meek & Herman 1991; Switzer 1997; Hopper 2001; Kemp & Krockenberger 2002), poderia, ainda assim, apresentar uma dependência filogenética tão evidente? É possível que a dependência ocorra em função de uma correlação com outras variáveis da história de vida dos organismos como, por exemplo, o tamanho corporal ou o metabolismo. Através da partição da variação observada no metabolismo dos insetos nos componentes filogenético e específico, foi demonstrado que uma grande porcentagem desta variação pode ser explicada pelo padrão filogenético (Addo-Bediako *et al.* 2002). Assim, se o metabolismo pode restringir as adaptações comportamentais de uma espécie, como resultado poderíamos observar um padrão mais similar no comportamento das espécies.

A relação entre o tamanho corporal e a capacidade de vôo das espécies observada neste trabalho está de acordo com a hipótese de que as espécies maiores possam termorregular mais eficientemente, controlando a exposição à radiação solar e, por isto, poderiam manter-se mais ativas que espécies menores. Entretanto, uma outra explicação para esta relação poderia ser a relação entre a massa corporal de uma espécie e seu metabolismo (Addo-Bediako *et al.* 2002). Se o aumento do tamanho corporal diminui a taxa metabólica específica, ou seja, a taxa de energia gasta por unidade de massa para a manutenção do organismo (Peters 1987; Hallgrímsson 2000), associado ao fato de que o vôo de indivíduos maiores apresenta um menor custo associado à resistência do ar (Lehmann 2002), então, é possível que espécies de maior tamanho corporal disponham de mais energia para investir em atividades comportamentais. Entretanto, para aves, o custo energético com o vôo ativo é mais elevado para espécies de maior tamanho corporal (Peters 1987).

Esta relação entre o tamanho corporal e a capacidade de vôo pode também ser decorrente do fato do tórax representar a maior parte da massa corporal de espécies de Odonata (Anholt *et al.* 1991) e, desta forma, o aumento no tamanho corporal deve representar um aumento da musculatura associada ao vôo (Plaistow & Siva-Jothy 1999). Apesar desta elevada proporção entre o peso do tórax e o peso corporal ser particularmente evidente para Odonata, ela não deve ser associada simplesmente à evolução de um sistema de acasalamento com defesa de territórios, já que fêmeas e machos de espécies que não defendem territórios também apresentam esta relação (Anholt *et al.* 1991). Entretanto, esta relação deve estar, de fato, ligada ao comportamento mais ativo deste grupo e um indício disto seria o fato de outros grupos apresentarem uma relação distinta entre o peso do tórax e o peso total do corpo: para Papilionoidea (Lepidoptera), por exemplo, o abdômen representa uma proporção bem mais elevada do total do peso corporal e as diferenças observadas entre o peso corporal dos indivíduos pode ser explicada principalmente pelas diferenças no peso do abdômen (Wickman & Karlsson 1989). É possível que a seleção de indivíduos mais ativos em Odonata ocorra em função do hábito alimentar predador ou a elevada frequência de dispersão entre manchas de habitat (Michiels & Dhondt 1991; Conrad *et al.* 1999; 2002).

Apesar de haver uma elevada variabilidade entre a proporção da superfície do abdômen e o volume do tórax nas espécies de Libellulidae, esta característica não parece influenciar a capacidade de vôo das espécies, independentemente de considerarmos os dados quantitativos de tempo gasto em atividade de vôo ou a classificação tradicional das espécies em voadoras e pousadoras. É provável que outros fatores, como a coloração das espécies, também afetem a capacidade de termorregulação (May 1979). Espécies que voam menos, mas apresentam uma coloração escura, podem apresentar maior dificuldade de termorregulação e, conseqüentemente, poderiam sofrer uma seleção favorecendo o aumento da superfície do abdômen para facilitar a troca de calor com o ambiente.

Da mesma forma, a variabilidade observada na área da base anal da asa posterior também não parece influenciar na capacidade de vôo das espécies e, portanto, a hipótese de que teria havido um aumento na área da base anal da asa posterior na subfamília Trameinae (Corbet 1962) não parece estar correta. É interessante observar que *P. flavescens* e *T. binotata*, que pertencem à subfamília Trameinae não apresentam, de fato, uma área da base anal maior do que a esperada, considerando a área total da asa

posterior (Figura 5B). O aumento nesta característica ocorreu apenas por uma questão de alometria. Por outro lado, outras espécies como *E. pallida*, *E. ochracea*, *E. umbrata*, *D. obscura*, que sempre foram classificadas como pousadoras, de fato, apresentam a área da base anal bastante desenvolvida. Mais uma vez, a variabilidade observada na área da base anal deve estar mais relacionada a outras características da história de vida deste organismo, como, por exemplo, a seleção sexual que é um fator aparentemente bastante forte em Odonata (Moore 1990; Koenig 1991; Córdoba-Aguilar 2002; De Marco, Jr. & Resende 2004).

Apesar da relação entre a área da base anal da asa posterior e a capacidade de vôo das espécies não ter sido confirmada, o fato do aumento da área da asa posterior acompanhar o aumento do tamanho corporal (Figura 4) poderia ser, por si só, um possível indício de que possa haver uma seleção favorecendo indivíduos de maior tamanho corporal, entre outros motivos, porque estes indivíduos poderiam manter vôos passivos por mais tempo (Brodsky 1994). Entre os Anisoptera, as espécies de Libellulidae parecem apresentar o menor peso por unidade de área da asa (Grabow & Rüppell 1995). O fato de espécies de Lepidoptera que apresentam maior tamanho corporal apresentarem um aumento no peso por unidade de área da asa (Wickman & Karlsson 1989) também reforça esta hipótese, já que a pressão seletiva que atua sobre o aumento do tamanho corporal neste grupo, parece estar diretamente ligada ao aumento do esperma acumulado pelo macho no abdômen. Um maior peso por unidade de área da asa leva a um aumento na temperatura torácica resultante da atividade de vôo, podendo diminuir a capacidade do inseto de controlar a temperatura corporal e, conseqüentemente, de manter atividades de vôo por mais tempo (Heinrich 1974).

Uma característica da história de vida das espécies de Odonata que pode estar fortemente ligada à capacidade de vôo é a dispersão entre manchas de habitat (Michiels & Dhondt 1991; Conrad et al. 2002; Angelibert & Giani 2003) e, a esta parece diretamente ligada ao tamanho corporal (Michiels & Dhondt 1989; Angelibert & Giani 2003). Ainda não está claro como a dispersão afeta a biologia de Odonata, mas é possível que logo após o início da estação reprodutiva a dispersão para áreas distantes do local de emergência favoreça o sucesso reprodutivo de algumas espécies (Michiels & Dhondt 1989). A capacidade mais elevada de dispersão pode fazer com que alguns indivíduos se tornem menos suscetíveis a características locais desfavoráveis como, por exemplo, eventos de seca, diminuição de recursos ou elevada abundância de predadores,

o que poderia favorecer a seleção desta característica em algumas populações (Meek & Herman 1991).

Espécies de insetos de maior tamanho corporal tendem a ser mais suscetíveis à predação por vertebrados (Pollard 1911; Abjornsson et al. 2002; McLachlan et al. 2003). Uma possível explicação para esta relação seria o maior nível de atividade observada em invertebrados de maior tamanho corporal (Abjornsson *et al.* 2002). Em ambientes aquáticos permanentes deve ser mais comum a presença de predadores, como peixes ou anfíbios, o que poderia levar a uma diminuição no sucesso de espécies de maior tamanho corporal ou muito ativas nestes ambientes e este pode ser um dos fatores pelos quais é comum encontrar uma relação positiva entre o uso de habitats temporários e o nível de atividade em espécies de Odonata (Steiner et al. 2000; Johansson 2003). Sob este cenário, é razoável considerar a hipótese de que haja uma seleção favorecendo espécies de maior tamanho corporal a usarem ambientes temporários e para o encontro destes ambientes em uma paisagem complexa é esperado que estas espécies apresentem uma elevada capacidade de dispersão e de identificação de pequenos corpos d'água.

Apesar de estar assumindo que o tamanho corporal favorece a dispersão, este padrão não foi encontrado para todos os trabalhos realizados com espécies de Odonata (Conrad *et al.* 2002) ou mesmo outros grupos animais. Aparentemente, a capacidade de dispersão de um indivíduo estaria diretamente ligada à sua capacidade de vôo, mas a sua propensão à dispersão pode ser afetada por outros fatores evolutivos, históricos ou ecológicos. Estudos populacionais em espécies de borboletas não mostraram relação entre o tamanho das asas e a migração dos indivíduos, o que poderia indicar que a história de vida do organismo e o comportamento poderiam ser mais determinantes para a migração do que a própria capacidade de vôo (Hanski *et al.* 2002). Entretanto, estudos com espécies de Trichoptera mostraram que a massa do tórax e o tamanho das asas afetam positivamente a capacidade de dispersão das espécies e que espécies de maior tamanho corporal apresentam, proporcionalmente, o tórax menos desenvolvido e, por isto, devem dispersar menos (Hoffsten 2004).

O tamanho corporal é considerado uma ferramenta chave para estudos de macroecologia, em função de sua correlação com várias outras características da história de vida dos organismos e, possivelmente, também da história evolutiva das espécies. No entanto, ainda não estão claros os fatores que moldam a distribuição de tamanho das espécies em uma linhagem evolutiva (Gardezi & Silva 1999; Siemann et al. 1999; Kozłowski & Gawelczyk 2002). Aparentemente, as conseqüências ecológicas do

tamanho corporal forneceriam uma possível explicação para o ciclo evolutivo conhecido como Regra de Cope (Stanley 1973), que sustenta que linhagens filogenéticas usualmente começam com organismos pequenos que dão origem a formas de maior tamanho corporal (Brown & Maurer 1986; Maurer et al. 1992; Lindenfors & Tullberg 1998; Hone & Benton 2005). As vantagens ecológicas obtidas da monopolização dos recursos deveriam dar origem a uma pressão seletiva que promoveria a evolução do tamanho corporal: indivíduos maiores seriam favorecidos na competição intraespecífica, uma vez que dominariam a maior parte dos recursos e poderiam usar uma gama maior de recursos (Petri 1984; Brown & Maurer 1986; Makarieva et al. 2004; Hone & Benton 2005). Como consequência, indivíduos maiores produziriam proles mais numerosas do que indivíduos de menor tamanho corporal, o que levaria a um aumento no tamanho corporal das espécies. Entretanto, este aumento do tamanho corporal também levaria a um aumento na probabilidade de extinção das espécies, em função da diminuição da abundância e da densidade populacional e da baixa taxa de crescimento populacional (Hone & Benton 2005).

A hipótese filogenética sugerida para a evolução de Libellulidae neste estudo não corrobora a regra de Cope e, mais do que isso, mostra um padrão de evolução do tamanho corporal contrário, já que haveria uma tendência de diminuição do tamanho corporal em grupos mais apicais (Figura 10). Um pequeno grupo que apresentou um aumento do tamanho corporal fora do esperado é formado pelas espécies *O. cancelatum* (OC), *C. erythrea* (CE), *L. depressa* (LD), *L. quadrimacula* (LQ) e *P. flavescens* (PF). Vale ressaltar que todas essas espécies são típicas de ambientes temperados (com exceção de *P. flavescens* que apresenta uma distribuição cosmopolita). Isto poderia ser um indício da relação comumente observada entre a variação interespecífica do tamanho corporal e a latitude (Poulin 1995; Blackburn et al. 1999). Esta relação, entretanto, já foi questionada para organismos ectotérmicos (Mousseau 1997).

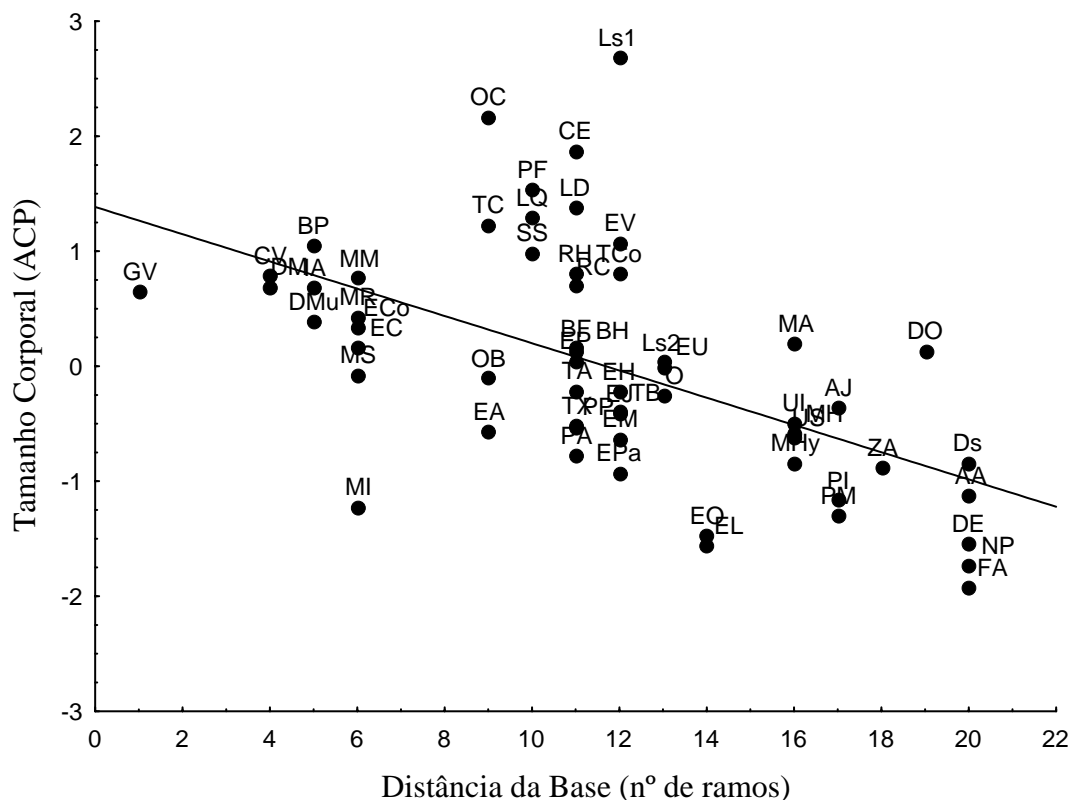


Figura 10: Regressão ($R^2 = 0,30$; $N = 58$) entre o tamanho corporal das espécies, obtido através dos resíduos filogenéticos das medidas morfométricas realizadas e a distância da base da hipótese filogenética proposta para Libellulidae (medida em número de ramos).

Considerando a relação entre o tamanho corporal e a capacidade de vôo das espécies de Libellulidae, comprovada neste trabalho, e a provável relação das atividades de vôo com a termorregulação dos indivíduos, eu lanço uma hipótese que poderia explicar as contradições ocorridas no padrão de evolução do tamanho corporal de Libellulidae e no padrão de diversificação dos clados de Anisoptera (Figura 11). É possível que espécies de Libellulidae que apresentam tamanho corporal maior devam termorregular, principalmente, através da irradiação solar e, conseqüentemente, estariam mais distribuídas em ambientes abertos, como ocorre naturalmente, no Brasil, em ambientes de Cerrado, Caatinga ou Pantanal. Em função do maior tamanho corporal, estas espécies apresentam capacidade de vôo mais elevada, o que aumentaria a sua capacidade de dispersão e a sua distribuição geográfica. A ocupação de ambientes abertos, com menor heterogeneidade estrutural, e a ampla distribuição geográfica das espécies de maior tamanho corporal diminuiria a probabilidade de ocorrerem adaptações locais entre as populações de uma espécie. Diminuindo a freqüência de adaptações locais entre populações, diminui também a probabilidade de ocorrerem eventos de

especiação e de extinção (Johnson 1998; Fahrig 2001; Korkeamäki & Suhonen 2002) de espécies.

Já as espécies de Libellulidae que apresentam tamanho corporal menor devem estar mais sujeitas à termorregulação por convecção e, conseqüentemente, menos restritas às áreas abertas (ensolaradas), podendo ocupar habitats como o interior de matas. Neste tipo de ambiente, com uma elevada complexidade estrutural resultante do desenvolvimento da flora, também pode ser vantajoso apresentar um menor tamanho corporal porque as manobras de vôo poderiam ser facilitadas, como ocorre com espécies de aves (Polo & Carrascal 1999). O tamanho corporal menor também compromete a capacidade de realizar vôos longos, o que levaria a menores taxas de dispersão e, conseqüentemente, a uma distribuição geográfica mais restrita nestas espécies. A baixa capacidade de dispersão das espécies de menor tamanho corporal deve favorecer as adaptações locais, podendo levar a uma maior especialização de habitat e, conseqüentemente, a uma maior probabilidade de eventos de especiação e de extinção de espécies (Johnson 1998; Fahrig 2001; Korkeamäki & Suhonen 2002; Tscharrntke et al. 2002).

Segundo o modelo na Figura 11, poderia ou não haver uma relação indireta entre a taxa de diversificação e o tamanho corporal, já que espécies de menor tamanho corporal apresentariam taxas mais elevadas de especiação do que espécies maiores, mas também apresentariam taxas mais elevadas de extinção. Em um estudo realizado com a subordem Anisoptera, Misof (2002) mostrou que não há relação entre o tempo de geração e o número de espécies presentes em um clado, contradizendo a hipótese de que ciclos mais curtos de vida promoveriam especiação. Além disso, ao contrário do esperado e mostrado para diversos grupos, o número de espécies presentes nos clados está diretamente correlacionado com o aumento do tamanho corporal das espécies. Uma vez que os insetos apresentam altas taxas reprodutivas e ciclos curtos, é possível que a variação de tamanho corporal observada entre as espécies não afete a taxa de especiação, como seria esperado pelo modelo. Desta forma, as diferenças nas taxas de extinção entre espécies de diferentes tamanhos corporais seriam mais determinantes para a taxa de diversificação de um grupo. Pressupor que as espécies de Libellulidae poderiam ser mais suscetíveis a eventos de extinção faz sentido, principalmente, se considerarmos que este grupo é formado essencialmente por espécies predadoras (Hunter 2002; Tscharrntke et al. 2002) e, como conseqüência, a riqueza de espécies de

menor tamanho corporal poderia ser menor do que a riqueza de espécies de maior tamanho corporal.

Segundo a hipótese filogenética proposta para Libellulidae, os grupos basais são compostos pelas espécies de maior tamanho corporal (que devem ocorrer principalmente em ambientes abertos) e, posteriormente, teriam surgido os grupos de menor tamanho corporal (espécies que teriam seus nichos modificados, ocupando ambientes no interior de mata ou nas bordas). Se esta hipótese estiver correta e, com base na relação entre o tamanho corporal e a habilidade de termorregulação das espécies, podemos considerar várias conseqüências para a biologia da conservação dessas espécies, face às freqüentes alterações ambientais. Se pensarmos na conversão de áreas florestadas em áreas abertas que vem ocorrendo em grandes extensões no Brasil (Galindo-Leal & Câmara 2003), espera-se que deva estar ocorrendo uma ampliação das áreas de ocorrência das espécies de Libellulidae de maior tamanho corporal. Da mesma forma, o modelo sugere que espécies de Libellulidae de menor tamanho devam ser consideradas prioritárias para avaliação nas listas de espécies ameaçadas de extinção. Essas interpretações revelam a importância dos resultados obtidos, a partir da filogenia proposta, e da busca de um entendimento dos mecanismos evolutivos em Libellulidae para a compreensão e elaboração de estratégias de conservação mais efetivas.

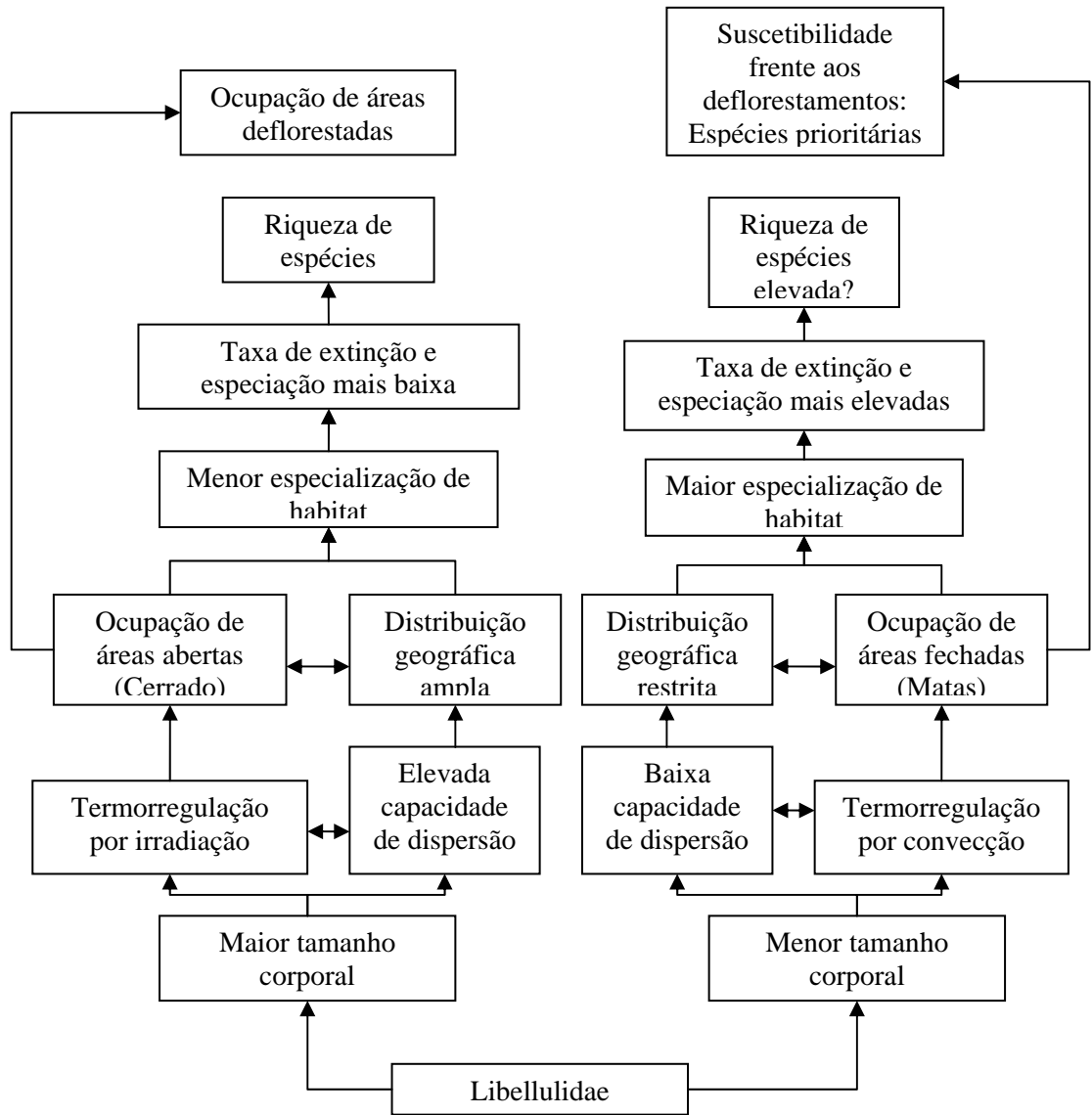


Figura 11: Modelo conceitual que apresenta a hipótese de como a evolução no tamanho corporal e a consequente alteração na habilidade de termorregulação de Libellulidae (Odonata) poderia afetar o habitat e a distribuição geográfica das espécies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abjornsson, K., C. Bronmark, & L. Hansson. 2002. The relative importance of lethal and not-lethal effects of fish on insect colonisation of ponds. *Freshwater Biology* 47:1489-1495.
- Addo-Bediako, A., S. L. Chown, & K. Gaston. 2002. Metabolic cold adaptation in insects: a large-scale perspective. *Functional Ecology* 16:332-338.
- Alcock, J. 1987. Male reproductive tactics in the libellulid dragonfly *Paltothemis lineatipes*: temporal partitioning of territories. *Behaviour* 103:157-173.
- Angelibert, S. & N. Giani. 2003. Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography* 26:13-20.
- Anholt, B. R. 1990. Size-biased dispersal prior to breeding in a damselfly. *Oecologia (Berlin)* 83:385-387.
- Anholt, B. R. 1991. Measuring selection on a populations of damselflies with a manipulated phenotype. *Evolution* 45:1091-1106.
- Anholt, B. R., J. Marden, & D. Jenkins. 1991. Patterns of mass gain and sexual dimorphism in adult dragonflies (Insecta: Odonata). *Canadian Journal of Zoology* 69:1156-1163.
- Bishop, J. A. & W. S. Armbruster. 1999. Thermoregulatory abilities of Alaskan bees: effects of size, phylogeny and ecology. *Functional Ecology* 13:711-724.
- Blackburn, T. M., K. J. Gaston, & N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5:165-174.
- Brodsky, A. K. 1994. *The Evolution of Insect Flight*. Oxford University Press, New York.
- Brown, J. H. & B. Maurer. 1986. Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature* 324:248-250.
- Buskirk, R. E. & K. J. Sherman. 1985. The influence of larva ecology on oviposition and mating strategies in dragonflies. *Florida Entomologist* 68:39-51.
- Castella, E. 1987. Larval odonata distribution as a describer of fluvial ecosystems: the Rhône and Ain rivers, France. *Advances in Odonatology* 3:23-40.
- Cheverud, J. M., M. M. Dow, & W. Leutenegger. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39:1335-1351.
- Clausnitzer, V. 1996. Territoriality in *Notiothemis robertsi* Fraser (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 25:335-345.
- Clausnitzer, V. 1998. Territorial behaviour of a rainforest dragonfly *Notiothemis robertsi* (Odonata: Libellulidae): proposed function of specific behavioural patterns. *Journal of Zoological Society of London* 245:121-127.
- Conrad, K. F. & G. Pritchard. 1992. An ecological classification of odonate mating systems: the relative influence of natural, inter- and intra-sexual selection on males. *Biological Journal of the Linnean Society* 45:255-269.
- Conrad, K. F., K. H. Wilson, I. F. Harvey, C. J. Thomas, & T. N. Sherratt. 1999. Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape. *Ecography* 22:524-531.

- Conrad, K. F., K. H. Wilson, K. Whitfield, I. F. Harvey, C. J. Thomas, & T. N. Sherratt. 2002. Characteristic of dispersing *Ischnura elegans* and *Coenagrion puella* (Odonata): age, sex, size, morph and ectoparasitism. *Ecography* 25:439-445.
- Convey, P. 1989. Influences on the choice between territorial and satellite behaviour in male *Libellula quadrimaculata* Linn. (Odonata: Libellulidae). *Behaviour* 109:125-141.
- Corbet, P. S. 1962. A biology of dragonflies. Witherby, London.
- Corbet, P. S. 1999. Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. Comstock Publisher Associates, Ithaca, NY.
- Córdoba-Aguilar, A. 2002. Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Animal Behaviour* 63:759-766.
- De Banois, J. 1993. Territoriality in the dragonfly *Libellula saturata* Uhler: mutual avoidance or resource difference? (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 22:431-441.
- De Marco, P., Jr. 1998. The Amazonian campina dragonfly assemblage: patterns in microhabitat use and behaviour in a foraging habitat (Anisoptera). *Odonatologica* 27:239-348.
- De Marco, P., Jr., A. O. Latini, & D. C. Resende. 2005. Thermoregulatory constraints on behavior: patterns in a Neotropical dragonfly assemblage. *Neotropical Entomology* 34: 155-162.
- De Marco, P., Jr. & D. C. Resende. 2002. Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica* 31:129-138.
- De Marco, P., Jr. & D. C. Resende. 2004. Cues for territory choice in two tropical dragonflies. *Neotropical Entomology* 33:397-401.
- Dunham, M. 1993. Changes in mass, fat content, and water content with growth in adult *Pachydiplax longipennis* (Odonata: Libellulidae). *Canadian Journal of Zoology* 71:1470-1474.
- ESRI. *Arc View GIS 3.2a*. 1999. Redlands, CA, Environmental System Research Institute, Inc.
- Eyre, M. D. & G. N. Foster. 1989. A comparison of aquatic Heteroptera and Coleoptera communities as a basis for environmental and conservation assessments in static water sites. *Journal of Applied Entomology* 108:355-362.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100:65-74.
- Falchetti, E. & C. Utzeri. 1974. Preliminary observations on the territorial behavior of *Crocothemis erythraea* (Brulle) (Odonata: Libellulidae). *Fragmenta Entomologica* 10:295-300.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125:1-15.
- Ferreira-Peruquetti, P. & P. Jr. De Marco. 2002. Efeito da alteração ambiental sobre comunidades de Odonata em riachos de Mata Atlântica de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19:317-327.
- Fincke, O. 1992. Consequences of larval ecology for territoriality and reproductive success of a neotropical damselfly. *Ecology* 73:449-462.

- Fried, C. & M. May. 1983. Energy expenditure and food intake of territorial male *Pachydiplax longipennis* (Odonata: Libellulidae). *Ecological Entomology* 8:283-292.
- Galindo-Leal, C. & I. G. Câmara. 2003. *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity status, threats, and outlook*. Island Press, Washington.
- Gardezi, T. & J. Silva. 1999. Diversity in relation to body size in mammals: A comparative study. *The American Naturalist* 153:110-123.
- Giannasi, N., S. R. Thorpe, & A. Malhotra. 2000. A phylogenetic analysis of body size evolution in the *Anolis roquet* group (Sauria: Iguanidae): character displacement or size assortment? *Molecular Ecology* 9:193-202.
- Gordon, D. M. 1997. The population consequences of territorial behavior. *Trends in Ecology & Evolution* 12:63-66.
- Gorham, C. T. & D. S. Vodopich. 1992. Effects of acidic pH on predation rates and survivorship of damselfly nymphs. *Hydrobiologia* 242:51-62.
- Grabow, K. & G. Ruppell. 1995. Wing loading in relation to size and flight characteristics of european Odonata. *Odonatologica* 24:175-186.
- Gribbin, S. & D. Thompson. 1991. The effects of size and residency on territorial disputes and short-term mating success in the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Animal Behaviour* 41:689-695.
- Hallgrímsson, B. 2000. Variability and size in mammals and birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 70:571-595.
- Hanski, I., C. J. Breuker, K. Schöps, R. Setchfield, & M. Nieminen. 2002. Population history and life history influence the migration rate of female Glanville fritillary butterflies. *Oikos* 98:87-97.
- Harvey, I. & S. Hubbard. 1987. Observations on the reproductive behaviour of *Orthemis ferruginea* (Fabricius) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 16:1-8.
- Harvey, P. H. & M. Pagel. 1993. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford, New York.
- Heinrich, B. 1940. *The Hot-Blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Heinrich, B. 1974. Thermoregulation in endothermic insects. *Science* 185:747-756.
- Heinrich, B. & T. M. Casey. 1978. Heat transfer in dragonflies: 'fliers' and 'perchers'. *Journal of Experimental Biology* 74:17-36.
- Hoekstra, H. E. & W. F. Fagan. 1998. Body size, dispersal ability and compositional disharmony: the carnivore-dominated fauna of the Kuril Islands. *Diversity and Distributions* 4:135-149.
- Hoffsten, P. 2004. Site-occupancy in relation to flight-morphology in caddisflies. *Freshwater Biology* 49:810-817.
- Hone, D. W. E. & M. J. Benton. 2005. The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *Trends in Ecology & Evolution* 20:4-6.
- Hopper, K. R. 2001. Flexible antipredator behavior in a dragonfly species that coexists with different predator types. *Oikos* 93:470-476.

- Hughes, J. B., G. C. Daily, & P. Ehrlich. 2000. Conservation of insect diversity: a habitat approach. *Conservation Biology* 14:1788-1797.
- Humphries, J. M., F. L. Bookstein, B. Chernoff, G. R. Smmith, R. L. Elder, & S. G. Poss. 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Systematic Zoology* 30:291-308.
- Hunter, M. D. 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* 4:159-166.
- Jacobs, M. 1955. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology* 36:566-586.
- Johansson, F. 2003. The slow-fast life style characteristics in a suite of six species of odonate larvae. *Freshwater Biology* 43:149-159.
- Johnson, C. 1964. The evolution of territoriality in the Odonata. *Evolution* 18: 89-92.
- Johnson, C. 1998. Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature* 394:272-274.
- Jolicoeur, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19:497-499.
- Kemp, D. J. & A. K. Krockenberger. 2002. A novel method of behavioural thermoregulation in butterflies. *Journal of Evolutionary Biology* 15:922-929.
- Koenig, W. 1991. Levels of female choice in the white-tailed skimmer *Plathemis lydia* (Odonata: Libellulidae). *Behaviour* 119:193-224.
- Korkeamäki, E. & J. Suhonen. 2002. Distribution and habitat specialization of species affect local extinction in dragonfly Odonata populations. *Ecography* 25:459-465.
- Kozłowski, J. & A. T. Gawelczyk. 2002. Why are species' body size distributions usually skewed to the right? *Functional Ecology* 16:419-432.
- Lehmann, F.-O. 2002. The constraints of body size on aerodynamics and energetics in flying fruit flies: an integrative view. *Zoology* 105:287-295.
- Lindfors, P. & B. S. Tullberg. 1998. Phylogenetic analyses of primate size evolution: the consequences of sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society* 64:413-447.
- Makarieva, A. M., V. G. Gorshkov, & B.-L. Li. 2004. Body size, energy consumption and allometric scaling: a new dimension in the diversity–stability debate. *Ecological Complexity* 1:139-175.
- Marden, J. & J. R. Cobb. 2004. Territorial and mating success of dragonflies that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. *Animal Behaviour* 68:857-865.
- Marden, J. & R. Rollins. 1994. Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. *Animal Behaviour* 48:1023-1030.
- Marden, J. & J. Waage. 1990. Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour* 39:954-959.
- Maurer, B., J. Brown, & R. D. Russler. 1992. The macro and micro in body size evolution. *Evolution* 46:939-953.
- May, M. L. 1979. Insect thermoregulation. *Annual Review of Entomology* 24:313-349.

- May, M. L. 1981. Allometric analysis of body and wing dimensions of male Anisoptera. *Odonatologica* 10:279-291.
- May, M. 1976. Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs* 46:1-32.
- McLachlan, A., R. Ladle, & B. Crompton. 2003. Predator-prey interactions on the wing: aerobatics and body size among dance flies and midges. *Animal Behaviour* 66:911-915.
- Meek, S. & T. Herman. 1991. The influence of oviposition resources on the dispersion and behaviour of calopterygid damselflies. *Canadian Journal of Zoology* 69:835-839.
- Michiels, N. & A. A. Dhondt. 1989. Effects of emergence characteristics on longevity and maturation in the dragonfly *Sympetrum danae* (Anisoptera: Libellulidae). *Hydrobiologia* 171:149-158.
- Michiels, N. & A. A. Dhondt. 1991. Characteristics of dispersal in sexually mature dragonflies. *Ecological Entomology* 16:449-459.
- Misof, B. 2002. Diversity of Anisoptera (Odonata): Inferring speciation processes from patterns of morphological diversity. *Zoology* 105:355-365.
- Moore, A. J. 1990. The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: the separate effects of intrasexual selection and intersexual selection. *Evolution* 44:315-331.
- Mousseau, T. A. 1997. Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution* 51:630-632.
- Ogden, T. H. & M. F. Whiting. 2003. The problem with "The Paleoptera Problem:" sense and sensitivity. *Cladistics* 19:432-442.
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401:877-884.
- Parr, M. 1983. An analysis of territoriality in libellulid dragonflies (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 12:39-57.
- Peters, R. H. 1987. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, New York.
- Petri, M. 1984. Territory size in the moorhen (*Gallinula chloropus*): an outcome of RHP asymmetry between neighbours. *Animal Behaviour* 32:861-870.
- Plaistow, S. & M. Siva-Jothy. 1999. The ontogenetic switch between odonate life history stages: effects on fitness when time and food are limited. *Animal Behaviour* 58:659-667.
- Polcyn, D. M. 1994. Thermoregulation during summer activity in Mojave Desert dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Functional Ecology* 8:441-449.
- Pollard, C. L. 1911. A remarkable dragonfly (Odonata). *Entomological News* 22:79-81.
- Polo, V. & L. M. Carrascal. 1999. Shaping the body mass distribution of Passeriforms: habitat use and body mass are evolutionarily and ecologically related. *Journal of Animal Ecology* 68:324-337.
- Poulin, R. 1995. Evolutionary influences on body size in free-living and parasitic isopods. *Biological Journal of the Linnean Society* 54:231-244.

- Siemann, E., D. Tilman, & J. Haarstad. 1999. Abundance, diversity, and body size: patterns from a grassland arthropod community. *Journal of Animal Ecology* 68:824-835.
- Sokolovska, N., L. Rowe, & F. Johansson. 2000. Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology* 25:239-248.
- Stanley, S. M. 1973. An explanation for Cupe's rule. *Evolution* 27:1-26.
- Steiner, C., B. Siegert, S. Schulz, & F. Suhling. 2000. Habitat selection in the larvae of two species of Zygoptera (Odonata): biotic interactions and abiotic limitation. *Hydrobiologia* 427:167-176.
- Stoks, R. 2000. Components of lifetime mating success and body size in males of a scrambling damselfly. *Animal Behaviour* 59:339-348.
- Suhling, F., G. Sahlén, J. Kasperski, & D. Gaedecke. 2005. Behavioural and life history traits in temporary and perennial waters: comparisons among three pairs of sibling dragonfly species. *Oikos* 108:609-617.
- Switzer, P. 1997. Factors affecting site fidelity in a territorial animal, *Perithemis tenera*. *Animal Behaviour* 53:865-877.
- Thompson, D. & O. M. Fincke. 2002. Body size and fitness in Odonata, stabilising selection and a meta-analysis too far? *Ecological Entomology* 27:378-384.
- Tracy, C. R., B. J. Tracy, & D. S. Dobkin. 2005. The role of posturing in behavioral thermoregulation by black dragons (*Hagenius brevistylus* Selys; Odonata). *Physiological Zoology* 52:565-571.
- Tscharntke, T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess, & C. Thies. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological Research* 17:229-239.
- Tsubaki, Y. & T. Ono. 1986. Competition for territorial sites and alternative mating tactics in the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Behaviour* 97:234-252.
- Van Buskirk, J. 1986. Establishment and organization of territories in the dragonfly *Sympetrum rubicundulum* (Odonata:Libellulidae). *Animal Behaviour* 34:1781-1790.
- Van Buskirk, J. 1987. Influence of size and date of emergence on male survival and mating success in a dragonfly, *Sympetrum rubicundulum*. *The American Midland Naturalist* 118:169-171.
- Wahle, R. 1992. Body-size dependent anti-predator mechanisms of the American lobster. *Oikos* 65:52-60.
- Wickman, P.-O. & B. Karlsson. 1989. Abdomen size, body size and the reproductive effort of insects. *Oikos* 56:209-214.
- Wildermuth, H. 1994. Reproductive behaviour of *Diastatops intensa* Montgomery (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 23:183-191.
- Wolf, L., E. Waltz, D. Klockowski, & K. Wakeley. 1997. Influences on variation in territorial tenures of male white-faced dragonflies (*Leucorrhinia intacta*) (Odonata: Libellulidae). *Journal of Insect Behavior* 10:31-47.

CONCLUSÕES GERAIS

Pela hipótese filogenética sugerida, 13, dos 20 gêneros que apresentavam mais de uma espécie presente na análise, tiveram seu monifiletismo corroborado. Já, entre as subfamílias propostas pela classificação tradicional, apenas Leucorrhinae teve seu monifiletismo corroborado. Palpopleurinae surgiu como um grupo parafilético e as subfamílias Brachydiplacinae, Libellulinae, Trithemistinae, Trameinae, Sympetrinae e Leucorrhinae surgiram como grupos polifiléticos. Assim, estas diferenças indicam que a classificação proposta sem uma base filogenética pode estar errando bastante ao tentar estabelecer a evolução e a relação entre grupos, mas nos níveis mais apicais, como o estabelecimento de gêneros, estes erros tenderiam a diminuir consideravelmente.

As medidas morfométricas e o comportamento apresentaram uma elevada dependência filogenética, evidenciando a necessidade do controle desta dependência para o teste de hipóteses em biologia. A hipótese de que as espécies maiores termorregulam de forma mais eficiente foi suportada, uma vez que elas apresentam uma capacidade de vôo mais elevada. Não houve relação entre a área da base anal da asa posterior e a superfície do abdômen com a capacidade de vôo das espécies, entretanto, espécies que voam mais apresentaram um aumento na área total da asa posterior, o que pode estar relacionado à capacidade de planagem durante o vôo. O aumento na capacidade de vôo de espécies de maior tamanho corporal deve estar associado com a capacidade destas espécies em utilizar ambientes temporários, como poças e alagados, o que exige uma elevada habilidade de dispersão. Uma vez que o tamanho corporal afeta a capacidade de vôo e de dispersão das espécies, então, a variação no tamanho corporal deve afetar outros parâmetros como a distribuição geográfica e a taxa de diversificação das espécies, trazendo, portanto, importantes implicações para as estratégias de conservação deste grupo.

APÊNDICE I

Lista de Caracteres

Caracteres das asas:

- 1) *Posição do árculo na asa anterior:* **(0)** na primeira metade entre a primeira e a segunda veias Antenodais; **(1)** na segunda metade entre a primeira e a segunda veias Antenodais; **(2)** alinhado com a segunda veia Antenodal; **(3)** após a segunda veia Antenodal.
- 2) *Formação do árculo na asa anterior:* **(0)** não pedunculado (com a medial e a radial separando-se desde a base do árculo); **(1)** com um pedúnculo curto, com a medial e a radial separando-se na primeira metade entre o árculo e a próxima veia antenodal; **(2)** com um pedúnculo longo, com a medial e a radial separando-se na segunda metade entre o árculo e a próxima veia antenodal.
- 3) *Continuidade da última veia antenodal da asa anterior:* **(0)** incompleta; **(1)** completa, apresentando uma continuidade abaixo da Subcosta.
- 4) *Forma da última antenodal da asa anterior:* **(0)** reta e paralela às demais; **(1)** reta, mas inclinada com relação às demais antenodais; **(2)** em forma de S e inclinada com relação às demais antenodais.
- 5) *Número de veias transversais na ponte da asa anterior:* **(0)** 1 (sem veias acessórias); **(1)** 2; **(2)** 3; **(3)** 4 veias transversais.
- 6) *Número de veias cúbito anais na asa anterior:* **(0)** 1 (sem veias acessórias); **(1)** 2; **(2)** 3; **(3)** 4 veias cúbito anais.
- 7) *Número de veias pósnodais livres (antes de iniciar a série de veias transversais abaixo da subcostal) na asa anterior:* **(0)** 0; **(1)** 1; **(2)** 2; **(3)** 3; **(4)** 4.
- 8) *Continuidade das veias pósnodais na asa anterior:* **(0)** descontínuas (com todas ou algumas pósnodais descontínuas, sem uma continuidade abaixo da subcostal); **(1)** pelo menos metade das veias pósnodais próximas de veias transversais abaixo da subcostal.
- 9) *Número de células antes do subtriângulo até a base da asa anterior:* **(0)** 3; **(1)** 4; **(2)** 5; **(3)** 6; **(4)** 7; **(5)** 8.
- 10) *Triângulo da asa anterior:* **(0)** liso; **(1)** dividido em duas células (cortado por uma veia transversal); **(2)** dividido em três ou mais células.
- 11) *Número de células no subtriângulo na asa anterior:* **(0)** 1; **(2)** 2; **(3)** 3; **(4)** 4; **(5)** 5; **(6)** 6; **(7)** 7; **(8)** 8.
- 12) *Número de linhas de células na área anal da asa anterior (até a região abaixo do triângulo):* **(0)** 1 linha de células; **(1)** com 1 linha, passando para 2 linhas de células no final; **(2)** 2 linhas de células; **(3)** com 1 linha, passando para 2 e

depois para 3 linhas de células no final; **(4)** 3 linhas de células; **(5)** com 1 linha, passando para 2, 3 e para 4 linhas de células no final; **(6)** 4 linhas de células; **(7)** células muito divididas e não formando linhas de células organizadas.

- 13) *Número de linhas de células entre o triângulo e o meio da região trigonal (imediatamente antes da planate medial, quando esta estava presente) da asa anterior:* **(0)** 1 linha de células; **(1)** com 1 linha, passando para duas linhas de células no final; **(2)** com duas linhas, passando para uma linha de células no final; **(3)** 2 linhas de células; **(4)** com 2 linhas, passando para 3 linhas de células no final; **(5)** com 3 linhas, passando para 2 linhas de células no final; **(6)** 3 linhas de células; **(7)** com 3 linhas, passando para quatro linhas de células no final; **(8)** 4 linhas de células; **(9)** células muito divididas e podendo não estar organizadas em linhas.
- 14) *Final das linhas de células na região trigonal próximo à base inferior da asa anterior:* **(0)** estreitado; **(1)** paralelo; **(2)** pouco alargado; **(3)** muito alargado.
- 15) *Planate medial da asa anterior:* **(0)** indistinta; **(1)** pouco distinta (sendo evidente apenas por uma organização de células paralelas) com 1 linha de células; **(2)** pouco distinta, com 2 linhas de células; **(3)** pouco distinta com 3 linhas de células; **(4)** distinta (sendo evidente já por uma fileira de células bem organizadas, com a base inferior destas unidas em uma nervura destacada), com 1 linha de células; **(5)** distinta, com 2 linhas de células; **(6)** distinta, com 3 linhas de células.
- 16) *Primeira pósnodal da asa anterior:* **(0)** semelhante às demais; **(1)** inclinada, com relação às demais.
- 17) *Veia oblíqua após o nó, entre as nervuras longitudinais R_2 e R_3 da asa anterior:* **(0)** ausente; **(1)** reta e pouco inclinada; **(2)** reta e muito inclinada (formando quase uma diagonal entre a nervura transversal anterior e a posterior a ela); **(3)** em forma de S invertido.
- 18) *Veia R_3 da asa anterior:* **(0)** praticamente reta em toda a sua extensão, apenas com a curvatura característica em direção à base da asa; **(1)** com uma leve ondulação no início desta, com a IR_3 não acompanhando esta curvatura; **(2)** com uma leve ondulação no início desta, com a IR_3 de aspecto semelhante; **(3)** fortemente ondulada, em toda a sua extensão, com a IR_3 não acompanhando esta curvatura; **(4)** fortemente ondulada, em toda a sua extensão, com a IR_3 de aspecto semelhante.
- 19) *Planate radial da asa anterior:* **(0)** ausente; **(1)** aberta, com 1 linha de células; **(2)** aberta com uma linha, passando para duas e, posteriormente, para uma linha de células novamente; **(3)** aberta, com 2 linhas de células; **(4)** fechada com 1 linha de células; **(5)** fechada com uma linha, passando para duas e, posteriormente, para uma linha de células novamente; **(6)** fechada, com 2 linhas de células.
- 20) *Forma do lado superior do triângulo da asa anterior:* **(0)** reto; **(1)** quebrado levemente, antes da metade deste, formando um Triângulo com quatro lados; **(2)** quebrado próximo da metade deste; **(3)** quebrado além da metade deste.

- 21) *Número de veias transversais abaixo do pteroestigma, na asa anterior:* **(0)** 1; **(1)** 2; **(2)** 3; **(3)** 4; **(4)** 5; **(5)** 6; **(6)** 7.
- 22) *Veia IR₂A da asa anterior:* **(0)** distinta, mas ainda de aspecto celular; **(1)** distinta, formando uma nervura reforçada com relação às demais.
- 23) *Lado superior do triângulo na asa anterior:* **(0)** menor ou igual à metade do lado proximal; **(1)** maior que a metade do lado proximal, formando uma estrutura próxima a um triângulo equilátero.
- 24) *Posição do nó da asa anterior:* **(0)** afastado da metade, no sentido proximal (diferença na proporção entre a região antenodal e a região pósnodal maior que 0,2); **(1)** aproximadamente no meio da asa; **(2)** afastado da metade, no sentido distal (diferença na proporção entre a região antenodal e a região pósnodal maior que 0,2).
- 25) *Origem da veia IR₂A, na asa anterior:* **(0)** antes do pteroestigma; **(1)** no terço anterior do pteroestigma; **(2)** aproximadamente na metade do pteroestigma; **(3)** no terço distal do pteroestigma.
- 26) *Concavidade entre a base da asa anterior e o nó da veia costal:* **(0)** ausente; **(1)** presente.
- 27) *Origem da veia cubital posterior na asa anterior:* **(0)** abaixo do triângulo; **(1)** no vértice inferior do triângulo; **(2)** mais para cima, na lateral distal do triângulo.
- 28) *Planate apical na asa anterior:* **(0)** indistinta; **(1)** de aspecto grosseiro (indistinta das demais nervuras) com 1 linha de células; **(2)** de aspecto grosseiro com 1 e 2 linhas de células; **(3)** de aspecto grosseiro com 2 linhas de células; **(4)** de aspecto grosseiro com 2 e 3 linhas de células; **(5)** de aspecto grosseiro com 3 linhas de células; **(6)** distinta (destacada das demais nervuras) com 1 linha de células; **(7)** distinta com 1 e 2 linhas de células **(8)** distinta com 2 linhas de células; **(9)** distinta com 2 e/ou 3 linhas de células
- 29) *Posição do vértice inferior do triângulo com relação ao subtriângulo na asa anterior:* **(0)** encontrando-se com o vértice inferior do subtriângulo; **(1)** mais curto que o vértice do subtriângulo.
- 30) *Planate apical terminando junto a veia IR₂A na asa anterior:* **(0)** não; **(1)** sim.
- 31) *Subtriângulo da asa posterior:* **(0)** ausente; **(1)** presente.
- 32) *Última antenodal da asa posterior:* **(0)** completa; **(1)** incompleta.
- 33) *Número de pósnodais livres (incompletas), na asa posterior:* **(0)** 1; **(1)** 2; **(2)** 3; **(3)** 4; **(4)** 5.
- 34) *Triângulo da asa posterior:* **(0)** livre (sem nervuras transversais); **(1)** cortado (com nervuras transversais).
- 35) *Origem da veia cubital posterior da asa posterior:* **(0)** saindo antes do ângulo anal do triângulo (na alça anal); **(1)** saindo no ângulo anal do triângulo; **(2)**

- saindo no lado do triângulo, levemente afastada do ângulo anal; (3) saindo fortemente afastada do ângulo anal do triângulo.
- 36) *Posição do triângulo com relação ao árculo da asa posterior:* (0) deslocado no sentido proximal; (1) contínuo com o árculo; (2) deslocado no sentido distal.
- 37) *Número de células paranais (anteriores à alça anal) na asa posterior:* (0) 2; (1) 3; (2) 4.
- 38) *Células intercalares (“tornozelo”) da alça anal, na asa posterior:* (0) ausentes; (1) antes da veia AsPI (proximais); (2) dos dois lados da veia AsPI; (3) após a veia AsPI (distais).
- 39) *Número de veias cúbito-anais, na asa posterior (excluindo o subtriângulo):* (0) 1; (1) 2 células.
- 40) *Células intercalares da alça anal na região abaixo do triângulo da asa posterior:* (0) ausentes; (1) antes da veia AsPI (proximais); (2) dos dois lados da veia AsPI; (3) após a veia AsPI (distais).
- 41) *Forma da alça anal da asa posterior:* (0) em forma de saco; (1) em forma de bota.
- 42) *Veia AsPI da Alça Anal da asa posterior:* (0) ausente; (1) simples (não bifurcada na região inferior da Alça Anal) e reta na região do tornozelo; (2) simples e com uma dobra angulosa na região do tornozelo; (3) simples e com uma dobra em curva na região do tornozelo; (4) bifurcada e reta na região do tornozelo; (5) bifurcada e com uma dobra angulosa na região do tornozelo; (6) bifurcada e com uma dobra em curva na região do tornozelo.
- 43) *Veia R_3 se separando da veia R_2 , próximo à ponte na asa posterior:* (0) contínua com o nó; (1) separada do nó.
- 44) *Forma da primeira nervura interna à alça anal abaixo do triângulo da asa posterior:* (0) simples; (1) em forquilha.
- 45) *Veia R_3 se separando da veia R_2 , próximo à ponte na asa anterior:* (0) contínua com o nó; (1) separada do nó.
- 46) *Forma das células entre a ponta da alça anal e a base inferior da asa posterior:* (0) semelhante às demais células da base; (1) triangular, com a ponta da Alça Anal encaixada entre elas.
- 47) *Número de linhas de células na área anal da asa posterior:* (0) 1 linha de células; (1) 2 linhas de células; (2) 3 linhas de células; (3) 4 linhas de células; (4) 5 linhas de células; (5) 6 linhas de células; (7) 7 linhas de células.
- 48) *Veia oblíqua próxima à planate radial, entre as nervuras longitudinais IR_3 e R_{4+5} da asa posterior:* (0) ausente; (1) inclinada; (2) em forma de S invertido.
- 49) *Forma do lado superior do triângulo da asa posterior:* (0) reto; (1) arredondado (se encontrando com o lado do triângulo).

- 50) *Contorno da veia A₁ na alça anal da asa posterior*: (0) de aspecto celular, não destacado das demais nervuras; (1) liso; (2) liso reforçado, formando uma nervura muito destacada e mais elevada do que as demais nervuras.
- 51) *Contorno da veia A₂ na alça anal da asa posterior*: (0) de aspecto celular, não destacado das demais nervuras; (1) liso; (2) liso reforçado, formando uma nervura muito destacada e mais elevada do que as demais nervuras.
- 52) *Veia A₃ na região anal da asa posterior*: (0) indistinta; (1) distinta e destacada das demais nervuras.
- 53) *Tamanho da área anal da asa posterior*: (0) curta; (1) mediana; (2) alongada.
- 54) *Mancha basal na asa anterior*: (0) ausente; (1) presente, mas muito reduzida; (2) presente, mas atingindo apenas a primeira antenodal; (3) presente, atingindo até o triângulo ou o subtriângulo; (4) presente, atingindo além do triângulo.
- 55) *Mancha basal na asa posterior*: (0) ausente; (1) presente, mas muito reduzida; (2) presente, mas atingindo apenas a primeira antenodal; (3) presente, atingindo até o triângulo ou o subtriângulo; (4) presente, atingindo além do triângulo.
- 56) *Mancha na região do nó em um dos pares de asas*: (0) ausente; (1) presente.
- 57) *Mancha nas extremidades das asas anteriores e/ou posteriores*: (0) ausente; (1) presente.
- 58) *Forma do subtriângulo da asa anterior*: (0) contínuo com as células paranais; (1) distinto e separado das células paranais.
- 59) *Coloração das asas*: (0) hialinas; (1) opacas; (2) totalmente manchadas.
- 60) *Coloração da nervação na região anal da asa posterior*: (0) com coloração semelhante à nervação do restante da asa; (1) com coloração distinta da nervação do restante da asa.
- 61) *Coloração do estigma das asas, na face superior*: (0) amarela; (1) marrom.
- 62) *Número de células da região GAFF da alça anal da asa posterior*: (0) nenhuma; (1) 1; (2) 2; (3) 3; (4) 4; (5) 5; (6) 6.
- 63) *Número de células bordeando a região da sola do pé na alça anal da asa posterior (excluindo a célula do tornozelo)*: (0) nenhuma; (1) 1; (2) 2; (3) 3; (4) 4; (5) 5; (6) 6.
- 64) *Número de células entre a segunda célula paranal (o) e a base inferior da asa posterior*: (0) nenhuma; (1) 1; (2) 2; (3) 3; (4) 4; (5) 5; (6) 6.
- 65) *Lado distal do pteroestigma da asa anterior*: (0) reto; (1) inclinado.
- 66) *Hipertriângulo (HT) da asa posterior*: (0) livre (sem nervuras transversais); (1) cortado (com nervuras transversais).

67) *Triângulo anal da asa posterior*: (0) ausente; (1) presente.

Caracteres da cabeça:

68) *Coloração da frente*: (0) avermelhada; (1) preta com um brilho azulado; (2) amarelada; (3) amarronzada; (4) preta; (5) verde; (6) azul e amarela; (7) amarela e preta; (8) marrom e preta.

69) *Coloração do vértex*: (0) avermelhada; (1) azul escuro ou preto azulado; (2) amarelada; (3) amarronzada; (4) verde.

70) *Forma da furca mediana da frente*: (0) rasa; (1) profunda e curta; (2) profunda e longa.

71) *Estrutura apical no vértex*: (0) ausente; (1) unidos no centro (2) nas extremidades.

72) *Forma da região posterior dos olhos*: (0) regular; (1) pouco irregular; (2) muito irregular.

73) *Forma da frente, em vista lateral*: (0) arredondada; (1) angulosa; (2) lisa.

74) *Parte superior dos olhos*: (0) separados; (1) se encontram numa faixa estreita, menor que a metade da largura da cabeça; (2) se encontram numa faixa mais larga, igual à metade da largura da cabeça; (3) se encontram numa faixa maior que a metade a largura da cabeça.

75) *Coloração dos olhos*: (0) clara; (1) escura; (2) manchados; (3) vermelhos.

Caracteres do tórax:

76) *Forma do lobo posterior do protórax*: (0) arredondada; (1) quadrada; (2) com um estreitamento na base e bilobada.

77) *Pêlos no lobo posterior do protórax*: (0) ausentes; (1) pêlos curtos; (2) pêlos longos.

78) *Tamanho do lobo posterior do protórax*: (0) pequeno (menor que o lobo anterior); (1) grande (maior que o lobo anterior).

79) *Presença de pêlos no tórax*: (0) poucos pêlos; (1) uma quantidade mediana de pêlos; (2) muitos pêlos no tórax.

80) *Pruinosidade no tórax*: (0) ausente; (1) presente.

81) *Espinhas na parte superior do tórax*: (0) ausentes; (1) presentes.

Caracteres das pernas:

- 82) *Forma do conjunto de espinhos externos do fêmur posterior (último par de pernas):* (0) crescentes; (1) pequenos ou crescentes, com 1 maior no final; (2) pequenos, voltados anteriormente; (3) um único espinho distal; (4) pequenos ou crescentes, com 2 maiores no final; (5) pequenos ou crescente, com 3 maiores no final; (6) pequenos voltados posteriormente.
- 83) *Forma do conjunto de espinhos externos no fêmur anterior (primeiro par de pernas):* (0) ausentes, (1) série de espinhos pequenos com 1 grande no final; (2) série de espinhos pequenos com 2 grandes no final; (3) série de espinhos pequenos com 3 ou mais, grandes no final; (4) série crescente.
- 84) *Forma do conjunto de espinhos externos no fêmur mediano (segundo par de pernas):* (0) série de espinhos pequenos; (1) série de espinhos pequenos com 1 maior distal; (2) série de espinhos pequenos com 2 ou 3 grandes no final; (3) série crescente.
- 85) *Unhas tarsais:* (0) ausentes; (1) presentes, mas pouco visível; (2) presentes, mas já facilmente visíveis; (3) quase tão longas quanto a extremidade da garra.
- 86) *Forma do conjunto de espinhos internos na tíbia anterior:* (0) desenvolvidos e decrescentes; (1) poucos espinhos desenvolvidos.
- 87) *Forma do conjunto de espinhos externos na tíbia mediana (segundo par de pernas):* (0) decrescentes; (1) grandes e distantes entre si; (2) não decrescentes; (3) muito finos e decrescentes.
- 88) *Forma do conjunto de espinhos externos na tíbia posterior (último par de pernas):* (0) decrescentes; (1) grandes e distantes entre si; (2) muito finos e decrescentes; (3) grandes e não decrescentes.
- 89) *Comprimento do fêmur posterior (último par de pernas):* (0) pequeno, atingindo pouco além da metade do tórax; (1) mediano, atingindo aproximadamente até o final do tórax; (2) grande, atingindo além do tórax.

90) *Coloração do fêmur posterior:* (0) clara; (1) manchada; (2) escura.

91) *Coloração da tíbia posterior:* (0) clara; (1) manchada; (2) escura.

Caracteres do abdômen:

92) *Bulbo na parte anterior do abdômen (alargamento dos primeiros segmentos abdominais):* (0) ausente; (1) presente.

93) *Pruinosidade no abdômen:* (0) ausente; (1) presente.

94) *Coloração predominante do abdômen:* (0) marrom, (1) vermelha e marrom; (2) vermelha; (3) preta e amarela; (4) preta; (5) verde; (6) preta e verde; (7) vermelha e preta; (8) azul e marrom.

95) *Mancha amarela no sétimo segmento abdominal:* (0) ausente; (1) presente; (2) presente apenas na parte superior do segmento.

96) *Mancha amarela no oitavo segmento abdominal*: (0) ausente; (1) presente; (2) presente apenas na parte superior do segmento.

97) *Alargamento no final do abdômen*: (0) ausente; (1) presente.

98) *Aurícula no primeiro segmento abdominal*: (0) ausente; (1) presente.

Caracteres da genitália externa dos machos:

99) *Lobo genital do macho*: (0) ausente; (1) pequeno, reto e arredondado; (2) pequeno, voltado posteriormente e arredondado; (3) grande, voltado anteriormente e arredondado; (4) grande, reto e arredondado; (5) grande, reto e quadrado; (6) grande, voltado posteriormente e arredondado; (7) grande, voltado posteriormente e quadrado..

100) *Forma do hámulo na genitália externa do macho*: (0) longo e fino, com a base não muito larga; (1) longo, ou não, e fino na ponta, com a base larga; (2) dividido em dois ramos iguais; (3) espiralado; (4) grande e quadrado; (5) dividido em dois ramos, sendo o externo mais longo; (6) dividido em dois ramos, sendo o interno mais longo.

101) *Forma da placa genital*: (0) inteira e curva; (1) com uma bifurcação central que quase a divide em duas peças distintas.

102) *Tamanho da placa genital*: (0) pequena; (1) grande.

Caracteres dos apêndices anais dos machos:

103) *Coloração dos apêndices anais*: (0) clara; (1) manchada; (2) escura.

104) *Comprimento do apêndice anal inferior*: (0) menor que o apêndice superior; (1) mesmo tamanho que o apêndice superior.

105) *Forma do apêndice anal inferior*: (0) arredondado; (1) triangular, com as laterais convergentes; (2) em forma de folha, começando arredondado e afinando rapidamente no final; (3) bifurcado.

106) *Tamanho do apêndice anal superior*: (0) curto (até duas vezes o comprimento do segmento de inserção); (1) longo (mais do que duas vezes o tamanho do segmento de inserção).

107) *Forma do apêndice anal superior*: (0) afinando de forma gradual; (1) afinando de forma abrupta; (2) com uma região muito alargada na base.

108) *Número de espinhos intermediários no Apêndice Anal superior*: (0) ausentes; (1) 1; (2) 2; (3) 3; (4) 4; (5) 5; (6) 6; (7) 7; (8) 8; (9) 9.

109) *Espinho na extremidade do apêndice anal superior*: (0) ausente; (1) pequeno; (2) grande.

110) *Forma do apêndice anal superior*: (0) reto; (1) encurvado para fora.

Apêndice II . Matriz de dados para 68 taxa terminais e 111 caracteres utilizados para a análise filogenética. Dados ausentes foram codificados por ?. Polimorfismos são indicados por *. O Apêndice I apresenta explicações detalhadas sobre os caracteres utilizados na análise.

	1										2										3										4										5															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0						
<i>Dorocordulia errans</i>	1	0	1	0	0	0	*	0	2	0	1	1	3	0	1	1	0	*	1	0	0	*	1	*	0	0	1	0	1	1	0	0	*	0	1	0	*	0	0	0	1	1	0	0	*	0	1	1	2	2	0	*	1	0	3	0
<i>Schysocordulia rustica</i>	1	0	1	*	0	2	2	0	3	2	2	2	4	3	5	1	0	0	1	0	1	0	1	2	3	0	1	0	1	?	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	1	6	0	1	0	0	2	0	1	2	1	1	1	0	0	0
<i>Cordulia aenea</i>	0	0	1	0	0	0	3	0	2	1	2	1	3	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	2	3	0	1	0	1	?	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	1	6	0	0	0	0	1	0	2	2	0	1	1	0	2	0
<i>Anatia januaria</i>	*	2	0	*	0	0	2	*	2	0	1	1	*	1	0	1	1	1	1	1	1	0	*	0	*	0	1	0	*	?	0	0	2	0	*	1	1	*	0	0	1	2	*	0	1	0	2	1	*	2	0	0	0	0	0	0
<i>Antidythemis</i> sp.	1	1	0	1	2	*	3	0	5	2	7	5	9	2	6	0	0	1	7	0	3	*	0	2	1	0	1	9	1	1	1	1	*	1	1	0	1	2	0	2	1	6	0	1	0	0	6	2	1	1	1	1	2	4	4	0
<i>Argyrothemis argentea</i>	1	2	0	1	0	*	1	*	2	0	*	*	*	*	0	0	*	1	*	*	*	1	2	*	0	1	0	0	?	*	0	*	0	3	*	1	0	0	0	*	*	*	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	*	*	0	
<i>Brachymesia furcata</i>	0	0	0	1	0	0	*	0	2	1	2	1	6	*	4	1	*	1	4	0	1	0	0	1	1	0	1	8	1	0	0	0	*	0	1	0	0	*	0	0	1	*	0	1	0	0	3	2	*	2	2	0	*	0	2	0
<i>Brachymesia herbida</i>	0	0	0	1	0	0	*	*	2	1	2	1	6	*	4	1	1	1	*	0	*	*	0	1	*	0	1	8	1	0	0	0	*	0	1	1	0	3	0	0	1	*	0	1	0	0	3	*	1	2	2	0	*	0	0	0
<i>Brechmorhoga predatrix</i>	1	1	0	1	0	0	2	*	3	*	2	1	3	*	4	1	1	1	4	0	1	0	0	2	*	0	1	0	1	?	0	0	2	0	1	0	1	*	0	0	1	3	0	*	0	0	2	0	1	2	1	0	1	0	0	0
<i>Cannaphila vibex</i>	3	1	1	1	0	0	2	0	3	1	2	1	3	1	0	1	1	3	4	*	3	0	1	1	2	0	2	0	1	?	1	0	2	0	3	1	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	2	0	1	2	0	0	0	1	1	0
<i>Croceithemis erythropyga</i>	0	2	0	1	0	*	2	*	2	1	2	3	6	3	4	1	3	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	?	0	0	2	1	1	2	1	3	0	0	1	2	0	1	0	0	7	2	1	2	2	0	1	1	2	0
<i>Dasythemis</i> sp.	3	1	1	1	0	0	2	0	3	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	2	2	0	1	1	1	0	2	0	0	?	0	0	2	0	3	1	1	0	0	0	0	2	0	0	*	0	1	*	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Diastatops intensa</i>	0	0	0	1	3	0	2	1	5	2	7	7	9	1	5	1	1	1	5	0	4	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	*	1	1	1	0	?	0	?	1	5	1	?	1	0	6	0	1	2	2	1	2	0	0	0
<i>Diastatops obscura</i>	0	0	0	1	*	0	*	0	5	2	7	7	9	1	5	1	*	1	5	0	*	1	0	1	0	1	1	0	0	?	1	0	*	1	1	1	0	2	*	2	1	4	*	0	1	0	6	0	*	2	2	1	2	0	0	0
<i>Dasythemis mincki</i>	3	2	1	1	0	0	2	*	*	*	*	1	3	2	0	0	*	1	*	*	*	0	1	1	1	0	1	*	*	0	0	*	2	0	*	*	1	0	0	0	1	3	*	0	*	0	2	*	0	1	0	0	1	0	*	0
<i>Dasythemis essequiba</i>	3	2	1	1	0	0	2	*	3	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2	2	0	1	1	1	0	2	0	1	?	0	0	1	0	3	*	1	0	0	0	0	2	*	0	1	0	1	*	0	1	0	0	0	0	2	0
<i>Dasythemis venosa</i>	2	1	1	1	0	0	*	*	2	1	2	1	6	2	4	1	*	0	*	*	*	0	1	1	*	0	1	3	1	0	0	0	2	0	3	*	1	0	0	0	0	*	*	0	0	0	2	1	1	2	0	0	*	0	0	0
<i>Dythemis multipunctata</i>	*	1	0	1	0	*	*	*	2	1	2	1	6	*	4	1	1	4	*	0	*	0	0	1	*	0	1	3	*	0	0	*	3	*	*	*	1	*	0	*	1	3	0	1	*	0	*	*	*	2	0	0	1	0	2	0
<i>Elasmothemis constricta</i>	*	1	*	1	0	0	*	0	*	1	2	*	*	*	*	1	*	4	5	0	*	0	0	1	*	0	1	3	1	0	0	0	*	0	1	*	1	0	0	0	1	3	0	1	0	0	2	*	*	2	2	0	1	0	*	0
<i>E. cannacrioides</i>	*	1	0	1	0	0	*	0	3	1	2	1	6	1	4	1	1	2	*	0	*	0	0	1	*	0	1	*	1	0	1	0	3	0	1	*	1	*	0	0	1	3	*	1	0	0	2	*	*	2	1	0	1	0	0	0
<i>Elga newtonsantosi</i>	1	2	0	1	0	0	1	0	*	1	*	1	2	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	?	0	0	1	0	3	1	1	*	0	0	1	3	0	0	1	0	1	0	2	1	0	0	0	4	4	1
<i>Erythemis haematogastra</i>	*	1	0	*	0	0	2	1	3	1	2	1	6	2	4	1	1	1	4	*	1	0	0	1	*	0	1	8	0	0	0	0	2	0	*	*	1	3	0	0	1	5	0	0	0	0	3	1	*	2	1	0	1	0	2	0
<i>Erythemis peruviana</i>	1	1	0	*	0	0	2	*	3	1	2	1	6	2	4	1	1	1	4	0	1	0	0	1	*	0	1	8	*	0	0	0	*	0	*	*	1	*	0	0	1	*	*	0	*	*	3	*	*	2	1	0	1	0	2	0
<i>Erythemis vesiculosa</i>	*	1	0	1	0	0	2	*	3	1	2	1	6	2	4	*	1	5	*	*	0	0	1	*	0	1	8	0	0	0	0	*	0	*	1	1	*	0	*	1	*	0	1	0	*	3	*	1	2	1	0	1	*	*	0	
<i>Erythrodiplax amazonica</i>	*	*	0	*	0	0	*	*	3	1	2	2	*	2	*	*	1	0	1	1	*	0	0	1	0	0	1	0	1	?	0	0	2	0	*	1	1	*	0	0	1	3	*	0	*	0	3	*	0	2	1	0	1	1	2	0
<i>Erythrodiplax juliana</i>	*	1	0	1	0	0	*	*	*	*	2	1	*	*	4	*	*	1	*	*	*	*	0	0	*	0	1	*	1	0	0	0	2	0	*	1	1	3	0	0	1	*	1	0	*	*	3	2	2	2	0	0	1	*	2	0
<i>Erythrodiplax latimaculata</i>	1	1	0	1	0	0	2	*	2	1	2	1	*	1	*	1	2	1	*	*	1	0	*	0	*	0	1	0	0	?	0	0	2	0	*	1	1	3	0	*	1	*	*	1	*	0	*	2	*	2	1	0	1	2	4	0
<i>Erythrodiplax media</i>	*	1	0	1	0	0	2	*	2	1	2	1	6	*	*	*	0	*	*	1	*	0	1	1	0	*	0	*	?	0	0	*	0	2	1	1	3	0	0	1	2	*	1	0	*	4	*	*	2	0	0	1	1	2	0	
<i>Erythrodiplax pallida</i>	1	1	0	1	0	0	2	*	*	1	2	1	*	*	4	1	*	0	1	*	*	1	0	0	1	0	1	*	*	0	0	0	*	0	*	*	1	3	0	0	1	2	0	0	0	0	3	*	*	1	0	0	1	0	*	0
<i>Erythrodiplax ochracea</i>	1	1	0	1	0	0	2	0	2	1	2	1	5	1	1	1	1	1	1	*	1	*	0	1	*	0	1	*	*	0	0	0	2	0	*	*	1	3	0	1	1	2	1	*	*	*	4	2	*	2	1	0	1	2	4	0
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	1	1	0	*	0	0	2	*	2	1	*	1	6	2	4	1	1	1	*	*	1	0	0	0	*	0	1	*	0	0	0	0	*	0	1	1	1	3	0	0	1	*	0	1	0	0	4	0	*	2	1	0	1	*	2	1
<i>Fylgia amazonica</i>	1	2	0	1	1	0	1	*	2	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	2	1	0	1	1	1	0	*	0	*	?	0	0	1	0	3	*	1	0	0	0	0	1	*	0	1	0	2	0	*	1	0	0	0	2	2	0
<i>Gynothemis heteronycha</i>	2	2	0	2	0	0	2	0	2	1	1	1	3	0	0	1	1	1	4	0	*	0	1	0	3	0	1	1	1	0	0	0	2	0	1	0	1	0	1	0	1	3	0	0	0	0	1	1	2	2	0	0	1	2	2	0
<i>Gynothemis venipunctata</i>	*	*	0	1	0	0	1	*	2	0	*	1	3	0	0	1	*	1	4	*	*	0	*	1	1	0	1	0	0	?	0	*	*	0	1	*	1	*	0	0	1	*	0	0	0	0	*	0	1	*	0	0	1	4	4	0
<i>Idiataphe amazonica</i>	0	0	0	1	0	0	2	1	2	1	0	1	3	1	4																																									

<i>Libellula sp2</i>	2 0 1 * * 0 3 * 3 2	2 3 6 3 5 0 1 4 2 0	* 1 0 1 2 0 1 8 0 0	1 0 * 1 1 1 2 0 0 0	1 3 0 1 0 0 4 0 1 2	1 1 1 0 0 0
<i>Libellula depressa</i>	* 0 * 1 3 * * * 3 2	* * 8 3 * * * 4 2 0	* 1 0 1 * 0 1 * 1 0	1 0 * 1 1 * 2 * * *	1 3 0 0 0 0 6 * * 2	2 1 1 3 3 0
<i>Libellula quadrimaculata</i>	0 0 * 1 * 0 4 * 2 *	2 3 8 3 5 0 1 4 5 0	2 1 0 1 1 0 1 5 1 0	0 0 4 0 1 1 2 * 0 0	1 3 1 1 0 0 6 0 2 2	2 1 1 2 3 1
<i>Macrothemis rupicula</i>	* * 0 1 0 0 2 * 3 0	* 1 3 2 0 * 1 1 1 0	* 0 0 2 2 0 1 0 * ?	0 0 2 0 1 * 1 * 0 0	1 3 0 0 0 * 2 0 * 1	1 0 1 0 0 0
<i>Macrothemis imitans</i>	* 1 0 * 0 0 * * * 0	0 2 3 2 0 * 1 0 1 0	* 0 * 2 * 0 1 0 0 ?	0 0 * 0 1 * 1 0 0 0	1 3 * 0 0 * 2 0 * 1	1 0 1 0 * 0
<i>Miathyria marcela</i>	0 1 0 1 0 0 2 1 1 1	0 1 3 0 0 1 1 1 4 0	0 1 0 1 3 0 1 * 1 1	0 * 2 0 1 0 1 * 0 0	1 * 0 0 0 1 6 1 1 0	0 0 2 0 2 0
<i>Miathyria simplex</i>	0 1 0 1 0 0 2 * 2 0	0 1 * * 0 1 1 1 4 0	0 1 0 1 3 0 1 6 1 1	0 0 * 0 1 0 1 0 0 0	1 * 0 0 0 1 6 1 * 0	0 0 2 0 2 0
<i>Micrathyria artemis</i>	* 1 0 1 1 0 * * 2 1	2 1 * 1 0 0 * 1 1 0	* 0 0 1 * 0 * 3 * 0	0 0 * 0 3 0 1 * 0 0	1 3 0 1 0 0 3 2 * 2	0 0 1 * 2 0
<i>Micrathyria hesperis</i>	1 1 0 1 1 0 * * 2 0	0 1 3 * 0 1 1 1 1 0	1 0 0 1 1 0 2 0 * ?	0 0 2 0 3 1 1 0 0 0	1 * * 0 1 0 2 * 2 2	0 0 1 0 0 0
<i>Micrathyria hypodidyma</i>	2 1 0 1 1 0 * * 2 1	2 1 3 * 0 1 3 1 1 0	1 0 0 1 * 0 * 0 1 ?	0 0 * 0 3 1 1 * 0 0	1 * 0 1 0 0 2 * 2 1	0 0 1 0 0 0
<i>Misagria parana</i>	3 2 1 2 0 0 * * * *	2 1 * * 1 1 0 * * 0	* * 0 1 1 0 1 * 1 0	1 0 * 1 1 2 1 0 1 0	0 1 0 0 * 0 2 * 1 2	0 0 0 1 1 0
<i>Nephepeltia flavifrons</i>	1 1 1 0 1 0 1 1 2 0	0 1 0 2 0 0 1 0 4 1	0 0 0 1 2 0 2 0 * ?	0 0 1 0 3 1 1 0 0 0	0 2 1 0 0 0 3 * * 1	0 0 0 0 0 0
<i>Nephepeltia phryne</i>	1 1 1 * 1 0 1 * 2 0	0 1 0 * 0 0 1 * 4 2	* 0 1 1 * 0 2 0 1 ?	0 0 1 0 3 1 1 0 0 0	0 2 1 0 * 0 * 0 * 1	0 0 0 * * 0
<i>Neurothemis sp.</i>	1 1 0 2 0 3 3 * 5 2	7 7 9 2 0 1 0 1 1 0	1 1 1 1 1 0 1 0 1 0	1 0 2 1 1 1 1 2 1 2	1 5 0 0 0 0 6 0 2 2	2 2 1 4 4 1
<i>Oligoclada pachystigma</i>	0 1 0 1 0 0 2 0 * 0	0 1 3 2 0 1 1 0 1 0	0 0 1 1 0 0 1 0 1 ?	0 0 2 0 2 1 0 * 0 0	1 2 0 0 0 0 2 2 2 1	1 0 1 0 0 0
<i>Oligoclada borrori</i>	1 1 0 1 0 0 * 0 2 0	0 1 3 2 0 1 1 0 1 0	1 0 1 1 0 0 1 0 1 ?	1 0 * 0 3 1 0 3 0 0	1 3 1 0 1 0 2 0 2 1	1 0 1 0 0 0
<i>Oligoclada rainey</i>	0 1 0 1 0 0 2 * 2 1	2 1 3 2 0 1 1 1 4 1	1 0 0 1 0 0 1 0 1 ?	0 0 * 0 2 1 0 3 0 0	1 * 0 0 0 0 2 1 1 1	1 0 1 0 2 0
<i>Orthemis sp.</i>	1 1 1 1 0 0 * 0 3 1	3 3 6 * * 0 1 4 2 0	* 0 0 1 2 0 1 8 * 0	0 0 * 0 1 1 1 * 0 3	1 3 0 0 0 0 4 * 1 2	1 1 1 0 0 0
<i>Orthetrum cancelatum</i>	1 1 1 1 0 0 4 * 3 1	2 3 6 3 4 1 1 4 5 0	1 0 0 1 1 0 1 8 1 0	0 0 2 0 1 1 1 * 0 0	1 3 0 1 0 0 3 0 1 2	2 1 1 0 0 0
<i>Pantala flavescens</i>	0 * 0 1 0 0 2 0 4 1	3 3 7 0 4 1 1 4 5 0	* * 0 1 1 0 1 * 1 0	1 0 * 0 1 0 1 * 0 0	1 3 0 0 0 1 6 * 1 2	2 1 2 0 2 0
<i>Perithemis icteroptera</i>	0 0 0 1 * 0 2 * 1 1	2 1 3 1 4 1 1 1 1 0	* * 1 1 1 0 1 0 * ?	0 0 * 1 * 0 0 3 0 0	1 * 0 * * 0 3 1 * 2	2 0 1 0 0 1
<i>Perithemis mooma</i>	0 0 0 1 * 0 2 * 1 0	0 1 3 1 4 1 * 1 1 *	* 1 1 1 * 0 1 0 1 ?	0 0 * 0 1 * 0 3 0 0	1 1 * 0 1 0 3 1 * 2	2 0 1 0 0 0
<i>Planiplax arachne</i>	0 0 1 * 0 0 2 * 2 1	2 1 5 2 4 1 3 1 4 0	1 0 0 1 1 0 1 0 1 ?	0 0 2 0 1 1 0 3 0 0	1 * 0 0 0 0 3 1 0 2	1 0 1 0 2 0
<i>Planiplax erythropyga</i>	0 * * 1 * 0 3 1 2 1	2 2 6 2 4 1 1 1 * *	2 0 1 1 * 0 1 4 1 0	1 * 3 0 * 1 0 3 0 0	1 4 0 0 0 0 * * 2 2	* * * 0 * 0
<i>Planiplax phoenicura</i>	0 0 1 * 0 0 2 * 2 0	0 2 * 1 4 1 1 1 * *	1 0 * 1 * 0 1 * 1 ?	0 0 2 0 * * 0 * 0 0	1 * 0 0 0 0 6 2 * 2	* 0 1 0 2 0
<i>Rhodopygia hollandi</i>	3 1 0 2 0 0 * * 3 1	2 1 6 2 4 1 2 1 * 0	* 0 0 1 * 0 1 8 0 0	0 0 3 0 * * 1 * 0 *	1 * 0 * * 0 4 * * 2	1 0 2 0 2 0
<i>Rhodopygia cardinalis</i>	3 1 0 2 0 0 2 * * 1	2 1 6 2 4 1 1 * 4 1	1 0 0 1 * 0 1 * 0 0	0 0 * 0 1 1 1 3 0 3	1 * 0 0 * 0 * * 0 2	1 0 2 3 4 0
<i>Sympetrum sanguineum</i>	0 2 0 1 0 0 * 1 2 1	2 1 5 1 1 1 3 1 4 0	0 1 1 1 1 0 1 3 1 0	0 0 2 0 1 0 1 * 0 *	1 3 1 * 1 0 2 * 2 2	0 0 1 1 2 0
<i>Tauriphila argo</i>	* 1 0 1 0 0 * 0 * 1	* 3 6 * 4 1 * 1 5 0	1 * 0 1 * 0 1 8 1 1	0 0 2 0 1 1 1 * 0 0	1 6 0 * 0 * 6 * * 2	0 0 2 0 2 0
<i>Tauriphila xiphea</i>	0 1 0 * 0 0 * 0 3 1	* 3 6 * 4 1 * 1 5 0	* * 0 1 * 0 1 8 1 1	0 0 * 0 1 * 1 * 0 0	1 * 0 * 0 * 4 * * 2	0 0 2 * 2 0
<i>Tholymis citrina</i>	* 1 0 1 0 0 * * 3 1	2 1 6 0 5 1 1 4 5 0	* * 0 1 * 0 1 8 1 0	0 0 * 0 2 1 1 3 0 0	1 3 0 1 0 ? 4 2 1 2	1 0 2 0 0 1
<i>Tramea binotata</i>	0 1 0 1 0 0 2 * 3 *	5 3 8 * * 1 3 0 5 0	1 0 0 1 * 0 1 7 1 1	0 0 2 0 1 1 1 * 0 0	1 3 0 1 0 0 6 * 1 2	0 0 2 0 2 0
<i>Tramea cophysa</i>	0 1 0 1 0 0 2 * * *	* 3 8 * 5 1 3 0 * 0	1 0 0 1 * 0 1 7 1 1	0 0 2 0 1 * 1 * 0 0	1 3 0 * 0 0 6 * 1 2	0 0 2 * 2 0
<i>Uracis imbuta</i>	* 1 0 1 0 * * * 2 1	2 2 * * 4 1 * 1 1 0	* 0 0 0 0 0 1 * 0 0	1 0 * * 1 2 1 * 1 *	1 5 * 0 * 0 3 * 1 1	0 0 0 0 0 0
<i>Uracis siemensii</i>	3 1 0 1 0 * 1 * 3 1	2 2 * 2 * 0 1 1 1 *	* * 0 1 0 0 1 4 0 0	1 0 1 0 0 2 1 * 1 0	1 5 0 0 * 0 2 0 * 1	0 0 0 0 0 1
<i>Zenithoptera americana</i>	0 0 0 1 * * * * 2	* 1 4 * 5 * * 2 5 0	* 1 1 1 * 1 1 * 1 0	1 0 * 1 1 * 0 3 0 *	1 * * * 0 0 6 1 1 2	2 1 1 0 0 1
<i>Zenithoptera anceps</i>	0 0 0 1 * 0 2 0 5 2	5 1 8 0 5 0 1 2 2 0	4 1 1 1 2 1 1 9 1 0	1 0 3 1 1 1 0 2 0 0	1 6 1 0 0 0 6 1 1 2	2 1 1 0 0 1

Apêndice II (continuação). Matriz de dados para 68 taxa terminais e 111 caracteres utilizados para a análise filogenética. Dados ausentes foram codificados por ?. Polimorfismos são indicados por *. O Apêndice I apresenta explicações detalhadas sobre os caracteres utilizados na análise.

	6				7					8					9					10										11																								
	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1																			
<i>Dorocordulia errans</i>	*	1	0	0	1	5	1	2	0	0	2	0	0	2	1	2	0	2	1	0	2	0	0	0	1	6	1	1	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	1	3	1	0	0	2	1	2	0	1	0	0	1
<i>Schysocordulia rustica</i>	0	1	2	0	1	6	1	1	0	1	2	3	3	1	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1	6	1	0	1	0	2	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	1	2	3	2	0	0	1	3	1	1	0	0	0
<i>Cordulia aenea</i>	0	1	0	0	1	1	3	2	0	0	0	5	4	2	0	2	0	1	1	0	1	0	0	1	1	6	1	0	2	0	2	3	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	4	4	0	0	0	1	2	1	2	6	2	1
<i>Anatia januaria</i>	0	1	*	0	*	5	2	*	*	0	0	2	* 1	1	0	0	1	*	1	2	1	1	*	1	*	4	3	2	0	2	3	1	1	2	0	*	0	*	0	0	0	4	6	0	1	1	0	2	*	2	*	2	0	
<i>Antidythemis</i> sp.	0	0	2	1	0	6	6	6	1	0	0	2	2	1	2	0	0	2	1	0	0	0	0	1	1	1	4	3	2	0	0	3	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	7	1	0	1	0	1	1	1	2	7	2	0
<i>Argyrothemis argentea</i>	*	1	0	0	1	*	*	*	1	0	1	*	*	*	*	2	0	1	3	*	*	1	0	1	1	1	4	3	1	0	0	3	1	2	2	0	1	0	1	0	0	0	6	0	0	0	2	1	2	0	2	3	*	1
<i>Brachymesia furcata</i>	*	1	1	0	0	0	*	*	0	0	0	0	* 2	1	1	0	*	3	2	2	1	0	1	0	1	4	3	2	0	0	3	2	*	*	1	0	*	0	0	0	0	* 1	1	1	0	0	0	1	2	9	2	*		
<i>Brachymesia herbida</i>	0	1	*	0	0	0	3	2	*	0	0	2	2	*	1	0	0	2	2	2	2	1	0	0	*	1	4	3	2	0	0	3	2	2	2	1	*	0	1	1	0	0	* 1	1	1	1	0	0	*	2	9	2	1	
<i>Brechmorhoga predatrix</i>	0	1	1	0	1	*	3	1	0	0	1	1	1	2	1	0	3	1	*	0	0	0	0	1	0	2	4	2	2	0	0	3	1	2	2	1	0	4	2	2	0	0	* 1	0	1	2	1	2	*	2	*	*	1	
<i>Cannaphila vibex</i>	0	1	0	0	1	6	*	2	0	0	0	1	1	2	1	1	0	1	3	0	0	0	0	1	1	0	1	1	2	0	2	3	0	2	2	0	1	0	0	0	0	0	1	6	0	1	2	1	2	0	0	4	2	1
<i>Croceithemis erythropyga</i>	0	1	0	1	0	5	3	4	1	0	0	0	0	2	1	0	1	1	2	0	0	0	0	1	1	1	4	3	2	0	0	3	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	7	6	0	0	0	0	0	0	2	7	2	0
<i>Dasythemis</i> sp.	0	1	0	0	0	4	?	0	1	0	0	6	1	1	1	1	1	1	3	0	0	1	0	0	1	1	1	3	1	0	0	3	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	4	7	0	1	0	1	2	1	0	7	2	1
<i>Diastatops intensa</i>	0	0	2	1	*	6	?	?	0	1	0	3	3	1	1	0	1	0	1	1	1	1	* 0	1	0	4	3	2	0	3	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	1	1	0	3	1	2	6	2	0	
<i>Diastatops obscura</i>	0	0	2	0	0	6	6	6	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	*	1	1	1	1	1	1	0	4	3	2	0	3	2	2	*	0	0	*	0	0	0	0	0	4	1	0	1	2	0	3	1	2	*	2	0
<i>Dasythemis mincki</i>	0	1	1	0	*	*	2	*	*	0	*	1	1	2	1	*	1	1	*	0	2	*	0	1	1	1	*	3	2	0	2	3	1	2	2	0	*	0	0	0	0	0	* 7	0	1	2	*	*	0	0	* 2	1		
<i>Dasythemis essequeiba</i>	0	1	1	0	1	4	?	0	1	0	1	6	1	1	1	?	?	*	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	0	3	1	2	2	0	0	1	2	0	0	0	4	7	0	1	2	1	2	0	2	0	2	1
<i>Dasythemis venosa</i>	1	1	0	0	0	2	1	2	0	0	1	1	3	1	1	0	1	1	2	0	0	0	0	1	1	1	1	3	2	0	0	0	2	2	2	0	0	3	0	0	0	0	2	1	0	1	2	1	1	1	0	7	1	0
<i>Dythemis multipunctata</i>	0	1	1	0	1	0	*	*	*	0	0	1	1	1	1	*	0	2	*	0	0	0	0	1	1	1	4	2	2	0	0	3	1	2	2	0	0	4	2	0	1	0	4	0	0	*	2	1	1	0	2	5	*	1
<i>Elasmothermis constricta</i>	0	1	1	0	0	6	*	1	0	0	1	*	*	*	1	1	0	*	*	0	2	1	0	1	1	*	*	3	2	0	0	3	*	*	2	1	*	*	2	*	*	0	2	1	0	1	2	1	*	*	0	9	2	1
<i>E. canmacrioides</i>	0	1	1	0	1	6	*	2	1	0	1	3	3	1	1	2	0	2	*	0	2	1	0	1	*	*	*	1	2	0	*	3	* 1	*	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	*	0	*	0	2	9	2	1	
<i>Elga newtonsantosi</i>	0	1	0	0	1	3	1	0	1	0	1	6	1	1	0	1	0	2	1	2	1	1	0	0	0	1	4	3	1	0	0	3	1	2	2	1	0	4	2	0	1	0	4	1	0	1	2	1	1	1	0	5	1	0
<i>Erythemis haematogastra</i>	0	1	1	0	0	*	*	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	*	2	2	1	1	1	1	5	3	1	1	1	1	1	1	*	2	2	0	2	0	0	0	0	* 6	0	0	0	0	*	0	0	9	* 0		
<i>Erythemis peruviana</i>	0	1	0	0	0	*	*	2	0	0	0	*	* 1	1	0	0	1	*	2	2	1	1	1	1	5	3	2	1	1	1	1	1	2	2	1	*	2	0	0	0	0	4	6	0	1	*	0	0	0	0	9	1	0	
<i>Erythemis vesiculosa</i>	0	1	0	0	0	6	*	*	0	0	0	*	* 1	1	0	1	1	3	2	2	1	0	0	1	5	3	2	1	1	1	1	1	1	2	2	*	6	1	0	0	0	4	6	0	0	0	0	0	0	0	9	* 0		
<i>Erythrodiplax amazonica</i>	0	1	*	0	*	*	*	2	0	0	0	0	0	1	1	*	0	1	*	2	2	1	0	1	1	0	4	3	1	0	2	3	1	0	2	*	0	*	0	0	0	0	2	6	0	*	0	1	*	0	*	2	1	
<i>Erythrodiplax juliana</i>	0	1	0	0	0	4	3	2	1	0	0	1	1	2	1	*	1	1	1	1	2	1	* 1	1	1	4	3	*	0	0	3	* 2	2	0	*	4	0	*	0	0	6	6	0	0	0	1	2	0	2	*	*	*		
<i>Erythrodiplax latimaculata</i>	0	1	0	0	0	*	*	*	1	0	0	4	1	1	1	0	*	1	*	0	2	1	* 1	1	1	4	3	2	0	0	* 2	2	0	0	4	0	0	0	0	2	6	0	*	0	1	2	*	2	*	2	*			
<i>Erythrodiplax media</i>	0	1	0	0	0	4	3	3	*	0	0	1	1	*	1	0	1	1	*	*	2	1	* 1	1	1	4	3	2	0	2	3	* 2	2	0	1	0	0	0	0	0	7	6	0	*	2	*	2	*	2	*	2	*		
<i>Erythrodiplax pallida</i>	*	1	0	0	0	*	*	*	*	0	0	1	1	*	1	1	1	1	*	*	2	1	* 1	1	1	4	3	*	0	2	3	1	*	1	0	*	*	0	0	0	0	7	6	0	0	*	1	*	*	2	*	2	*	
<i>Erythrodiplax ochracea</i>	0	1	0	1	0	4	3	*	1	0	0	0	0	1	1	1	0	2	3	1	*	1	* 0	1	1	4	3	2	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	5	6	0	0	0	1	2	1	2	*	2	1	
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	1	1	0	0	0	*	*	*	*	0	0	4	1	1	1	0	1	1	3	1	2	*	* 1	1	0	4	3	2	0	0	0	* 2	2	0	0	0	1	0	0	0	6	6	0	0	0	1	1	*	0	*	2	*		
<i>Fylgia amazonica</i>	0	1	*	0	1	*	?	1	1	0	0	2	2	1	0	1	0	1	3	1	2	1	0	*	1	0	4	3	3	0	0	0	1	1	1	0	0	*	0	0	0	0	1	5	0	0	2	1	2	*	2	1	2	0
<i>Gynothemis heteronycha</i>	0	1	2	1	0	4	1	1	0	0	0	5	5	2	1	0	?	2	2	1	0	0	0	1	0	2	4	2	3	0	2	3	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	4	1	1	1	0	0	2	1	2	6	2	1
<i>Gynothemis venipunctata</i>	0	1	*	*	*	*	*	*	*	0	0	*	* 2	1	0	0	*	*	*	0	0	0	0	*	0	*	*	*	0	3	2	2	*	*	0	0	0	*	0	* 0	* 1	0	0	2	1	2	1	0	4	1	1			
<i>Idiataphe amazonica</i>	0	1	0	0	0	4	1	2	1	0	0	1	1	1	1	0	0	*	3	*	0	0	0	1	0	3	4	3	2	0	0	2	2	2	2	*	*	0	0	0	0	0	* 6	1	1	2	1	1	1	0	0	1	0	
<i>Libellula</i> sp1.	1	0	1	0	1	6	2	4	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1																																				

<i>Libellula</i> sp2.	0 0 0 0	0 0 4 4 0 1 0 4 1 2	1 0 1 2 1 1 2 1 0 0	1 1 1 3 2 0 2 3 0 0	0 0 0 2 0 0 0 0 4 1	0 0 2 1 2 0 2 6 2 1
<i>Libellula depressa</i>	0 * 0 1	1 6 * 6 0 1 0 8 3 2	1 1 0 1 3 0 1 * 0 1	0 * 1 3 2 0 2 3 0 0	2 0 * 4 0 0 0 0 6 2	1 1 2 * 0 0 0 9 1 *
<i>Libellula quadrimaculata</i>	0 1 0 0	1 5 * 6 0 0 0 7 2 2	1 0 0 1 0 0 2 0 0 1	0 0 1 3 2 0 2 3 0 2	2 0 0 3 1 0 0 0 4 2	0 1 2 0 0 1 0 9 1 0
<i>Macrothemis rupicula</i>	0 1 * 0	* 6 * * 1 0 1 6 1 1	0 0 0 1 1 0 0 0 0 1	0 2 4 1 3 0 0 0 1 2	2 0 * 4 2 0 1 0 2 0	0 1 2 0 1 0 0 7 1 1
<i>Macrothemis imitans</i>	0 1 1 0	0 4 * 1 * 0 1 6 1 1	0 0 0 1 1 0 0 0 0 1	0 2 4 1 3 0 * 3 * *	2 0 0 0 1 1 1 0 2 0	0 1 1 0 1 * 2 1 0 1
<i>Miathyria marcela</i>	0 1 1 0	0 * * 4 1 0 1 * * 2	0 0 1 2 2 0 1 0 0 0	0 1 4 3 2 0 * * 2 *	2 0 0 0 1 1 0 0 * 4	0 * * 0 2 * 2 * 2 1
<i>Miathyria simplex</i>	0 1 * 1	0 4 1 3 1 0 1 0 3 1	2 * 0 2 2 0 0 0 0 0	0 1 4 3 2 0 2 3 2 *	2 0 0 * 0 0 0 0 6 1	0 * 1 1 * * 0 * * 1
<i>Micrathyria artemis</i>	* 1 0 0	1 4 * * * 0 0 1 1 2	1 1 1 2 3 1 1 1 0 1	1 1 4 3 1 0 0 3 1 2	2 0 * 4 2 0 1 0 4 6	0 0 2 1 1 0 2 * 2 1
<i>Micrathyria hesperis</i>	0 1 0 0	0 3 2 1 * 0 0 6 * 1	1 1 1 * 3 * 1 1 0 1	1 1 4 3 2 0 0 * 1 *	2 0 * 0 2 0 1 0 4 6	0 0 1 0 1 1 2 1 2 1
<i>Micrathyria hypodidyma</i>	0 1 0 0	* * 3 1 0 0 0 1 1 1	2 1 1 2 3 1 2 1 0 *	1 1 4 3 1 0 0 3 1 2	2 0 0 4 2 0 1 0 5 5	0 1 2 1 2 0 0 * * 0
<i>Misagria parana</i>	0 1 2 0	1 * 1 * 0 0 0 * 0 0	1 0 * 3 1 1 0 0 0 1	1 0 4 3 2 0 * 3 1 2	1 0 1 0 0 0 0 0 5 2	2 1 2 0 3 1 2 5 2 1
<i>Nephepeltia flavifrons</i>	0 1 0 0	0 2 1 1 0 0 0 6 1 1	1 1 ? 1 3 0 1 1 0 0	1 1 4 2 2 0 0 3 ? 2	2 0 0 0 1 0 ? 0 4 6	0 0 2 ? ? ? ? ? ? ?
<i>Nephepeltia phryne</i>	0 1 * 0	0 2 1 * 0 0 0 6 1 1	1 * 0 3 * 0 2 1 0 1	1 1 4 3 1 0 0 3 * 2	2 0 * 4 2 0 1 0 * 6	1 1 2 0 2 1 2 9 2 1
<i>Neurothemis sp.</i>	0 1 2 0	0 6 6 6 1 1 0 3 3 2	1 0 0 1 1 1 0 1 0 0	1 0 4 3 2 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 2 6	0 0 0 1 2 1 2 6 2 1
<i>Oligoclada pachystigma</i>	0 1 1 0	0 3 * 3 0 0 0 1 1 1	1 1 0 1 3 2 2 1 0 1	1 1 0 3 0 0 0 3 2 2	2 0 1 4 0 0 0 0 5 1	0 1 2 1 1 1 0 5 2 0
<i>Oligoclada borrori</i>	0 1 0 0	0 4 3 2 0 0 0 1 1 1	1 1 0 1 3 2 2 1 0 1	1 1 4 3 0 0 0 0 2 2	2 0 0 4 0 0 0 0 4 1	0 1 2 1 2 0 0 4 2 0
<i>Oligoclada rainey</i>	0 1 0 0	0 3 3 3 0 0 0 1 1 1	1 0 0 1 1 2 2 1 0 1	1 0 4 3 1 0 0 3 2 2	2 0 1 4 0 0 0 0 4 2	0 1 2 1 2 0 0 9 2 0
<i>Orthemis sp.</i>	* 0 0 0	0 6 * 4 * 0 0 0 0 2	1 0 1 * 3 0 0 0 0 *	1 1 4 1 * 0 2 3 0 0	0 0 * 2 0 0 0 0 4 6	0 0 * * 2 0 2 * 2 *
<i>Orthetrum cancelatum</i>	0 0 0 0	1 5 4 4 1 0 0 2 1 1	1 0 0 1 0 2 2 1 0 1	1 1 1 1 1 0 0 3 0 2	2 0 1 0 0 0 0 0 4 2	1 1 2 0 0 0 0 9 1 0
<i>Pantala flavescens</i>	1 0 * 1	0 * * * 1 0 0 2 2 1	2 0 1 2 2 0 0 0 0 *	1 1 4 3 2 0 2 3 1 1	2 0 0 0 0 0 0 0 6 1	1 1 * 0 2 * 2 9 2 1
<i>Perithemis icteroptera</i>	0 1 2 1	0 * * * 0 0 0 2 3 1	1 1 * 1 3 1 1 1 1 *	* 0 4 3 3 0 0 0 2 0	0 0 0 0 0 * 0 0 * 4	0 0 * 1 2 1 2 * 2 1
<i>Perithemis mooma</i>	0 1 2 *	0 * * * 0 0 0 2 * 1	1 0 1 1 * 2 2 1 1 *	0 0 4 3 3 0 0 0 2 0	0 0 0 0 0 0 0 0 * 4	0 0 * * 2 1 2 * 2 1
<i>Planiplax arachne</i>	0 1 0 0	0 5 * 2 1 0 0 1 1 2	1 0 1 1 * 2 2 1 0 1	1 1 1 1 0 0 2 3 2 0	0 * 0 2 0 0 0 0 * 1	0 0 0 0 0 0 2 9 1 0
<i>Planiplax erythropyga</i>	0 1 0 0	0 * * * 1 0 0 2 1 0	2 1 0 1 1 2 * 1 0 1	1 * 4 3 2 0 0 3 * 2	2 0 1 * 0 0 0 0 4 3	0 1 0 1 0 1 0 9 1 1
<i>Planiplax phoenicura</i>	0 1 * 1	0 3 * * * 0 0 1 1 2	1 0 1 1 1 2 2 1 1 1	1 1 4 3 2 0 0 * 2 2	1 1 0 2 0 0 0 0 5 1	0 1 0 0 0 0 * * * *
<i>Rhodopygia hollandi</i>	0 1 1 0	0 * * 3 * 0 0 * * 1	1 0 0 1 * 2 2 1 0 *	1 0 4 2 2 0 * * 1 0	0 1 0 * 0 0 0 0 4 6	0 * 0 0 0 * 0 9 2 0
<i>Rhodopygia cardinalis</i>	0 1 1 *	* * 5 * 0 0 0 0 * 1	1 0 0 1 1 2 2 1 0 1	1 0 4 2 2 0 0 3 1 0	0 0 0 2 0 0 0 0 4 6	0 1 0 0 0 0 0 9 2 0
<i>Sympetrum sanguineum</i>	0 1 0 0	0 4 3 3 0 0 0 0 3 2	1 1 0 2 3 2 2 1 0 1	0 1 4 3 2 0 0 3 1 2	2 1 0 2 0 0 0 0 6 2	0 1 0 1 2 0 2 8 2 0
<i>Tauriphila argo</i>	0 0 1 1	0 6 * 4 1 0 0 0 0 2	2 * 1 * 3 0 0 0 0 1	0 1 4 3 2 0 0 * 2 0	0 * 0 * 0 0 0 0 2 1	0 1 0 0 1 1 2 * 1 1
<i>Tauriphila xiphea</i>	0 * 1 0	* 6 * 3 1 0 1 1 1 2	2 1 1 2 * 0 * 0 0 1	* 0 4 3 2 0 0 3 * 1	2 * 1 0 0 0 0 0 6 1	0 1 2 0 1 1 2 * 1 1
<i>Tholymis citrina</i>	0 0 0 0	0 6 * * 1 0 0 2 2 1	2 * 0 2 * 0 1 0 0 1	0 1 4 * 2 0 0 * 2 0	0 0 0 0 0 0 0 0 4 1	0 1 * 0 0 1 0 9 1 0
<i>Tramea binotata</i>	0 0 1 *	0 6 * * 1 0 1 1 1 2	2 0 0 2 * 0 0 0 0 1	* 1 4 3 2 0 0 3 2 *	2 0 * 0 0 0 0 0 * 4	0 1 * 0 2 1 0 * 2 1
<i>Tramea cophysa</i>	0 0 * 1	0 6 * * 1 0 1 * * 2	2 0 1 2 * 1 0 0 0 1	1 * 4 3 2 0 2 3 2 *	2 0 * 0 * 0 0 0 * 4	0 1 * 0 * 1 0 * * 1
<i>Uracis imbuta</i>	1 1 0 0	* * * * 1 * 0 * 3 1	1 1 1 1 * 0 1 1 0 1	1 0 4 3 2 0 2 3 * 0	0 0 0 0 * 0 0 0 6 6	0 0 1 1 2 * 2 * 2 1
<i>Uracis siemensii</i>	0 1 0 0	* * * 1 1 0 0 3 3 1	1 1 * 1 * 0 * 1 0 1	1 0 4 3 2 0 2 3 0 *	0 0 * 0 0 0 0 0 7 6	0 0 1 0 2 1 2 1 2 0
<i>Zenithoptera americana</i>	* 0 2 0	* * * * 0 0 0 3 1 2	1 1 0 2 * 1 2 1 0 1	1 1 4 1 1 0 0 0 1 *	* 0 * 4 0 0 0 0 * 6	0 1 2 * 1 0 2 4 * 1
<i>Zenithoptera anceps</i>	1 0 2 0	0 6 5 6 0 0 0 3 4 2	1 1 0 2 3 1 2 1 0 1	1 1 4 1 2 0 2 3 1 2	2 0 1 0 0 0 0 0 1 6	0 1 2 1 2 0 2 5 1 1